

# Tammen alueellisen levinneisyyden rajoitteet

## Tapaustutkimus Länsi-Turunmaalla



Henna Kettunen  
Pro gradu -tutkielma

Helsingin yliopisto  
Biotieteiden laitos, Kasvibiologia  
Lokakuu 2010



Tiedekunta/Osasto – Fakultet/Sektion – Faculty Bio- ja ympäristötieteellinen tiedekunta		Laitos – Institution – Department Biotieteiden laitos	
Tekijä – Författare – Author Henna-Riikka Kettunen			
Työn nimi – Arbetets titel – Title Tammen alueellisen levinneisyyden rajoitteet – tapaustutkimus Länsi-Turunmaalla			
Oppiaine – Läroämne – Subject Kasvibiologia			
Työn laji – Arbetets art – Level Pro gradu -tutkielma	Aika – Datum – Month and year Lokakuu 2010	Sivumäärä – Sidoantal – Number of pages 36 + 1 liitesivu	
Tiivistelmä – Referat – Abstract			
<p>Elinympäristön vaikutusta eliölajien esiintymiseen voidaan tutkia habitaattimallinnuksen keinoin. Havainnot lajin esiintymisestä ja puuttumisesta eri kohdissa maisemaa suhteutetaan tilastollisen mallin avulla ympäristötekijöihin, jolloin saadaan kuva lajin elinympäristövaatimuksista. Tällöin oletetaan, että laji esiintyy kaikkialla siellä, missä sen elinympäristövaatimukset täyttyvät. Metapopulaatioteorian valossa näin ei kuitenkaan aina ole: maisemassa voi olla runsaasti lajille soveltuvia mutta asuttamattomia kasvupaikkoja, koska uusien yksilöiden leviäminen ja vanhojen häviäminen eivät välttämättä ole yksittäisten kasvupaikkojen tasolla tasapainossa. Siten myös lajin leviämiskyky vaikuttaa siihen, millaiseksi sen levinneisyyskuvio maisematasolla muodostuu.</p> <p>Tässä työssä keskityn tammen (<i>Quercus robur</i>) alueellisen levinneisyyden mallintamiseen. Tammen suhteellinen harvinaisuus Suomessa sekä sen rooli luonnon monimuotoisuuden merkittävänä tukipilarina tekevät siitä mielenkiintoisen kohdelajin ekologiselle tutkimukselle. Tutkimuskohteekseni valitsin Wattkastin saaren, n. 5 km<sup>2</sup>:n alueen Länsi-Turunmaalta. Wattkastissa on tutkittu kahdeksan vuoden ajan tammella elävien hyönteisyhteisöjen rakennetta ja kannanvaihteluita, ja saarella kasvaa yli 1800 luonnonvaraista tammaa, joiden tarkat sijainnit tiedetään. Tässä ympäristössä tutkin, rajoittaako tammen alueellista levinneisyyttä ensisijaisesti sopivien elinympäristöjen tilajakauma vai pikemminkin sen leviämiskyky. Yhdistin tammen esiintymiskuviota kuvaavaan habitaattimalliin kokeellisen aineiston, jonka avulla arvioin tammen paikallisen esiintymiskuvion ja tammelle soveltuvien elinympäristöjen tilajakauman vastaavuutta.</p> <p>Kokeellisen aineiston muodostivat 104 Wattkastiin vuonna 2004 istutettua pikkutammaa, joiden selviytymisen ja kasvupaikkaolot kartoitin syksyllä 2009. Tutkin yleistetyillä lineaarisilla malleilla puiden menestymiseen – siis selviytymiseen ja kuntoon – vaikuttavia tekijöitä. Etsin potentiaalisia selittäjiä tammen menestymiselle kasvupaikan ympäristötekijöistä sekä istutetun puun sijainnista suhteessa luontaisiin tammikasvustoihin. Lisäksi tutkin habitaattimallin avulla, selittävätkö ympäristötekijät tammen nykyisen esiintymiskuvion Wattkastissa. Havaitsin, että istutetut puut olivat selviytyneet keskimäärin hyvin ja ettei niiden menestyminen riippunut sijainnista suhteessa luontaisiin tammikasvustoihin. Habitaattimallin selitysaste oli vain 19 %, eli kasvupaikkatekijät selittivät heikosti tammen nykyisen esiintymiskuvion Wattkastissa. Tulosten perusteella tammen paikallinen esiintymiskuvio ei vastaa sille soveltuvien elinympäristöjen jakaumaa maisemassa, joten tammen levinneisyyttä Wattkastissa rajoittaa ilmeisesti sen leviämiskyky.</p> <p>Tulokseni viittaavat siihen, ettei tammen elinympäristön laadussa ole suuria vaihteluita Wattkastin sisällä, koska sopivia kasvupaikkoja on tarjolla tammen nykyesiintymiseen nähden runsaasti. Tämä on tammihyönteistutkimusten kannalta kiinnostava tulos, koska se tarkoittaa, että aiemmat havainnot isäntäpuun sijainnin ja hyönteisten kannanvaihteluiden välisestä yhteydestä edustavat todellisia, tilaan sidottuja populaatioprosesseja eivätkä isäntäpuun välittämiä eroja elinympäristön laadussa. Lisäksi tutkimukseni osoittaa, että yhdistämällä habitaattimallinnukseen kokeellinen lähestymistapa saadaan realistisempi kuva lajin levinneisyyttä rajoittavista tekijöistä kuin tutkimalla pelkästään ympäristötekijöiden vaikutusta lajin esiintymiseen. Jos lajin rajoittunut leviämiskyky on vaikuttanut sen esiintymiskuvion syntyyn, pelkästään ympäristötekijöihin perustuva levinneisyysmalli liioittelee levinneisyyttä. Kokeellisen tutkimuksen avulla on tällaisessa tapauksessa mahdollista paljastaa myös leviämiskyvyn rooli esiintymiskuvion taustalla.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords dispersaali, elinympäristö, habitaattimallinnus, metapopulaatioteoria, <i>Quercus robur</i> , Wattkast			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited Viikin kampuskirjasto; Kasvibiologian käsikirjasto			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information			

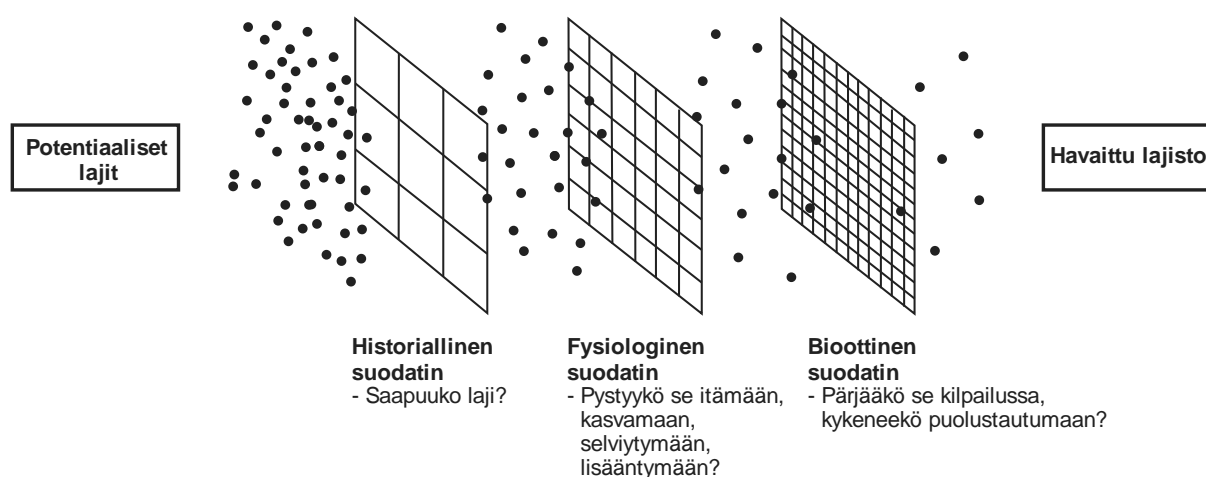
## SISÄLLYS

1. JOHDANTO .....	2
1.1. Kaksi mallia eliölajien esiintymiselle .....	2
1.2. Habitaattimallinnus .....	3
1.3. Mallilaji tammi .....	5
1.4. Työn tavoitteet .....	7
2. AINEISTO JA MENETELMÄT .....	8
2.1. Tutkimusalue ja koeasetelma .....	8
2.2. Havaintoaineisto .....	9
2.2.1. Puun selviytyminen ja kunto .....	9
2.2.2. Paikalliset ympäristötekijät .....	10
2.3. Puun sijainti maisemassa .....	13
2.4. Tilastolliset menetelmät .....	14
2.4.1. Istutettujen puiden selviytyminen ja kunto .....	14
2.4.2. Habitaattimalli Wattkastin tammille .....	15
2.4.3. Mallien tarkkuuden arvioiminen .....	16
3. TULOKSET .....	19
3.1. Istutettujen puiden selviytyminen ja kunto .....	19
3.2. Ympäristötekijöiden vaikutus istutetun puun menestymiseen .....	19
3.3. Sijainnin vaikutus istutetun puun menestymiseen .....	23
3.4. Habitaattimalli Wattkastin tammille .....	24
4. TULOSTEN TARKASTELU .....	26
4.1. Leviämiskyky rajoittaa tammen alueellista levinneisyyttä Wattkastissa .....	26
4.2. Tammi menestyy monenlaisissa elinympäristöissä .....	29
4.2.1. Abioottinen ympäristö .....	29
4.2.2. Bioottiset vuorovaikutukset .....	30
4.3. Johtopäätökset .....	31
KIITOKSET .....	32
LÄHTEET .....	33
LIITE 1: Analyysien ulkopuolelle jätetyt kasvupaikkatekijät .....	37

# 1. JOHDANTO

## 1.1. Kaksi mallia eliölajien esiintymiselle

Eliöiden levinneisyyden ja runsauden selittäminen on yksi ekologian perustehtävistä (Krebs 1985: 4). Lambers ym. (1998: 2–3) kuvaavat kasvilajien esiintymiseen vaikuttavia tekijöitä suodatinmallilla (kuva 1.1). Jotta laji voisi esiintyä tietyllä paikalla, sen on mallin mukaan läpäistävä kolme suodatinta: historiallinen, fysiologinen ja bioottinen. Ensimmäisenä, historiallisena suodattimena toimii lajin leviämiskyky: lajin on aluksi saavutettava tarkastelualue ja potentiaalinen kasvupaikka. Toinen, fysiologinen suodatin kattaa kasvupaikan abioottiset eli elottomat ympäristötekijät, jotka ratkaisevat, kykeneekö historiallisen suodattimen läpäissyt laji itämään, kasvamaan, selviytymään ja lisääntymään paikan tarjoamassa elinympäristössä. Kolmas, bioottinen suodatin käsittää bioottiset vuorovaikutukset, kuten kilpailun, kasvinsyöjät ja patogeenit, jotka voivat estää lajia esiintymästä osalla paikoista, jotka abioottisen ympäristönsä puolesta soveltuisivat sen kasvupaikaksi. Toisaalta myös eräiden bioottisten vuorovaikutusten, kuten mykoritsasienten, puuttuminen saattaa rajoittaa kasvilajin esiintymistä joissain ympäristöissä (Gurevitch ym. 2006: 92).



Kuva 1.1. Suodatinmalli kasvilajien esiintymiseen vaikuttavista tekijöistä. Jotta laji voisi esiintyä tietyllä paikalla, sen on läpäistävä kaikki kolme suodatinta. Lambersin ym. (1998) mukaan.

Yksinkertaisemmin ilmaistuna suodatinmalli kuvaa kasvilajin esiintymistä tietyllä paikalla lajin leviämiskyvyn (historiallinen suodatin) sekä elinympäristön laadun (fysiologinen ja bioottinen suodatin) yhteistuloksena. Luonteeltaan malli on staattinen: kun laji on kerran

onnistunut läpäisemään suodattimet, se säilyy paikalla periaatteessa ikuisesti, jos elinympäristö pysyy muuttumattomana. On selvää, ettei tämä vastaa todellisuutta; kaikilla eläin- ja kasvikannoilla on rajallinen elinikä (Hanski ym. 1998: 266). Toinen vaikutusvaltainen lajien esiintymistä tarkasteleva lähestymistapa, metapopulaatioteoria, keskittyykin nimenomaan paikallispopulaatioiden häviämisen ja synnyn dynamiikkaan lajin esiintymisen määrääjänä (Hanski 1999a). Levinsin (1970) alkuperäisen määritelmän mukaan metapopulaatiolla tarkoitetaan keskinäisessä vuorovaikutuksessa olevien paikallispopulaatioiden muodostamaa isompaa kokonaisuutta, eräänlaista populaatioiden populaatiota. Käsitettä voidaan kuitenkin käyttää myös sellaisista jatkuvista populaatioista, jotka ovat jaettavissa tilassa enemmän tai vähemmän mielivaltaisesti pienemmiksi yksiköiksi (Hanski 1999a).

Metapopulaatiomallit kuvaavat lajien esiintymistä ja runsautta maisematasolla ja ajassa. Muuttumattomassa maisemassa lajin esiintymiskuvion ajallinen vaihtelu voi johtua esimerkiksi stokastisuudesta eli satunnaisvaihtelusta paikallispopulaatioiden demografiassa tai elinympäristön laadussa (vrt. Hanski 1991). Muuttuvassa maisemassa vaihtelu kuvastaa myös ajallisia muutoksia elinympäristöjen levinneisyydessä sekä ulkoisia häiriöitä, kuten ihmisen toimintaa (vrt. Hanski 1999b: 147). Tärkeä ero suodatinmalliin on, että vaikka jokin laji on levinnyt tietylle alueelle, sen nykyinen esiintyminen ei välttämättä kuvasta suoraviivaisesti sopivien elinympäristöjen esiintymistä alueella (Hanski ym. 1998: 298). Päinvastoin, viive paikallisten häviämisten ja asuttamisten välillä aiheuttaa sen, että monet lajille soveltuvat elinympäristöt ovat tietyllä ajanhetkellä asuttamattomia (Hanski 1999b: 158). Maisematasolla lajin esiintymiskuvio kuvastaa siten paikallisten häviämis- ja asuttamisnopeuksien tasapainoa.

## **1.2. Habitaattimallinnus**

Tietyn lajin esiintymiseen keskeisesti vaikuttavien tekijöiden tunnistaminen on usein vaikeaa, koska sekä lajin esiintymiskuvio että siihen vaikuttavat ympäristötekijät ja muut prosessit voivat vaihdella ajassa. Apuna esiintymisen tutkimisessa ja ennustamisessa voidaan käyttää habitaatti- eli elinympäristömallinnusta (Elith & Leathwick 2009b). Habitaattimallit ovat tilastollisia malleja, jotka suhteuttavat havainnot lajin esiintymisestä tai puuttumisesta maiseman eri osissa näillä paikoilla vallitseviin ympäristöoloihin (Schultz ym. 2003, Elith & Leathwick 2009a, b). Habitaattimallien avulla voidaan siis arvioida tietyn ympäristötekijäyhdistelmän luonnehtiman elinympäristön soveltuvuutta lajille (Beutel ym. 1999). Paikka-

tietojärjestelmiin yhdistettynä habitaattimalleilla voidaan lisäksi luoda ennustekarttoja lajin esiintymisestä eri puolilla maisemaa tai suurempaa maantieteellistä aluetta.

Habitaattimallit ovat hyödyllisiä etenkin tilanteissa, joissa puutteellisten tai epäluotettavien esiintymistietojen perusteella joudutaan rajaamaan suojelualueita (Elith & Leathwick 2009a). Suojeluun käytettävissä olevat resurssit ovat yleensä rajalliset, joten on tärkeää varmistua siitä, että suojeltaviksi valitaan juuri ne alueet, jotka oikeasti mahdollistavat harvinaisten lajien säilymisen. Habitaattimallien avulla voidaan arvioida potentiaalisten alueiden soveltuvuutta tarkasteltaville lajeille, jos alueiden oleelliset ympäristöolot tunnetaan esimerkiksi kaukokartoituksen perusteella (vrt. Roslin ym. 2009). Toisaalta habitaattimalleja voidaan myös käyttää lajien elinympäristövaatimusten tunnistamiseen ilman ennustustarkoitusta (Schultz ym. 2003, Elith & Leathwick 2009b). Jäljempänä kutsun tällaista lähestymistapaa havainnoivaksi habitaattimallinnukseksi.

Habitaattimallinnukseen on useita, osittain eri käyttötarkoituksiin soveltuvia menetelmiä (Elith & Leathwick 2009a, b). Yksi tehokas ja joustava habitaattimallien ryhmä ovat regressiopohjaiset mallit ja niistä erityisesti yleistetyt lineaariset mallit, joissa virhevaihtelun jakauma ja vasteen muoto (ns. linkkifunktio) voidaan valita aineistolle sopiviksi (ks. McCullagh & Nelder 1989). Regressiopohjaiset menetelmät tarkastelevat vaste- eli riippuvan muuttujan yhteyttä yhteen tai useampaan selittävään muuttujaan. Selittävät muuttujat voivat olla jatkuvia muuttujia, luokkamuuttujia tai molempia, ja muuttujien välillä voidaan sallia yhdysvaikutuksia (muuttujan arvo vaikuttaa siihen, miten muut muuttujat vaikuttavat vasteseen). Habitaattimalleissa vastemuuttujana on yleensä havaintoaineisto lajin esiintymisestä ja puuttumisesta, joskus myös runsaudesta, eri puolilla maisemaa, ja selittävinä muuttujina käytetään ympäristötekijöitä (Elith & Leathwick 2009a). Regressiopohjainen habitaattimalli estimoi selittävien muuttujien arvojen perusteella todennäköisyyden lajin esiintymiselle tarkastelupaikalla.

Malli on aina yksinkertaistus todellisuudesta, mikä pätee myös habitaattimalleihin. Habitaattimallit perustuvat samoille oletuksille kuin suodatinmalli: että lajin esiintyminen on vakaata ja laji esiintyy kaikkialla siellä, missä sen elinympäristövaatimukset täyttyvät (Hanski 2007: 38). Mikäli näistä oletuksista poiketaan suuresti, habitaattimallin perusteella voidaan tehdä virheellisiä johtopäätöksiä (vrt. Elith & Leathwick 2009a, b). Siksi habitaattimalleja käytettäessä on varmistuttava siitä, että taustaoletukset toteutuvat.

### 1.3. Mallilaji tammi

Tässä työssä tarkastelen havainnoivan habitaattimallinnuksen avulla metsätammen (*Quercus robur* L.) alueellista levinneisyyttä ja siihen vaikuttavia tekijöitä pienessä lounaissuomalaisessa saarella. Metsätammi on ainoa Suomessa esiintyvä tammilaji. Se on kausivihanta, paksurunkoinen puu, joka kasvaa 10–25 metrin pituiseksi (Hämet-Ahti ym. 1998). Metsätammi on varsin pitkäikäinen puulaji: esimerkiksi Suomen vanhimpien tammien on arvioitu olevan yli 500-vuotiaita (Skult 1965, Kallio 1986). Nykyisin tammella ei ole Suomessa juurikaan metsätaloudellista merkitystä, mutta aiemmin sen puuaines oli tärkeä raaka-aine laivanrakennuksessa (Pihlström 1993: 124).

Tammi on luonnon monimuotoisuuden tärkeä tukipilari ja useiden eliöyhteisöjen avainlaji. Ruotsissa tammella elää arvioiden mukaan noin 400–500 sammal-, jäkälä- ja sienilajia sekä 800–900 hyönteislajia (Hultengren ym. 1997). Koko Euroopan mittakaavassa yksinomaan perhosista yli 200 lajia – enemmän kuin millään muulla eurooppalaisella puulajilla – käyttää toukkavaiheessa tammea ravintonaan (Feeny 1970). Suomessa tammi tarjoaa elinympäristön ja ravintoa noin 50 uhanalaiselle eliölajille (Alanen & Osara 1986). Tammen merkitys kokonaisten pieneisökosysteemien muodostajana ja toisaalta sen suhteellinen harvinaisuus suomalaisessa maisemassa tekevät siitä mielenkiintoisen kohdelajin ekologiselle tutkimukselle.

Tammen levinneisyysalue kattaa suurimman osan Eurooppaa ja osia Länsi-Aasiasta ulottuen lännessä Irlantiin, etelässä Sisiliaan, idässä Kaukasukselle ja Ural-vuoristoon sekä pohjoisessa Keski-Norjaan (Jalas & Suominen 1988). Suomessa tammi esiintyy luontaisesti Ahvenanmaalla sekä Uudenkaupungin ja Porvoon välisellä kaistaleella etelärannikolla (Ollinmaa 1952). Porvoon ja Virolahden välillä tammi ei kasva luonnonvaraisena, mutta Venäjän puolella levinneisyysalue ulottuu Suomen kaakkoisrajalle. Tammen esiintymisalue Suomessa vastaa hemiboreaalista vyöhykettä (ns. tammivyöhyke), jonka ilmastossa ja kasvillisuudessa on keskieuropalaisen lehtimetsävyöhykkeen piirteitä (Skult 1965). Aiemmin tammen luontainen levinneisyys maassamme on ollut nykyistä laajempi. Atlanttisella lämpökaudella 5000–8000 vuotta sitten levinneisyyden pohjoisraja kulki huomattavasti nykyistä pohjoisempaan (Korhola 1990), mutta noin 2500 vuotta sitten tapahtunut ilmaston viileneminen ja samoihin aikoihin idästä saapuneen kuusen kilpailu siirsivät rajan etelämmäksi (Björkman ym. 1987: 6). Nykyäänkin tammi menestyy istutettuna vielä Keski-Suomessa (Ollinmaa 1952) ja jopa Torniossa (Rainio 1986b).

Tammi on ilmastovaatimuksiltaan varsin joustava, ja sen levinneisyysalue ulottuu useille eri ilmastovyöhykkeille. Fennoskandiassa tammen luontainen levinneisyys määräytyy kuitenkin pitkälti ilmaston perusteella (Solantie 1983). Solantien mukaan tammen esiintymisen pohjoisraja seuraa melko tarkasti linjaa, jolla termisen kasvukauden pituus on 144 vrk, kun vuorokauden keskilämpötilan raja-arvoksi otetaan keväällä +5 °C ja syksyllä +10 °C. Solantie esittää, että tätä lyhyempi kasvukausi haittaisi tammen siementuotantoa. Ilmeisesti myös tammen heikolla kilpailukyvyllä suhteessa muuhun metsäkasvillisuuteen on osansa pohjoisrajan määräytymisessä (Rainio 1977), mikä selittäisi istutettujen puiden menestymisen selvästi luontaista rajaa pohjoisempana. Vaikka tammi on melko herkkä pakkasvaurioille, kohonnut pakkasvaurioriski ei kuitenkaan ole todennäköisesti merkittävä este tammen menestymiselle nykyistä esiintymisaluettaan pohjoisempana (Solantie 1983, vrt. myös Repo ym. 2008).

Tammi on yksikotinen puu, ja sen tuulipölytteiset kukat ovat yksineuvoisia (Hämet-Ahti ym. 1998). Kukinta tapahtuu touko–kesäkuussa lehtien puhkeamisen aikaan. Tammi leviää pähkinöiden eli terhojen avulla. Tärkeimpiä tammenterhojen levittäjiä ovat jyrsijät ja linnut, erityisesti närhi, jotka kätkevät terhot maahan yksitellen tai muutaman kerrallaan (Bossema 1979, Jensen & Nielsen 1986). Närhi voi kuljettaa terhon korkeintaan muutaman kilometrin päähän emopuusta (Bossema 1979). Kätketyt ja unohdetut terhot itävät yleensä jo samana syksynä (Valkonen 1996).

Koska tammen luontainen esiintymisalue Suomessa sijoittuu Etelä-Suomen tiheästi asutuille viljaville maille, tammimetsiä on aikojen saatossa raivattu peltojen, laidunten ja asutuksen tieltä, mikä on johtanut tammipopulaatioiden pirstoutumiseen. Tammen nykyinen levinneisyys eteläsuomalaisessa maisemassa on hyvin laikuittainen, ja esiintymät ovat kooltaan pieniä (Ollinmaa 1952). Tammiesiintymien yhteispinta-alan arvioidaan olevan meillä vain muutama sata hehtaaria (Alanen & Osara 1986). Jäljellä olevia tammimetsiköitä uhkaavat luontainen kuusettuminen ja rakentaminen (Kiuru 1996). Toisaalta nykyisten tammipopulaatioiden laajenemisesta on havaintoja 1960-luvulta alkaen (Solantie 1983, von Numers & Korvenpää 2007), ja ilmaston lämpeneminen luo todennäköisesti edellytykset tammen leviämiseksi nykyistä pohjoisemmaksi (vrt. Sykes & Prentice 1996).



#### 1.4. Työn tavoitteet

Tämän työn tavoitteena on selvittää, mitkä tekijät vaikuttavat tammen paikalliseen levinneisyyteen Turun saaristossa sijaitsevassa Wattkastin saarella. Työ on osa Helsingin yliopiston Metapopulaatiobiologian tutkimusryhmän projektia, jossa on uudella tavalla pystytty valaisemaan, miten isäntäkasvin levinneisyys vaikuttaa sillä elävien hyönteis- ja sienikantojen levinneisyyteen ja kannanvaihteluihin (Gripenberg & Roslin 2005, Roslin ym. 2007, Gripenberg ym. 2008) sekä mikroevoluutioon (Tack & Roslin 2010). Tämän laajemman projektin kannalta on tärkeää ymmärtää, mitkä tekijät määräävät itse isäntäkasvin, tammen, paikallisen esiintymiskuvion.

Oletan suodatinmallin ja metapopulaatioteorian pohjalta, että mahdollisia selityksiä tammen nykyiselle esiintymiskuviolle maisemassa on kaksi. Jos tammen nykyinen esiintyminen kuvastaa sille soveltuvien kasvupaikkojen esiintymistä, selittävä tekijä on sopivien elinympäristöjen tilajakauma. Käytän tässä termiä elinympäristö laajassa mielessä sisällyttäen siihen sekä abioottiset että bioottiset ympäristötekijät. Jos taas tammi esiintyy tällä hetkellä vain osalla sille soveltuvista paikoista, esiintymistä rajoittava tekijä on tammen leviämiskyky. Tällä tarkoitan, että maisemassa on joko paikkoja, joihin tammi ei pääse lainkaan leviämään, tai että tammen paikallinen leviämisenopeus on asuttamattomilla paikoilla pieni suhteessa paikalliseen häviämisenopeuteen.

Voidakseni tutkia sekä tammen esiintymiseen vaikuttavia ympäristötekijöitä että sitä, vastaako tammen nykyinen esiintymiskuvio sille soveltuvien elinympäristöjen esiintymistä, perustan työni sekä kokeelliseen että havainnoivaan aineistoon. Ensimmäisen muodostaa Wattkastissa tehty tammen istutuskoe ja toisen aiempi kartoitus tammen luontaisesta esiintymisestä saarella. Kokeelliseen aineistoon perustuen tutkin istutettujen puiden menestymiseen mahdollisesti vaikuttavia tekijöitä: paikallisia ympäristötekijöitä sekä istutetun puun sijaintia suhteessa luontaisiin tammiin. Lisäksi selvitän havainnoivan aineiston pohjalta, mitkä tekijät määräävät tammen nykyisen esiintymisen maisemassa. Käytän tässä tilastollista habitaattimallia, jonka avulla suhteutan tammen luontaisen esiintymisen kasvupaikkatekijöihin.

Mikäli tammen nykyinen esiintyminen maisemassa kuvastaa sopivien elinympäristöjen tilajakaumaa, eli tammen esiintymiskuvion määräävät ympäristötekijät, looginen seuraus on, että istutetut puut menestyvät vain nykyisten tammiesiintymisen läheisyydessä. Tässä tapauksessa kasvupaikkatekijöiden pitäisi selittää tammen menestyminen hyvin ja siten

habitaattimallin ennusteen pitäisi vastata havaittua esiintymiskuviota. Jos pääasiallinen levinneisyyttä rajoittava tekijä kuitenkin on tammen alhainen leviämiskyky, istutetun puun menestymisen ei pitäisi riippua sen sijainnista suhteessa luontaisiin tammiin. Tällöin kasvu- paikkatekijöiden selityskyky on oletettavasti heikompi ja habitaattimallin ennuste poikkeaa selvästi havaitusta esiintymiskuviosta.

## **2. AINEISTO JA MENETELMÄT**

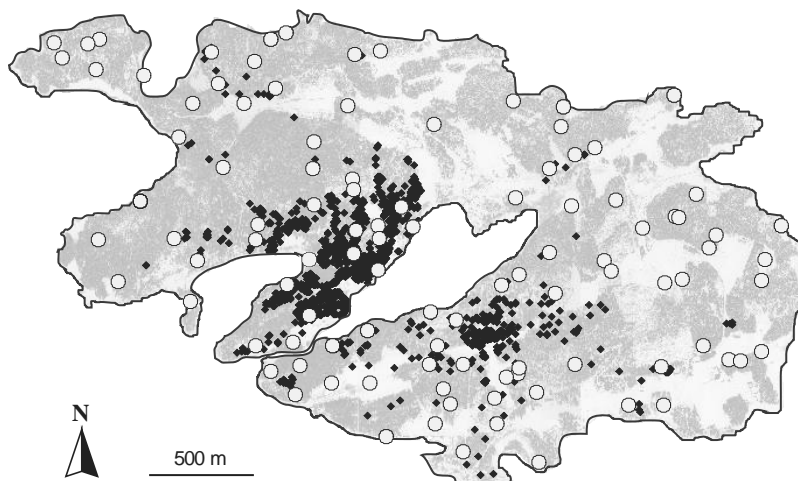
### **2.1. Tutkimusalue ja koeasetelma**

Tutkimus toteutettiin Lounais-Suomen rannikolla, Länsi-Turunmaahan kuuluvassa Wattkastin saarella (60°11'N, 21°37'E), jonka pinta-ala on noin 5 km<sup>2</sup>. Saari sijaitsee hemiborealisessa vyöhykkeessä, jolla tammi luontaisesti Suomessa esiintyy. Maisema on vaihteleva: saaren metsät, pellot ja laitumet muodostavat mosaiikin, jossa avoimet ja sulkeutuneet elinympäristöt vuorottelevat. Osa metsistä on metsätalouden vaikutuspiirissä tai laidunkäytössä.

Wattkastissa kasvaa yli 1800 luontaista, vähintään 50 cm pitkää tammea, joiden sijainti on vuosina 2003–2004 kartoitettu muutaman metrin tarkkuudella (ks. Gripenberg & Roslin 2005). Myös puiden tarkka pituus on tiedossa. Tammet sijaitsevat maisemassa kasautuneesti (O. Ovaskainen & T. Roslin, julkaisematon): suurin osa puista kasvaa suuren puutiheyden alueella, mutta yksittäisiä puita on hajallaan myös saaren muissa osissa. Tärkeimmät terhoja levittävät eläimet ovat närhi, pähkinähakki ja orava (T. Roslin & H. Kettunen, julkaisematon). Wattkastin tammet muodostavat selvärajaisen populaation, joka soveltuu hyvin malli- systeemiksi populaatioekologisiin tutkimuksiin.

Wattkastin tammilla eläviä hyönteispopulaatioita ja niiden muodostamia yhteisöjä on tutkittu kattavasti (esim. Gripenberg & Roslin 2005, Gripenberg ym. 2008, Tack & Roslin 2010, Tack ym. 2010). Osana hyönteisprojektia toukokuussa 2004 Wattkastiin siirtoistutettiin 104 pientä tammea, jotka muodostavat tämän työn aineiston. Puut oli idätetty neljä vuotta aiemmin kolmesta eteläsuomalaisesta tammipopulaatiosta kerätyistä terhoista, minkä jälkeen niitä oli kasvatettu Metlan Haapastensyrjän koeasemalla (60°37'N, 24°26'E) Läyliäisissä. Puiden pituus oli istutusvaiheessa noin 80–120 cm. Puut istutettiin mahdollisimman tasaisesti ympäri

saarta eri elinympäristöihin, ja eri populaatioista peräisin olevat yksilöt sijoitettiin satunnaisesti<sup>1</sup> ympäri maisemaa (kuva 2.1). Puita istutettaessa pyrittiin vakioimaan juurissa siirtyneen maa-aineksen määrä. Istutettuja puita on käytetty aiemmin kokeessa, jossa tutkittiin tamella elävän härmäsienen populaatorakenteen tilajakaumaa (Roslin ym. 2007).



Kuva 2.1. Koeasetelma. Vaaleat ympyrät kuvaavat Wattkastiin vuonna 2004 istutettuja tammia ( $n = 104$ ) ja mustat pisteet luontaisia tammia ( $n = 1876$ ). Metsäiset alueet näkyvät pohjakartalla tummina ja avoimet alueet vaaleina.

## 2.2. Havaintoaineisto

### 2.2.1. Puun selviytyminen ja kunto

Voidakseni arvioida ympäristötekijöiden ja puun maisematason sijainnin vaikutusta tammen menestymiseen kartoitin Wattkastiin istutettujen pikkutammien selviytymisen ja kunnon 31.8.–11.9.2009. Etsin puut GPS-laitteen avulla. Tarkastellessani puun selviytymistä tulkitsin tammen eläväksi, jos siinä oli vihreitä lehtiä tai jälkiä niistä, ja kuolleeksi, jos vihreää ei ollut (kuva 2.2). Kuvasin elävien puiden kuntoa laskemalla kuluvalla kasvukaudella tuotettujen versojen määrän ja määrittämällä viiden pisimmän verson keskipituuden. En voinut käyttää puun pituutta kunnon mittarina, koska useimpien puiden latva oli syöty, mikä vaikeutti pituuden määrittämistä vertailukelpoisesti.

---

<sup>1</sup> Ns. *restricted randomization*: Alue jaettiin systemaattisesti ruutuihin, joista kuhunkin istutettiin yksi puu. Puun sijainti ruudun sisällä satunnaistettiin.

a)



b)



Kuva 2.2. Esimerkki a) elävästä ja b) kuolleesta puusta.

### ***2.2.2. Paikalliset ympäristötekijät***

#### *Tutkitut ympäristötekijät*

Voidakseni arvioida paikallisten ympäristötekijöiden vaikutusta tammen menestymiseen kirjasin ylös istutettujen tammien kasvupaikkojen ympäristöoloja kuvaavia tunnuksia. Valitsin tarkasteltavat ympäristötekijät siten, että ne olisivat helposti ja vertailukelpoisesti mitattavissa mutta kuvastaisivat kuitenkin mahdollisimman monipuolisesti tammen elinympäristöä.

Lämpö- ja valo-oloihin vaikuttavista ympäristötekijöistä tarkastelin kasvupaikan topografiaa (kaltevuus ja ilmansuunta), avoimuutta sekä latvuksen paikallista aukkoisuutta ja koostumusta suoraan tammen yläpuolella. Lisäksi määritin 1 m<sup>2</sup>:n kokoisesta ruudusta tammen ympäriltä maaperän kivisyyden, karikkeen laadun, aluskasvillisuuden keskikorkeuden sekä yli 20 % ruudusta peittävät kasvilajit. Otin puiden luota maanäytteet maaperän pH:n määrittämistä varten ja kirjasin ylös ympäröivän metsä- tai muun kasvillisuustyypin. Tarkastelin myös nisäkäslaidunnuksen vaikutusta puihin. Lopuksi kaivoin istutetut puut ylös, jotta ne eivät toisi vierasta geneettistä ainesta saaren tammipopulaatioon. Maastossa mittaamistani muuttujista

valitsin jatkoanalyysiin ne, joilla graafisen tarkastelun perusteella oli yhteys puiden selviytymiseen tai kuntoon. Jäljessä on kuvaus jatkoanalyysiin otetuista kasvupaikkatekijöistä; muut kasvupaikkatekijät on kuvattu tarkemmin liitteessä 1.

### *Kasvupaikan avoimuus ja aukkoisuus*

Arvioin istutetun tammen kasvupaikan valoisuutta määrittämällä paikan avoimuuden asteikolla 0–3, jossa 0 on täysin sulkeutunut ja 3 täysin avoin. Tämä suure huomioi kasvupaikan vaakasuuntaisen avoimuuden noin 30 metrin säteellä istutetusta puusta. Käyttämäni avoimuusasteikko on karkean logaritminen: kukin avoimuusluokka on noin kaksi kertaa avoimempi kuin järjestyksessä edellinen luokka. Siksi käsittelin avoimuutta jatkuvana muuttujana tilastollisissa analyyseissa.

Koska avoimuus kuvaa kasvupaikan valoisuutta vain karkeasti, luonnehdin lisäksi istutetun tammen mikrohabitaatin avoimuutta määrittämällä digitaalisesta valokuvasta avoimen taivaan osuuden, jota kutsun tässä työssä latvuksen paikalliseksi aukkoisuudeksi. Otin valokuvat Canon PowerShot G3 -digitaalikameralla puun latvan kohdalta suoraan ylöspäin. Käytin vakiosuurennosta ja -tarkennusta. Linssin avauskulma on vaakatasossa  $53,1^\circ$  ja pystytasossa  $41,6^\circ$ , joten kuva kattaa esimerkiksi 20 metrin korkeudessa 20 m x 15 m -kokoisen alan (kuvasuhde 4:3). Laskin taivaan osuuden kuvan pikselialasta SKYCOUNT-ohjelmalla (Atte Moilanen, julkaisematon).

Yleensä aukkoisuudella tarkoitetaan kalansilmäkuvasta tai LAI-2000-mittalaitteella mitattua latvuksen kokonaisaukkoisuutta (esim. Machado & Reich 1999), joka huomioi kasvuston läpäisevyyden kaikissa suuntakulmissa. Edellä määrittelemäni aukkoisuustunnus on kattavuudeltaan suppeampi mutta aineiston sisällä vertailukelpoinen mikrohabitaatin valoisuuden tunnusluku. Yhdistettynä paikan yleiseen avoimuuteen se kuvaa arvioni mukaan riittävän tarkasti istutetun puun kasvupaikan valo-oloja.

### *Maaperän happamuus*

Kasvupaikan maaperän happamuutta kuvaavan pH-arvon määrittämiseksi otin kahdesta kohtaa tammen ympäriltä maanäytteen maan pintaosasta noin 10 cm:n syvyyteen. Otin maanäytteet 30 cm:n etäisyydeltä puusta, jotta ne kuvastaisivat kasvupaikan alkuperäistä

maaperää eivätkä puun mukana siirtynyttä maata. Säilytin maanäytteet maastojakson ajan avonaisissa muovipurkeissa huoneenlämmössä; myöhemmin kuivasin ne lämpökaapissa (40 °C, 48 h) ja siirsin kylmiöön. Ennen mittausta jauhoin näytteet pääsääntöisesti myllyllä ja yhdistin samoista paikoista otetut näyteparit kokoomanäytteiksi. Mittasin pH-arvon 1:2,5-tilavuussuhteisesta maa – 0,01 M CaCl<sub>2</sub> -lietoksesta (Ryti 1965), josta oli ensin suodatettu pois näkyvä karike. Tein kustakin kokoomanäytteestä kaksi rinnakkaislietosta. Käytin mittauksissa Orion PerpHecT(R) Ross(R) -pH-mittaria ja Sure-flow(TM)-yhdistelmäelektrodia. Laskin kasvupaikan happamuuden tunnusluvun rinnakkaismittausten pH-arvojen keskiarvona. Näytteiden pH-arvot vaihtelivat välillä 2,86–5,30, ja suurin poikkeama rinnakkaismittausten välillä oli 0,13 yksikköä (keskiarvo 0,02). On huomioitava, että CaCl<sub>2</sub>-lietokseen perustuva mittaus antaa tyypillisesti 0,2–0,5 yksikköä matalamman arvon kuin mittaus vesilietoksesta (Brady & Weil 2008: 373). Lisäksi näytteet olivat maan pintaosasta ja koostuivat pääosin humuksesta, jonka pH-arvo on syvemmällä olevaa maata alhaisempi.

### *Nisäkäslaidunnus*

Aiempien Wattkastissa tehtyjen tammiseurantojen perusteella oli odotettavissa, että karjan ja riistan (lähinnä metsäkauriin ja hirven) laidunnus vaikuttaa tammien kuntoon. Laidunnusta voidaan pitää paikallisena ympäristötekijänä, koska laidunnustiheys vaihtelee saaren eri osissa. Määritin laidunnuksesta aiheutuneiden vaurioiden määrän ja laajuuden perusteella kullekin puulle laidunnusasteen: eläville puille erikseen aiempina vuosina ja kuluvana kasvukautena tapahtuneelle laidunnukselle, kuolleille puille vain aiempina vuosina tapahtuneelle laidunnukselle (taulukko 2.1). Erittelin eri vuosina tapahtuneen laidunnuksen, koska oletin, että puun selviytymiseen on vaikuttanut lähinnä aiempien vuosien laidunnus, kun taas puun kunto on yhteydessä ennen kaikkea saman kasvukauden aikana tapahtuneeseen laidunnukseen. Koska määritetyt laidunnusasteet ovat jatkuvia karkean logaritmisella asteikolla, käsittelin niitä tilastollisissa analyyseissä jatkuvina muuttujina.

Taulukko 2.1. Laidunnusasteen määrittämisessä käytettyjen asteikkojen kuvaus.

Aste	Laidunnus aiempina vuosina	Laidunnus vuonna 2009
0	ei jälkiä	ei jälkiä
1	puun muoto muuttunut vähän	1-3 versoa syöty
2	puun muoto muuttunut huomattavasti	> 3 versoa mutta < 50 % versoista syöty
3	-	≥ 50 % versoista syöty

### 2.3. Puun sijainti maisemassa

Voidakseni arvioida kasvupaikan sijainnin vaikutusta tammen menestymiseen määritin istutettujen puiden kytkeytyneisyyden Wattkastin luontaisiin tammiin. Kytkeytyneisyys kuvastaa istutettujen puiden kasvupaikoille kohdistuvan dispersaalin todennäköisyyttä. Käyttämäni indeksi perustuu Hanskin (1994) insidenssifunktiomallin kytkeytyneisyysindeksiin, jonka mukaan metapopulaation yksittäisen elinympäristölaikun  $i$  kytkeytyneisyys määräytyy ympäröivien laikkujen  $j$  koon ja laikkujen keskinäisten etäisyyksien perusteella:

$$S_i = \sum_{j \neq i} \exp(-\alpha d_{ij}) A_j, \text{ jossa} \quad (1)$$

$A_j$  = laikun koko ( $\text{m}^2$ )

$d_{ij}$  = laikkujen  $i$  ja  $j$  välimatka (m)

$\alpha$  = dispersaalin onnistumisen leviämisetäisyyteen suhteuttava vakio

Kytkeytyneisyyttä määrittäessäni tarkastelin istutetun tammen kasvupaikkaa ja luontaisia tammia pistemäisenä laikkuna. Oletin, että paikalle  $i$  (istutetun puun kasvupaikka) kohdistuvan dispersaalin todennäköisyys riippuu paikan etäisyydestä luontaisiin tammiin  $j$  ja luontaisien tammien pituudesta  $h_j$  (metreinä). Puun pituus on yhteydessä sen ikään ja siten tuotettujen terhojen määrään. Käytin  $\alpha$ :n arvona  $1/250$ :tä, eli oletin dispersaalin todennäköisyyden puolittuvan 250 m:n matkalla. Oletus on suuruusluokaltaan realistinen (T. Roslin, suull. ilm.), ja käytetty indeksi on lisäksi robusti  $\alpha$ :n suhteen (Hanski 1999: 217, Roslin & Koivunen 2001). Termi  $d_{ij}$  on istutetun puun  $i$  etäisyys (metreinä) luontaiseen tammeen  $j$ .  $S_i$ -indeksin kaava (1) saa siis muodon

$$S_i = \sum_{j \neq i}^{1876} \exp\left(-\frac{1}{250} d_{ij}\right) h_j. \quad (2)$$

Eksponenttitermi antaa suurimman painoarvon lähimpänä tarkastelupuuta sijaitseville luontaisille puille. Kytkeytyneisyyksiä laskiessani huomioin kaikki Wattkastissa kasvavat luontaiset tammet ( $N = 1876$ ). Laskin kytkeytyneisyysindeksit  $S_i$ -ohjelmalla (© Atte Moilanen 2000).

## 2.4. Tilastolliset menetelmät

### 2.4.1. Istutettujen puiden selviytyminen ja kunto

Arvioin paikallisten ympäristötekijöiden ja puun sijainnin vaikutusta istutettujen puiden selviytymiseen ja kuntoon yleistetyillä lineaarisilla malleilla. Usean selittäjän malleissa selittävien muuttujien väliset riippuvuudet aiheuttavat usein ongelmia mallin sovituksessa (Ranta ym. 2005: 420). Selittäjien välinen riippuvuus voi ilmetä mm. niiden parittaisina korrelaatioina. Mallin tulkinnan kannalta on lisäksi parempi, että selittäviä muuttujia on vain muutama (Grafen & Hails 2002: 190). Siksi tarkastelin aluksi hajontakuvien avulla ympäristötekijöiden keskinäisiä korrelaatioita sekä tekijöiden yhteyttä puun selviytymiseen ja kuntoon. Valitsin malleihin selittäviksi muuttujiksi mahdollisimman pienen joukon keskenään korreloitumattomia ympäristötekijöitä, jotka graafisen tarkastelun perusteella olivat ainakin jossain määrin yhteydessä vasteisiin. Muiden tekijöiden vaikutusta puun kuntoon ja selviytymiseen en testannut tilastollisesti, koska niiden ja vasteiden välillä ei graafisessa tarkastelussa havaittu yhteyttä.

Vastemuuttujissa, eli puun selviytymisessä ja kunnossa, ei ollut juurikaan merkkejä spatiaalisesta autokorrelaatiosta (vrt. kuvat 3.1 ja 3.2), joten käsittelin havaintopisteitä (istutetut puut) toisistaan riippumattomina.

#### *Selviytymismalli*

Sovitin tammen selviytymiselle yleistetyn lineaarisen mallin ("selviytymismalli") olettaen vastemuuttujan (elävien tammien lukumäärä) binomijakautuneeksi ja käyttäen logit-linkki-funktiota. Malli estimoii selittävien muuttujien arvojen perusteella odotusarvon tammen selviytymistodennäköisyydelle (vrt. Sokal & Rohlf 1995: 767). Ympäristötekijöistä käytin selittäjinä paikallista aukkoisuutta, pH:ta, aluskasvillisuuden keskikorkeutta ja aiempien vuosien laidunnusastetta.

Koska selittäjien optimaalisesta järjestyksestä ei ollut etukäteen käsitystä, testasin selittäjien merkitsevyyden tyypin 3 analyysillä. Selvittääkseni, parantaako puun sijainnin huomioiminen mallin selityskykyä, lisäsin kytkeytyneisyyden viimeiseksi selittäjäksi kaikki ympäristötekijät sisältävään malliin ja testasin selittäjien merkitsevyyden tyypin 1 analyysillä. Tyypin 3 analyysi ei huomioi selittävien muuttujien järjestystä, kun taas tyypin 1 analyysi huomioi



järjestyksen<sup>2</sup>. Eliminoin siis ensin paikallisten ympäristötekijöiden vaikutuksen puun selviytymiseen ja vasta sitten tarkastelin puun sijainnin vaikutusta. Lopulliseen malliin valitsin tilastollisesti merkitsevät selittäjät.

### *Kuntomalli*

Sovitin tammen kunnolle yleistetyn lineaarisen mallin ("kuntomalli") käyttäen vastemuuttujana versojen lukumäärää, koska se kuvasi puun silmämääräistä kuntoa viiden pisimmän verson keskipituutta paremmin. Oletin vasteen Poisson-jakautuneeksi ja käytin logaritmista linkkifunktiota. Malli estimoி selittävien muuttujien arvojen perusteella odotusarvon versojen lukumäärälle. Rakensin mallin samalla periaatteella kuin selviytymismallin: ensin käytin selittäjinä vain ympäristötekijöitä (aukkoisuus, pH, aluskasvillisuuden keskikorkeus ja laidunnusaste vuonna 2009), joiden merkitsevyyden testasin tyypin 3 analyysillä; sitten lisäsin viimeiseksi selittäjäksi kytkeytyneisyyden, jonka merkitsevyyden testasin tyypin 1 analyysillä. Koska aineistossa oli ylihajontaa, eli mallin jäännösvaihtelu oli alun perin oletettua jakaumaa (Poisson-jakauma) suurempi, jäännösvaihtelua kuvaava devianssi (ks. Collett 2003: 68) estimoitiin suoraan aineistosta eikä teoreettisen jakauman kautta. Rakensin mallit SAS/STAT-ohjelmiston (versio 9.1.3; SAS Institute Inc., Cary, Pohjois-Carolina, Yhdysvallat) GENMOD-proseduurilla.

#### **2.4.2. Habitaattimalli Wattkastin tammille**

Selvittääkseni, mitkä tekijät vaikuttavat tammen nykyesiintymiseen Wattkastissa, loin saaren tammille habitaattimallin. Käytin habitaattimallissa samaa aineistoa kuin kunto- ja selviytymismalleissa: jaoin istutettujen puiden kasvupaikat ( $n = 98$ ) niihin, joissa tammi nykyisin esiintyy, ja niihin joissa se ei esiinny. Rajana käytin etäisyyttä lähimpään luontaiseen tammeen. Jos etäisyys oli korkeintaan 25 m, tulkitsin paikan tammen nykyiseksi kasvupaikaksi. Jos etäisyys oli suurempi, en laskenut paikkaa nykyiseksi kasvupaikaksi. Oletin vastemuuttujan (tammen nykyisten kasvupaikkojen määrä) binomijakautuneeksi ja käytin logit-linkkifunktiota. Tämä yleistetty lineaarinen malli estimoி selittävien muuttujien arvojen perusteella odotusarvon todennäköisyydelle, että paikassa kasvaa tammi.

---

<sup>2</sup> Testaus perustui tässä uskottavuusosamääriin: tyypin 3 analyysi vastaa tyypin III neliösummiin ja tyypin 1 analyysi vastaa tyypin I neliösummiin perustuvaa merkitsevyytestausta (SAS Institute Inc. 2004: 1615).

Tarkastelin ensin, selittääkö pelkkä latvuksen paikallinen aukkoisuus tammen nykyisen esiintymisen. Aukkoisuus oli ainoa tilastollisesti merkitsevä selittäjä tammen selviytymiselle (vrt. taulukko 3.1), ja tämän lähestymistavan tarkoitus oli selvittää, vaikuttavatko istutettujen puiden menestymiseen ja tammen luontaiseen esiintymiseen samat tekijät. Lisäksi sovitin tammen esiintymiselle vaihtoehdoisen mallin, jossa käytin selittäjinä paikan avoimuutta, pH:ta, aluskasvillisuuden keskikorkeutta sekä aiempien vuosien laidunnusastetta. Oletin, että paikan avoimuus kuvaa kasvupaikan valoisuutta laajemmalla säteellä kuin paikallinen aukkoisuus. Valitsin lopulliseksi habitaattimalliksi näistä vaihtoehdoisista malleista selityskyvyltään paremman ja käytin selittäjinä tilastollisesti merkitseviä tekijöitä. Rakensin myös habitaattimallin SAS/STAT-ohjelman GENMOD-proseduurilla.

### 2.4.3. Mallien tarkkuuden arvioiminen

Arvioin sovitettujen mallien selityskykyä määrittämällä niille Nagelkerken (1991) esittämän yleistetyn selitysasteen (*generalized R<sup>2</sup>*). Toisin kuin klassinen lineaarisen regression selitysaste (ks. Ranta ym. 2005: 379), yleistetty selitysaste on tulkittavissa myös yleistettyjen lineaaristen mallien tapauksessa mallin selittämäksi osuudeksi vastemuuttujan vaihtelusta. Yleistetty selitysaste lasketaan kaavalla

$$R^2 = 1 - \left( \frac{L(0)}{L(\theta)} \right)^{2/n}, \text{ jossa} \quad (3)$$

$L(0)$  = pelkän vakion sisältävän mallin uskottavuus

$L(\theta)$  = estimoidun mallin uskottavuus

$n$  = otoskoko

Logistisilla malleilla (selviytymis- ja habitaattimalli) näin määritellyn selitysasteen maksimi-arvo ei välttämättä ole yksi. Siksi ”raaka” selitysaste (3) jaetaan vielä teoreettisella maksimi-arvollaan, jolloin logistisen mallin yleistetty selitysaste on muotoa

$$R^2 = \frac{1 - \left( \frac{L(0)}{L(\theta)} \right)^{2/n}}{1 - L(0)^{2/n}} \quad (4)$$

Lisäksi arvioin selviytymis- ja habitaattimallien erottelukykyä ROC-käyrän (*Receiver Operator Characteristic*; ks. esim. Fawcett 2006) avulla. Binäärisenä luokittelijana käytettävän mallin erottelukyky kertoo, kuinka hyvin malli kykenee erottelemaan positiiviset ja negatiiviset havainnot (vrt. taulukko 2.2) toisistaan. Jos mallin antamat ennusteet vastaavat havaintoja, malli on tarkka ja sen erottelukyky on hyvä.

Taulukko 2.2. Positiiviset ja negatiiviset tapahtumat eri malleissa. Tapahtuma tarkoittaa tässä havaintoa tai mallin antamaa ennustetta.

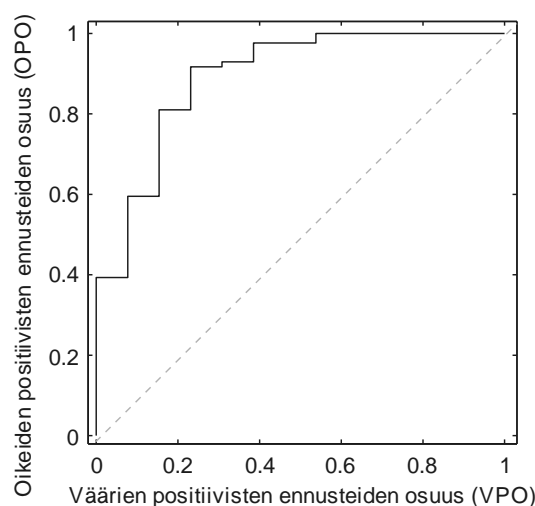
Tapahtuma	Selviytymismalli	Habitaattimalli
positiivinen	puu on elossa	paikka on tammen nykyinen kasvupaikka
negatiivinen	puu on kuollut	paikka ei ole tammen nykyinen kasvupaikka

Usein ennusteiden luokittelun ongelmana on vaihtokauppa: mitä useampi positiivinen tapahtuma luokitellaan oikein eli positiiviseksi, sitä useampi negatiivinen tapahtuma luokitellaan myös positiiviseksi. Optimaalista luokittelua voidaan etsiä tarkastelemalla mallin erottelukykyä eri kynnsarvoilla. Kynnsarvo on ennalta määrätty arvo, jonka perusteella mallin estimoima todennäköisyys positiiviselle tapahtumalle tulkitaan positiiviseksi tai negatiiviseksi ennusteeksi. Käytännössä aineisto mahdollistaa niin monta erilaista kynnsarvoa kuin malli estimoii erisuuria positiivisen tapahtuman todennäköisyyksiä kaikille havaintoyksiköille aineistossa.

ROC-käyrän muodostamiseksi määritetään kullakin aineiston mahdollistamalla kynnsarvolla oikeiden positiivisten ennusteiden osuus positiivisista havainnoista (OPO) ja väärin positiivisten ennusteiden osuus negatiivisista havainnoista (VPO). Saadut osuudet piirretään hajontakuvana (OPO pystyakselilla, VPO vaakakselilla), jossa kutakin kynnsarvoa vastaa yksi piste. Kun pisteet yhdistetään janoilla, muodostuu ROC-käyrä (kuva 2.3). Mitä lähempänä käyrän piste on kuvaajan vasenta yläkulmaa (iso OPO, pieni VPO) sitä parempi mallin erottelukyky tällä kynnsarvolla on. Käytännössä optimaalisen kynnsarvon valintaan vaikuttaa myös luokittelun tavoite: lääketieteellisellä testillä on tärkeää havaita kaikki positiiviset tapahtumat (taudin kantajat), mutta luonnonsuojelun alueiden valinnassa tärkeämpi tavoite on rajata negatiiviset tapahtumat (soveltumattomat alueet) pois potentiaalisten alueiden joukosta.

En käyttänyt sovittamiani malleja uusien tapausten ennustamiseen enkä siksi määrittänyt malleille optimaalisia kynnyksarvoja. Sen sijaan käytin ROC-käyrän alaista pinta-alaa (KAP) mallien yleisen erottelukyvyn tunnuslukuna: mitä suurempi pinta-ala, sitä erottelukykyisempi malli kokonaisuudessaan on. KAP kertoo todennäköisyyden, että malli liittyy satunnaisesti valittuun positiiviseen havaintoon positiivisemmän ennusteen kuin satunnaisesti valittuun negatiiviseen havaintoon (Fawcett 2006). Jos  $KAP = 0,5$ , eli käyrä on lävistäjäsuora, mallin erottelukyky on yhtä huono kuin satunnaisen arvauksen. Sovitin ROC-käyrät SPSS Statistics -ohjelmalla (versio 17.0; SPSS Inc., Chicago, Illinois, Yhdysvallat).

Malli on optimoitu sen sovittamisessa käytetylle aineistolle, ja siksi mallin tarkkuutta arvioidaan yleensä testaamalla mallia erilliseen havaintoaineistoon. Havaintoaineistoni oli kuitenkin niin pieni ja positiivisten ja negatiivisten havaintojen suhde vastemuuttujissa niin epätasainen (istutetun puun selviytyminen: vrt. kuva 3.1; tammen luontainen esiintyminen kasvupaikalla: vrt. kuva 3.7), etten pystynyt jakamaan aineistoani erillisiksi sovitus- ja arviointiaineistoiksi. Koska sovitettuja malleja ei ollut eikä ole tarkoitus käyttää uusien tapausten ennustamiseen, on tarkkuuden arviointi sovitusaaineiston pohjalta täysin perusteltua. On kuitenkin muistettava, että luonnollisesti selitysaste on tällöin yleensä korkeampi kuin erillisestä aineistosta arviointuna. ROC-käyrä taas voi tässä tapauksessa ennen muuta paljastaa ongelmia mallin rakenteessa tai sovitukseen käytetyssä aineistossa (Elith & Leathwick 2009a).



Kuva 2.3. Esimerkki binäärisenä luokittelijana käytettävän mallin ROC-käyrästä (kuvitteellinen aineisto). Jokainen käyrän kulmapiste vastaa yhtä luokittelun kynnyksarvoa. Mallin erottelukykyä voidaan kuvata käyrän alaisella pinta-alalla (KAP), jonka suuri arvo tarkoittaa hyvää erottelukykyä. Tässä  $KAP = 0,89$ ; mallin erottelukyky on siis hyvä.

### **3. TULOKSET**

#### **3.1. Istutettujen puiden selviytyminen ja kunto**

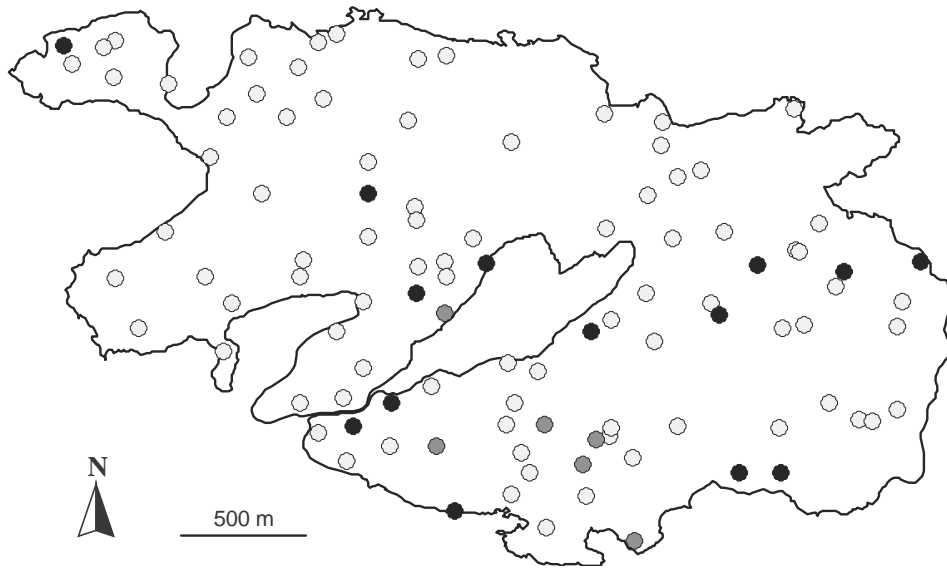
Istutetuista 104 puusta löytyi syksyn 2009 kartoituksessa 98 (94 %). Puiden löytämistä vaikeutti niiden pieni koko ja keskimäärin huono kunto. Koska etsintätarkkuus kuitenkin oli suuri, on luultavaa, että aineiston ulkopuolelle jääneet kuusi puuta ovat kuolleet. Keskimäärin puut olivat selviytyneet hyvin: viisi vuotta kokeen perustamisen jälkeen löydettyistä puista elossa oli 84 (86 %), ja vain 14 puuta (14 %) oli kuollut (kuva 3.1).

Puiden kasvu istutuskokeen aikana oli ollut vähäistä: niiden keskipituus syksyllä 2009 oli n. 90 cm ja suurin pituus 160 cm (vrt. istutuspituus 80–120 cm). Vaikka pituustiedot ovat osittain epäluotettavia (useiden puiden latva oli poikki), yleisarvio puiden kokoluokasta lienee luotettava. Versojen määrä eläväksi tulkituissa puissa oli yleensä alhainen (keskiarvo  $17,4 \pm$  SD 14,1; vaihteluväli 2–70), eikä versomäärän vaihtelussa eri puolilla saarta havaittu juurikaan säännönmukaisuutta (kuva 3.2). Viiden pisimmän verson keskipituus ei ollut yhteydessä puun silmämääräiseen kuntoon eikä versojen määrään.

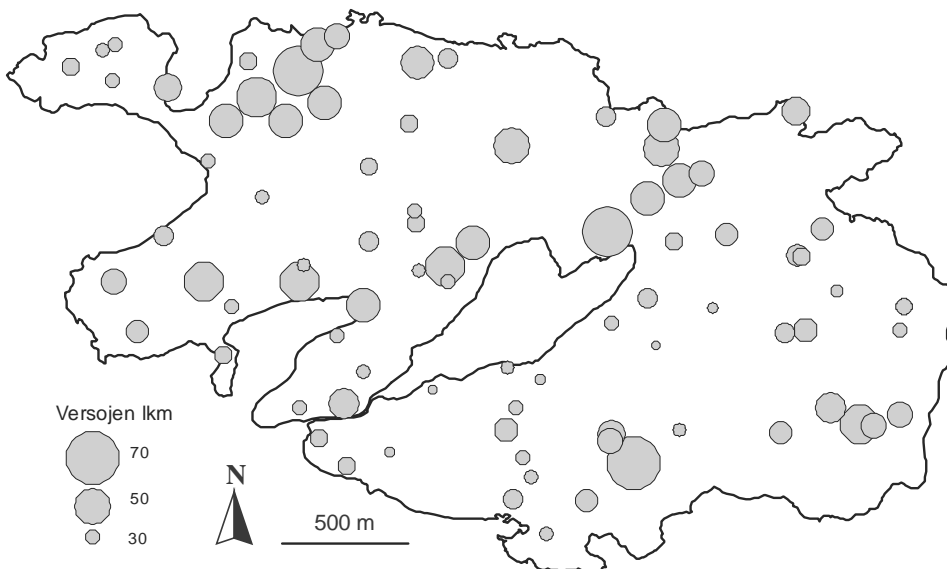
#### **3.2. Ympäristötekijöiden vaikutus istutetun puun menestymiseen**

Mitatuista ympäristötekijöistä latvuksen paikallisella aukkoisuudella, pintamaan pH:lla ja aluskasvillisuuden keskikorkeudella oli graafisen tarkastelun perusteella yhteys istutetun puun selviytymiseen (kuva 3.3). Laidunnus oli jossain määrin yhteydessä puun kuntoon (kuva 3.3e). Nämä muuttujat eivät Spearmanin järjestyskorrelaatiokertoimella mitattuna korreloineet keskenään (kaikilla parittaisilla korrelaatiolla  $\rho < 0,28$ ), mikä helpottaa sovitettujen mallien tulkintaa.

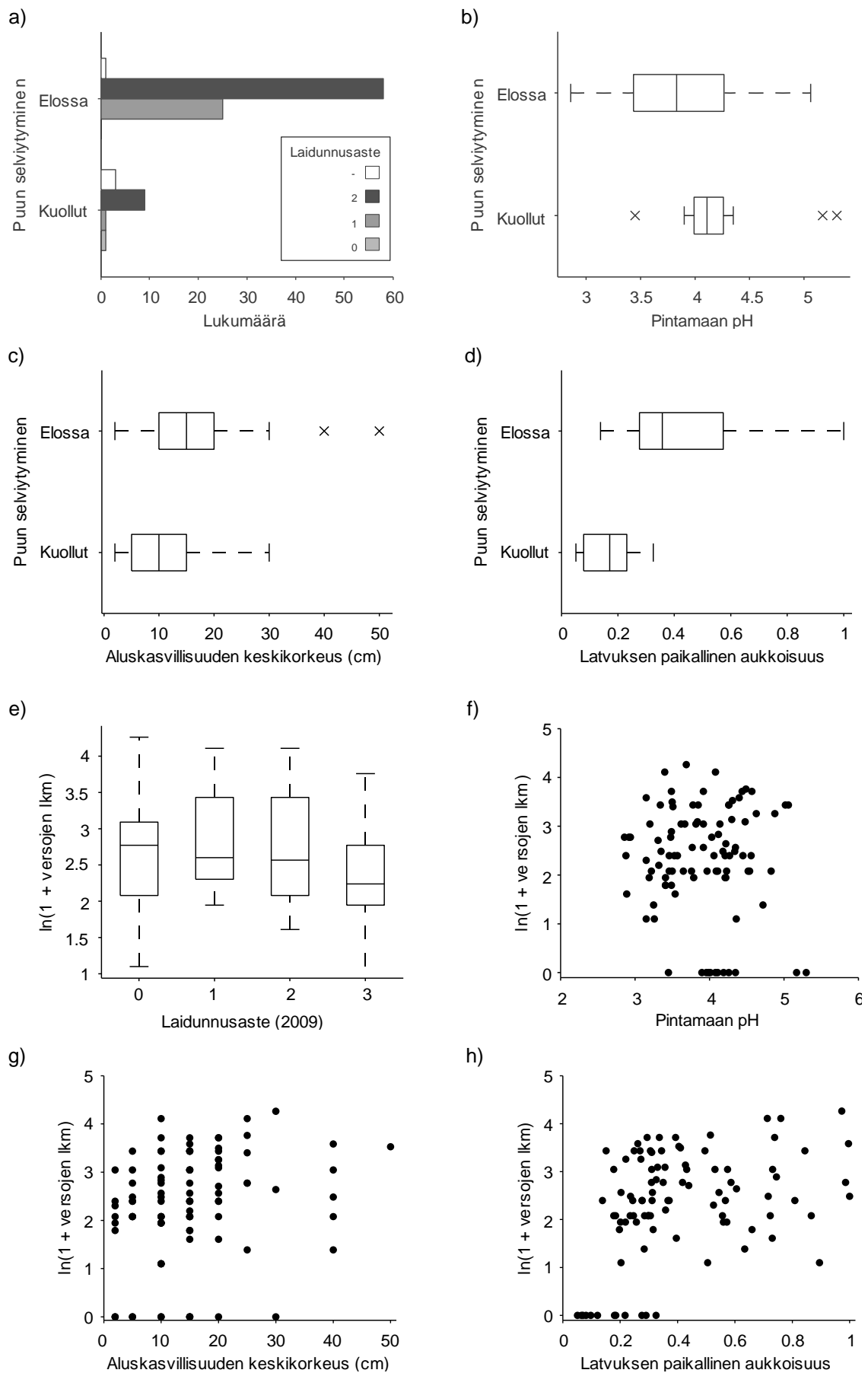
Ympäristötekijöistä nisäkäslaidunnuksen vaikutus puihin oli silmämääräisesti arvioituna huomattava. Aiempina vuosina tapahtunut laidunnus oli vaikuttanut suuresti 67 puun (68 %) muotoon, ja vain yhdessä puussa (1 %) ei havaittu lainkaan jälkiä laidunnuksesta (vrt. kuva 3.3a). Laidunnusasteen jakauma vuonna 2009 oli tasaisempi.



Kuva 3.1. Istutetut puut olivat selviytyneet keskimäärin hyvin. Vaaleat pisteet kuvaavat vuonna 2009 elossa olleita puita ( $n = 84$ ), mustat kuolleita puita ( $n = 14$ ) ja harmaat niitä puita, joita ei löydetty ( $n = 6$ ).



Kuva 3.2. Istutettujen puiden kunnon (kasvuversojen määrän) vaihtelu eri puolilla Wattkastia.



Kuva 3.3. Testattujen ympäristötekijöiden sekä istutetun puun selviytymisen (a–d) ja kunnon (e–h) yhteisvaihtelu. Kuvissa b) – e) laatikoiden keskiviivat kuvaavat mediaania, ala- ja yläviivat ala- ja yläkvartileja, janat vaihteluväliä ja rastit ääreviä havaintoja.

Vain yhdellä tekijällä havaittiin tilastollisesti merkitsevä vaikutus istutetun puun selviytymiseen: mitä suurempi latvuksen paikallinen aukkoisuus oli, sitä todennäköisemmin puu selvisi hengissä (taulukko 3.1 ja 3.2; kuva 3.4). Pelkkä aukkoisuus selittää suuren osan puiden selviytymisessä havaitusta vaihtelusta ( $R^2 = 0,53$ ), ja siihen perustuvan selviytymismallin tarkkuus on melko hyvä (kuva 3.5). Muilla testatuilla ympäristötekijöillä ei ollut tilastollisesti havaittavaa vaikutusta selviytymiseen. Versojen määrällä mitatulle puun kunnolle ei löytynyt yhtään tilastollisesti merkitsevää selittäjää (taulukko 3.3).

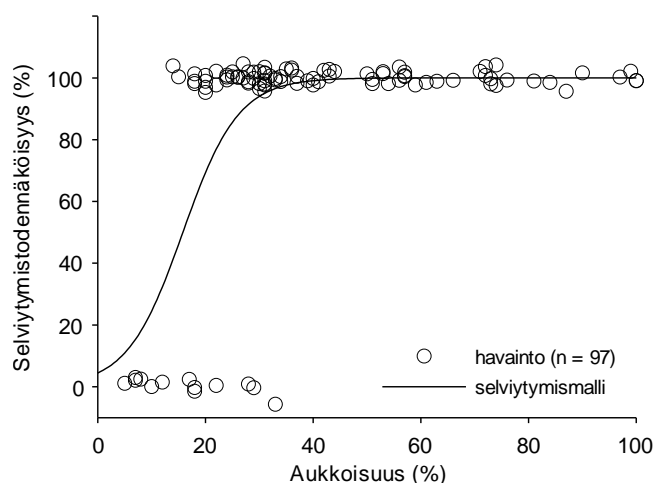
Taulukko 3.1. Yleistetty lineaarinen malli istutetun puun ( $n = 91$ ) selviytymiselle. Mallin jäännösvaihtelua kuvaava devianssi = 36,2;  $df = 85$ .

Selittävä muuttuja	$\chi^2$	df	p
Aukkoisuus	12,99	1	< 0,001
pH	0,57	1	0,451
Laidunnusaste (aiemmat vuodet)	0,63	1	0,427
Aluskasvillisuuden korkeus	0,07	1	0,791

Taulukko 3.2. Lopullinen selviytymismalli istutetuille tammille ( $n = 97$ ). Mallin devianssi = 43,4;  $df = 95$ .

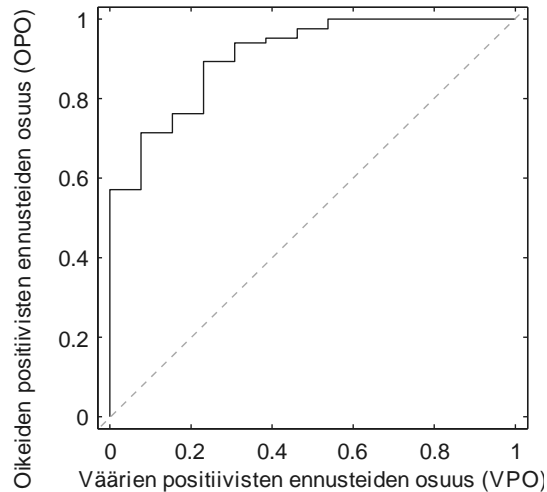
Selittäjä	Parametrit			Merkitsevyys		
	Kerroin	Keskivirhe	Vetosuhde <sup>1</sup>	$\chi^2$	df	p
(Vakio)	-3,07	1,18	-	-	-	-
Aukkoisuus	0,19	0,53	1,21	33,01	1	< 0,001

<sup>1</sup> Vetosuhde (*odds ratio*) ilmoittaa vastetodennäisyyttä  $p$  vastaavassa vedossa (*odds*) tapahtuvan muutoksen, kun selittävän muuttujan arvo muuttuu yhden yksikön. Veto on vasteen tapahtumisen ja tapahtumatta jäämisen todennäköisyyksien suhde,  $p/(1-p)$ . Vetosuhde voidaan siis tulkita mitaksi todennäköisyyksien etäisyydelle (vrt. Rita 2004, Rita & Komonen 2008).



Kuva 3.4. Latvuksen paikallisen aukkoisuuden vaikutus istutetun puun selviytymiseen. Havaintopisteiden todennäköisyyksiin on lisätty pienvälistä satunnaisuutta päällekkäisten pisteiden erottamiseksi; oikeasti havaintojen todennäköisyys on joko 0 % (kuollut) tai 100 % (elossa). Selviytymismallin yhtälö on  $\text{logit } P(\text{puu elossa}) = -3,1 + 19,4 \times \text{aukkoisuus}$ .





Kuva 3.5. Mallin erottelukykyä kuvaava ROC-käyrä (*Receiver Operator Characteristic*) selviytymismallille. Käyrän alainen pinta-ala KAP = 0,91 (SE = 0,04), eli mallin erottelukyky on hyvä.

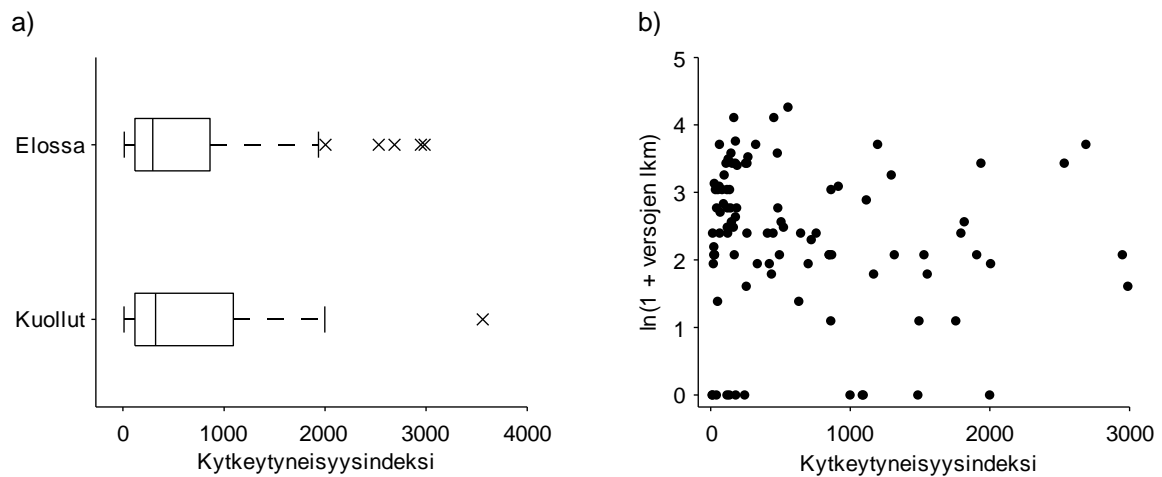
Taulukko 3.3. Yleistetty lineaarinen malli istutetun puun ( $n = 84$ ) kunnolle (versojen määrälle). Mallin selitysaste  $R^2 = 0,022$  ja aineistosta estimoitu<sup>1</sup> devianssi = 714,5; df = 78.

Selittävä muuttuja	$\chi^2$	df	p
Aukkoisuus	2,53	1	0,112
pH	2,33	1	0,127
Laidunnusaste (2009)	1,86	1	0,173
Aluskasvillisuuden korkeus	1,86	1	0,173

<sup>1</sup> Ks. selitys luvun 2.4.1 lopussa.

### 3.3. Sijainnin vaikutus istutetun puun menestymiseen

Istutetun puun sijainti maisemassa ei selittänyt sen menestymistä: kun ympäristötekijöiden vaikutus oli ensin eliminoitu, kytkeytyneisyydellä ei ollut havaittavaa vaikutusta puun selviytymiseen ( $\chi^2 = 0,08$ ; df = 79;  $p = 0,78$ ; kuva 3.6a) eikä kuntoon ( $\chi^2 = 0,17$ ; df = 78;  $p = 0,68$ ; kuva 3.6b).



Kuva 3.6. Kasvupaikan kytkeytyneisyyden ja a) istutetun puun selviytymisen sekä b) kunnon yhteisvaihtelu. Kuvassa a) laatikoiden keskiviivat kuvaavat mediaania, ala- ja yläviivat ala- ja yläkvartiileja, janat vaihteluväliä ja rastit ääreviä havaintoja. Kuvassa b) ovat mukana vain vuonna 2009 elossa olleet puut.

### 3.4. Habitaattimalli Wattkastin tammille

Tammen luontaiseen levinneisyyteen Wattkastissa näyttäisivät vaikuttavan ainakin osittain eri tekijät kuin istutettujen puiden selviytymiseen ja kuntoon. Latvuksen paikallisella aukkoisuudella, joka oli tärkein istutettujen puiden selviytymiseen vaikuttanut tekijä, ei ollut havaittavaa vaikutusta tammen nykyesiintymiseen saarella ( $\chi^2 = 0,70$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0,40$ ). Kun aukkoisuus korvattiin kasvupaikan avoimuudella ja muiksi selittäjiksi habitaattimalliin otettiin samat ympäristötekijät (pH, laidunnusaste, aluskasvillisuuden korkeus) kuin selviytymis- ja kuntomalleissa, merkittäviksi selittäjiksi nousivat kasvupaikan yleinen avoimuus ja aiempien vuosien laidunnusaste (taulukko 3.4). Vaikutussuunnat olivat odotusten vastaisia: mallin mukaan tammen esiintymistodennäköisyys kasvaa, kun paikan avoimuus pienenee (vrt. selviytymismalli: istutetun puun selviytymistodennäköisyys kasvaa, kun paikan avoimuus lisääntyy) ja istutettuihin puihin kohdistunut laidunnus lisääntyy (kuva 3.7). Lopullinen habitaattimalli on kuvattu taulukossa 3.5.

Habitaattimalli selittää tammen nykyisen esiintymisen huonosti: sen selitysaste on alhainen ( $R^2 = 0,19$ ) ja erottelukyky heikko (ROC-käyrän KAP =  $0,75 \pm SE 0,06$ ; kuva 3.8). Karkeana alarajana hyödylliselle luokittelijalle pidetään arvoa KAP = 0,75 (Elith & Leathwick 2009a, vrt. myös Pearce & Ferrier 2000).

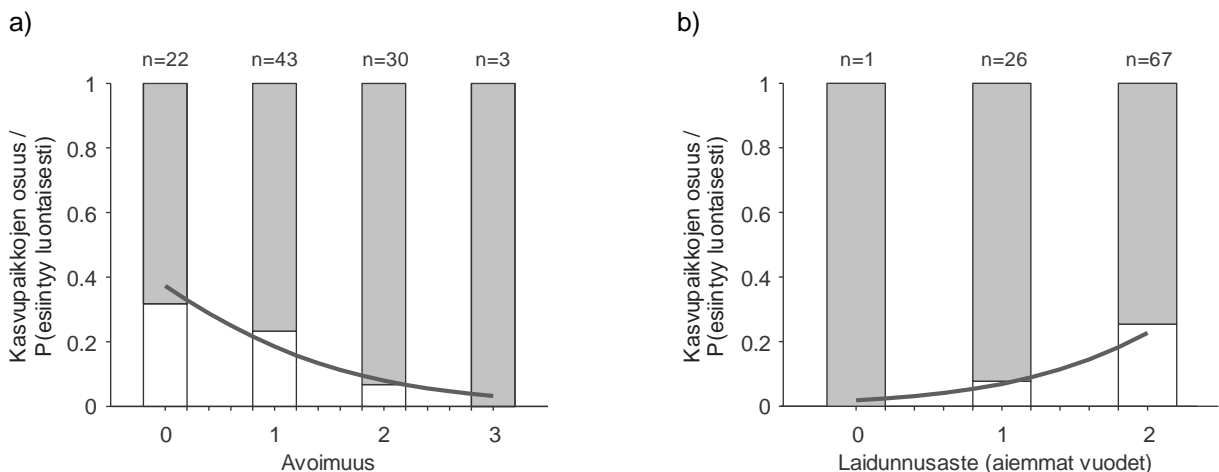
Taulukko 3.4. Yleistetty lineaarinen malli tammen ( $n = 92$ ) luontaiselle esiintymiselle. Mallin jäännös- vaihtelua kuvaava devianssi = 79,7;  $df = 87$ .

Selittävä muuttuja	$\chi^2$	df	p
Avoimuus	5,33	1	0,021
pH	0,09	1	0,769
Laidunnusaste (aiemmat vuodet)	4,01	1	0,045
Aluskasvillisuuden korkeus	0,18	1	0,674

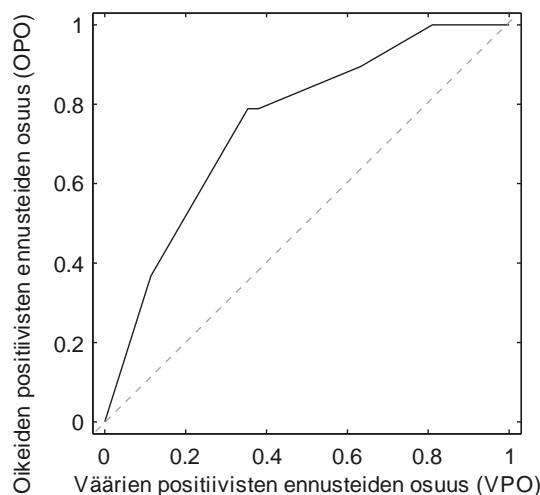
Taulukko 3.5. Lopullinen habitaattimalli Watkastin tammille ( $n = 94$ ). Mallin devianssi = 82,7;  $df = 91$ .

Selittäjä	Parametrit			Merkitsevyys		
	Kerroin	Keskivirhe	Vetosuhde <sup>1</sup>	$\chi^2$	df	p
(Vakio)	-2,86	1,51	-	-	-	-
Avoimuus	-0,96	0,38	1,46	7,35	1	0,007
Laidunnusaste (aiemmat vuodet)	1,38	0,77	2,17	4,29	1	0,038

<sup>1</sup> Ks. selitys taulukon 3.2 yhteydessä.



Kuva 3.7. Habitaattimallin perusteella kasvupaikan sulkeutuneisuus (a) ja paikalla kasvavan istutetun puun korkea laidunnusaste (b) lisäävät todennäköisyyttä, että tammi esiintyy paikalla luontaisesti. Pylväät kuvaavat havainnoita tammen luontaisesta esiintymisestä: valkoinen väri kuvaa luontaisten kasvupaikkojen osuutta kussakin selittäjän luokassa ja harmaa niiden paikkojen osuutta, joissa ei havaittu luontaista tammaa. Kyseiseen selittäjän luokkaan kuuluvien kasvupaikkojen määrä on merkitty pylvään yläpuolelle. Käyrä kuvaa habitaattimallin mukaista vastetta esiintymisessä, kun toinen selittäjä (avoimuuden tapauksessa laidunnus; laidunnuksen tapauksessa avoimuus) on vakioitu keskiarvokseen.



Kuva 3.8. Mallin erottelukykyä kuvaava ROC-käyrä (*Receiver Operator Characteristic*) habitaattimallille. Käyrän alainen pinta-ala KAP = 0,75 (SE = 0,06), eli habitaattimallin erottelukyky on alhainen.

#### 4. TULOSTEN TARKASTELU

Tutkimukseni päätulokset ovat, että tammi menestyy Wattkastissa istutettuna myös sellaisissa elinympäristöissä, joissa se ei tällä hetkellä esiinny luontaisesti, ja ettei kasvupaikan sijainti suhteessa luontaisiin tammikasvustoihin vaikuta tammen menestymiseen uudessa elinympäristössä. Istutettujen puiden menestymiseen ja tammen luontaiseen esiintymiseen maisemassa näyttäisivät vaikuttavan ainakin osittain eri tekijät, sillä ympäristötekijät selittivät melko hyvin istutettujen puiden menestymisessä havaitun vähäisen vaihtelun mutta heikommin luontaisten puiden nykyisen esiintymiskuvion. Nämä tulokset viittaavat siihen, että tammen nykyistä levinneisyyttä Wattkastissa rajoittaa pikemminkin lajin leviämiskyky kuin sopivien elinympäristöjen tilajakauma. Lisäksi tutkimukseni osoittaa, että yhdistämällä habitaattimallinnukseen kokeellinen lähestymistapa saadaan realistisempi kuva lajin levinneisyyttä rajoittavista tekijöistä kuin tarkastelemalla pelkästään ympäristötekijöiden vaikutusta lajin esiintymiseen.

##### 4.1. Leviämiskyky rajoittaa tammen alueellista levinneisyyttä Wattkastissa

Havainnoivassa habitaattimallinnuksessa eli lajin esiintymiskuvioon vaikuttavien tekijöiden tutkimisessa habitaattimallien avulla kiinnostuksen kohteena on lajin luontainen esiintyminen suhteessa ympäristötekijöihin. Taustalla on oletus, että lajille soveltuvien elinympäristöjen tilajakauma määrää lajin esiintymiskuvion. Jos habitaattimalli selittää lajin esiintymisen hei-

kosti, kuten tässä tutkimuksessa, ongelmana saattaa olla joko taustaoletuksen toteutumattomuus tai väärin valitut selittävät ympäristötekijät (vrt. Elith & Leathwick 2009a). Käyttämällä habitaattimallin rinnalla kokeellista lähestymistapaa pystyin osoittamaan, että Watkastin tammi syy mallin heikkoon selityskykyyn on taustaoletuksen toteutumattomuus: tammi menestyy saareissa istutettuna myös sellaisissa paikoissa, joissa se ei nykyisin kasva.

Tammen menestymisen mahdollistavien elinympäristöjen rajallinen määrä ei siis tulosteni perusteella ole sen alueellista levinneisyyttä rajoittava tekijä Watkastissa. Sen sijaan rajoite saattaa olla joidenkin kasvupaikkojen saavutettavuudessa. Tässä tapauksessa kyse olisi suodatinmallin historiallisesta suodattimesta (vrt. kuva 1.1); tammi ei ole onnistunut leviämään näille paikoille lainkaan. Esimerkiksi pieni terhosato tai levittäjäeläinten liikkeet voivat rajoittaa tammen leviämistä nykyisten esiintymien ulkopuolelle. Toisaalta tammi on saattanut hävitä osalta paikoista, joissa se on aiemmin luonnostaan esiintynyt. Tällöin kyse saattaa olla metapopulaatiodynamiikkaan verrattavissa olevasta leviämisen- ja häviämisenopeuden epätasapainosta: asuttamattomilla paikoilla häviäminen on uusien yksilöiden rekrytoitumista nopeampaa. Seuraavaksi tarkastelen eri vaihtoehtojen todennäköisyyttä tammen huonon leviämiskyvyn aiheuttajana Watkastissa.

Tammi alkaa tuottaa terhoja tehokkaasti vasta 50–60-vuotiaana, ja sato on suurimmillaan 80–100 vuoden iässä (Skult 1965). Useiden muiden suurisiemenisten eläinlevitteisten puiden tavoin tammen siementuotannossa on huomattavia vuosittaisia, populaation sisällä synkronoituneita vaihteluita (Silvertown & Charlesworth 2001: 168–169). Hyviä terhovuosia on suunnilleen viiden–seitsemän vuoden välein (Skult 1965), ja suurin osa siementaimista rekrytoituu tällaista huippuvuotta seuraavana vuonna (Frost 1997). Levinneisyysalueen pohjoisrajalla kasvukauden lyhyys voi vaikeuttaa tammen terhotuotantoa, koska kylminä kesinä terhot eivät välttämättä ehdi valmistua (Kontinen 1995: 5). Lisäksi terhojen joutuminen levittäjäeläinten ja muiden siemensyöjien ravinnoksi verottaa niiden määrää (esim. Frost 1997). Watkastissa on kuitenkin havaittu viime vuosina suhteellisen runsaasti pieniä tammentaimia (T. Roslin, suull. ilm.), joten terhojen pieni kokonaismäärä tuskin rajoittaa tammen alueellista levinneisyyttä.

Ruotsalainen Ingela Frost tutki väitöskirjassaan 1990-luvulla tammen rekrytoitumista erilaisissa elinympäristöissä ja levittäjäeläinten vaikutusta rekrytoitumiseen. Hän havaitsi, että eläinten liikkeet ja erityisesti terhojen kätkemiseen liittyvä käyttäytyminen vaikuttavat merkittävästi tammen leviämiseen, mikä ilmeni tammen kasautuneena tilajakaumana (Frost

1997, Frost & Rydin 2000). Frostin mukaan levittäjäeläinten rooli tammen rekrytoitumisessa saattaa jopa olla suurempi kuin kasvupaikan mikrohabitaatin, joskin eri tekijöiden suhteellinen merkitys vaihtelee eri elinympäristöissä (Frost 1997). En tarkastellut tässä tutkimuksessa tammen rekrytoitumista, mutta havaitsemani ero mikrohabitaatin vaikutuksessa luontaisiin ja istutettuihin puihin (vrt. luku 4.2) viittaa rekrytoitusvaiheen jonkinasteiseen rooliin tammen luontaisen esiintymiskuvion määräytymisessä. Levittäjäeläinten rajoittunut liikkuminen voisi siten osittain selittää tammen kasautuneen tilajakauman myös Wattkastissa.

On mahdollista, että Wattkastista löytyy yksittäisiä paikkoja, joihin tammi ei pääse lainkaan leviämään. Koska pieniä tammen taimia on kuitenkin havaittu lähes kaikissa saaren osissa, todennäköisempää on, että tammen alueellisen levinneisyyden rajoite liittyy leviämisen ja häviämisenopeuden epätasapainoon niillä paikoilla, joilla tammi ei nykyisin esiinny. Koko Etelä-Suomen mittakaavassa tammen pirstaleinen nykyesiintyminen on pitkälti ihmisen aikaansaannosta (vrt. Alanen & Osara 1986). Myös Wattkastissa maankäytöllä lienee huomattava negatiivinen vaikutus tammen menestymiseen, koska valtaosa saaresta on ihmisen toimien, kuten metsätalouden ja maanviljelyn, piirissä. Se, kuinka vahvasti tammen nykylevinneisyys on sidoksissa alhaiseen ihmisen aiheuttamaan häiriövaikutukseen menneisyydessä, selviäisi kenties tutkimalla Wattkastin maankäyttöhistoriaa. Alueen aiempaa maankäyttöä kuvaavien aineistojen hankkiminen osoittautui kuitenkin vaikeaksi.

Pääsääntöisesti tulokseni puoltavat hypoteesia, että leviämisrajoite on keskeisin tammen alueellista levinneisyyttä rajoittava tekijä Wattkastissa. On kuitenkin huomattava, ettei istutuskokeen perusteella voida kunnolla arvioida ympäristötekijöiden vaikutusta tammen rekrytoitumiseen, koska Wattkastin tammet olivat istutusvaiheessa ohittaneet jo taimiasteen. Frostin (1997) mukaan tammi kykenee rekrytoitumaan monenlaisissa elinympäristöissä, mutta terhojen itävyys vaihtelee elinympäristöjen välillä: ruotsalaiseen lehtimetsään kylvetyistä terhoista vain harva iti, kun taas havumetsässä itävyysprosentti oli korkea. Lisäksi elinympäristön laatu vaikuttaa syntyvien terhojen määrään ja siten myös tammen paikalliseen uudistumiskykyyn. On siis mahdollista, että myös vaihtelu elinympäristön laadussa on osittain vaikuttanut tammen nykyisen levinneisyyskuvion syntyyn Wattkastissa.

## **4.2. Tammi menestyy monenlaisissa elinympäristöissä**

Tammi on elinympäristövaatimuksiltaan suhteellisen joustava puu (Drakenberg ym. 1991: 25). Se pystyy jaloista lehtipuistamme ainoana kasvamaan savimaalla (Valkonen 1996) ja ajoittain tulvaisilla paikoilla (Rainio 1986b). Itämisvaiheen jälkeen tammi kestää melko hyvin myös maaperän kuivuutta, mikä johtuu luultavasti sen laajasta ja syvälle ulottuvasta juuristosta (Skult 1965). Tammen joustavuus elinympäristönsä suhteen ilmeni myös tässä tutkimuksessa: istutetut tammet selviytyivät keskimäärin hyvin useissa erilaisissa elinympäristöissä. Se, ettei istutetun puun kunnolle löytynyt selittäjiä (vrt. taulukko 3.3), johtui kuitenkin todennäköisemmin käytetyn kuntomitan soveltumattomuudesta kuin siitä, etteivät elinympäristön ominaisuudet juuri vaikuttaisi tammen kuntoon. Kunnan mittarina käyttämäni suuri versomäärä voi havaintojeni perusteella kuvastaa joko hyväkuntoista puuta tai puuta, joka on kuolemaisillaan ja kasvattanut suuren määrän hätäversoja. Seuraavaksi tarkastelen tammen abioottisia ja bioottisia elinympäristövaatimuksia havaintojeni valossa.

### **4.2.1. Abioottinen ympäristö**

Abioottisista ympäristötekijöistä ainoastaan kasvupaikan avoimuudella oli yhteys istutettujen puiden selviytymiseen. Mitä avoimempi puun kasvupaikka oli, sitä suurempi keskimäärin oli puun selviytymistodennäköisyys. Toisaalta selviytymistodennäköisyyden käyrä latvuksen aukkoisuuden funktiona on vahvasti vasemmalle painottunut ja jyrkästi nouseva (vrt. kuva 3.4), eli jo suhteellisen vähäinen valon määrä riitti tammen selviytymiseen. Tulos tukee kirjallisuustietoja, joiden mukaan tammi sijoittuu nuorena valo- ja varjopuiden välimaastoon (esim. Krahl-Urban 1959: 79). Anderssonin (1991) mukaan tammen rekrytoitumistodennäköisyydessä eteläruotsalaisessa lehtimetsässä ei ole eroa valo- ja varjopaikkojen välillä. Sulkeutuneen latvuksen alla itäneet tammen taimet kykenevät sinnittelemään useita vuosia fotosynteesin valokompensaatiopisteessä (Silwertown & Charlesworth 2001: 169). Kasvua ei tällöin tapahdu, mutta latvuksen avautuessa kasvu on nopeaa (Nakashizuka & Numata 1982). Vanhemmiten tammen valontarve kasvaa, ja kunnollisen latvuksen kehittyminen vaatii paljon valoa (Drakenberg ym. 1991: 27).

Habitaattimallin mukaan kasvupaikan avoimuudella on negatiivinen yhteys tammen luontaiseen esiintymiseen Wattkastissa (vrt. taulukko 3.5.). Tämä on ristiriitainen tulos istutettujen puiden selviytymismalliin nähden ja myös siihen nähden, että tammenterhoja levittävät närhet hautaavat terhot pääsääntöisesti avoimille paikoille (Bossema 1979). Yksi selitys ristiriidalle

voisi olla, että keskimäärin luontaiset puut olivat selvästi istutettuja puita vanhempia, ja vanhan puun kasvupaikalla nyt havaittavat ympäristöolot eivät välttämättä ole samanlaiset kuin puun ollessa istutettujen puiden ikäinen. On mahdollista, että nykyiset Wattkastin tammi-esiintymät ovat syntyneet alun perin avoimille kasvupaikoille, jotka ovat kasvillisuuden sukession edetessä sulkeutuneet. Kasvupaikan avoimuus ei siis todennäköisesti pienennä luonnonvaraisen tammen selviytymistodennäköisyyttä, vaan oletettavasti kyse on puhtaasti tilastollisesta korrelaatiosta tammen luontaisen esiintymisen ja kasvupaikan sulkeutuneen sukessiovaiheen välillä.

Puut ovat pitkäikäisiä eliöitä, ja niiden on selvitävä koko siemenvaiheen jälkeinen elinkierrotonsa samalla kasvupaikalla. Tässä tutkimuksessa käytetty istutuskoe kattoi vain pienen osan tammen elämänkierrosta, ja esiintymiskuvion määräytymisessä keskeinen rekrytoitumisvaihe sivuutettiin kokonaan. Tätä taustaa vasten ei ole yllättävää, että istutuskokeesta ja luontaisten puiden aineistosta saatiin erilaisia tuloksia. Luontaisten puiden habitaattimallin pitäisi kuvata istutuskokeeseen perustuvaa selviytymismallia paremmin ympäristötekijöiden vaikutusta tammen koko elämänkiertoon. Toisaalta on mahdollista, että tutkittujen kasvupaikkojen luontaisuuden määrittämisessä käytetty raja (etäisyys luontaiseen tammeen alle 25 metriä) oli niin väljä, että luontaisiksi kasvupaikoiksi on laskettu myös sellaisia mikrohabitaatteja, jotka eivät todellisuudessa mahdollista tammen luontaista esiintymistä.

#### ***4.2.2. Bioottiset vuorovaikutukset***

En tarkastellut tässä tutkimuksessa juurikaan bioottisten vuorovaikutusten yhteyttä tammen esiintymiseen, mutta havaitsemani keskimäärin korkean laidunnusasteen valossa on syytä pohtia tarkemmin laidunnuksen merkitystä tammen selviämiseksi. Yleensä tammea on pidetty melko herkkänä nisäkäslaidunnuksen aiheuttamille vaurioille. Skultin (1965) mukaan pahimmat tammen tuhoeläimet ovat hirvi, jänis, lammas ja lehmä. Laidunnuksen haitallisuus tammele korostuu etenkin taimi- ja nuoruusvaiheessa: Paraisilla karjan laidunnukselta 20 vuoden ajan suojatulla alueella havaittiin 3 555 nuorta tammea, kun samankokoiselta, yhtä kauan laidunnetulta alueelta tammia löytyi vain 114 (Skult 1956).

Yhtä puuta lukuun ottamatta kaikki Wattkastiin istutetut tammet olivat jossain määrin vaurioituneet laidunnuksen seurauksena (vrt. kuva 3.3a). Laidunnuksen aiheuttamien vaurioiden laajuudella ei kuitenkaan havaittu yhteyttä puun selviämiseen. Frost (1997) on raportoinut sa-



mansuuntaisen tuloksen laidunnuksen vähäisestä vaikutuksesta nuorten tammien selviytymiseen laidunnusasteen ollessa keskimäärin korkea. Wattkastissa laidunnuksen vähäinen vaikutus istutettujen puiden menestymiseen voi johtua siitä, että puut olivat jo ohittaneet laidunusherimmän taimivaiheen. Tammi kykenee uudistumaan vakavienkin vaurioiden jälkeen tuottamalla vesoja ns. uinuvista silmuista (Rainio 1986a). Toisaalta on mahdollista, että seuranta-ajan lyhydestä johtuen laidunnuksen negatiivista vaikutusta puun selviämiseen ei ehditty havaita. Istutettuihin puihin kohdistuneen korkean laidunnustason ja tammien luontaisen esiintymistodennäköisyyden välistä positiivista yhteyttä (vrt. taulukko 3.5) on tämän tutkimuksen puitteissa mahdotonta selittää varmasti.

### **4.3. Johtopäätökset**

Tutkimukseni osoitti, että tammelle soveltuvien elinympäristöjen tilajakauma ei määrää lajin alueellista levinneisyyttä Wattkastin saarella, sillä tammelle soveltuvia elinympäristöjä on maisemassa enemmän, kuin missä tammi nykyisin kasvaa. Tulosteni valossa tammien elinympäristön laadussa ei itse asiassa ole suuria vaihteluita saaren sisällä. Tämä on mielenkiintoinen havainto laajemman, tammella eläviin hyönteisiin keskittyvän tutkimushankkeen kannalta, koska se tarkoittaa, ettei tammien hyönteisille tarjoaman ravinnon laadun pitäisi riippua puun eristyneisyydestä Wattkastin tammipopulaatiossa. Siten Wattkastin tammilla aiemmin havaitut yhteydet isäntäpuun sijainnin ja hyönteisten kannanvaihteluiden välillä (esim. Gripenberg & Roslin 2005, Gripenberg ym. 2008, Tack ym. 2010) edustavat todellisia, tilaan sidottuja populaatioprosesseja eivätkä isäntäpuun välittämiä eroja elinympäristön laadussa. Tätä käsitystä tukevat myös suorat havainnot tammien lehtikemiasta ja hyönteisten tilajakau-  
masta eri puolilla maisemaa: aiempien tutkimusten (esim. Gripenberg & Roslin 2005, Roslin ym. 2006, Roslin & Salminen 2008) perusteella nämä eivät juuri vaihtele eri puuyksilöiden välillä.

Tammien nykyistä levinneisyyttä Wattkastissa rajoittaa sen leviämiskyky: leviämisenopeus ei todennäköisesti riitä monin paikoin kumoamaan häiriöiden ylläpitämää häviämisenopeutta. Erityisesti laidunnukseen liittyvä häiriöitiheys on kuitenkin pienentynyt viimeisten 20–30 vuoden aikana, kun karjanpito Wattkastissa on vähentynyt ja karjalaidunten pinta-ala supistunut. Lisäksi paikallisen tammipopulaation kokojakauma on painottunut vahvasti pieniin puihin (Gripenberg ym. 2008), mikä viittaisi tammien voimakkaaseen uudistumiseen maise-

massa viime aikoina. Mikäli häiriötiheys edelleen pienenee, tammi epäilemättä laajentaa levinneisyyttään Wattkastissa.

Kaiken kaikkiaan tutkimukseni osoittaa, miten tärkeää lajien elinympäristövaatimuksia mallinnettaessa on selvittää, vastaako lajin esiintyminen sille soveltuvien elinympäristöjen tilajakaumaa maisemassa. Kasvupaikan ympäristöoloihin perustuva levinneisyysmalli luo tarkan esiintymisennusteen ainoastaan tilanteessa, jossa elinympäristöjen tilajakauma määrää suoraan viivaisesti lajin esiintymiskuvion. Jos lajin esiintyminen kuvastaa dynaamisia häviämis- ja asuttamisprosesseja, jolloin maisemassa on lajille soveltuvia mutta asuttamattomia elinympäristöjä, ympäristöoloihin pohjautuva malli liioittelee lajin levinneisyyttä. Tutkimukseni perusteella havainnoivan ja kokeellisen tutkimuksen yhdistäminen on tällaisessa tapauksessa tehokas keino lajin esiintymisen taustalla olevien prosessien paljastamiseen.

## **KIITOKSET**

Tahdon esittää erittäin lämpimän kiitoksen ohjaajalleni yliopistonlehtori Tomas Roslinille erinomaisesta ohjauksesta ja väsymättömästä kannustuksesta työni kaikissa vaiheissa. Toista ohjaajaani professori Heikki Hännistä tahdon kiittää erityisesti työni loppuvaiheen huolellisesta kommentoimisesta. Kokonaisuudessaan tämän gradun tekeminen on ollut hyvin opettavaista ja ajoittaisesta työläydestään huolimatta myös hauskaa.

Robin Lundellia, Eija Rinnettä ja Timo Saarista kiitän neuvoista, tarvikkeista ja käytännön avusta maanäytteiden analysointivaiheessa. Atte Moilasta kiitän ohjelmista, joita sain käyttää aineiston analysoinnissa. Ayco Tackille ja muille syksyllä 2009 Wattkastin hyönteiskartoituksen osallistuneille kiitokset avusta, seurasta ja ennen kaikkea mökkikeittiön kulinaarisen tason huomattavasta nostamisesta toisella maastoviikolla. Sonjalle iso kiitos tekstin perusteellisesta oikolukemisesta ja lukuisista vinkeistä pitkin matkaa. Sannalle kaunis kiitos kansikuvan taiteilemisesta lyhyellä varoitusajalla. Kiitokset myös matemaattisena tukena toimineelle Markukselle, maastojakson säätiedotteista vastanneelle äidilleni sekä kaikille ystävileni, jotka ovat tavalla tai toisella auttaneet ja kannustaneet minua.

Taloudellisesta tuesta osoitan kiitoksen Suomen Biologian Seura Vanamolle.

## LÄHTEET

- Alanen, A. & Osara, M. 1986: Tammen suojele. — *Sorbifolia* 17: 65–76.
- Andersson, C. 1991: Distribution of seedlings and saplings of *Quercus robur* in a grazed deciduous forest. — *Journal of Vegetation Science* 2: 279–282.
- Beutel, T. S., Beeton, R. J. S. & Baxter, G. S. 1999: Building better wildlife-habitat models. — *Ecography* 22: 219–219.
- Björkman, T., Lillandt, B. & Storränk, B. 1987: *Ädellövsskog: dess vård och skydd*. — Natur och Miljö, Helsinki. 40 s.
- Bossemä, I. 1979: Jays and oaks: an eco-ethological study of a symbiosis. — *Behaviour* 70: 1–117.
- Brady, N. C. & Weil, R. R. 2008: *The nature and properties of soils*. — Prentice Hall, Harlow. 965 s.
- Collett, D. 2003: *Modelling binary data*. — Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, FL. 387 s.
- Drakenberg, B., Ehnström, B. A., Liljelund, L.-E. & Österberg, K. 1991: *Lövskogens naturvärden. Rapport 2946*. — Naturvårdsverket, Solna. 117 s.
- Elith, J. & Leathwick, J. 2009a: Conservation prioritisation using species distribution models. — Teoksessa: Moilanen, A., Wilson, K. A. and Possingham, H. P. (toim.), *Spatial conservation prioritization: quantitative methods and computational tools*: 70–93. Oxford University Press. Oxford. 328 s.
- Elith, J. & Leathwick, J. 2009b: Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. — *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 677–697.
- Fawcett, T. 2006: An introduction to ROC analysis. — *Pattern Recognition Letters* 27: 861–874.
- Feeny, P. 1970: Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. — *Ecology* 51: 565–581.
- Frost, I. 1997: *Dispersal and establishment of Quercus robur. Importance of cotyledons, browsing and competition*. — Vaitöskirja. Uppsalan yliopisto, Uppsala.
- Frost, I. & Rydin, H. 2000: Spatial pattern and size distribution of the animal-dispersed tree *Quercus robur* in two spruce-dominated forests. — *Écoscience* 7: 38–44.
- Grafen, A. & Hails, R. 2002: *Modern statistics for the life sciences*. — Oxford University Press, Oxford. 351 s.
- Gripenberg, S. & Roslin, T. 2005: Host plants as islands: Resource quality and spatial setting as determinants of insect distribution. — *Annales Zoologici Fennici* 42: 335–345.
- Gripenberg, S., Ovaskainen, O., Morriën, E. & Roslin, T. 2008: Spatial population structure of a specialist leaf-mining moth. — *Journal of Animal Ecology* 77: 757–767.

- Gurevitch, J., Scheiner, S. M. & Fox, G. A. 2006: *The ecology of plants*. — Sinauer Associates, Sunderland, MA. 574 s.
- Hanski, I. 1991: Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 17–38.
- Hanski, I. 1994: A practical model of metapopulation dynamics. — *Journal of Animal Ecology* 63: 151–162.
- Hanski, I. 1999a: Metapopulation dynamics. — *Nature* 396: 41–49.
- Hanski, I. 1999b: *Metapopulation ecology*. — Oxford University Press, Oxford. 313 s.
- Hanski, I. 2007: *Kutistuva maailma: Elinympäristöjen häviämisen populaatioekologiset seuraukset*. — Gaudeamus, Helsinki. 295 s.
- Hanski, I., Lindström, J., Niemelä, J., Pietiäinen, H. & Ranta, E. 1998: *Ekologia*. — WSOY, Porvoo. 580 s.
- Hultengren, S., Pleijel, H. & Holmer, M. 1997: *Ekjättar - historia, naturvärden och vård*. — Naturcentrum AB, Uddevalla. 32 s.
- Hämet-Ahti, L., Suominen, J., Uotila, P., Lampinen, R. & Koistinen, M. 1998: *Retkeilykasvio*. — Luonnontieteellinen keskusmuseo, Helsinki. 656 s.
- Jalas, J. & Suominen, J. 1988: *Atlas Florae Europaeae. Distribution of vascular plants in Europe. 2. Angiospermae (part): Salicaceae to Balanophoraceae, Polygonaceae, Chenopodiaceae to Basellaceae*. — Cambridge University Press, Cambridge. 206 s.
- Jensen, T. S. & Nielsen, O. F. 1986: Rodents as seed dispersers in a heath: oak wood succession. — *Oecologia* 70: 214–221.
- Kallio, P. 1986: Tammi, Varsinais-Suomen maakuntapuu. — *Sorbifolia*. 17: 5–8.
- Kiuru, H. 1996: Jalopuumetsien hoito. — Teoksessa: Häyrynen, M. (toim.), *Jalopuumetsät: 56–77*. Metsälehti Kustannus. Dendrologian seura. 103 s.
- Konttinen, K. 1995: *Jalojen lehtipuiden siementen käsittely: kirjallisuustarkastelu*. — Metsäntutkimuslaitos, Suonenjoen tutkimusasema, Suonenjoki. 49 s.
- Korhola, A. 1990: Suomen metsien kehitysvaiheet (The development of the Finnish Forests). — *Terra* 102: 268–274.
- Krahl-Urban, J. 1959: *Die Eichen: forstliche Monographie der Traubeneiche und der Stieleiche*. — Paul Parey, Hampuri. 288 s.
- Krebs, C. J. 1985: *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. — Harper & Row, New York. 800 s.
- Lambers, H., Chapin III, F. S. & Pons, T. L. 1998: *Plant physiological ecology*. — Springer, New York. 540 s.
- Levins, R. 1970: Extinction. — *Lecture Notes in Mathematics* 2: 75–107.
- Machado, J. & Reich, P. 1999: Evaluation of several measures of canopy openness as predictors of photosynthetic photon flux density in deeply shaded conifer-dominated forest understory. — *Canadian Journal of Forest Research* 29: 1438–1444.

- McCullagh, P. & Nelder, J. A. 1989: *Generalized linear models*. — Chapman and Hall, Lontoo. 511 s.
- Nagelkerke, N. J. D. 1991: A note on a general definition of the coefficient of determination. — *Biometrika* 78: 691–692.
- Nakashizuka, T. & Numata, M. 1982: Regeneration process of climax beech forests II. Structure of a forest under the influences of grazing.. — *Japanese Journal of Ecology* 32: 473–482.
- von Numers, M. & Korvenpää, T. 2007. 20th century vegetation changes in an island archipelago, SW Finland. — *Ecography* 30: 789–800 + supplementary data.
- Ollinmaa, P. J. 1952: Jalot lehtipuumme luontaisina ja viljeltyinä. — *Silva Fennica* 77: 1–73.
- Pearce, J. & Ferrier, S. 2000: Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. — *Ecological Modelling* 133: 225–245.
- Pihlström, K. 1993: *Träden och vi*. — Föreningen för skogskultur, Helsingfors. 160 s.
- Rainio, R. 1977: Tammen levinneisyydestä läntisellä Uudellamaalla ja Turunmaan itäisimmissä osissa. — *Silva Fennica* 11: 127–135.
- Rainio, R. 1986a: Jyrsijöiden ja hirvieläimien tammelle aiheuttamat tuhot. — *Sorbifolia* 17: 210–214.
- Rainio, R. 1986b: Tammen viljely. — *Sorbifolia*. 17: 9–19.
- Ranta, E., Rita, H. & Kouki, J. 2005: *Biometria: tilastotiedettä ekologeille*. — Yliopistopaino, Helsinki. 569 s.
- Repo, T., Mononen, K., Alvila, L., Pakkanen, T. T. & Hänninen, H. 2008: Cold acclimation of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) at its northernmost distribution range. — *Environmental and Experimental Botany* 63: 59–70.
- Rita, H. 2004: Vetosuhde (odds ratio) ei ole todennäköisyyksien suhde. — *Metsätieteen Aikakauskirja* 2004: 207–212.
- Rita, H. & Komonen, A. 2008: Odds ratio: An ecologically sound tool to compare proportions. — *Annales Zoologici Fennici* 45: 66–72.
- Roslin, T. & Koivunen, A. 2001: Distribution and abundance of dung beetles in fragmented landscapes. — *Oecologia* 127: 69–77.
- Roslin, T. & Salminen, J.-P. 2008: Specialization pays off: contrasting effects of two types of tannins on oak specialist and generalist moth species. — *Oikos* 117: 1560–1568.
- Roslin, T., Gripenberg, S., Salminen, J.-P., Karonen, M., B. O'Hara, R., Pihlaja, K. & Pulkkinen, P. 2006: Seeing the trees for the leaves - oaks as mosaics for a host-specific moth. — *Oikos* 113: 106–120.
- Roslin, T., Laine, A.-L. & Gripenberg, S. 2007: Spatial population structure in an obligate plant pathogen colonizing oak *Quercus robur*. — *Functional Ecology* 21: 1168–1177.
- Roslin, T., Avomaa, T., Leonard, M., Luoto, M. & Ovaskainen, O. 2009: Some like it hot: microclimatic variation affects the abundance and movements of a critically endangered dung beetle. — *Insect Conservation and Diversity* 2: 232–241.

- Ryti, R. 1965: On the determination of soil pH. — *Journal of the Scientific Agricultural Society of Finland* 37: 51–60.
- SAS Institute Inc. 2004: *SAS/STAT® 9.1 User's Guide*. — SAS Institute Inc., Cary, NC. 5136 s.
- Schultz, A., Klenke, R., Lutze, G., Voss, M., Wieland, R. & Wilking, B. 2003: Habitat models to link situation evaluation and planning support in agricultural landscapes. — Teoksessa: Bissonette, J. A. and Storch, I. (toim.), *Landscape ecology and resource management: linking theory with practice*: 261–282. Island Press, Washington, D.C. 463 s.
- Silvertown, J. W. & Charlesworth, D. 2001: *Introduction to plant population biology*. — Blackwell, Oxford. 347 s.
- Skult, H. 1956: Skogsbotaniska studier i skärgårdshavet med speciell hänsyn till förhållandena i Korpo utskär. — *Acta Botanica Fennica* 57: 1–244.
- Skult, H. 1965: *Quercus robur* L. Tammi. — Teoksessa: Jalas, J. (toim.), *Suuri kasvikirja 2*: 102–107. Otava, Helsinki. 893 s.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. 1995: *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. — Freeman, New York. 887 s.
- Solantie, R. 1983: "Mereisyyden – mantereisuuden" ja "humidisuuden" käsitteistä erityisesti tammen luontaisen levinneisyyden perusteella. — *Silva Fennica* 17: 91–98.
- Sykes, M. T. & Prentice, I. C. 1996: Climate change, tree species distributions and forest dynamics: A case study in the mixed conifer/northern hardwoods zone of Northern Europe. — *Climatic Change*: 161–177.
- Tack, A. J. M. & Roslin, T. 2010: Overrun by the neighbors: Landscape context affects strength and sign of local adaptation. — *Ecology* 91: 2253–2260.
- Tack, A. J. M., Ovaskainen, O., Pulkkinen, P. & Roslin, T. 2010: Spatial location dominates over host plant genotype in structuring an herbivore community. — *Ecology* 91: 2660–2672.
- Valkonen, S. 1996: Puulajeittaiset erityispiirteet. — Teoksessa: Häyrynen, M. (toim.), *Jalopuumetsät*: 38–55. Metsälehti Kustannus. Dendrologian seura. Helsinki. 103 s.

## **LIITE 1:**

### **Analyysien ulkopuolelle jätetyt kasvupaikkatekijät**

Määritin maastossa istutettujen tammien kasvupaikoilta myös tässä liitteessä kuvatut kasvupaikkatekijät. Jätin ne kuitenkin pois analyyseista, koska ne eivät graafisen tarkastelun perusteella vaikuttaneet tammien menestymiseen.

#### ***Kasvupaikan topografia***

Kuvasin kasvupaikan topografiaa kaltevuuden ja ilmansuunnan avulla. Kaltevuus vaikuttaa veden liikkeisiin maan pinnalla ja maaperässä, ja ilmansuunta vaikuttaa kasvupaikan valaistus- ja lämpöoloihin. Jaottelin ilmansuunnat kahteen luokkaan, koska yksittäisten ilmansuuntien frekvenssit olivat liian pieniä järkevää vertailua ajatellen.

#### ***Kaltevuus:***

tasamaa / loiva rinne (< 20°) / melko jyrkkä rinne (20°–50°) / jyrkkä rinne (> 50°)

#### ***Ilmansuunta:***

lounas (SE, S, SW, W) / koillinen (NW, N, NE, E)

#### ***Latvuksen koostumus***

Latvuksen koostumus vaikuttaa kasvupaikan valaistusoloihin saapuvan valon määrän ja aallonpituuden kautta. Kirjasin ylös, mistä puulajeista latvus suoraan istutetun tammien yläpuolella pääasiassa koostui.

#### ***Kivisyys***

Käytin seuraavaa luokittelua: ei kiviä / vähän kiviä (puu kuitenkin helppo kaivaa ylös) / paljon kiviä (puuta vaikea kaivaa ylös kivien takia)

#### ***Karike***

Tarkastelin, koostuiko karike istutetun puun ympärillä pääasiassa lehdistä, neulasista vai molemmista.

#### ***Metsätyyppi / muu kasvillisuustyyppe***

Käytin seuraavaa luokittelua: lehto / lehtomainen kangas / tuore kangas / kuiva kangas / avoin / soistunut / muu