



Pro gradu -tutkielma
Maantiede
Luonnonmaantiede

FENNOSKANDIAN ARKTIS-ALPIINISEN KASVILAJISTON LEVINNEISYYS

Tuuli Rissanen

2018

Ohjaajat:
Miska Luoto
Pekka Niittynen

HELSINGIN YLIOPISTO
MATEMAATTIS-LUONNONTIETEELLINEN TIEDEKUNTA
GEOTIETEIDEN JA MAANTIETEEN LAITOS
MAANTIEDE

PL 64 (Gustaf Hällströmin katu 2)
00014 Helsingin yliopisto

Tiedekunta/Osasto Fakultet/Sektion – Faculty		Laitos/Institution – Department	
Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta		Geotieteiden ja maantieteen laitos	
Tekijä/Författare – Author			
Tuuli Rissanen			
Työn nimi / Arbetets titel – Title			
Fennoskandian arktis-alpiinisen kasvilajiston levinneisyys			
Oppiaine / Läroämne – Subject			
Maantiede			
Työn laji/Arbetets art – Level	Aika/Datum – Month and year	Sivumäärä/ Sidoantal – Number of pages	
Pro gradu	5/2018	86	
Tiivistelmä/Referat – Abstract			
<p>Pohjoisten ja korkeiden alueiden ympäristöolojen on ennustettu muuttuvan voimakkaasti ilmastonmuutoksen seurauksena, mikä heijastuu vahvasti kasvillisuuteen. Kiinnostuksen kohteena ovat olleet etenkin ilmastotekijät ja niiden vaikutus kasvillisuuden levinneisyyteen. Ympäristön ja lajiston välisen vuorovaikutuksen tutkimuksessa yksi käytetyimmistä lähestymistavoista on alueellinen levinneisyysmallinnus, jossa pyritään kartoittamaan lajeille sopivia elinympäristöjä. Alueellisesti kattavia levinneisyysennusteita kokonaisille lajiryhmille on kuitenkin tehty melko vähän tarkalla resoluutiolla. Arktis-alpiinisen lajiston tutkimukseen Fennoskandia tarjoaa hyvän tutkimusalueen sekä pohjoisen sijainnin että vaihtelevan korkeus- ja ilmastogradientin ansiosta. Tämän tutkielman tarkoituksena oli selvittää, miten ilmasto vaikuttaa Fennoskandian arktis-alpiinisen lajiston levinneisyyteen ja lajirunsauteen.</p> <p>Arktis-alpiinisen kasvilajiston levinneisyyttä ja sen vastetta ilmastoon tutkittiin tuottamalla lajikohtaiset levinneisyysennusteet keskeisiin ilmastomuuttujiin ja topografiaan perustuen. Lajihavaintoaineisto oli peräisin Ruotsin ja Norjan kansallisista lajistoportaaleista sekä kenttätutkimuksista kolmelta testialueelta Kevolta, Luoteis-Lapista ja Rastigaissalta. Selittävinä muuttujina käytettiin tehoisaa lämpösomua, vesitasetta, kylmimmän kuukauden minimilämpötilaa sekä korkeusvaihtelua. Lajilevinneisyysennusteet tuotettiin koko Fennoskandian kattavaan 1km² ruudukkoon. Ennusteiden laadintaan käytettiin neljää eri mallinnusmenetelmää (GLM, GAM, GBM ja RF) ja ennusteet tuotettiin kahdella eri aineistolla. Ensimmäisellä mallinnuskierroksella mallien kalibrointiin käytettiin vain lajistoportaaleista ladattuja lajihavaintoja, ja tuotettuja ennusteita testattiin Suomen ja Norjan Lapin testialueille. Toisella kierroksella kaikkea havaintoaineistoa käytettiin mallien kalibrointiin. Mallinnuksen tuloksista tarkasteltiin yksittäisten lajien ja koko lajiston levinneisyyttä sekä muuttujien suhteellista merkitystä. Tämän jälkeen yksittäiset lajilevinneisyysennusteet koottiin yhteen arktis-alpiinisen lajirunsauden ja sen keskittymien tarkastelemiseksi.</p> <p>Arktis-alpiinisen lajiston levinneisyydelle merkittävimmät ilmastotekijät olivat kasvukauden pituus ja kylmimmän kuukauden minimilämpötila, mutta muuttujien merkitys ja niiden aiheuttamat vasteet vaihtelivat lajikohtaisesti. Myös erot mallien kalibraatioaineistossa vaikuttivat mallinnustuloksiin. Pääsääntöisesti lajisto suosii lyhyttä kasvukautta. Talvilämpötilan suhteen vasteet vaihtelivat enemmän, joskin lajisto kokonaisuudessaan keskittyy alueelle, jossa talvilämpötilat ovat alhaisia. Lämpötilamuuttujat olivat merkittäviä myös lajirunsaudelle ja sen keskittymille, jotka painottuvat tutkimusalueen kylmimpiin osiin. Lajirunsauden kohdalla korkeusvaihtelun merkitys kasvoi osoittaen suuremman korkeusgradientin lisäävän lajirunsautta. Tutkimuksen tulokset osoittavat ilmaston määrittävän huomattavasti arktis-alpiinisen kasvillisuuden levinneisyyttä ja lajirunsautta Fennoskandiassa. Neliökilometrin resoluutio ei kuitenkaan riitä tavoittamaan arktis-alpiinisen ympäristön heterogeniaa, sillä lämpö- ja kosteusolot vaihtelevat suuresti alueellisesti, muun muassa lumipeitteen vaihtelusta riippuen. Kattavan kokonaiskuvan saamiseksi ja monimutkaisten vuorovaikutussuhteiden ymmärtämiseksi tarvitaankin eri mittakaavatasojen tutkimusta ja integrointia.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords			
biogeografia, lajilevinneisyysmallinnus, lajirunsaus, ilmasto, putkilokasvit			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited			
HELDA			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information			

Tiedekunta/Osasto Fakultet/Sektion – Faculty		Laitos/Institution– Department	
Faculty of Science		Department of Geosciences and Geography	
Tekijä/Författare – Author			
Tuuli Rissanen			
Työn nimi / Arbetets titel – Title			
Arctic-alpine plant distribution in Fennoscandia			
Oppiaine /Läroämne – Subject			
Geography			
Työn laji/Arbetets art – Level	Aika/Datum – Month and year	Sivumäärä/ Sidoantal – Number of pages	
Master´s thesis	5/2018	86	
Tiivistelmä/Referat – Abstract			
<p>Northern and high-altitude environments are expected to change dramatically due to climate change which strongly affects vegetation. Regarding to this, there has been interest on investigating how climatic factors affect vegetation distribution. One of the widely used methods to study species environment relationship is spatial species distribution modelling, in which the aim is to estimate suitable niches for species. However, only a few comprehensive distribution predictions for whole species groups have been made at a fine resolution and covering large extents. In the case of arctic-alpine plants Fennoscandia offers a good research area in terms of northern location, variable topography and wide climatic gradients. In this thesis the aim was to discover how climate affects the distribution and species richness patterns of arctic-alpine vascular plants.</p> <p>Relationship between arctic-alpine vegetation and climate was investigated by producing distribution predictions for each species based on important climatic variables and topography. Species data included observations from national species portals of Sweden and Norway, as well as field observations from three test regions Kevo, Northwestern-Lapland and Rastigaissa. The explanatory variables used were efficient temperature sum, water balance, minimum temperature of the coldest month and relative height. The species distribution predictions were produced using a 1 km² grid covering whole Fennoscandia. Four different modelling methods (GAM, GLM, GBM, RF) were used and the predictions done with two different data sets. First the models were calibrated using only the observations from species portals, and the predictions were evaluated at the Lapland´s test regions. On the second modelling round the whole data was used in model calibration. From the modelling results both individual species distributions and the distribution of the whole vegetation group were investigated, as well as the relative importance of the explanatory variables. Then individual species distribution predictions were combined to visualize and study arctic-alpine species richness and its hotspots.</p> <p>Distribution of arctic-alpine vegetation was affected most by efficient temperature sum and minimum temperature of the coldest month. However, the relative importance of the variables varied for different species. Also the differences in the calibration data affected the results. Mainly species´ predicted distributions are located on areas where growing season is short and winter temperatures are low, even though there was some variation in the responses caused by the latter variable. Temperature variables were also significant in explaining species richness and its hotspots. It was shown that species richness focuses to the coldest areas and benefits from a bigger topography gradient. The results of this thesis show that climate defines both the distribution and the richness of arctic-alpine vegetation in Fennoscandia. However, resolution of one square kilometer does not fully capture the heterogeneity of the arctic-alpine area since temperature and moisture conditions vary greatly locally, for example depending on snow cover. Research on different scales is still needed to understand complicated species environment relationships.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords			
biogeography, SDM, species richness, climate, vascular plants			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited			
HELDA			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information			

Sisällysluettelo

1. Johdanto	3
1.1 Tutkimuskysymykset	4
2. Teoriatausta	5
2.1 Arktis-alpiininen ympäristö	5
2.2 Arktis-alpiininen kasvillisuus	7
2.3 Ilmaston ja topografian vaikutus kasvillisuuteen	9
2.4 Kasvukauden, talvehtimisolosuhteiden, vesitaseen ja korkeusvaihtelun vaikutus kasvillisuuteen	11
3. Menetelmällinen teoriatausta	13
3.1 Lajilevinneisyysmallinnus ja mallien luokittelu	14
3.2 Tilakäsitys ja ekolokeroteoria	15
4. Tutkimusalue	18
4.1 Kallioperä ja korkokuva	18
4.2 Ilmasto ja kasvillisuus	19
4.3 Testialueet	21
5. Tutkimusaineisto	23
5.1 Arktis-alpiininen kasvilajisto	23
5.1.1 Skandinavian portaaliaineisto	24
5.1.2 Testialueiden havaintoaineisto	25
5.2 Ilmasto- ja topografia-aineisto	25
5.3 Aineiston esikäsittely	26
6. Tutkimusmenetelmät	27
6.1 Tilastolliset mallinnusmenetelmät	28
6.2 Mallinnuksen kulku	29
6.3 Levinneisyyskartat ja lajirunsaus	31
6.4 Mallien arviointi	32
7. Tulokset	35
7.1 Lajihavaintojen vaihtelu tutkimusalueella	35
7.2 Ympäristömuuttujien vaihtelu tutkimusalueella	36
7.3 Esimerkkilajit ja niiden alkuperäinen levinneisyys	38
7.4 Lajilevinneisyysmallinnuksen tulokset	38
7.4.1 Levinneisyyskuvat	40
7.4.2 Lajin levinneisyyden suhde ympäristömuuttujiin	42

7.4.3 Lajilevinneisyssennusteiden luotettavuus.....	44
7.5 Ennustettu lajirunsaus.....	46
7.5.1 Lajirunsauden suhde ympäristömuuttujiin.....	48
7.6 Lajirunsauskeskittymät.....	51
7.6.1 Lajirunsauskeskittymien suhde ympäristömuuttujiin.....	53
8. Tulosten tarkastelu.....	54
8.1 Muuttujien vaihtelu tutkimusalueella.....	54
8.2 Lajilevinneisyysmallit.....	55
8.2.1 Esimerkkilajien levinneisyys ja suhde ympäristömuuttujiin.....	56
8.2.2 Koko lajiston levinneisyys ja suhde ympäristömuuttujiin.....	58
8.3 Ennustetun lajirunsauden ja lajirunsauskeskittymien suhde ympäristömuuttujiin.....	59
8.4 Kalibraatioaineiston merkitys.....	62
8.5 Tulosten luotettavuus.....	63
8.6 Jatkotutkimus.....	66
9. Johtopäätökset.....	67
10. Kiitokset.....	70
Kirjallisuus.....	71
Liitteet.....	77

1. Johdanto

Ympäristön ja eliölajien välinen vuorovaikutussuhde ja sen alueelliseen vaihteluun vaikuttavat tekijät ovat biogeografian keskeisimpiä tutkimuskohteita. Viimeaikoina kiinnostus on keskittynyt erityisesti ilmastotekijöiden vaikutusten tutkimukseen globaalin ilmastomuutoksen myötä (Guisan & Zimmermann 2000; Bokhorst ym. 2009; Niskanen ym. 2018). Kasvillisuuden tiedetään reagoivan ilmasto-oloihin, kuten lämpötilan ja sademäärän muutoksiin, minkä takia kasvilajien levinneisyyden tutkiminen tarjoaa mahdollisuuden havainnoida muuttuvien ilmasto-olojen vaikutusta (Mod ym. 2016). Levinneisyyskuvien muutosten tutkimiseksi ennustava alueellinen mallinnus on jatkuvasti kasvattanut suosiotaan. Laajat tilastolliset analyysimenetelmät mahdollistavat lajiston ja ympäristömuuttujien vuorovaikutussuhteen kvantifioimisen levinneisyysennusteiden tuottamiseksi (Guisan & Thuiller 2005; Thuiller ym. 2016). Ympäristömuuttujien vaikutusta lajien levinneisyyteen on usein tutkittu joko tarkalla mittakaavalla paikallisesti tai karkeammalla tarkkuudella laajoja alueita kattaen (Grytnes ym. 1999; Titeux ym. 2017). Tarkkoja alueellisesti kattavia ennusteita kokonaisille lajiryhmille on sen sijaan tehty verrattain vähän (ks. kuitenkin Niskanen ym. 2018).

Kansainvälisen ilmastopaneelin (IPCC) ennusteiden mukaan ilmastomuutoksen aiheuttama lämpeneminen tulee olemaan suhteellisesti voimakkainta arktisilla ja subarktisilla alueilla sekä vuoristoissa. Myös sademäärien ennustetaan muuttuvan, mikä pohjoisilla alueilla tarkoittaa todennäköisesti sademäärien kasvua (IPCC 2013). Aiemmat tutkimukset ovat osoittaneet, että muuttuvat ympäristöolot aiheuttavat kasvilajien levinneisyyden siirtymistä sekä pohjoisemmaksi että korkeammalle (Lesica & McCune 2004, Randin ym. 2009). Tundralla tämä on jo näkynyt kasvillisuuden rakenteessa pensaiden lisääntymisenä (Hedenås ym. 2011, Myers-Smith ym. 2011). Muutokset aiheuttavat haasteen tundran alkuperäiselle arktis-alpiiniselle lajistolle, joka on elinstrategioiltaan sopeutunut kylmiin ja kosteusoloiltaan haastaviin olosuhteisiin (Nagy & Grabherr 2009; Hoffmann ym. 2010; Iversen ym. 2015). Arktis-alpiininen kasvillisuus esiintyy jo nykyisellään maantieteellisesti äärialueilla, joten ilmaston muuttuessa lajistoa uhkaa elintilan loppuminen, sillä mahdollisuus pohjoisemmaksi tai korkeammalle siirtymiseen on hyvin rajallinen. Näin ollen uhkana on lajiston vaarantuminen ja jopa lajien sukupuutto (Sætersdal ym 1998, Niskanen ym. 2018). Vaikka arktis-alpiinisen kasvilajiston kokonaislajimäärä on pieni verrattuna moniin muihin lajiryhmiin, on tundra

paikallisesti erittäin monimuotoinen ja tärkeä elinympäristö monille kotoperäisille lajeille (Nagy & Grabherr 2009).

Arktis-alpiinisen lajiston tulevaisuuden kannalta on tärkeää selvittää, miten yksittäisten lajien levinneisyys sekä lajisto kokonaisuudessaan reagoivat eri ilmastomuuttujien vaihteluun. Tähän tarkoitukseen Fennoskandia on edustava tutkimusalue. Skandien vuoristo ja niemimaan sijainti Euraasian mantereen reunalla tarjoavat monipuolisen ilmasto- ja korkeusgradientin (Aalto ym. 2013). Fennoskandian arktis-alpiinista kasvillisuutta on kartoitettu melko kattavasti, mutta koko lajiston yhdistävää levinneisyyskartoitusta ei juurikaan ole tehty.

1.1 Tutkimuskysymykset

Tämän pro-gradu tutkielman tarkoituksena on tuottaa koko Fennoskandian laajuinen levinneisyysennuste arktis-alpiiniselle kasvilajistolle keskeisiin ilmastotekijöihin perustuen. Tutkielma pyrkii vastaamaan seuraaviin kysymyksiin:

1. Millainen on Fennoskandian arktis-alpiinisen kasvilajiston levinneisyyskuva ilmastoon perustuen?

Hypoteesi: Arktis-alpiininen ympäristö sijaitsee puurajan pohjois- tai yläpuolella ja sille on luonteenomaista myös suhteellisen korkeuden huomattava vaihtelu. Arktis-alpiinsilla alueilla keskilämpötila on alhainen ympäri vuoden, mikä tarkoittaa lyhyttä kasvukautta ja kylmiä talvia (Billings 1973; Körner ym. 2011; Virtanen ym. 2016). Näiden tekijöiden perusteella Fennoskandian tundrakasvillisuus painottuu niemimaan pohjoisimpiin osiin sekä Skandien vuoristoon.

2. Mikä on yksittäisten lajien ennustettujen levinneisyyskuvien sekä koko lajiston levinneisyyden suhde ilmastomuuttujiin?

Hypoteesi: Arktis-alpiininen lajisto on kokonaisuudessaan sopeutunut sekä lämpötilaltaan että kosteusoloiltaan haastavaan ympäristöön, mutta lajien elinstrategiat vaihtelevat (Nagy & Grabherr 2009; Virtanen ym. 2010; Iversen ym. 2015). Lajien vasteet ympäristömuuttujien vaihteluun ovat erilaisia, kuten myös muuttujien merkitys levinneisyyden määrittäjinä, mikä vaikuttaa, kun lajiryhmää tarkastellaan kokonaisuutena (Totland & Alatalo 2002, Virtanen ym. 2003). Ilmastomuuttujien on kuitenkin havaittu selittävän voimakkaasti kasvillisuuden levinneisyyttä (Araújo & Luoto 2007).

3. Minne Fennoskandian arktis-alpiininen lajirunsaus keskittyy ja mikä on ennustetun lajirunsauden suhde ilmastomuuttujiin?

Hypoteesi: Ilmastomuuttujilla on ollut vaihteleva vaikutus Fennoskandian kasvilajirunsauteen lajiryhmästä riippuen, mutta kasvukauden pituuden on havaittu olevan merkittävä muuttuja

(Sætersdal ym. 1998; Niskanen ym. 2017). Vaihtelevan topografian ja laajan korkeusgradientin on havaittu lisäävän ekolokeroiden määrää ja siten lajirunsausta (Moeslund ym. 2013).

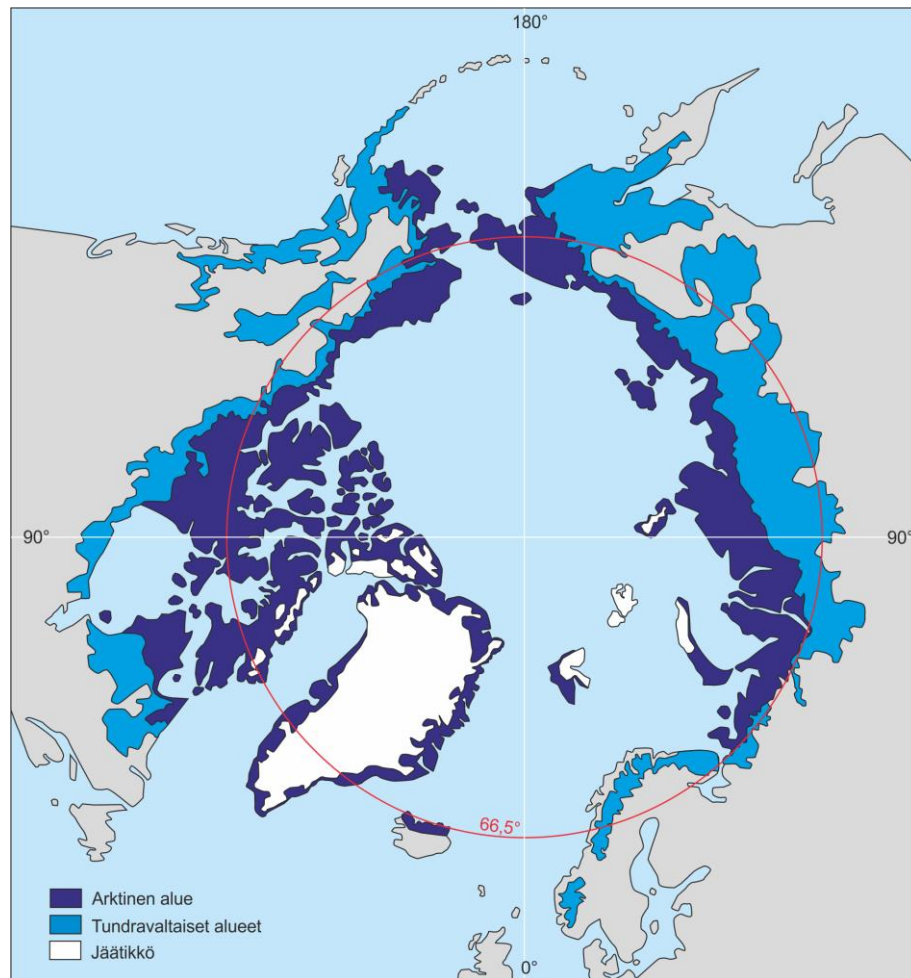
2. Teoriatausta

2.1 Arktis-alpiininen ympäristö

Pohjoisista ja korkealla merenpinnasta sijaitsevista puuttomista kasvillisuusalueista käytetään usein yleisnimitystä tundra. Biomina tundra on kuitenkin heterogeeninen kattaen sekä niin kutsutun aidon arktisen alueen, jonka tundrakasvillisuus aiheutuu pohjoisesta sijainnista, että alpiiniset alueet, joilla kasvillisuus määräytyy korkeuden mukaan (Bliss ym. 1981). Jako arktisiin ja alpiinisiin kasvillisuusalueisiin ei kuitenkaan ole yksiselitteistä etenkin maapallon pohjoisimmissa osissa, joilla tundrakasvillisuuteen vaikuttavat sekä sijainti leveyspiirillä että korkeus merenpinnasta. Ilmastollisesti arktinen alue määritellään lämpimimmän kuukauden keskilämpötilan (korkeintaan 10 °C) isotermin pohjoispuoliseksi alueeksi. Kasvillisuuteen perustuen arktinen biomi voidaan määritellä merenpinnan tasossa olevan puurajan mukaan (ilmastollinen tai pohjoinen puuraja). Pohjoisella pallonpuoliskolla puuraja noudattaa pitkälti 10 °C isotermiä (Seppälä 2005). Tähän määritelmään perustuen kaikki muut tundra-alueet ovat alpiinisia. Toisaalta alpiiniseen ympäristöön voidaan lukea vain keskileveyksien alpiiniset alueet tai alueet, joilla suhteellinen korkeus on yli 200 metriä (Körner ym. 2011). Lukuisten eri määritelmien ongelma on havaittavissa esimerkiksi Fennoskandiassa, jonka tundra-alueet näkökulmasta riippuen voidaan luokitella joko arktisiksi tai alpiiniksiksi (Virtanen ym. 2016). Määrittelyä voidaan yksinkertaistaa käyttämällä termiä arktis-alpiininen ympäristö, joka käsittää sekä leveyspiirin että korkeuden aikaansaamat tundrakasvillisuusalueet (kuva 1). On kuitenkin huomioitava, että tämäkin määritelmä on heterogeeninen sisältäen runsaasti erilaisia ympäristöjä äärimmäisen karuista polaariaavikoista reheviin ja lajistoltaan rikkaampiin vuoristoniittyihin (Billings 1973).

Yhteistä kaikille arktis-alpiinisille alueille on alhainen vuoden keskilämpötila ja kokonaisuudessaan haastavat kasvuolosuhteet, joiden syyt kuitenkin vaihtelevat. Arktisen alueen talvet ovat vähälumisempia ja kylmempiä kuin vuoristoissa, mikä laskee maaperän lämpötilaa ja aiheuttaa kasveille kuivuusstressiä etenkin keväisin (Billings & Mooney 1968; Virtanen ym. 2016). Alpiinisilla alueilla lumipeite saattaa puolestaan olla hyvinkin paksu ja sen eristävyys ansiosta maanperän talvilämpötila ei laske yhtä alas, mikä vähentää kylmyysstressiä. Lumipeitteellä on myös suuri vaikutus kasvukauden pituuteen. Siinä missä

lumettomilla alueilla kasvukausi alkaa heti riittävän säteilymäärän ja lämpötilan myötä, lumisilla alueilla lumen on sulettava ainakin osittain ennen kuin yhteyttäminen voi käynnistyä (Nagy & Grabherr 2009). Eroja on myös arktisen ja alpiinisten alueiden saaman säteilyn määrässä. Alpiinisilla alueilla säteilyn määrä riippuu rinteen suunnasta, kun taas topografialtaan tasaisille alueille säteily jakaantuu tasaisemmin (Virtanen ym. 2016). Kokonaisuudessaan pohjoinen arktis-alpiininen alue saa kesäisin erittäin paljon säteilyä yöttömän yön ansiosta.



Kuva 1. Arktis-alpiininen ympäristö pohjoisella pallonpuoliskolla sisältäen sekä sirkumpolaarisen arktisen alueen että sitä ympäröivät tundravaltaiset alueet, jotka voidaan myös lukea osaksi arktista aluetta. Punainen ympyrä osoittaa napapiirin sijainnin. Laajemmassa määritelmässä Skandien vuoristo luetaan kuuluvaksi arktiseen alueeseen, vaikka tundra on pikemminkin korkeuden kuin leveyspiirin määrittämää. Yhdistelmätermi arktis-alpiininen ympäristö yksinkertaistaa tilanteen, sillä selkeää rajausta näiden kahden välillä ei tarvitse tehdä (mukaiillen Virtanen ym. 2016).

Kylmän ilmaston ja paikoin ympärivuotisen eristävän lumipeitteen ansiosta ikirouta on merkittävä piirre arktis-alpiiniselle ympäristölle ja etenkin sen leveyspiiriltään arktisille osille (Virtanen ym. 2016). Ikirouta vaikuttaa maaperän veden ja ravinteiden kiertoon, määrittäen paikallisia kasvuolosuhteita merkittävästi. Rinteillä pysyvää ikiroutaa esiintyy vähemmän,

mutta routaprosessit, kuten solifluktion ja gelifluktion aiheuttamat vuotomaat, ovat yleisiä (Grabherr & Thompson 2003). Topografialtaan tasaisilla alueilla routakuohunnan aiheuttamat kuviomaat ovat puolestaan yleisiä ja peittävät laajojakin alueita. Liikkuvan ja jäisen maaperän aktiivinen kerros on usein ohut, mikä osaltaan hankaloittaa arktis-alpiinisen ympäristön kasvuolosuhteita (Iversen ym. 2009).

2.2 Arktis-alpiininen kasvillisuus

Arktis-alpiinisen kasvilajiston määrittely perustuu lajien levinneisyyteen pohjoisille ja korkealla merenpinnasta sijaitseville alueille pysyvän jää- tai lumipeitteen ja puurajan väliin (Billings 1973). Laji luokitellaan arktiseksi, mikäli sen levinneisyys painottuu ilmaston määräämän pohjoisen puurajan pohjoispuolelle ja vastaavasti laji on alpiininen, jos sen päälevinneisyysalue on vuoriston puurajan yläpuolella (Billings & Mooney 1968). Selkeän rajan vetäminen boreaalisen ja arktis-alpiinisen kasvillisuusalueen välille on kuitenkin haastavaa, sillä puuraja on paikoin hyvin rikkonainen tai erittäin vaikeasti määriteltävissä. Lajien levinneisyys ei myöskään ole tarkasti rajautunut ja arktis-alpiinisia lajeja voi esiintyä myös boreaalisilla alueilla puuston aukkopaikoissa (Nagy & Grabherr 2009). Samoin boreaalisia lajeja voi esiintyä puurajan pohjois- ja yläpuolella, mikä luo vaihettumisvyöhykkeen eri biomien välille (Billings & Mooney 1968). Luokitteluun vaikuttaa keskeisesti lajin kokonaislevinneisyyden painopiste. Tämän takia päälevinneisyydeltään boreaalista lajia ei lueta arktis-alpiiniseen lajistoon kuuluvaksi, vaikka sen levinneisyys ulottuisi myös puurajan pohjois- tai yläpuolelle. Sen sijaan laji, jonka levinneisyys ulottuu boreaalisille alueille, mutta jonka runsaus arktis-alpiinisessa ympäristössä on huomattava, voidaan lukea arktis-alpiiniseen lajistoon. Esimerkiksi mähkä (*Selaginella selaginoides*) voidaan lukea Fennoskandiassa arktis-alpiiniseksi lajiksi runsautensa, mutta ei levinneisyytensä takia (Väre & Partanen 2012).

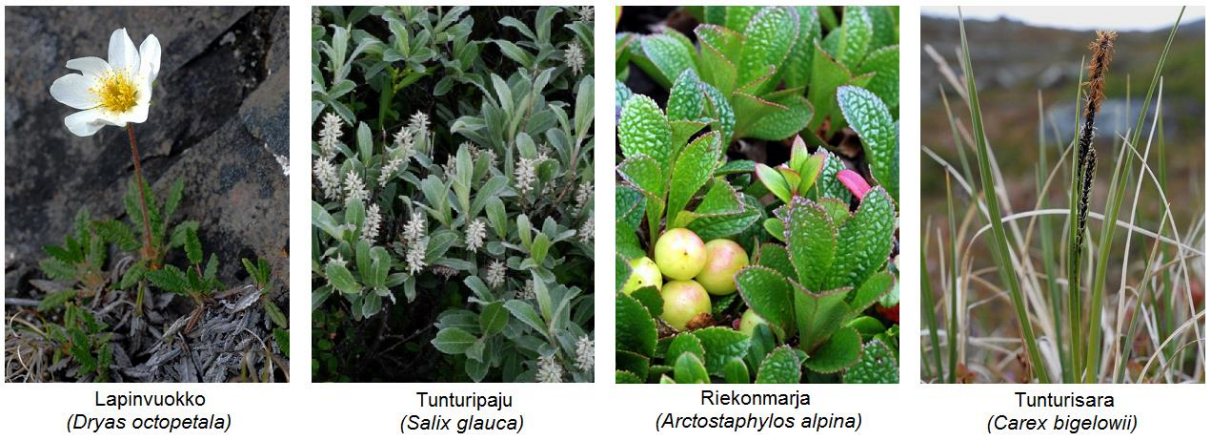
Arktis-alpiininen tundrakasvillisuus on iältään melko nuorta, sillä sen katsotaan syntyneen pääasiassa vasta noin kolme miljoonaa vuotta sitten pohjoisen mannerjään laajennuttua. Jäätiköitymiskausien aikana arktis-alpiiniset lajit levisivät jään reunan edellä etelämmäksi ja vuoristoissa alemmaksi, mikä johti populaatioiden sekoittumiseen ja mannerten väliseen leviämiseen (Birks 2008, Hoffmann ym. 2010). Lämpimämpien kausien aikana lajit ovat puolestaan vetäytyneet pohjoisemmaksi ja korkeammalle boreaalisten lajien vallattua alaa. Nykyisin arktis-alpiinisten kasvien levinneisyys vaihtelee osan esiintyessä vain arktisella alueella osan vain vuoristoissa ja osan esiintyessä molemmissa. Muutamat lajit, kuten tunturipitkäpalko (*Arabis alpina*) ja hapro (*Oxyria digyna*), ovat levinneisyydeltään

sirkumpolaarisia ja esiintyvät sekä arktisella alueella että vuoristoissa. Kurjentatar (*Koenigia islandica*) on jopa levinnyt molempien pallonpuoliskojen tundra-alueille (Birks 2008). Esimerkkinä suppeammasta levinneisyydestä on puolestaan ruijankissankäpälä (*Antennaria nordhageniana*), joka on yksi Fennoskandian harvoista endeemisistä eli kotoperäisistä arktis-alpiinisista lajeista (Väre & Partanen 2012). Jäätiköitymishistorian ansiosta arktis-alpiinisia lajeja esiintyy jonkin verran myös niiden nykyisten päälevinneisyysalueiden ulkopuolella. Etelämpänä suotuisia kasvupaikkoja ovat esimerkiksi avoimet ja soraiset joenpenkat (Birks 2008; Väre & Partanen 2012)

Niin arktisilla kuin alpiinisilla alueilla tundrakasvillisuus on sopeutunut haastaviin olosuhteisiin, mikä näkyy sekä kasvutavassa että fysiologiassa. Kasvillisuus on pääasiassa monivuotoisia ruohoja, heiniä, pensaita, sammalia ja jäkäliä, jotka kasvavat lähellä maanpintaa mättäinä tai peittomaisena kasvustona. Matalakasvuisuus suojaa kasveja tuulelta ja mahdollistaa lumipeitteen alla talvehtimisen, mikä vähentää kylmyysstressiä (Nagy & Grabherr 2009). Kasvillisuuden vähäisen kerroksellisuuden takia myös kilpailu valosta on vähäisempää, joten resursseja ei tarvitse käyttää koon kasvattamiseen. Suurin osa tundrakasvillisuuden biomassasta onkin kasvien juuristossa maanpäällisten osien sijasta. Juuristoon panostaminen kannattaa, sillä ravinteiden ja veden saanti on haastavaa ohuen ja usein huomattavan kivisen maaperän takia (Iversen ym. 2015). Arktis-alpiinisten kasvien juuret levittäytyvät kasvien kokoon nähden laajalle ja kulkevat lähellä maanpintaa, mikä mahdollistaa kasvun jyrkilläkin rinteillä ja suojaa juuria routaprosessien aiheuttamilta vaurioilta. Juuret myös varastoivat enemmän ravinteita ja ovat pitkäikäisempiä kuin muiden biomien kasveilla. Suurella osalla arktis-alpiinisista kasveista on juuristossaan sienisymbiontti (mykorritsa), joka edistää kasvien ravinteiden saantia vähäravinteisissa oloissa. Nämä erilaiset sopeumat mahdollistavat muun muassa arktis-alpiinisten kasvien kyvyn yhteyttää ja lisääntyä erittäin matalissa lämpötiloissa (Billings & Mooney 1968; Iversen ym. 2015). Kasvien pitkäikäisyys mahdollistaa myös yksittäisistä huonon kasvun ja epäonnistuneen lisääntymisen vuosista selviämisen, mikä on merkittävää lajin populaatioiden säilymisen kannalta (Nagy & Grabherr 2009).

Vaikka kaikki arktis-alpiiniset lajit ovat sopeutuneet vaativaan ympäristöönsä, niiden elinympäristöt ja kyky sietää kilpailua sekä ympäristön aiheuttamaa stressiä vaihtelevat (Virtanen ym. 2010). Karuimmilla tunturinrinteillä selviävät kuivuutta ja ääriämpötiloja sietävät lajit, joista tyyppiesimerkki on lapinvuokko (*Dryas octopetala*). Ääriympäristön lajit eivät altistu kilpailulle toisin kuin olosuhteiltaan suotuisimpien ympäristöjen lajit. Kosteammilla ja ravinteisemmilla paikoilla pärjäävät kilpailijalajit, kuten tunturipaju (*Salix*

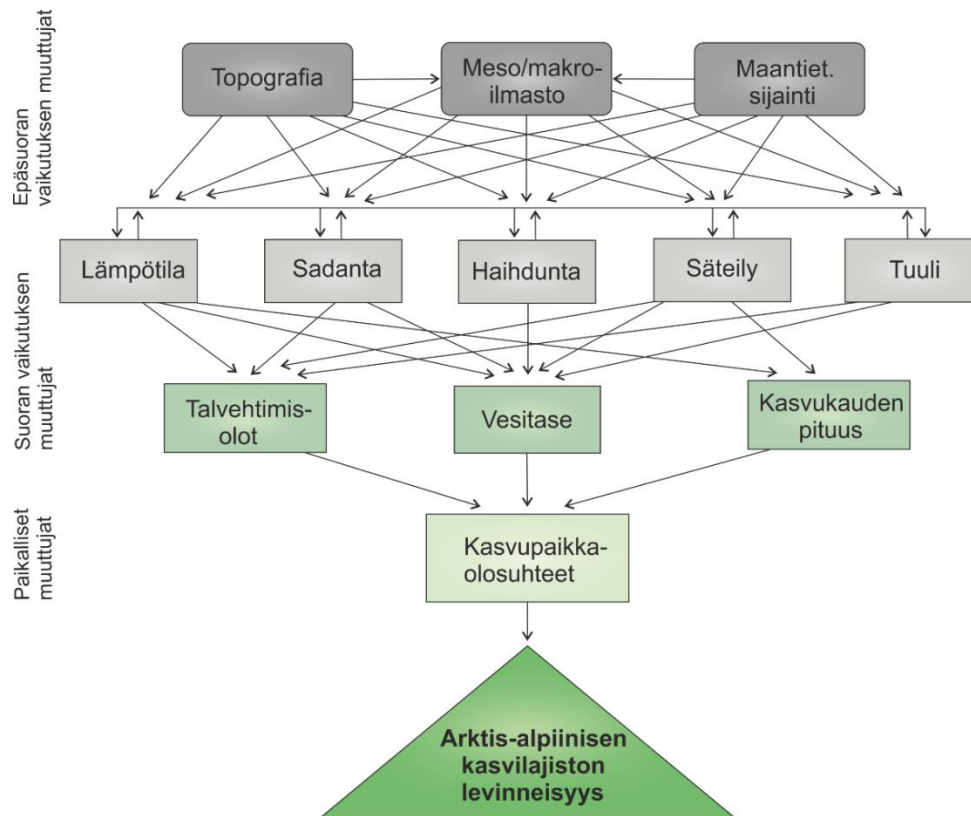
glauca) (Grime 2001). Lajit jotka kykenevät sekä sietämään stressiä että kilpailemaan resursseista ovat usein levinneisyydeltään laajimpia, sillä niille tarjolla olevien habitaattien määrä on suurempi. Esimerkki stressiä sietävästä kilpailijasta on riekonmarja (*Arctostaphylos alpina*). Osa lajeista kykenee kasvamaan hyvinkin vaihtelevissa ympäristöissä sietäen niin geomorfologisten prosessien aiheuttamia häiriöitä kuin kilpailua ja stressiäkin. Arktis-alpiinisessa lajistossa Grimen (2001) elinstrategialuokittelun mukaan niin kutsuttu generalisti on esimerkiksi tunturisara (*Carex bigelowii*) (Virtanen ym. 2010). Edellä mainitut esimerkkilajit on esitetty kuvassa 2.



Kuva 2. Eri elinstrategioiden arktis-alpiinisia lajeja. Stressiä sietävillä lapinvuokolla ja riekonmarjalla on hyvin matala kasvutapa ja pienet vahapintaiset lehdet, mikä helpottaa muun muassa ääriämpötiloihin sopeutumista. Suotuisimmissa olosuhteissa kasvava tunturipaju kykenee kasvamaan pystympään ja suuremmaksi kilpaillen resursseista muiden pensasmaisten kasvien kanssa. Tunturisara puolestaan muodostaa laajoja kasvustoja monenlaisissa ympäristöissä (Pinkka 2006).

2.3 Ilmaston ja topografian vaikutus kasvillisuuteen

Arktis-alpiinisen ympäristön haastaviin olosuhteisiin ja siten kasvilajien levinneisyyteen vaikuttavat monet ilmastolliset tekijät. Ilmaston merkitys nousee sitä suuremmaksi, mitä laajemman mittakaavatason tarkastelusta on kyse ja makroekologisella tasolla (alueen laajuus > 200 km) ilmasto-olojen on todettu dominoivan kasvillisuuden levinneisyyttä (Araújo & Luoto 2007; Sormunen ym. 2011). Eri ilmastomuuttujien määrä on kuitenkin suuri ja ne vaikuttavat kasvillisuuteen eri tasoilla joko suoraan tai epäsuorasti (kuva 3).



Kuva 3. Eri ilmastomuuttujien suhde toisiinsa sekä arktis-alpiinisen kasvilajiston levinneisyyteen. Mitä tarkemmalle mittakaavatasolle mennään, sitä alemman tason muuttuja on kyseessä ja muuttujan vaikutus arktis-alpiinisen kasvillisuuden levinneisyyteen on suurempi. Nuolet kuvaavat muuttujien vaikutusta toisiinsa (mukaien Guisan & Zimmermann 2000).

Laajimmalla tasolla tarkasteltuna kasvillisuuden levinneisyyteen, kuten maapallon eri biomiin jakautumiseen, vaikuttavat maantieteellinen sijainti, maaston korkokuva sekä makroilmastolliset piirteet kuten mereisyys ja mantereisuus. Nämä epäsuoran vaikutuksen muuttujat kontrolloivat suuremman vaikutuksen muuttujia kuten sadantaa, lämpötilaa, haihduntaa sekä säteilyn määrää ja jakautumista (Guisan & Zimmermann 2000; Pearson & Dawson 2003). Suoran vaikutuksen muuttujat voidaan edelleen luokitella useammalle tasolle ja näin päästään jo kiinni tietyn kasvillisuustyypin, tässä tapauksessa arktis-alpiinisen kasvillisuuden, ominaispiirteisiin. Mitä alemman tason muuttujia tarkastellaan, sitä paremmin on mahdollista tarkastella yksittäisen muuttujan vaikutusta (Guisan & Zimmermann 2000; Duque-Lazo ym. 2016).

2.4 Kasvukauden, talvehtimisolosuhteiden, vesitaseen ja korkeusvaihtelun vaikutus kasvillisuuteen

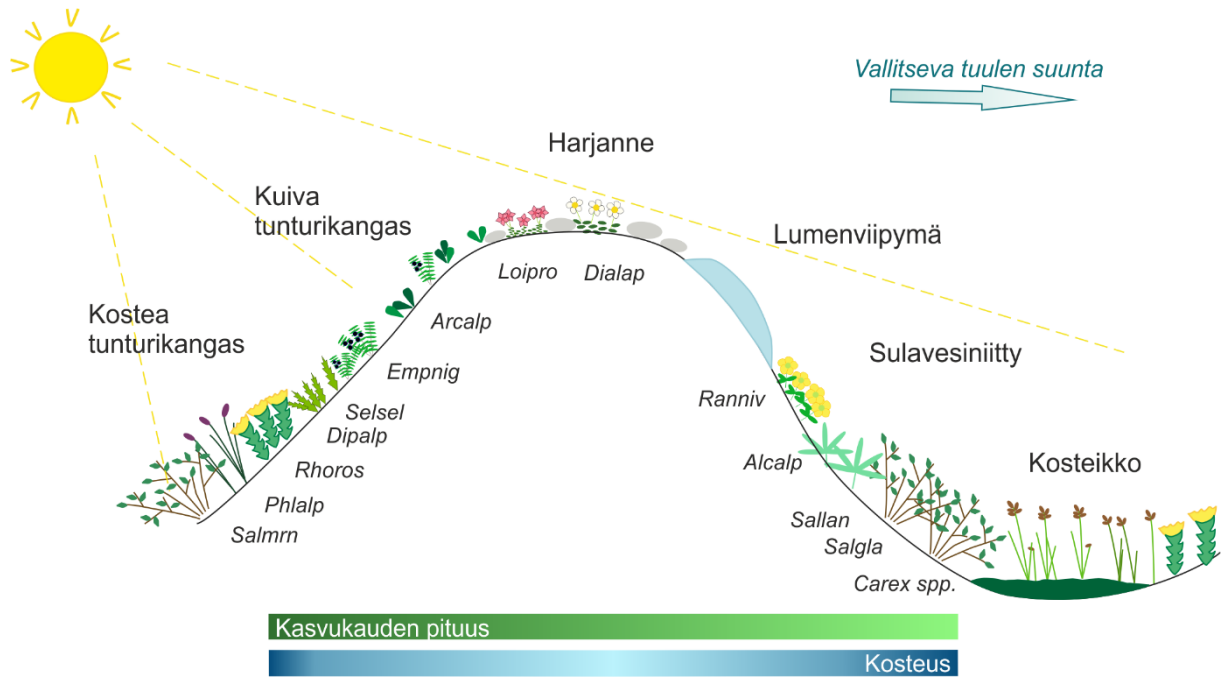
Suoran vaikutuksen muuttujista arktis-alpiinisen kasvilajiston levinneisyyteen vaikuttavat keskeisesti kasvukauden pituus, talvehtimisolot sekä vesitase (Mod ym. 2016). Kasvukausi on fotosynteettisesti aktiivinen kasvun ja lisääntymisen ajanjakso, jolloin myös uusille kasvupaikoille leviäminen tai nykyisen kasvuston laajentuminen on mahdollista (Barichivich ym. 2013). Kasvukauden pituuden alueellisen vaihtelun onkin todettu pitkällä aikavälillä kontrolloivan eri kasvillisuustyyppien ja lajien levinneisyyttä pohjoiseen esimerkiksi Fennoskandiassa (Karlsen ym. 2006). Kasvukautta voidaan kuvata tehoisan lämpösumman avulla, joka lasketaan ajalta, jolloin vuorokauden keskilämpötila ylittää tietyn raja-arvon. Perinteisesti rajana on termisen kasvukauden aloituksen määräävä 5°C (Ilmatieteen laitos 2017). Pohjoisilla ja korkeilla alueilla tämä määritelmä kuitenkin lyhentää todennukaista kasvukautta, sillä arktis-alpiinisten lajien yhteyttäminen ja lisääntyminen on mahdollista jo tätä huomattavasti alhaisemmissa lämpötiloissa (Bliss 1981; Karlsen ym. 2006). Arktis-alpiinisen ympäristön tutkimuksissa lämpösumma lasketaankin usein käyttämällä raja-arvona 3°C (Virtanen ym. 2010, Niskanen ym. 2016).

Kasvien selviämiseen seuraavalle kasvukaudelle vaikuttavat olennaisesti talvehtimisolot. Lämpötilan vaikutus talviolosuhteisiin on suuri, sillä se vaikuttaa sadannan muotoon ja näin lumipeitteen paksuuteen ja edelleen maaperän lämpötilaan. Mitä kylmempää talvella on, sitä suurempi on kasvien kohtaama kylmyysstressi, etenkin sellaisilla paikoilla, joilla suojaavaa lumipeitettä ei ole tai se on ohut (Nagy & Grabherr 2009). Talvilämpötilan huomioiminen on merkittävää myös ilmaston lämpenemisen ja ääriämpötilojen mahdollisen yleistymisen vuoksi, sillä niiden vaikutus arktis-alpiinisessa ympäristössä tulee näkymään etenkin talvella (IPCC 2013; Aalto ym. 2013). Lyhytaikainenkin lämpeneminen talvella voi johtaa kasvivaurioihin lumen sulaessa ja jäätyessä, kun sulamisvedet pääsevät vajoamaan maanpinnalle. Tällöin maaperä pääsee jäätymään, mikä heikentää ravinteiden saatavuutta ja heikentää kasvun alkua keväällä (Oksanen & Virtanen 1995, Bokhorts ym. 2009).

Kasvuun ja ravinteiden saatavuuteen vaikuttaa olennaisesti myös kasvien käytössä olevan veden määrä (le Roux ym. 2013), jota voidaan kuvata vesitaseen avulla. Vesitase ottaa huomioon sekä sadannan että haihdunnan yhdistäen näin energian ja veden kierron ekosysteemissä (Stephenson 1990). Tästä syystä se on informatiivisempi, kuin edellä mainitut

muuttujat yksinään. Vesitase voidaan laskea vähentämällä evapotranspiraatio eli kokonaishaihdunta sadannasta. Vaikka vesitase ei suoraan vaikuta kasvien fysiologiaan, sen kautta voidaan arvioida maaperässä olevan veden määrää eli vettä, joka on kasvien saatavilla. Kasvien elintoimintojen lisäksi vesi vaikuttaa myös maaperän lämpötilaan ja biologiseen aktiivisuuteen, mikä puolestaan on tärkeässä asemassa muun muassa ravinteiden kierrossa (Hodkinson ym. 1999).

Kasvukauden pituuden, talvehtimisolojen ja vesitaseen alueelliseen vaihteluun vaikuttaa olennaisesti topografia (kuva 4). Vaikka topografia on konseptuaalisessa mallissa (kuva 3) luokiteltu ylimmän tason taustamuuttujiin, se vaikuttaa kasvillisuuden levinneisyyteen kaikilla mittakaavatasoilla kontrolloimalla muita ympäristömuuttujia (Moeslund ym. 2013). Paikallisen topografian vaihtelun vaikutus on huomattavaa etenkin karussa arktis-alpiinisessa ympäristössä, jossa lakialueiden ja painanteiden kasvillisuus eroaa selvästi toisistaan. Maaston korkeusvaihtelut vaikuttavat etenkin veden jakautumiseen määrittämällä lumen ja sadeveden kerääntymistä sekä lumen sulamisen ajankohtaa ja sulavesivirtoja (Billings 1973). Säteilyn ja tuulen puolen rinteillä kasvukausi on pidempi vähäisen lumipeitteen ja aikaisen sulamisen ansiosta, mutta voimakkaan haihdunnan ja valunnan takia vettä on niukasti. Tuulen suojan rinteisiin ja maaston painanteisiin kasaantuu enemmän lunta, mikä lykkää kasvukauden alkua, mutta tarjoaa enemmän vettä kasvillisuuden käyttöön. Kosteammissa ja suojaisemmissa olosuhteissa kasvillisuus onkin rehevämpää ja lajistoltaan rikkaampaa, kuin tunturin ylärinteiden ja lakien tuulenpieksemillä (Väre & Partanen 2012). Vaihteleva mesotopografia tarjoaa kokonaisuudessaan useampia habitaatteja, mikä mahdollistaa eri elinstrategioita hyödyntävien lajien esiintymisen samalla alueella. Tämän ansiosta paikallinen lajirunsaus voi myös nousta huomattavan korkeaksi.



Kuva 4. Mesotopografian vaihtelu ja sen vaikutus kasvillisuuteen arktis-alpiinisessa ympäristössä. Habitaatit vaihtelevat tuulen puolen tunturikankaista suojan puolen kosteikkoihin. Kuvatun mesotopografian mittakaava voi vaihdella horisontaalisesti muutamasta kymmenestä metrillä kilometriin. Habitaattien esimerkkilajien (tieteellisten nimien lyhenteet) nimet ovat liitteessä 1, paitsi Empnig (*Empetrum nigrum*, variksenmarja) (mukailien Billings 1973, Väre & Partanen 2012).

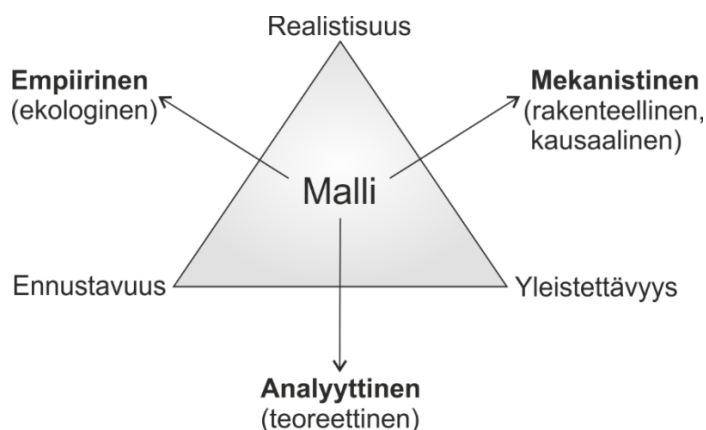
3. Menetelmällinen teoriatausta

Lajien ja ympäristön vuorovaikutussuhdetta tarkasteltaessa kiinnostuksen kohteena ovat usein lajien levinneisyysalueet ja niiden muutokset (Luoto ym. 2005; Franklin 2009). Laajat tilastolliset analyysimenetelmät mahdollistavat lajiston (sekä kasvi- että eläinlajien) ja ympäristön välisen riippuvuussuhteen kvantifioimisen, minkä avulla voidaan tuottaa ennusteita niin lajien nykyisistä kuin tulevista levinneisyysalueista (Guisan & Thuiller 2005, Franklin 2009). Onnistuakseen mallinnusprosessi vaatii ymmärrystä sen taustalla vaikuttavista teorioista sekä lajien ekologiasta samoin kuin käytettävistä aineistoista ja menetelmistä. Näin voidaan tuottaa malleja, joilla on todellista ekologista merkitystä ilmiöiden selittämisessä sen sijaan, että ne olisivat vain tilastollisiin tunnuslukuihin nojaavia työkaluja (Guisan & Zimmermann 2000, Yackulic ym. 2013).

3.1 Lajilevinneisyysmallinnus ja mallien luokittelu

Lajilevinneisyysmallinnus on alueellista mallinnusta, joka pyrkii selittämään, missä jokin laji esiintyy ja miksi sekä, mitkä ovat sen esiintymistä mahdollisesti rajoittavat ympäristötekijät (Guisan & Zimmermann 2000). Mallinnus perustuu oletukseen, että ympäristöolosuhteet ja niiden muutokset aiheuttavat lajeissa fysiologisen vasteen, joka määrittää lajin levinneisyyden tietyille alueille (Pearson 2007). Lajilevinneisyysmalleista käytetään yleisesti lyhennettä SDM, mikä viittaa sanoihin species distribution models, mutta myös niche models tai habitat suitability models termit esiintyvät kansainvälisessä tutkimuksessa (Franklin 2009). Mallinnus kartoittaa kullekin lajille suotuisat ympäristöt käyttäen tiettyyn sääntöön perustuvaa tilastollista mallia ja sijoittaa ne maantieteelliseen tilaan. Tämän tuloksena syntyy lajikohtaisia levinneisyyskarttoja (Guisan & Thuiller 2005, Pearson 2007). Lajien levinneisyyttä selittävät ympäristötekijät valitaan konseptuaaliseen malliin perustuen, kuten kuvassa 3, joka puolestaan on muotoiltu aiemman tutkimustiedon pohjalta.

Vallitsevan käsityksen mukaan levinneisyysmallinnuksella on kolme päämäärää, joiden keskinäinen merkitsevyys vaihtelee tutkimuskysymysten ja -asetelman mukaan. Tuotetun ennustemallin tarkoituksena voi olla mahdollisimman hyvä yleistettävyyden, ennustekyky tai realismi (Levins 1966; Guisan & Zimmermann 2000). Luonnossa vallitsevien monimutkaisten vuorovaikutussuhteiden takia malli ei kuitenkaan voi toteuttaa kaikkia päämääriä. Nykyteorian mukaan hyvä malli voi saavuttaa kaksi kolmesta päämäärästä samalla kertaa (kuva 5).



Kuva 5. Levinneisyysmallin päämäärät ja erilaiset mallityypit suhteessa toisiinsa. Analyttiset mallit pyrkivät ennustavuuteen ja yleistettävyyteen, mutta eivät ole välttämättä todenmukaisia. Empiiriset mallit ennustavat todellisiin havaintoihin perustuen, joskaan eivät aina tavoita todellisia kausaalisuhteita, mikä vähentää niiden yleistettävyyttä. Mekanistiset mallit puolestaan keskittyvät todellisiin biologisiin syy-seuraussuhteisiin ja ovat näin yleistettäviä ja realistisia (mukaillen Levins 1966; Guisan & Zimmermann 2000; Pearson 2007).

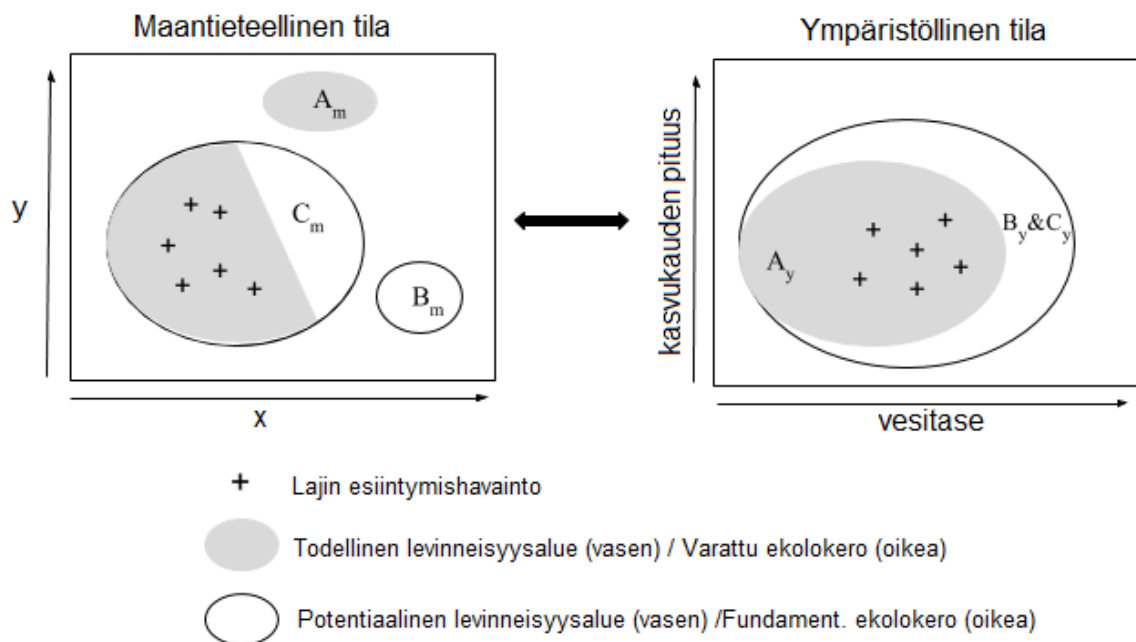
Kuvattu jaottelu ei kuitenkaan ole yksiselitteinen, sillä suurin osa lajilevinneisyysmalleista perustuu empiiriseen aineistoon ja näin ollen SDM-menetelmien voidaan nähdä edustavan sekä mekanistisia että empiirisiä malleja. Koska SDM-menetelmät hyödyntävät lajien ja ympäristömuuttujien välisiä korrelaatioita eli vastemuuttujan tilastollista riippuvuutta selittävästä muuttujasta, viitataan lajilevinneisyysmalleihin usein myös yleistermillä korrelatiivinen malli (Pearson 2007).

3.2 Tilakäsitys ja ekolokeroteoria

SDM-menetelmien taustalla vaikuttavat vahvasti sekä maantieteellisen ja ympäristöllisen tilan että lajien ja ympäristöolojen välinen suhde (Elith & Leathwick 2009; Peterson ym. 2011). Maantieteellinen tila voidaan määrittää joko kaksiulotteisena x-y -koordinaattitasona tai kolmiulotteisena korkeusmallina, kuten DEM (digital elevation model). Ympäristöllinen tila on puolestaan aina moniulotteinen, sillä sen määrittävät alueella kulloinkin vaikuttavat ympäristömuuttujat, jotka makroekologisella tasolla ovat pääasiassa ilmastotekijöitä (Araújo & Luoto 2007; Elith & Leathwick 2009). Lajien levinneisyyden kannalta maantieteellinen tila tarkoittaa kartalle sijoitettuja esiintymishavaintoja, kun taas ympäristöllinen tila määrittää ekolokeron, jolla laji esiintyy (Peterson ym. 2011). Nämä kaksi tilaa eivät välttämättä ole sama asia, sillä esimerkiksi suuri paikallinen korkeusvaihtelu aikaansaa hyvin erilaisia habitaatteja sijainniltaan lähekkäisillä alueilla (Luoto & Heikkinen 2008). Maantieteen ensimmäisen säännön mukaan maantieteellisesti lähekkäin olevat alueet ovat kuitenkin usein ekologiesti yhteneväisempiä kuin toisistaan kaukana olevat kohteet, mikä tilastollisessa tarkastelussa voidaan havaita muuttujien spatiaalisena autokorrelaationa (Tobler 1970, Elith & Leathwick 2009).

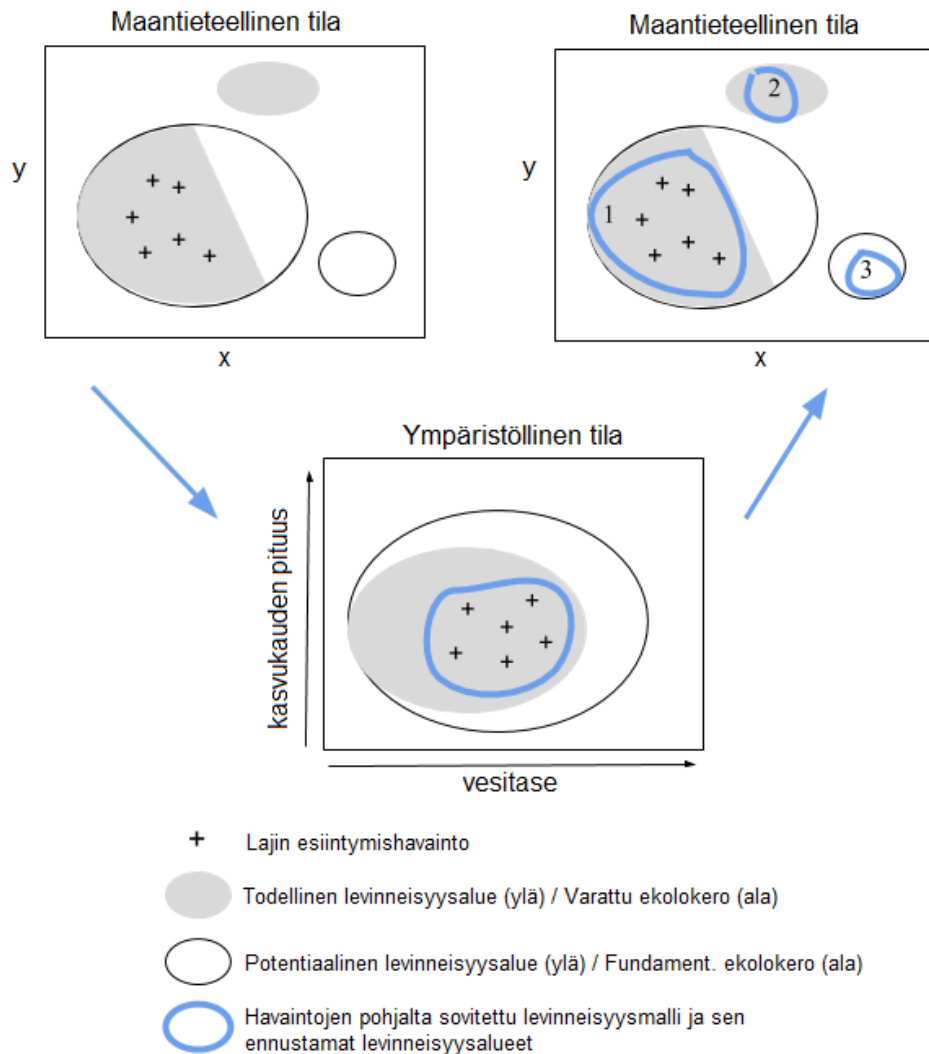
Maantieteellisen sijaintitiedon ja ympäristöolojen määrittämisen tilan erottaminen liittyy kiinteästi ekolokeroteoriaan, joka on SDM-menetelmien keskeisin taustateoria (Guisan & Thuiller 2005). Teorian mukaan laji voi esiintyä vain alueilla, joilla ekolokero on lajin ympäristövaatimusten mukainen. Perusoletuksena on että, laji esiintyy kaikilla suotuisilla habitaateilla ja vastaavasti puuttuu kaikilta epäsuotuisilta paikoilta (Araújo & Pearson 2005). Suotuisan ekolokeron määrittävät abiottiset tekijät, joiden suhteellinen tärkeys riippuu tarkastelun mittakaavasta (Sormunen, Virtanen & Luoto 2011). Mikäli lajilla on hallussaan kaikki sille sopivat habitaatit, on se täyttänyt fundamentaalisen ekolokeron (Pearson 2007). Luonnon monimutkaisten vuorovaikutussuhteiden takia tämä ei kuitenkaan toteudu, minkä takia ekolokeron käsitettä on ollut syytä tarkentaa.

Lajien todellista esiintymisaluetta kuvaa käsite toteutunut tai varattu ekolokero, joka on keskeinen lajilevinneisyysmallinnuksessa, sillä mallinnuksessa käytetyt havainnot edustavat tätä. Laji esiintyy niillä suotuisilla habitaateilla, joilta bioottiset vuorovaikutussuhteet, kuten lajien välinen kilpailu, eivät ole sitä poistaneet (Thuiller ym. 2005). Lisäksi varattuun ekolokeroon vaikuttaa lajin rajallinen dispersaali- eli kyky levittäytyä uusille tai uudelleenlevitä vanhoille alueille. Bioottisten tekijöiden lisäksi tähän vaikuttavat olennaisesti myös fyysiset esteet (Pearson 2007). Samansuuntainen käsite on myös potentiaalinen ekolokero, joka tarkoittaa lajin käytettävissä olevaa osaa fundamentaalisesta ekolokerosta. Kaikkia potentiaalisen ekolokeron määrittäviä ympäristötekijöiden kombinaatioita ei kuitenkaan välttämättä esiinny tutkimusalueella (Thuiller ym. 2005). Ekolokerot eivät suoraan ota kantaa lajien maantieteelliseen esiintymiseen, sillä ne ovat pelkästään ympäristöolojen määrittämiä. Kun ekolokeroiden ympäristömuuttujat yhdistetään koordinaatteihin, voidaan kartalla kuvata lajin todelliset ja potentiaaliset levinneisyysalueet (kuva 6).



Kuva 6. Lajin maantieteellisten levinneisyysalueiden ja ympäristöllisen tilan ekolokerokäsitteiden välinen suhde. Harmailla alueilla ympäristöolosuhteet ovat lajille suotuisat, mutta bioottiset vuorovaikutukset ja lajin oma leviämiskyky rajoittavat aluetta. A_m ja A_y täyttävät ehdot varatulle ekolokerolle ja näin ollen todelliselle levinneisyysalueelle, mutta lajia ei ole (vielä) havaittu näillä alueilla. Vaaleat rajatut alueet puolestaan edustavat kaikkia lajille suotuisia alueita ottamatta kantaa bioottisiin suhteisiin. C_m ja B_m kuvaavat levinneisyysalueita, jotka omaavat fundamentaalisen ekolokeron olosuhteet, mutta joille laji ei ole levinnyt bioottisten suhteiden tai maantieteellisten esteiden takia. B_y & C_y edustaa vastaavaa tilannetta ympäristöllisessä tilassa. Kasvukauden pituus ja vesitase ovat esimerkkimuuttujia ekolokeroa määrittävistä tekijöistä arktis-alpiinisessä ympäristössä (mukaillen Pearson 2007).

Maantieteellisen tilan ja ekolokeroita määrittävien ympäristötekijöiden suhde on merkittävässä roolissa lajilevinneisyysmallinnuksessa, jossa tarkoituksena on yhdistää nämä kaksi toisiinsa. Mallien avulla pyritään karakterisoimaan lajeille suotuisat ekolokerot ja näin selittämään lajien nykyistä levinneisyyttä sekä ennustamaan potentiaalisia uusia levinneisyysalueita (kuva 7).



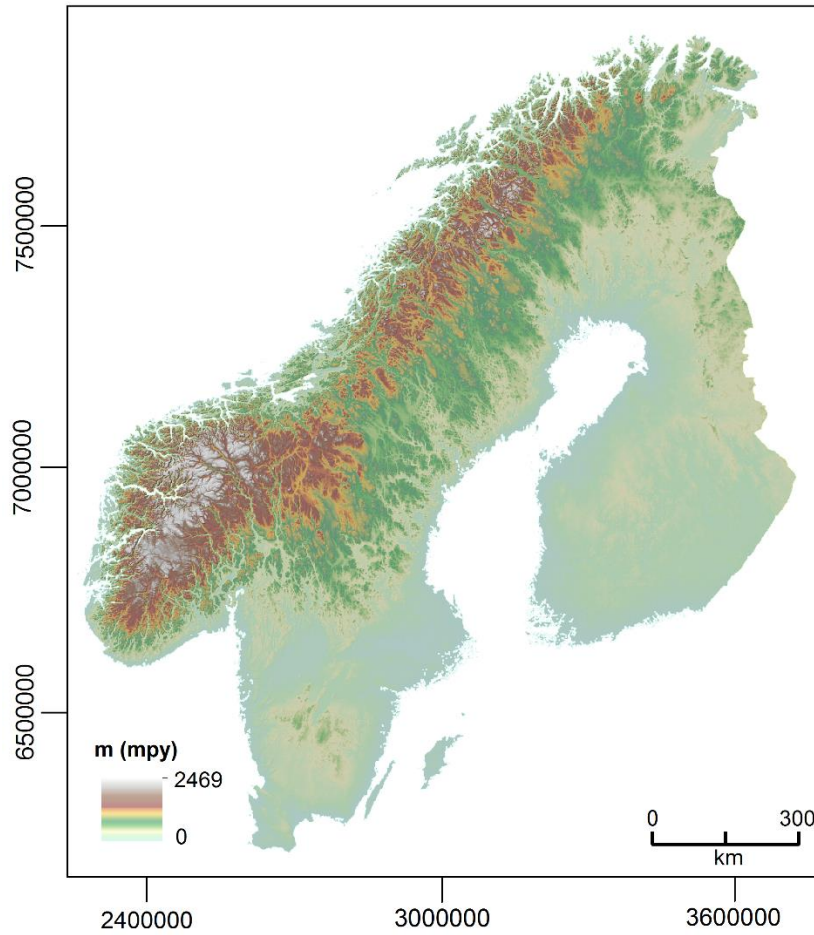
Kuva 7. Lajilevinneisyysmalli maantieteellisessä ja ympäristöllisessä tilassa. Vasemmassa yläkuvassa ovat todelliset lajihavainnot maantieteellisessä tilassa. Alakuvassa ovat ne ympäristöllisen tilan ominaisuudet, joiden perusteella mallinnusmenetelmä määrittää lajille suotuisan ekolokeron. Tämä tapahtuu mallin kalibroinnissa, kun todelliset havainnot yhdistetään ympäristömuuttujiin. Malli tunnistaa sen osan varattusta ekolokerosta, johon havainnot osuvat (sinisellä ympyröity alue) eikä niinkään fundamentaalista tai varattua ekolokeroa. Kun mallin tuottamat ennusteet viedään takaisin maantieteelliseen tilaan, saadaan kolme mahdollista levinneisyyttä (oikea yläkuva). Alue 1 on lajin nykyinen todellinen levinneisyys, jonka mukaan malli sovitettiin. Alue 2 ennustaa osan lajin todellisesta levinneisyydestä, joka on vielä tuntematon. Alue 3 on ennuste lajin potentiaalisesta levinneisyysalueesta. Malli ei kykene havaitsemaan alueita 2 ja 3 kokonaisuudessaan, sillä alkuperäiset havainnot eivät kata varattua ekolokeroa kokonaan (sinisen renkaan ulkopuolelle jäävä osa varattusta ekolokerosta alakuvassa) (mukaiillen Pearson 2007).

4. Tutkimusalue

Fennoskandialla tarkoitetaan tässä tutkimuksessa Skandinavian niemimaan (Norja ja Ruotsi) sekä Suomen muodostamaa kokonaisuutta. Maantieteellisesti samaan alueeseen kuuluvat myös Kuolan niemimaa sekä Itä-Karjala, mutta Venäjään kuuluvat osat jätettiin tarkastelun ulkopuolelle. Fennoskandia sijaitsee Euraasian mantereen reunalla pääosin leveyspiirien 60° N ja 70° N välissä. Aluetta rajaa etelässä Itämeri, pohjoisessa Jäämeri, lännessä Atlantti ja idässä Venäjän laaja manner, mikä luo alueelle vaihtelevat ympäristöolosuhteet. Pinta-alaltaan Fennoskandia on noin 1,15 miljoonaa neliökilometriä.

4.1 Kallioperä ja korkokuva

Geologisesti Fennoskandia on yhtenäinen kokonaisuus, josta suurin osa kuuluu prekambriseen Baltian kilpialueeseen. Peruskallioalueesta voidaan erottaa kolme erillistä osaa, joista vanhimmat arkeiset kivet ovat yli 2,5 miljardia vuotta vanhoja ja nuorimmat Luoteis-Skandinavian osat alle 1,8 miljardia vuotta. Suurin osa peruskalliosta muodostuu kestävästä graniiteista ja gneisseistä, jotka ovat jääneet jäljelle pehmeämmän kiviaineksen kuluttua pois rapautumisen ja pitkän jäätiköitymishistorian myötä (Lidmar-Bergström & Näslund 2005). Poikkeuksen tasaisen penepilaanin määrittämään korkokuvaan tekee Skandien vuoristo, joka on iältään muuta kallioperää selvästi nuorempi, sillä se on poimuttunut vasta noin 400 miljoonaa vuotta sitten. Skandit on pituudeltaan noin 1500 kilometriä kulkien etelästä pohjoiseen lähes koko Fennoskandian halki (kuva 8). Vuoriston vaikutus topografiaan on suurin Norjassa, jonka pinta-alasta se kattaa lähes kolmanneksen. Ruotsissa vuoriston osuus pinta-alasta on vain kymmenyksen ja Suomessa hyvin pieni (Corner 2005). Myös korkeimmat huiput Galdhøpiggen (2469 mpy) ja Glittertind (2464 mpy) sijaitsevat Norjassa Jotunheimenin massiiviin alueella vuoriston eteläosassa. Ruotsin korkein huippu on Kebnekaise (2104 mpy) ja Suomen puolestaan Halti (1324 mpy). Skandit erottuvat muusta Fennoskandiasta myös sedimenttikivistä koostuvan kallioperän puolesta. Sedimenttikivet sisältävät runsaasti magnesium- ja kalsiumkarbonaattia, mikä mahdollistaa kalkkia vaativan kasvillisuuden esiintymisen (Virtanen 2003).



Kuva 8. Fennoskandian korkokuva digitaalisen korkeusmallin pohjalta. Suurin osa Fennoskandiasta sijaitsee 0 – 400 metriä merenpinnan yläpuolella, kun taas Skandien keskimääräinen korkeus on 700 – 800 mpy. Skandien korkeus ja leveys vähenevät pohjoisemmaksi mentäessä. Kuvan koordinaatit ovat YKJ-koordinaatistossa, mikä pätee myös tuleviin kuviin, ellei muuta ole ilmoitettu (Maanmittauslaitos 2015; Lantmäteriet 2015; Kartverket 2015)

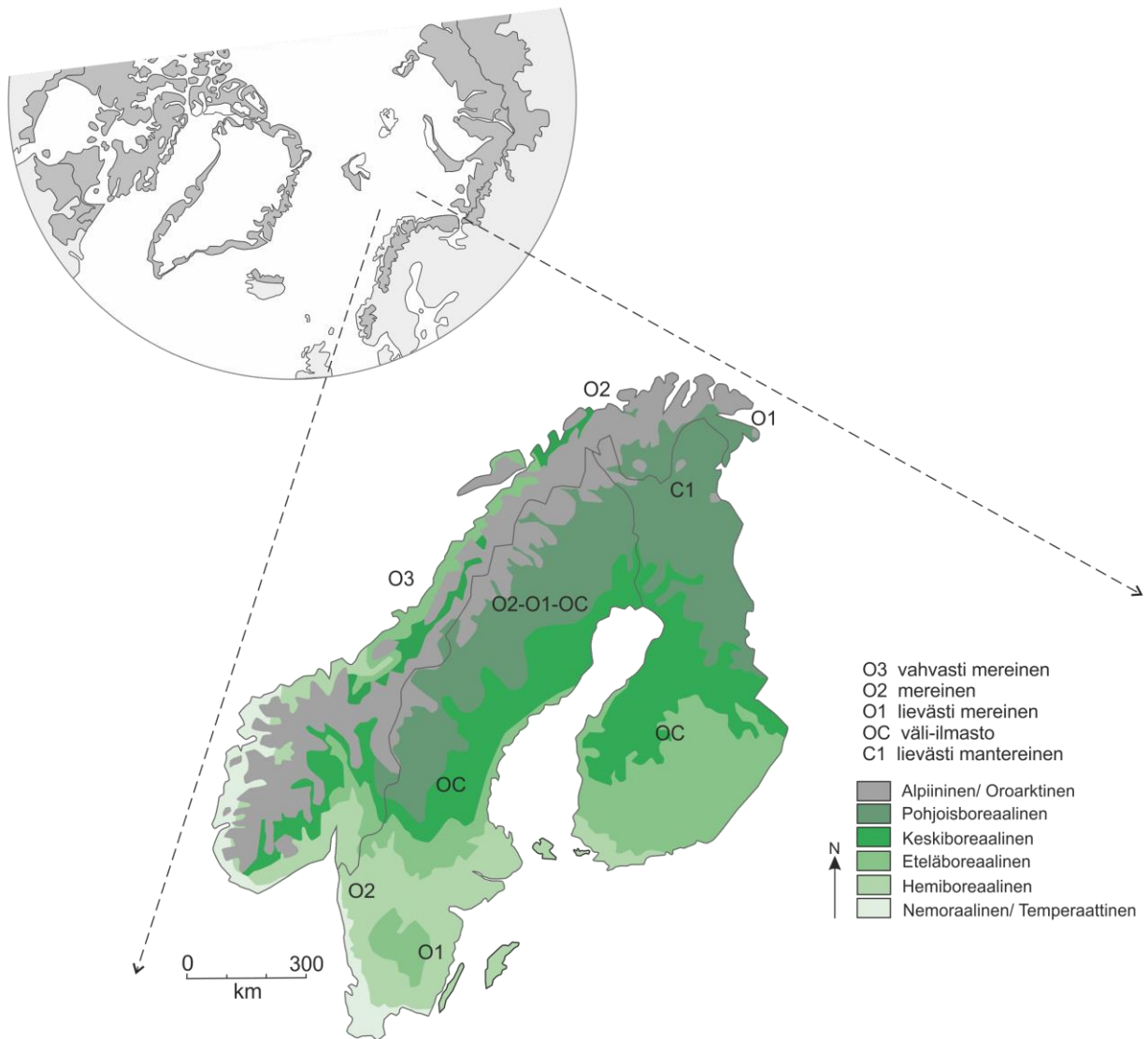
4.2 Ilmasto ja kasvillisuus

Sijainti maailman laajimman maamassan reunalla polaaririntamassa vaikuttaa merkittävästi Fennoskandian ilmastoon. Valtameri ympäröi niemimaata lännessä sekä pohjoisessa ja Golfvirran ansiosta ilmasto on huomattavasti leudompi kuin vastaavilla leveysasteilla Siperiassa tai Kanadassa. Fennoskandiassa onkin havaittavissa selkeä ilmastogradientti mereisestä mantereiseen siirryttäessä lännessä itään (Aalto ym. 2013; kuva 9). Tämän lisäksi on havaittavissa myös etelä-pohjoissuuntainen gradientti ilmaston vaihettua lauhkeasta arktiseen. Etäisyys näiden kahden ilmastovyöhykkeen välillä on lyhimpiä maailmassa, mikä tarjoaa ainutlaatuisen tutkimusympäristön ilmaston ja sen muutosten vaikutusten havainnoinnille (Ahti ym. 1968; Høgda ym. 2013). Maantieteellisen sijainnin lisäksi Skandien vuoristolla on merkittävä vaikutus sekä länsi-itä –suunnassa että laaksoista huipuille

siirryttäessä. Tämä johtaa muun muassa sadannan ja lämpötilan huomattaviin alueellisiin vaihteluihin. Norjan länsirannikolla sadanta saattaa olla jopa kymmenkertainen itäosien kuivimpiin alueisiin verrattuna. Meren vaikutuksesta länsirannikon lämpötila on tasaisempi ympäri vuoden kuin itärajalla, jossa havaitaan sekä kesän kuumimmat että talven kylmimmät lämpötilat. Myös esimerkiksi kasvukauden pituus vaihtelee huomattavasti. Eteläosissa kasvukausi kestää huhtikuusta syyskuun loppuun, kun se pohjoisimmilla ja lumisimmilla alueilla alkaa vastaa juhannuksen jälkeen ja loppuu jo elokuussa (Karlsen ym. 2008). Fennoskandia onkin ekologisesti hyvin heterogeeninen. Eri ilmasto- ja topografiamuuttujien vaihtelu tutkimusalueella on esitetty liitteessä 2.

Ilmaston ja topografian aiheuttamat ympäristögradientit näkyvät selkeästi kasvillisuudessa, joka vaihtuu etelän ja alankojen lehti- ja sekametsistä mäntyvaltaisiksi havumetsiksi ja lopulta arktis-alpiiniseksi tundraksi. Kasvillisuusvyöhykkeitä voidaan erottaa kuusi, joista neljä kuuluu boreaaliseen havumetsävyöhykkeeseen (kuva 9). Sekä ilmastollisen että korkeudesta aiheutuvan puurajan Fennoskandiassa muodostaa pääosin tunturikoivu (*Betula pubescens ssp. czerepanovii*), joka on hieskoivun alalaji (Heikkinen 2005; Kullman & Öberg 2009). Ilmastollinen puuraja ulottuu hyvin pohjoiseksi Golfvirran vaikutuksen ansiosta ja arktisen vyöhykkeen raja onkin Fennoskandiassa pohjoisempana kuin missään muualla. Joidenkin näkemysten mukaan aidosti arktinen kasvillisuus ei merenpinnan tasossa ulotu tutkimusalueelle lainkaan (Heikkinen 2005). Fennoskandiassa esiintyvä arktis-alpiininen kasvillisuus onkin pääasiassa korkeuden kontrolloimaa ja painottuu Skandien alueelle, mutta uusimman käsityksen mukaan lajisto on lähempänä arktisen alueen kuin eteläisempien alpiinisten ympäristöjen lajistoa. Tästä syystä Fennoskandian tundra-alueita on hyvin haastavaa luokitella joko arktisiksi tai alpiinisiksi. Jotta korkeuden vaikutus sekä arktiset piirteet tulee huomioitua, voidaan tutkimusalueen arktis-alpiinista ympäristöä kutsua oroarktiseksi (Virtanen ym. 2016).

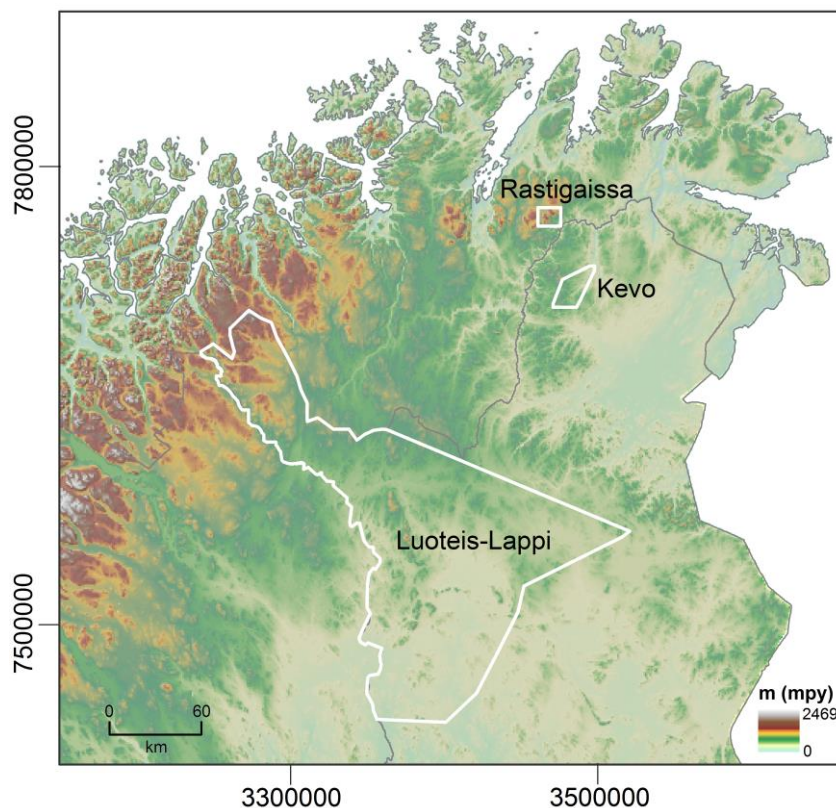
Skandien lisäksi arktis-alpiinista kasvillisuutta esiintyy jonkin verran myös korkeammilla kohoumilla pohjoisborealisella vyöhykkeellä sekä jääkauden reliktiesiintymänä suotuisilla kasvupaikoilla. Fennoskandian arktis-alpiiniselle kasvillisuudelle ovat tyypillisiä kanervakasvivaltaiset (heimo *Ericaceae*) nummet, joiden tyyppilaji on pohjanvariksenmarja (*Empetrum nigrum ssp. hermaphroditum*). Rehevämmillä kasvupaikoilla esiintyy muun muassa pajuja (*Salix sp.*), saroja (*Carex sp.*) ja poimulehtiä (*Alchemilla sp.*). Korkeammalla tunturissa tyypillisiä lajeja ovat riekonmarja (*Arctostaphylos alpina*), lapinvuokko (*Dryas octopetala*), vaivaispaju (*Salix herbacea*) ja rikkokasvit (*Saxifragaceae*) (Bliss ym. 1981, Väre & Partanen 2012).



Kuva 9. Fennoskandian ilmasto- ja kasvillisuusvyöhykkeet sekä sijainti suhteessa pohjoiseen arktis-alpiiniseen alueeseen. Meren vaikutus ilmastoon vaihtelee suuresti tutkimusalueen eri osissa ja on suurimmillaan Norjan rannikolla, minkä ansiosta eteläiset kasvillisuusvyöhykkeet ulottuvat huomattavasti pohjoisemmaksi kuin muualla. Kasvillisuusvyöhykkeet vaihtuvat sekä korkeuden että leveyspiirin vaikutuksesta. Kasvillisuusvyöhykkeiden nimeämisessä Skandinaviassa ovat usein käytössä termit alpiininen ja nemoraalinen kun taas Suomessa vastaavat termit ovat oroarktinen ja temperaattinen (mukaillen Heikkinen 2005).

4.3 Testialueet

Koko Fennoskandian lisäksi tutkimuskohteena on kolme testialuetta. Valitut kohteet sijaitsevat Suomen Lapissa sekä Norjan Finnmarkissa ja toimivat esimerkkialueina arktis-alpiinisesta ympäristöstä (kuva 10). Alueet ovat erilaisia niin kooltaan kuin ekologiaaltaan ja niiden arktis-alpiinista kasvilajistoa on kartoitettu laajasti, minkä ansiosta niitä voidaan käyttää tuotettujen kasvilajiston levinneisyysmallien ennustekyvyn testaamiseen.



Kuva 10. Kevon, Luoteis-Lapin ja Rastigaissan testialueiden sijainti. Testialueet ovat edustavia esimerkkejä arktis-alpiinisesta ympäristöstä ja niitä käytettiin levinneisyysmallien ennustekyvyn arviointiin.

Käsivarren testialue sijaitsee Luoteis-Lapissa ja on kooltaan noin 22 700 km². Alue ulottuu Kittilästä Kilpisjärvelle ja siihen kuuluvat muun muassa Pallas-Yllästunturin kansallispuisto sekä Käsivarren erämaa. Laajuutensa vuoksi testialue kattaa vaihtelevan ympäristögradientin pohjoisosan oroarktisilta suurtuntureilta eteläosien metsävyöhykkeeseen. Korkeusero eri osien välillä on suurimmillaan yli tuhat metriä. Käsivarsi on ainoa osa Suomea, jonne Skandien vuoriston kalkkirikas kallioperä ulottuu, mikä mahdollistaa muualla Lapissa harvinaisten arktis-alpiinisten lajien kuten lapinalppiruusun (*Rhododendron lapponicum*) esiintymisen (Väre & Partanen 2012). Eteläisten tunturien kivilajit ovat karumpia ja arktis-alpiininen lajisto vaatimattomampaa.

Toinen Suomessa sijaitsevista testialueista puolestaan sijoittuu Utsjoelle Kevon luonnonpuistoon. Kevon alue on kooltaan 371 km². Topografialtaan testialue on melko homogeeninen ja vaihtelua matalimpien ja korkeimpien kohtien välillä on enintään 400 metriä. Siinä missä Käsivarressa arktis-alpiinisia lajeja kasvaa etenkin tunturien rinteillä ja lakiosissa, Inarin Lapissa niiden esiintyminen keskittyy myös kuruihin ja jokivarsiin. Testialueen huomattavin piirre onkin Kevon kanjoni, joka on arktis-alpiiniselta lajistoltaan Inarin Lapin

kuruista ja jokilaaksoista monimuotoisin (Heikkinen & Neuvonen 1997; Väre & Partanen 2012).

Kolmas ja pienin testialueista sijaitsee Finnmarkissa Rastigaissan tunturialueella, joka on Skandien viimeinen korkeampi tunturimassiivi ja osa oroarktista kasvillisuusvyöhykettä. Kooltaan Rastigaissa on vain 180 km², mutta kattaa hyvin vaihtelevan korkeusgradientin noin sadasta metristä yli tuhanteen metriin (mpy). Korkeimmalle kohoavat Rastigaissan ja Geaidnogaissan tunturien huiput, joiden välissä on kasvillisuudeltaan rehevä jokilaakso. Lisäksi alueella on pienempiä kohoumia sekä lukuisia puroja ja sulavesiuomia, jotka tarjoavat vaihtelevia kasvupaikkoja. Rastigaissan arktis-alpiininen lajisto onkin hyvin monimuotoinen alueen pienestä koosta huolimatta (Ryvarden 1969).

5. Tutkimusaineisto

Tutkimusaineisto koostuu pistemuotoisesta putkilokasviaineistosta sekä rasterimuotoisesta ilmasto- ja topografia-aineistosta. Lajihavainnot muodostavat tutkittavan arktis-alpiinisen kasvilajiston nykyisen levinneisyyskuvan eli mallinnuksen vastemuuttujan. Kasviaineisto koostuu sekä internetportaaleista ladatuista lajihavainnoista että kenttähavainnoista. Levinneisyyttä selittävät bioklimaattiset ympäristömuuttujat puolestaan johdettiin Fennoskandian kattavista ilmasto- ja topografia-aineistoista.

5.1 Arktis-alpiininen kasvilajisto

Arktis-alpiiniseen kasvillisuuteen kuuluvat lajit valittiin Suuren Pohjolan kasvion levinneisyyskarttojen perusteella (Mossberg & Stenberg 2012). Mukaan otettiin lajit, joiden levinneisyys painottuu selvästi Fennoskandian pohjoisosiin ja/tai Skandien vuoristoon. Näin ollen koko Fennoskandiassa esiintyvät lajit rajattiin pois, vaikka niitä esiintyy myös pohjoisessa ja oroarktisella alueella. Aineiston rakenteen selventämiseksi ja koon hallitsemiseksi myös alalajit ja risteymät jätettiin lajilistan ulkopuolelle, vaikka niiden levinneisyys olisikin arktis-alpiininen. Rajausten perusteella esimerkiksi kosmopoliittilaji variksenmarja (*Empetrum nigrum*) ja sen alalaji pohjanvariksenmarja (*Empetrum nigrum ssp. hermaphroditum*) eivät kuulu tutkimuslajistoon. Aineiston käsittelyn helpottamiseksi taksonomisesti vaikean voikukkien ryhmän (*Taraxacum coll.*) lajit niputettiin yhteen. Myös keltanot (*Hieracium sp.*) ja pohjoiset poimulehtilajit (*Alchemilla sp.*) on käsitelty ryhminä, sillä niiden lajilleen tunnistaminen on haastavaa, mikä aiheuttaa epävarmuutta kyseisten lajien havaintoihin (Niittynen & Luoto 2017). Selvästi erotettava tunturipoimulehti (*Alchemilla alpina*) käsiteltiin

omana lajinaan. Voikukkiin, keltanoihin ja poimulehtiin luetut lajit, joita käytettiin kyseisten lajiryhmien aineistoa ladattaessa, on eritelty tutkimuksessa käytettyjen lajien listassa liitteessä 1. Kaikkiaan tutkimuslajeja (sis. lajiryhmät) oli 190 kappaletta.

5.1.1 Skandinavian portaaliaineisto

Skandinavian lajihavainnot ladattiin Ruotsin ja Norjan kansallisista aineistoportaaleista lajilistan perusteella (liite 1). Analysportal-sivusto on osa Ruotsin LifeWatch hanketta, jonka tarkoituksena on yhtenäistää olemassa olevat lajihavainnot yhteen tietokantaan biodiversiteettitutkimuksen tukemiseksi. Sivusto on Swedish Species Information Centerin (ArtDatabanken) ylläpitämä ja kaikille avoin. Lajihavainnot on tallennettu SWEREFF99-koordinaatistoon sisältäen tiedon paikannustarkkuudesta (Swedish LifeWatch 2015). Havainnot tulevat viidestätoista eri lähteestä, joista tässä tutkimuksessa käytettiin niitä kahdeksaa, joiden oletettiin sisältävän kasvilajihavaintoja (Swedish LifeWatch Analysportalen 2016).

Norjalainen Artsobservasjoner-sivusto on puolestaan Norwegian Biodiversity Information Centerin (NBIC) ylläpitämä avoin aineistoportaali, jonka tehtävä on kerätä laji- ja ekosysteemitietoa tutkimuksen ja päätöksenteon tueksi (NBIC 2017). Lajihavaintoja voivat tallentaa niin tutkijat kuin alan harrastajat, kuten myös Ruotsin portaaliin. Artsobservasjonlerin havainnot on tallennettu WGS84 Zone33 –koordinaatistoon ja paikannustarkkuus on ilmoitettu. Havaintojen aineistolähteitä ei ole eroteltu Analysportalenin tapaan, joten ladatut lajihavainnot perustuvat kaikkiin sivuston käytössä oleviin aineistoihin (Artsdatabanken Artsobservasjoner 2016). Sekä Norjan NBIC että Ruotsin ArtDatabanken ovat osa eurooppalaisia biodiversiteettihankkeita ja yhteistyössä myös keskenään (Swedish LifeWatch 2015; NBIC 2017).

Lajihavainnot ladattiin molemmista portaaleista samoilla kriteereillä 4.-24.11.2016 välisenä aikana. Havaintojaksona käytettiin 2000-lukua (1.1.2000 – 31.10.2016) ja spatiaalisen tarkkuutena 100 metriä (ilmoitettu paikannustarkkuus < 100 m). Mikäli lajin havaintopisteitä oli tämän latauksen jälkeen alle kaksikymmentä, ladattiin havainnot myös 1990-luvulta (1.1.1990 – 31.12.1999) aineiston kattavuuden lisäämiseksi. Havaintojakson laajentaminen tuotti vain muutamia lisähavaintoja, joten Skandinavian portaaliaineisto on lähes kokonaan 2000-luvulta. Havaintoja löytyi 189 lajista yhteensä 89 359 kappaletta. Skandinaviassa laajalle levinneitä arktis-alpiinisia lajeja ovat muun muassa lehtoukonhattu (*Aconitum lycoctonum*) sekä

punakko (*Bartsia alpina*). Harvalukuisia lajeja ovat puolestaan esimerkiksi jäämerentähtimö (*Stellaria humifusa*) ja lapinvehnä (*Elymus mutabilis*).

5.1.2 Testialueiden havaintoaineisto

Testialueiden aineisto on kerätty useiden suomalaisten tutkimusryhmien toimesta eri projekteihin liittyneissä kasvillisuuskartoituksissa 1990-luvulta lähtien (esim. Heikkinen & Neuvonen 1997; Parviainen ym. 2009; Niittynen & Luoto 2017). Lajien esiintymistä on kartoitettu systemaattisesti muun muassa kasvuruuduilla sekä keräämällä yksittäisiä havaintopisteitä. Havaintopisteiden sijainti on tallennettu maastossa GPS-paikantimilla, joten havaintojen tarkkuus on vähintään yhtä hyvä kuin portaaliaineiston havaintojen. Luoteis-Lapin ja Kevon havainnot olivat alun perin YKJ-koordinaatistossa ja Rastigaissan havainnot puolestaan ETRS-TM35FIN-koordinaatistossa. Tämän tutkielman kirjoittaja kartoitti arktis-alpiinisten lajien levinneisyyttä keräämällä yksittäisiä lajihavaintoja puulajien levinneisyyskartoituksen yhteydessä Rastigaissalla 16.7. – 8.8.2016.

Eri testialueilla esiintyvien lajien määrä vaihtelee. Luoteis-Lapissa havaittuja lajeja on yhteensä 143, Kevolla 76 ja Rastigaissalla 100. Yhteensä testialueilla on havaittu 148 arktis-alpiinista putkilokasvia. Yleisiä lajeja ovat muun muassa nuijasara (*Carex buxbaumii*) sekä tunturipaju (*Salix glauca*) ja harvinaisia esimerkiksi kultakynsimö (*Draba alpina*) ja tunturisarake (*Kobresia myosuroides*). Kevon aineiston erikoisuus on harvinainen tuoksualvejuuri (*Dryopteris fragrans*), jonka ainoat esiintymät Pohjois-Euroopassa ovat Kevon luonnonpuistossa (Väre ym. 2017).

5.2 Ilmasto- ja topografia-aineisto

Tutkielman ilmastoaineistona on käytetty CHELSA Version 1.1 – aineistoa. CHELSA (climatologies at high resolution for the earth's surface areas) on korkearesoluutioinen globaali ilmastoaineisto maapallon maa-alueille, joka sisältää lämpötilan ja sadannan keskiarvojen kuukausi- ja vuosivaihtelun sekä näistä johdettuja bioklimaattisia muuttujia. Ilmastollisena vertailukautena käytetään vuosia 1979 – 2013 (Karger ym. 2016). Aineiston alkuperäinen resoluutio on 30 kaarisekuntia, mikä metreissä vastaa noin yhtä kilometriä (1'' ~ 31 m). Koordinaatisto on alun perin WGS84, josta aineisto on interpoloitu YKJ-koordinaatistoon koko Fennoskandian kattavalle 1km² ruudukolle. CHELSA –ilmastoaineisto on Sveitsin WSL instituutin (Forest, Snow and Landscape Research) sekä Hampurin, Zurichin ja Göttingenin yliopistojen yhteistyössä tuottama.

Topografia-aineisto on puolestaan koottu Suomen, Ruotsin ja Norjan kansallisista korkeusmalleista (Maanmittauslaitos 2015; Lantmäteriet 2015; Kartverket 2015). Käytetty digitaalinen korkeusmalli on tarkkuudeltaan 50 metriä, josta keskeiset topografiamuuttujat, minimi- ja maksimikorkeus sekä korkeusvaihtelu, on laskettu 1km² ruuduille.

Ilmasto- ja topografia-aineiston bioklimaattisista muuttujista levinneisyysmallinnukseen valittiin neljä (taulukko 1). Tehoisa lämpösumma kuvaa termisen kasvukauden pituutta eli arktis-alpiinisen lajiston kasvuolosuhteita. Kylmimmän kuukauden minimilämpötila puolestaan kuvaa talvehtimisolosuhteita huomioiden talven äärilämpötilan. Vesitase kertoo kasvien käytössä olevasta vedestä ottaen huomioon sekä sadannan että kokonaishaihdunnan, joten se kuvaa kosteusolosuhteita paremmin kuin kumpikaan muuttujista yksinään. Korkeusvaihtelu edustaa paikallisen topografian vaikutusta. Valitut ympäristömuuttujat kuvaavat ilmaston keskeisiä tekijöitä energiaa ja vettä, jotka aiheuttavat fysiologisia rajoitteita kasvien levinneisyydelle (Zimmermann ym. 2009; Mod ym. 2016).

Taulukko 1. *Levinneisyysmallinnuksessa käytetyt selittävät muuttujat. Ilmastomuuttujat on laskettu vertailujakson (1979 – 2013) keskiarvona. Kaikki muuttujat on laskettu koko Fennoskandian kattavaan 1km x 1km ruudukkoon.*

Muuttuja	Kuvaus	Yksikkö	Lyhenne
Tehoisa lämpösumma	Yhteenlaskettu lämpötila päiviltä, joiden vuorokauden keskilämpötila > 3°C	°C	GDD3
Vesitase	Vuoden sadesumma – vuotuinen evapotranspiraatio	mm	WAB
Talven minimilämpötila	Vuoden kylmimmän kuukauden minimilämpötila	°C	Tmin
Korkeusvaihtelu	Maksimikorkeus – minimikorkeus	m	Kork.vaiht.

5.3 Aineiston esikäsittely

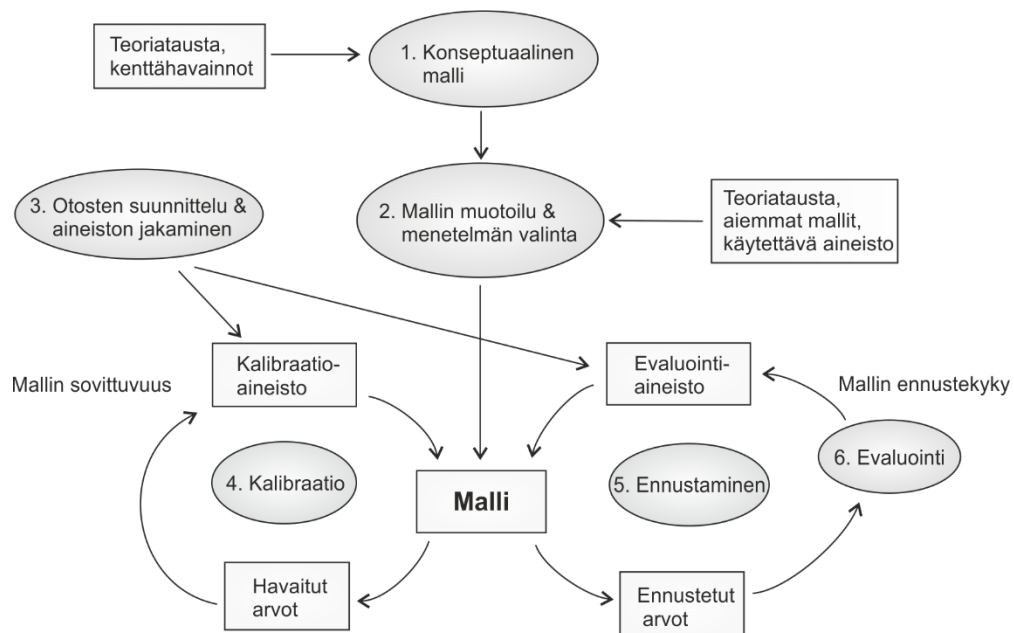
Mallinnusta varten pistemuotoinen lajihavaintoaineisto muunnettiin binääriseksi läsnäolotiedoksi koko Fennoskandian kattavalle 1km² ruudukolle. Ruutu jossa oli vähintään yksi lajihavainto, sai kyseisen lajin osalta arvon 1 ja kaikkien ruudusta puuttuvien lajien arvoksi ruudussa tuli 0. Mallinnukseen otettiin mukaan lajit, joita esiintyi vähintään kahdeksassa ruudussa. Tällä pyrittiin vähentämään yksittäisten lajihavaintojen vaikutusta mallinnukseen (Niittyinen & Luoto 2017; Niskanen 2018). Ruudut joissa ei ollut yhtään havaintopistettä, eli suurin osa Fennoskandiaa, asetettiin NoDataksi. Tyhjiin ruutujen sisällyttäminen mallin

muodostukseen ei ollut relevanttia kiinnostuksen kohteena olevan lajiston rajatun esiintymisen vuoksi.

Ennen mallinnusta ympäristömuuttujien välisiä korrelaatioita tarkasteltiin Spearmanin korrelaatiotestillä (stats-paketti), joka sopii jatkuville muuttujille, joiden jakauma ei välttämättä noudata normaalijakaumaa (R Core Team 2017). Multikollinearisuuden välttämiseksi malliin valittavien muuttujien keskinäisen korrelaation ei tulisi ylittää $|0.7|$. Mitä vähemmän muuttujat korreloivat keskenään, sitä paremmin malli kykenee tunnistamaan yksittäisen muuttujan vaikutuksen (Dormann ym. 2013). Koska käytettävät ympäristömuuttujat kuvaavat ilmastoa ja topografiaa, on selvää että lähellä olevat alueet muistuttavat toisiaan eli muuttujat ovat spatiaalisesti autokorreloituneita. Tästä johtuen ympäristömuuttujien spatiaalista autokorrelaatiota ei tarkasteltu erikseen.

6. Tutkimusmenetelmät

Tutkimuksen kulku noudattaa tilastolliseen mallinnukseen perustuvaa SDM-prosessia. Mallinnus voidaan jaotella kuuteen osaan alkaen teorian muotoilusta konseptuaaliseksi malliksi ja päättyen tuotetun mallin arviointiin (kuva 11).



Kuva 11. Lajilevinneisyysmallinnuksen vaiheet. Teorian pohjalta muotoiltu malli yhdistää lajihavainnot ympäristötekijöihin mallinnussovelluksella niin, että malli sovituu aineistoon mahdollisimman hyvin. Tuotettujen levinneisyysennusteiden pohjalta mallin ennustekyky arvioidaan erilaisin evaluointimenetelmin (mukaihen Guisan & Zimmermann 2000).

6.1 Tilastolliset mallinnusmenetelmät

Tämän tutkielman kaikki tilastolliset analyysit on suoritettu R-ohjelmointiympäristössä (R Core Team 2017). Mallinnus suoritettiin biomod2-kirjastolla, joka sisältää kymmenen menetelmää lajien ja ympäristömuuttujien välisten vuorovaikutusten kuvaamiseen (Thuiller ym. 2016). Menetelmäkirjasto on suunnattu etenkin lajilevinneisyysmallinnuksen tarpeisiin. Useamman menetelmän käyttö rinnakkain antaa laajemman näkökulman lajin ja ympäristön välisiin riippuvuussuhteisiin lisäten tulosten luotettavuutta. Kirjaston mallinnusmenetelmistä valittiin käytettäväksi neljä.

Yleistetyt lineaariset mallit (generalized linear model, GLM) ovat yksi käytetyimmistä ja pitkäikäisimmistä SDM-menetelmistä (Guisan ym. 1999). GLM on perinteisen lineaarisen regressiomallin laajennus, joka ei oleta vastemuuttujan olevan normaalisti jakautunut. Vastemuuttujan jakaumasta riippuen, tässä tapauksessa binomiaalinen, valitaan tarvittava linkkifunktio, jonka perusteella lineaarinen malli sovitetaan (McCullagh & Nelder 1989). Menetelmä mahdollistaa myös selittävien muuttujien korkeampien asteiden käytön ja näin ollen epälineaaristen riippuvuussuhteiden tunnistamisen, mikä biomodissa tapahtuu automaattisesti (Thuiller 2016).

Yleistetyt additiiviset mallit (generalized additive model, GAM) ovat GLM:n semiparametrisia laajennuksia, jotka kykenevät luonnehtimaan vastefunktion muotoa sovittamalla erisuuntaisia käyriä aineiston eri osiin. Tämä tehdään antamalla selittäville muuttujille vapausasteita, joiden mukaan malli sovittuu (Hastie & Tibshirani 1986). Usein vapausasteiden määränä on 3 tai 4, jolloin malli yleensä kykenee hyvin tunnistamaan selittäjän ja vastemuuttujan välisen suhteen ylisovittumatta. Vapausasteiden ansiosta menetelmä kykenee tunnistamaan heikkoja ja monimutkaisia vasteita (Yee & Mitchell 1991). Lajilevinneisyysmallien lisäksi GAM:ia käytettiin lajirunsautta selittävien tekijöiden tarkastelussa. Kaikissa tutkimuksen GAM-malleissa vapausasteiden määrä oli neljä.

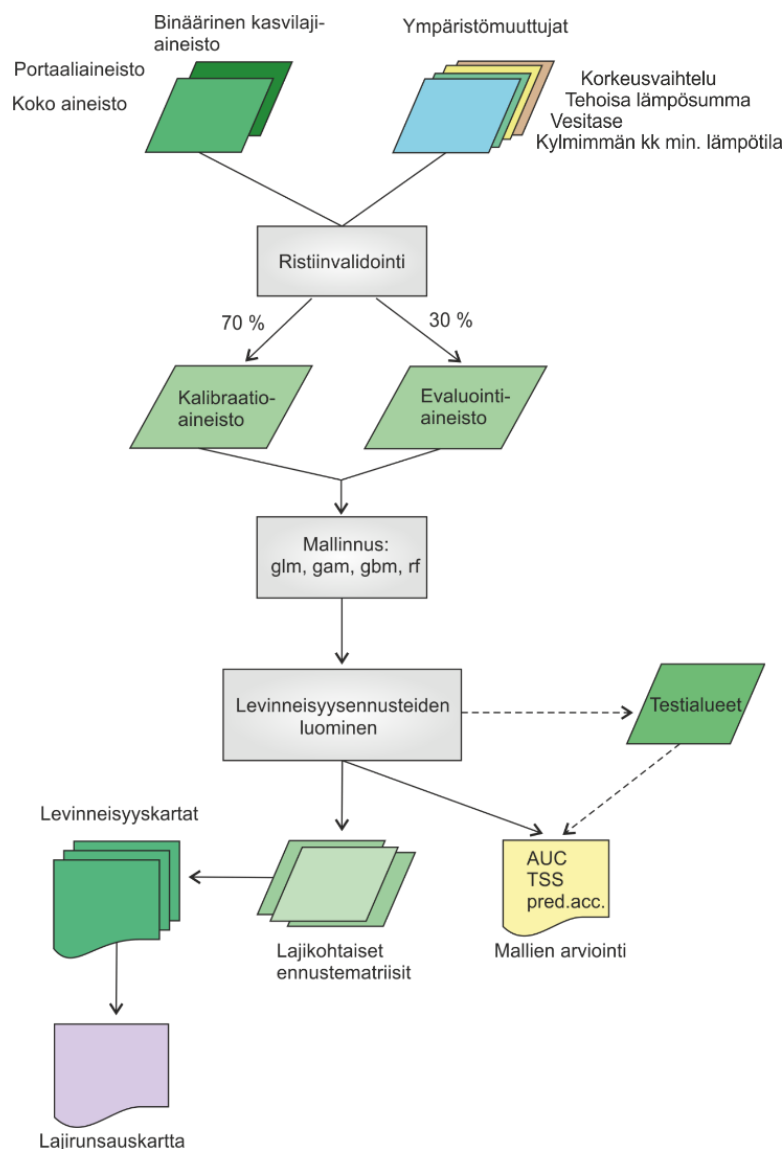
Regressioon perustuvien mallien lisäksi koneoppimismenetelmät ovat käytettyjä SDM-sovelluksia. Yleistetyt luokittelupuumenetelmät (generalized boosted model, GBM) yhdistävät regressiopuut ja koneoppimisen toisiinsa (Ridgeway 1999). Selittävät muuttujat yhdistetään vastemuuttujaan rakentamalla regressiopuita. Regressiopuun rakentamisessa malli jakaa aineistoa hierarkkisesti sellaisissa kohdissa selittäviä muuttujia, jotka tuottavat vastemuuttujan osalta mahdollisimman homogeenisiä osajoukkoja. Tuotettuja regressiopuita yhdistetään boosting-metodilla jäännösvirheitä minimoiden parhaan mallin löytämiseksi (Elith ym. 2008).

GBM on monikäyttöinen menetelmä, jolla voidaan ennustaa uusia arvoja, tutkia muuttujien suhteellista merkitystä sekä visualisoida ja verrata useiden muuttujien vastekäyriä samanaikaisesti. Menetelmää on myös mahdollista käyttää useille eri jakaumille. Tutkimuksen GBM-malleissa tuotettavien puiden määrä oli 1000.

Luokittelupuihin perustuu myös koneoppimismenetelmä satumetsä (random forest, RF). Satumetsässä jokainen puu rakennetaan satunnaisella selittäjien osajoukolla, mikä vähentää eri puiden välistä korrelaatiota. Näin yksittäisten muuttujien vasteita voidaan erottaa paremmin. Lopullinen malli on kokoomamalli kaikista tuotetuista puista, joiden määrä on yleensä 500 – 2000 kappaletta (Breiman 2001). Tutkimuksen RF-malleissa puita tuotettiin 500.

6.2 Mallinnuksen kulku

Arktis-alpiinisen kasvilajiston levinneisyysennusteet tuotettiin kahdella erillisellä biomod-mallinnusajolla (kuva 12). Ensimmäisessä aineistona käytettiin vain portaaliaineistoa (179 lajia), joka biomodissa jaettiin satunnaisesti (70 % ja 30 % jaolla) toisiaan vastaaviksi opetus- ja testiaineistoiksi. Ristiinvalidointi toistettiin jokaisella mallinnusmenetelmällä neljä kertaa, jolloin mallien kokonaismäärä yhdelle lajille oli 16 (4 x 4). Mallit kalibroitiin opetusaineistolla (kalibraatioaineisto), jonka jälkeen niillä ennustettiin testiaineistoon (evaluointiaineisto). Vertaamalla testiaineiston ennustettuja arvoja havaittuihin arvoihin voitiin tarkastella mallien ennustekykyä (AUC ja TSS). Lopuksi mallien tekemät ennusteet projisoitiin koko Fennoskandian ruudukkoon, jolloin tuloksena oli koko Fennoskandian kattava 0/1 matriisi jokaiselle lajille.



Kuva 12. Vuokaavio mallinnuksen vaiheista. Prosessi suoritettiin identtisesti portaaliaineistolle ja koko aineistolle. Erona oli ainoastaan testialueiden aineiston käyttö: portaaliennusteessa niitä käytettiin mallien evaluointiin, kun taas koko aineiston ennusteessa ne olivat mukana mallien kalibroinnissa. Mallinnuksella tuotettiin lajikohtaiset ennustematriisit, jotka visualisoitiin levinneisyyskartoiksi ja lopuksi asetettiin päällekkäin lajirunsauskartaksi.

Näin tuotetusta portaaliennusteesta erotettiin omakseen Kevon, Luoteis-Lapin ja Rastigaissan testialueet ja näiden alueiden lajiennusteita verrattiin alkuperäisiin lajihavaintoihin. Mallien hyvyttä arvioitiin samoilla evaluointimenetelmillä kuin koko portaaliennustetta. Ensimmäisellä mallinnuskierroksella ennustemalleja testattiin siis sekä sisäisellä että ulkoisella evaluointiaineistolla (Guisan & Zimmermann 2000). Sisäinen evaluointi testasi, kuinka hyvin portaaliaineisto ennustaa itseensä ja ulkoinen evaluointi testasi, miten hyvin tuotetut mallit toimivat itsenäiseen aineistoon.

Toinen mallinnuskierros suoritettiin koko aineistolla (181 lajia) eli mallien kalibraatiossa olivat mukana sekä Skandinavian portaaliaineisto että testialueiden kenttähavainnot. Mallinnus suoritettiin samalla tavalla kuin pelkällä portaaliaineistolla eli aineisto jaettiin sisäisessä ristiinvalidoinnissa opetus- ja testiaineistoiksi neljä kertaa jokaiselle mallinnusmenetelmälle. Lopputuloksena oli jälleen koko Fennoskandian kattava levinneisyysennuste lajeittain sekä jokaisen menetelmän hyvyttä kuvaavat tunnusluvut.

Mallien ennustekyvyn lisäksi laskettiin jokaisen selittävän muuttujan suhteellinen merkitys kullekin lajille ja mallinnusmenetelmälle kymmenen toiston keskiarvona. Muuttujien suhteellinen merkitys laskettiin sekoittamalla yhtä muuttujista satunnaisesti ja tuottamalla ennuste sekoitettua aineistoa käyttämällä. Tämän jälkeen alkuperäisellä aineistolla tuotetun ennusteen ja sekoitetun aineiston ennusteen välinen korrelaatio (Pearsonin korrelaatiokertoimella) vähennettiin luvusta 1 eli: $Muuttujan\ merkitys = 1 - corr(Ennuste_{alkper.}, Ennuste_{sekoitettu})$. Muuttujan merkitysarvo vaihtelee välillä 0 – 1 ja mitä suurempi arvo, sitä suurempi on kyseisen muuttujan merkitys ennustemallissa (Thuiller ym. 2016). Tämän lisäksi mallinnus tuotti lajikohtaiset vastekäyrät jokaiselle muuttujalle kaikilla mallinnusmenetelmillä.

6.3 Levinneisyyskartat ja lajirunsaus

Koko lajiston ennustetun levinneisyyskuvan tarkastelemiseksi lajikohtaiset ennustematriisit visualisoitiin rasterikartoiksi. Levinneisyyskartat tehtiin erikseen jokaiselle mallinnusmenetelmälle sekä portaali- että koko aineiston ennusteelle. Tämän lisäksi jokaiselle lajille laskettiin kokoomaennuste (ensemble model) neljän mallin tuottaman ennusteen keskiarvona. Lajin ennustettiin olevan läsnä ruudussa, mikäli ennusteiden keskiarvo oli $> 0,5$. Kokoomaennuste tehtiin biomodin ulkopuolella, sillä biomodin kokooma-algoritmi virheellisesti painotti malleja niiden istuvuuden mukaan, mikä johti yksittäisten mallien liialliseen painottumiseen kokoomaennusteessa. Tästä johtuen kokoomaennuste jätettiin myös mallien evaluoinnin ulkopuolelle.

Mallien ennustavuuden arvioinnin sijaan lajikohtaisia kokoomamalleja käytettiin lajirunsauskarttoihin. Keskiarvoiset levinneisyysennusteet koottiin päällekkäin, jolloin kullekin ruudulle saatiin mallien ennustama lajirunsaus (Kissling ym, 2016). Lajirunsauskartat tuotettiin erikseen portaaliennusteelle ja koko aineiston ennusteelle. Lajirunsauden ja ympäristömuuttujien välistä suhdetta tarkasteltiin yksinkertaisilla GAM-malleilla. Lajirunsausta selitettiin sekä yksittäisten muuttujien malleilla että täysmallilla, joka sisälsi

kaikki selittävät muuttujat. Esitettäväksi valittiin yksittäisten mallien tuottamat kuvaajat, joissa muuttujan aiheuttaman vasteen muoto tuli paremmin näkyviin.. Mallit olivat muotoa:

yhden muuttujan malli: $gam(lajirunsaus \sim s(ympäristömuuttuja, k = 4), family = "poisson")$

täysmalli: $gam(lajirunsaus \sim s(GDD3, k = 4) + s(WAB, k = 4) + s(Tmin, k = 4) + s(Kork.vaiht, k = 4), family = "poisson")$

Lopuksi lajirunsauskartoilta selvitettiin arktis-alpiiniselta lajistoltaan runsaimmat alueet (engl. usein hotspots). Lajirunsauskeskittymille ei ole universaalia määritelmää, vaan rajausta riippuu tutkimuksen kohteesta ja mittakaavasta (ks. mm. Reid 1998; Orme ym. 2005; Cañadas ym. 2014). Ensin rajauksena käytettiin lajimäärältään korkeimman 5 % ruutuja, mutta rajausta laajennettiin, jotta alueiden analysointi ja visualisointi olisi mielekkäämpää. Lajirunsauskeskittymäksi luettiin ruutu, jossa lajirunsaus oli korkeimman 10 % sisällä. Keskittymät määriteltiin koko aineiston ennusteen perusteella ja saatua ruutumäärää käytettiin portaaliennusteen lajirunsaimpien ruutujen rajaamiseen. Yhtenevä ruutumäärä mahdollisti ennusteiden keskinäisen vertailun.

Lajirunsauskeskittymien sijaintia selitettiin myös sekä yksittäisten muuttujien GAM-malleilla että täysmallilla, kuten lajirunsauttakin. Tätä varten mallinnus toteutettiin binäärisenä. Korkeimman lajirunsauden ruudut saivat arvoksi 1 ja muut ruudut arvon 0. Mallit olivat muotoa:

yhden muuttujan malli: $gam(lajirunsauskeskittymä \sim s(ympäristömuuttuja, k = 4), family = "binomial")$

täysmalli: $gam(lajirunsauskeskittymä \sim s(GDD3, k = 4) + s(WAB, k = 4) + s(Tmin, k = 4) + s(Kork.vaiht, k = 4), family = "binomial")$

Lajirunsauskeskittymienkin osalta esitettäväksi valittiin yksittäisten muuttujien mallit. Myös lajirunsauden keskittymät visualisoitiin kartoiksi.

6.4 Mallien arviointi

Mallien ennustavuuden arvioinnissa käytettiin kolmea tilastollista tunnuslukua, jotka laskettiin erikseen jokaiselle mallinnusmenetelmälle ja lajille. Koska SDM- mallinnuksessa vastemuuttuja on yleensä binäärinen, ennustekykyä voidaan arvioida sen perusteella kuinka hyvin mallin ennustamat arvot vastaavat havaittuja arvoja. Arvioinnin pohjana on virhematriisi, joka vertaa havaittuja ja ennustettuja arvoja (kuva 13).

		Havaittu arvo	
		1	0
Ennustettu arvo	1	A	B
	0	C	D

Kuva 13. Virhematriisi kuvaa ennustettujen arvojen yhteyttä havaittuihin todellisiin arvoihin. A ja D kohdissa malli on ennustanut läsnä- ja poissaolotiedon oikein. B tilanteessa malli on ennustanut lajin virheellisesti läsnä olevaksi ja tilanteessa C vastaavasti poissaolevaksi (mukaiillen Fielding & Bell 1997).

Virhematriisiin perustuvat myös sensitiivisyys ja spesifisyys, joita käytetään mallin ennustavuutta kuvaavien tunnuslukujen laskemiseen (Fielding & Bell 1997; Mouton ym. 2010). Kaavojen kirjaimet viittaavat kuvaan 13.

Sensitiivisyys: $\frac{A}{A+C}$: todennäköisyys, että malli ennustaa läsnäolon oikein

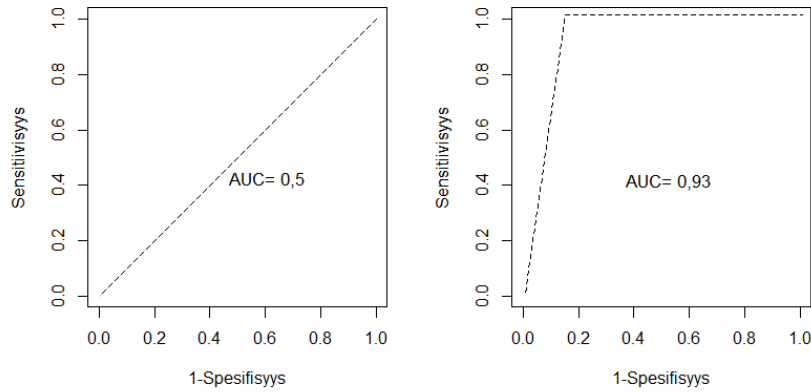
Spesifisyys: $\frac{D}{B+D}$: todennäköisyys, että malli ennustaa poissaolon oikein

Tässä tutkielmassa ennustavuutta arvioitiin laskemalla malleille TSS ja AUC arvot. TSS (True Skill Statistic) huomioi oikein ennustetut arvot suhteessa väärin ennustettuihin arvoihin ja saa arvon -1 ja 1 väliltä alla olevan kaavan mukaisesti:

$$TSS = \frac{AD - BC}{(A + C)(B + D)} = \textit{Sensitiivisyys} + \textit{Spesifisyys} - 1$$

Mitä lähempänä arvot ovat yhtä, sitä paremmin mallin ennuste vastaa todellisuutta, kun taas lähellä nollaa tai sen alapuolella olevat arvot kertovat, ettei mallin ennuste ole sattumanvaraista ennustetta parempi (Allouche ym. 2006).

AUC-arvo (Area Under Curve) puolestaan lasketaan piirtämällä ROC-käyrä (Receiver Operating Characteristic curve), jonka alle jäävää pinta-alaa AUC-arvo edustaa (kuva 14). Sattumanvarainen ennuste saa arvon 0.5 ja täydellisen ennusteen malli arvon 1 (Fielding & Bell 1997).



Kuva 14. AUC arvo lasketaan sijoittamalla y-akselille sensitiivisyys eli oikein ennustetun läsnäolon todennäköisyys ja x-akselille väärän läsnäolo ennusteen todennäköisyys (1-spesifisyys eli väärin ennustetut 1 arvot).

Koska TSS- ja AUC-arvot perustuvat havaittujen ja ennustettujen arvojen vertailuun, ei kyseisiä tunnuslukuja voi käyttää sellaisten lajiennusteiden hyvyuden arviointiin, joista alkuperäisiä havaintoja ei ole. Niin kutsuttuja nollalajeja oli jokaisella testialueella runsaasti ja näiden lajien huomioimiseksi testialueiden ennusteille laskettiin ennustetarkkuusarvo (predictive accuracy). Tunnuksluvussa huomioidaan kaikkien väärin ennustettujen ruutujen määrä (B + C) suhteessa koko havaintoruutumäärään, joskin nollalajeille väärin negatiivisten ennusteruutujen (C) määrä on aina nolla (Fielding & Bell 1997).

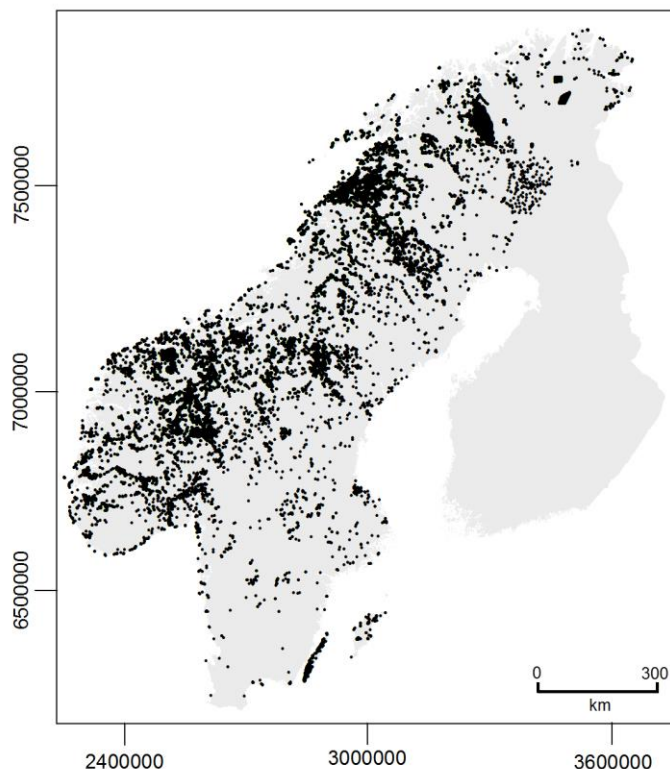
$$\text{Ennustetarkkuus} = 1 - \frac{B + C}{\text{havaintoruutumäärä}}$$

Nollalajien tapauksessa mallin tulisi ennustaa laji puuttuvaksi kaikissa ruuduissa, jolloin ennustetarkkuus on 1 (1 - 0). Mikäli lajia on ennustettu läsnäolevaksi, vähennetään luvusta 1 näiden havaintojen suhteellinen osuus, jolloin ennustetarkkuusarvo laskee. Esimerkiksi Kevon testialueella havaintoruutuja oli 362 kappaletta ja väriä positiivisia (B) ennusteita tunturikissankäpälestä (*Antennaria alpina*) oli GLM-ennusteessa 137 ruudussa. Tällöin ennustetarkkuus on: $1 - \frac{137+0}{362} = 0,62$.

7. Tulokset

7.1 Lajihavaintojen vaihtelu tutkimusalueella

Alun perin tutkimuslajien havaintopisteitä oli yli 90 000, mikä binääriseen muotoon muutettuna tuotti 15 445 havaintoruutua (kuva 15). Lajihavainnot eivät jakautuneet tasaisesti, eivätkä keskittyneet pelkästään Fennoskandian arktis-alpiiniseen ympäristöön, vaan havaintoruutuja on myös muun muassa rannikoilla. Norjan osalta havaintoja oli paljon esimerkiksi eteläisen Jotunheimenin ja pohjoisen Svartisenin kansallispuistojen alueilta. Sen sijaan pohjoisimman Norjan Finnmarkista, joka on keskeinen osa Fennoskandian arktis-alpiinista aluetta, havaintoja on verrattain vähän. Ruotsissa havaintoruutuja on paljon muun muassa pohjoisen Abiskon ympäristössä. Suomen ainoat tutkimuslajihavainnot ovat Kevon ja Luoteis-Lapin testialueilta, jolla Käsivarren alue erottuu havaintoruutujen tihentymänä. Myös korkein alkuperäinen lajirunsaus neliökilometrin ruudulla, 112 lajia, saavutettiin Käsivarren alueella. Skandinavian portaaliaineistossa lajirunsaus yhdessä ruudussa oli korkeimmillaan 91 lajia, Kevolla 60 ja Rastigaissalla 77 lajia.



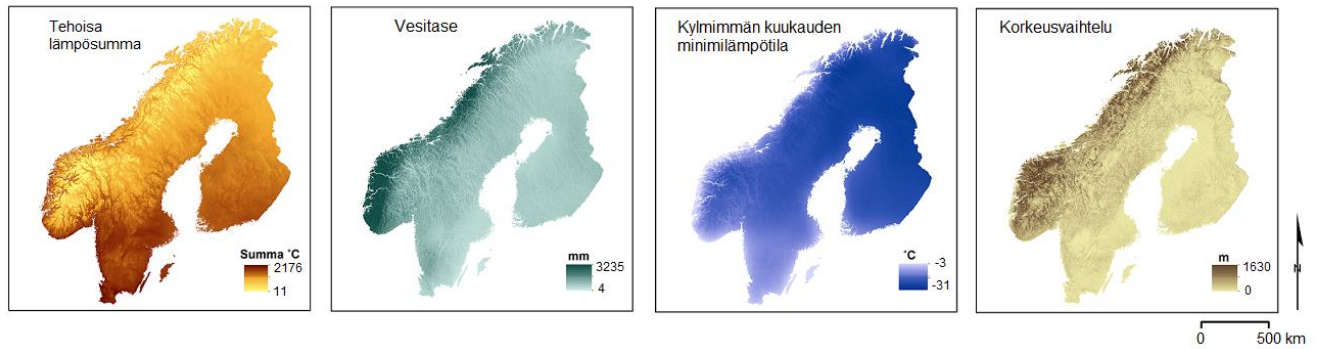
Kuva 15. Alkuperäisten lajihavaintoruutujen sijainti tutkimusalueella. Koko aineistossa havaintoruutuja oli 15 445 kappaletta, joista 12 819 ruutua oli portaaliaineistoa ja loput 2626 ruutua Kevon, Luoteis-Lapin ja Rastigaissan testialueilta. Portaaliaineistossa havaintoja oli 189 lajista, Luoteis-Lapissa 143, Kevolla 76 ja Rastigaissalla 100 lajista. Koko aineistossa havaintoja oli yhteensä 190 lajista.

7.2 Ympäristömuuttujien vaihtelu tutkimusalueella

Tutkimusalueen laajuuden vuoksi ympäristömuuttujien vaihtelu on suurta (taulukko 2). Muuttujat vaihtelevat sekä maantieteellisen sijainnin että korkeuden mukaan. Suurin tehoisa lämpösumma ja näin ollen pisin kasvukausi on Fennoskandian eteläosissa, jossa myös talvet ovat muita osia leudommat (kuva 16). Arktis-alpiinisella alueella kasvukausi on kauttaaltaan lyhyt ja talven minimilämpötilat alhaisia. Vesitase on suurimmillaan Norjan rannikolla väheten huomattavasti idemmäs siirryttäessä. Korkeusvaihtelun suuruus tutkimusalueella noudattaa Skandien vuoriston kulkua lukuun ottamatta muutamia korkeampia kohoumia Suomen koillisosissa. Testialueilla muuttujien vaihtelu on suurinta Luoteis-Lapissa, joka on myös kooltaan suurin. Kasvukausi on keskimääräisesti pisin Kevolla, joka on myös testialueista kuivin, kun taas korkeusgradientti on suurin Rastigaissalla. Kaikilla testialueilla talven minimilämpötilat ovat hyvin tasaisia.

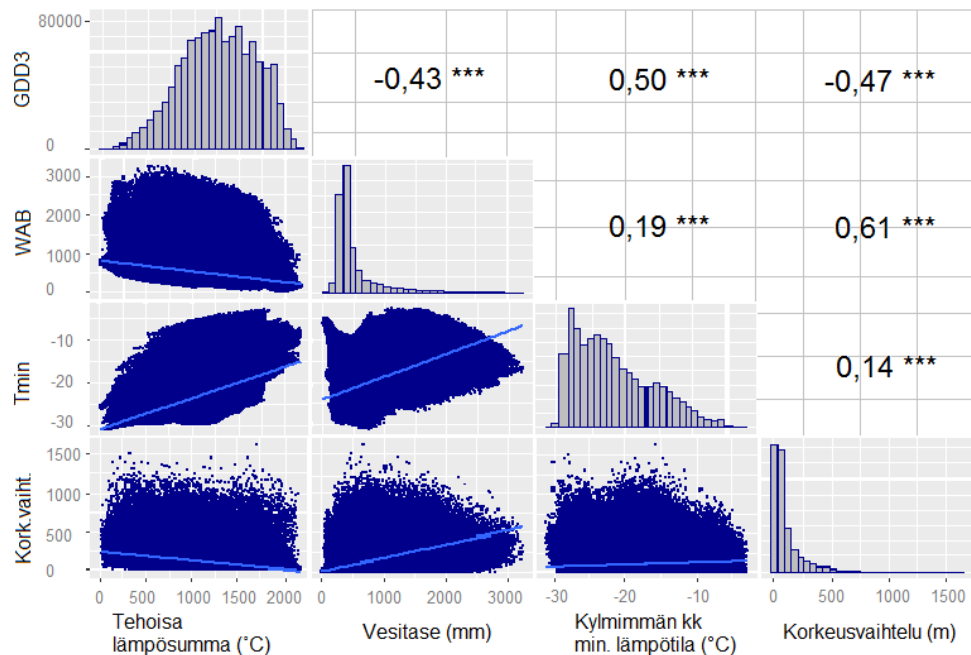
Taulukko 2. Ympäristömuuttujien keskeiset tunnusluvut koko tutkimusalueella sekä testialueilla.

Koko Fennoskandia	n	min.	max.	keskiarvo	mediaani	keskihajonta
Tehoisa lämpösumma (°C)	1153327	10,9	2175,9	1265,6	1271,3	401,9
Vesitase (mm)	1153327	4,4	3235,1	467,8	332,9	372,7
Kylmimmän kk min. lämpötila (°C)	1153327	-30,9	-2,8	-21,6	-22,7	5,7
Korkeusvaihtelu (m)	1153327	0,0	1629,6	86,9	43,3	116,3
Kevo						
Tehoisa lämpösumma (°C)	362	682,1	982,8	838,3	840,6	67,8
Vesitase (mm)	362	138,0	302,1	214,6	208,7	34,0
Kylmimmän kk min. lämpötila (°C)	362	-26,9	-26,1	-26,7	-26,8	0,2
Korkeusvaihtelu (m)	362	11,9	203,4	73,6	61,0	44,8
Luoteis-Lappi						
Tehoisa lämpösumma (°C)	2081	184,4	1256,0	740,9	762,7	198,2
Vesitase (mm)	2081	160,7	611,3	312,6	297,7	78,8
Kylmimmän kk min. lämpötila (°C)	2081	-29,7	-27,5	-28,6	-28,7	0,4
Korkeusvaihtelu (m)	2081	1,8	1139,1	108,3	72,3	125,8
Rastigaissa						
Tehoisa lämpösumma (°C)	183	263,6	954,7	539,3	519,9	140,3
Vesitase (mm)	183	158,9	492,0	323,8	309,9	71,4
Kylmimmän kk min. lämpötila (°C)	183	-27,2	-26,0	-26,6	-26,6	0,2
Korkeusvaihtelu (m)	183	24,4	486,6	157,5	148,4	92,8



Kuva 16. Malleihin valittujen ympäristömuuttujien vaihtelu tutkimusalueella.

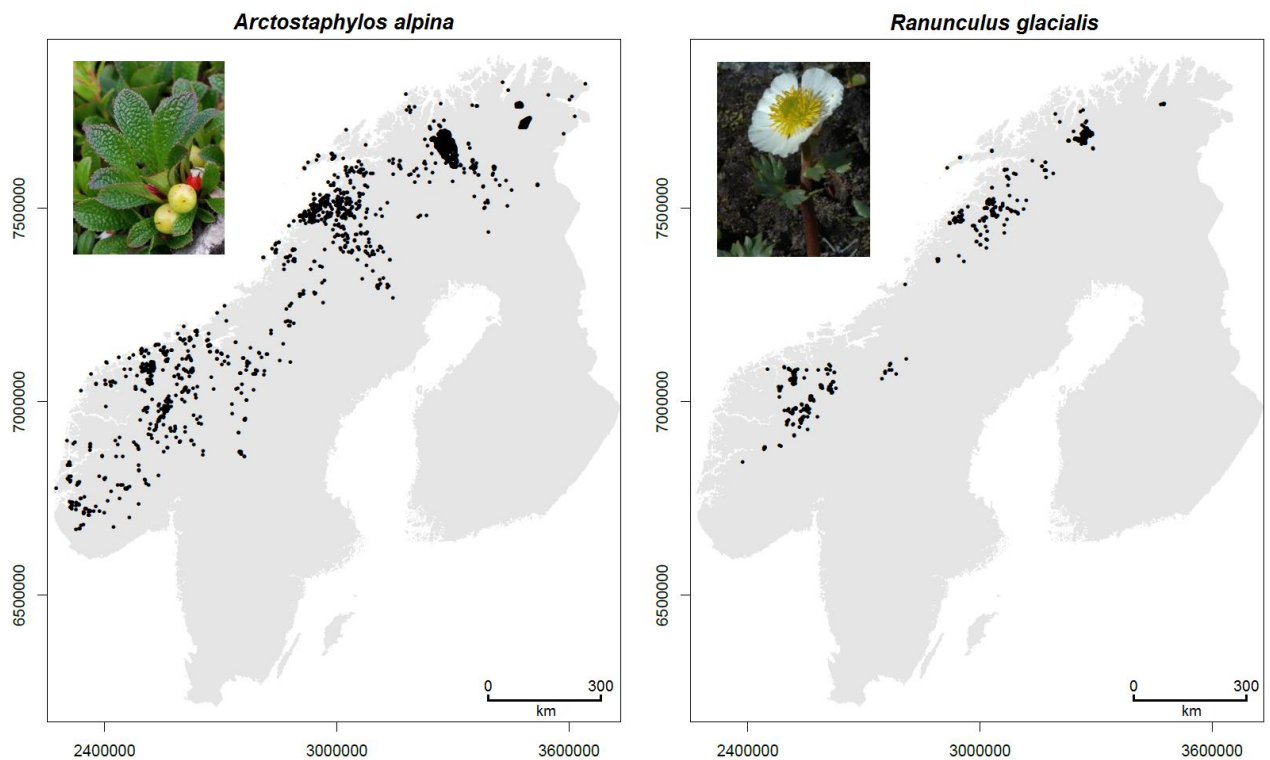
Valituista ympäristömuuttujista minkään kahden muuttujan välinen korrelaatio ei ylittänyt $[0,7]$, minkä ansiosta multikollinearisuus ei aiheuttanut ongelmaa kyseisten muuttujien käytölle (kuva 17). Suurin positiivinen muuttujien välinen riippuvuus havaittiin vesitaseen ja korkeusvaihtelun välillä ja negatiivinen puolestaan korkeusvaihtelun ja tehoisan lämpösusman välillä. Pienintä tilastollinen riippuvuus oli korkeusvaihtelun ja kylmimmän kuukauden minimilämpötilan välillä.



Kuva 17. Ympäristömuuttujien arvojen jakaumat, muuttujien väliset hajontakuvat sekä Spearmanin korrelaatiokertoimet. Histogrammeissa pystyakseli kuvaa havaintojen frekvenssiä. Hajontakuvissa trendiviiva kuvaa kahden muuttujan välisen riippuvuuden suuntaa. Kaikki korrelaatiokertoimet ovat tilastollisesti merkitseviä (p-arvo < 0,001).

7.3 Esimerkkilajit ja niiden alkuperäinen levinneisyys

Suuren lajimäärän vuoksi tutkimuslajistosta valittiin kaksi esimerkkilajia, joiden kautta levinneisyysmallinnuksen tuloksia tarkastellaan (kuva 18). Tarkasteltavat lajit eroavat toisistaan ekologiaaltaan ja levinneisyydeltään, minkä tarkoituksena on havainnollistaa mallinnuksen vasteita erilaisille lajeille. Riekonmarja (*Arctostaphylos alpina*) on mattomaisesti kasvava monivuotinen varpu, joka on levinnyt laajalle koko Fennoskandian arktis-alpiinisella alueella ja esiintyy sekä tunturikankailla että metsäisempien vaarojen lakiosissa (Väre & Partanen 2012). Jääleinikki (*Ranunculus glacialis*) puolestaan on monivuotinen ruoho, joka kasvaa vain vuoristojen kylmimmissä osissa ja arktisella alueella. Suomessa laji esiintyy ainoastaan Enontekiön suurtuntureilla.

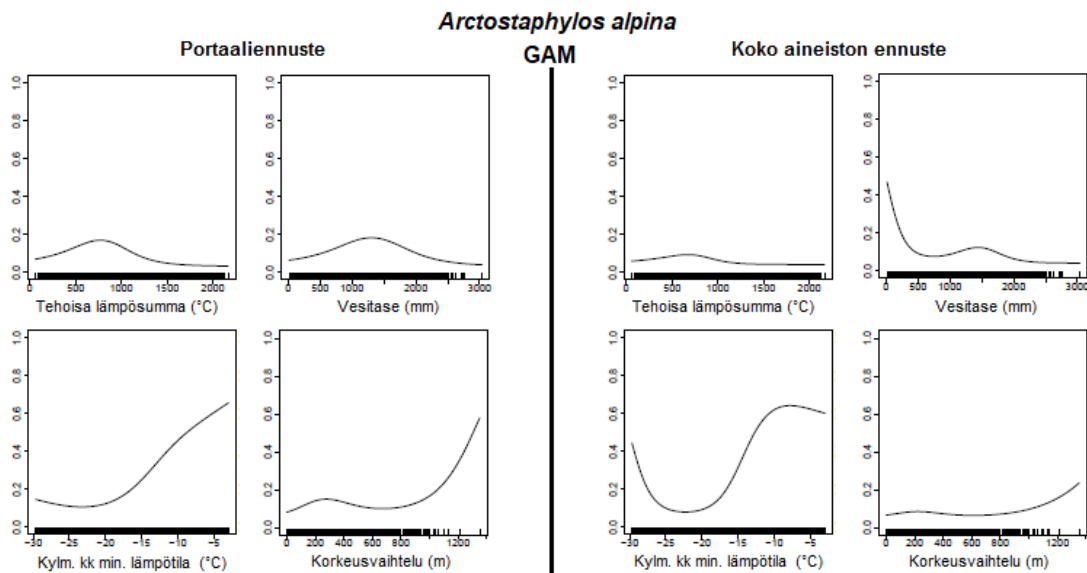


Kuva 18. Riekonmarjan ja jääleinikin havaittu levinneisyys. Riekonmarjan alkuperäinen prevalenssi on 2416 ruutua ja jääleinikin 602 ruutua. Riekonmarja on havaittu kaikilla testialueilla, mutta jääleinikkiä vain Rastigaissalla ja Luoteis-Lapissa Käsivaren alueella (lajikuvat Pinkka 2006).

7.4 Lajilevinneisyysmallinnuksen tulokset

Lajien levinneisyyden vaste selittäviin muuttujiin vaihteli eri muuttujien ja eri mallinnusmenetelmien välillä. GAM-mallit tuottivat selkeät vastekäyrät molemmille esimerkkilajeille sekä portaaliaineiston että koko aineiston ennusteessa, minkä takia ne valittiin esitettäväksi. Esimerkkilajien vasteet muissa käytetyissä mallinnusmenetelmissä on esitetty

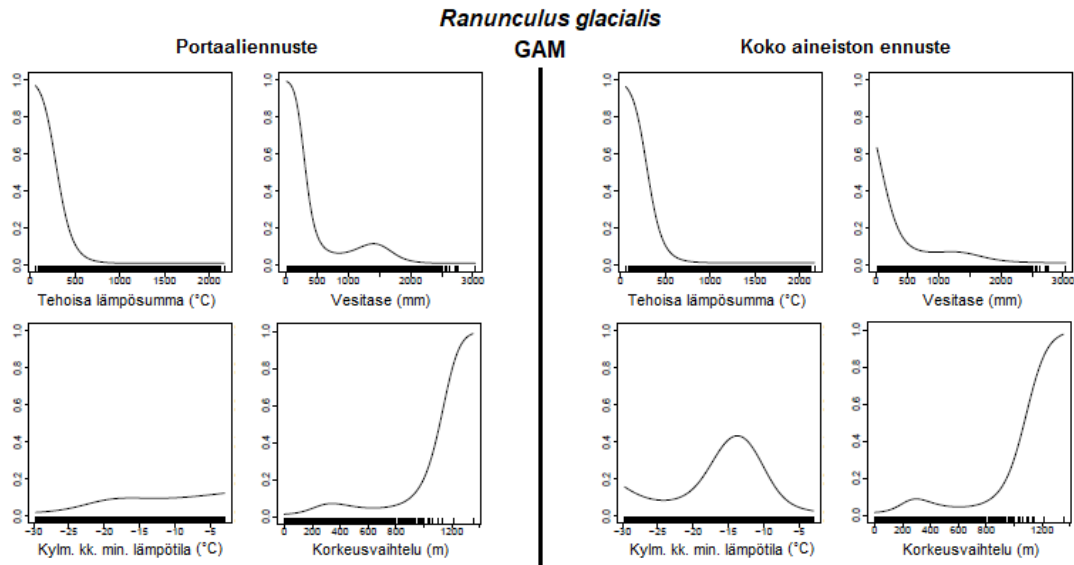
liitteissä 3 ja 4. Portaaliennusteen vastekäyrien mukaan riekonmarjan levinneisyyden vaste sekä tehoisaan lämpösummaan että vesitaseeseen on heikosti unimodaali eli levinneisyys on suurimmillaan muuttujan arvojen keskivaiheilla (kuva 19). Koko aineiston ennusteessa tehoisan lämpösumman aiheuttama vasten on hyvin pieni, kun taas vesitaseen vaste muuttuu selkeämmin osoittaen riekonmarjan levinneisyyden kasvavan kuivemmilla alueilla. Portaaliennusteessa selkeämmän vasteen riekonmarjalle aiheuttavat kylmimmän kuukauden minimilämpötila ja korkeusvaihtelu. Molemmat käyrät kasvavat kohti ääriarvoa indikoiden lajin levinneisyyden suosivan leudompia talvia ja suurempaa korkeusvaihtelua. Koko aineiston ennusteessa käyrien muoto jälleen muuttuu. Korkeusvaihtelun vaste on tasaisempi ja minimilämpötilan vaste puolestaan kaksihuippuinen.



Kuva 19. Riekonmarjan levinneisyyden vaste ympäristömuuttujiin portaali- ja koko aineiston ennusteen GAM-mallissa. Vaaka-akselilla ympäristömuuttujan alkuperäiset arvot ja pystyakselilla sovitettu mallisuus. Käyrän muoto kuvaa lajin levinneisyyden ja ympäristömuuttujan välistä riippuvuutta.

Jääleinikin vaste tehoisaan lämpösummaan on selkeä sekä portaali- että koko aineiston ennusteissa: lajin levinneisyys painottuu alueille, joilla kasvukausi on lyhyt (kuva 20). Korkeusvaihtelun aiheuttama vaste on selkeä ja lähes identtinen molemmissa ennusteissa osoittaen jääleinikin suosivan ympäristöä, jossa suhteellinen korkeus on suuri. Lajin levinneisyyden vaste vesitaseeseen on portaaliennusteessa hieman voimakkaampi indikoiden lajin esiintyvän pääasiassa kuivemmilla paikoilla. Koko aineiston ennusteessa vaste on maltillisempi. Portaaliennusteessa kylmimmän kuukauden minimilämpötilan vaste jääleinikin levinneisyydelle on tasaisen matala, kun taas koko aineiston ennusteessa vaste on selkeän

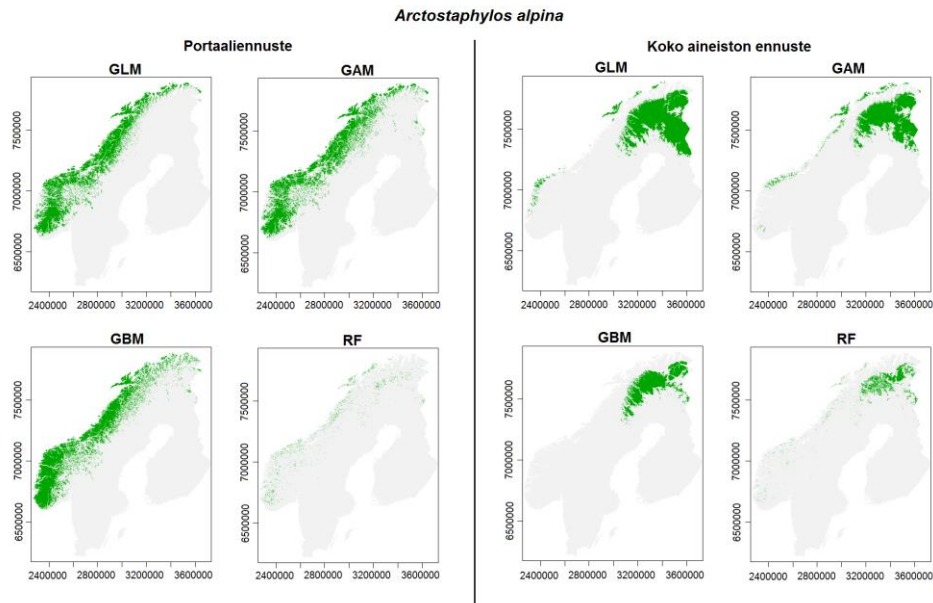
unimodaali. Jääleinikin levinneisyys painottuu kyseisen mallin mukaan alueille, joilla talven minimilämpötilat ovat -20 ja -10 °C välillä.



Kuva 20. Jääleinikin levinneisyyden vaste ympäristömuuttujiin portaali- ja koko aineiston ennusteen GAM-mallissa. Vaaka-akselilla ympäristömuuttujan alkuperäiset arvot ja pystyakselilla sovitettu mallisuus. Käyrän muoto kuvaa lajin levinneisyyden ja ympäristömuuttujan välistä riippuvuutta.

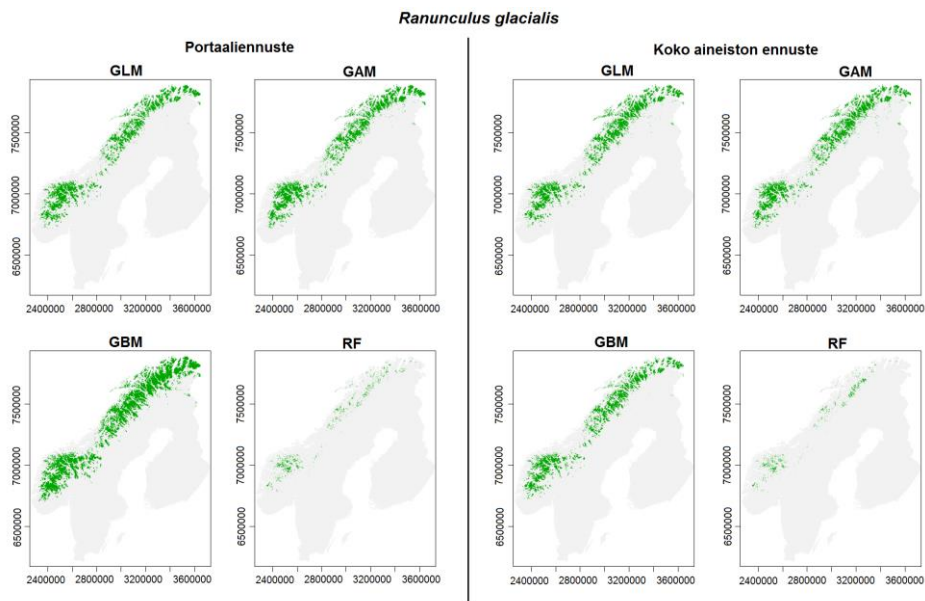
7.4.1 Levinneisyyskuvat

Eri mallinussuomenetelmät tuottivat esimerkkilajien osalta toisistaan eroavia levinneisyyskuvia. Huomattavia eroja oli myös portaaliennusteen ja koko aineiston ennusteen levinneisyyskuvissa. Portaaliennusteen malleissa riekonmarjan levinneisyys painottuu selvästi Skandien alueelle ja lajin ennustetaan esiintyvän Suomen puolella hyvin harvakseltaan (kuva 21). Levinneisyyskuvista poikkeavin on RF:n tuottama, jonka ennuste on hyvin tarkkapiirteinen ja lajin ennustettu prevalenssi vähäinen muihin verrattuna. Koko aineiston mallien tuottamat levinneisyyskuvat ovat keskenään samankaltaisia, mutta eroavat portaaliennusteen kuvista merkittävästi. Riekonmarjan levinneisyysennuste painottuu voimakkaasti pohjoiseen Ruotsiin ja Suomeen ja Norjan puolella olevat esiintymät keskittyvät Skandien sijaan rannikolle. Myös koko aineiston ennusteen levinneisyyskuvissa RF:n ennuste on muita pienipiirteisempi.



Kuva 21. Riekonmarjan ennustettu levinneisyyskuva eri mallinnusmenetelmillä portaali- ja koko aineiston ennusteessa.

Jääleinikin levinneisyysennusteissa erot eri mallinnusmenetelmien ja kahden aineiston välillä ovat pienempiä (kuva 22). Sekä portaaliennusteen että koko aineiston ennusteen levinneisyyskuvissa lajin levinneisyys painottuu Skandeille ja pohjoisimpaan Fennoskandiaan. Portaaliennusteessa GBM eroaa hieman muista ennustamalla enemmän sopivia esiintymisalueita kuin muut mallinnusmenetelmät. Kuten riekonmarjan levinneisyysennusteissa myös jääleinikin kohdalla RF:n ennusteissa sopivia esiintymisalueita on vähiten ja ennusteet ovat tarkkapiirteisempiä.

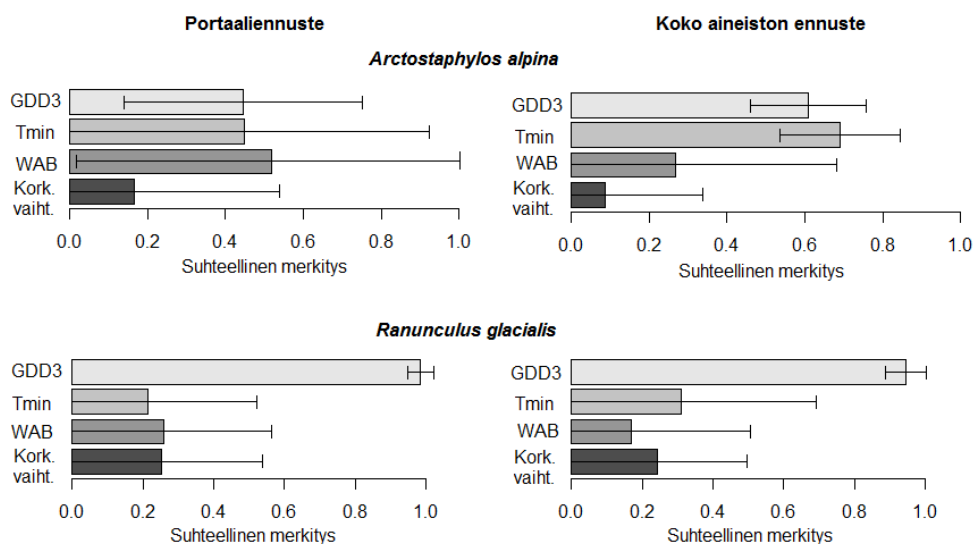


Kuva 22. Jääleinikin ennustettu levinneisyyskuva eri mallinnusmenetelmillä portaali- ja koko aineiston ennusteessa.

7.4.2 Lajien levinneisyyden suhde ympäristömuuttujiin

Jokaiselle lajille laskettiin selittävien muuttujien suhteellinen merkitys. Riekonmarjan esiintymiselle merkittävin muuttuja oli portaaliennusteesta vesitase (suht. merk. 0,52), mutta tehoisalla lämpösummalla ja kylmimmän kuukauden minimilämpötilalla oli lähes yhtä suuri merkitys (0,45) (kuva 23). Koko aineiston ennusteesta vesitaseen merkitys on huomattavasti pienempi (0,27) ja merkittävimmäksi muuttujaksi nousi kylmimmän kuukauden minimilämpötila (0,69). Suhteellisen korkeuden merkitys riekonmarjan levinneisyydelle oli molemmissa ennusteissa pieni. Muuttujien merkityksen luottamusvälit kuitenkin vaihtelivat melko paljon, mikä kertoo yksittäisen muuttujan merkityksen epävarmuudesta.

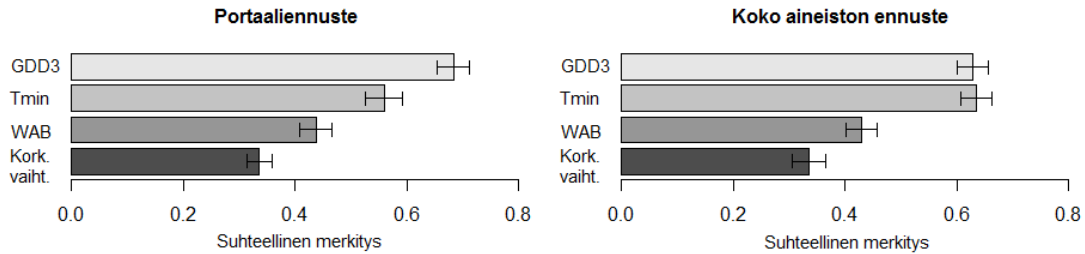
Jääleinikin levinneisyydelle ylivoimaisesti merkittävin muuttuja sekä portaali- että koko aineiston ennusteesta oli tehoisa lämpösomma (suht. merk. 0,99 ja 0,95), jonka luottamusvälit olivat myös huomattavasti pienemmät kuin muilla muuttujilla. Muiden muuttujien merkitys oli melko tasainen. Portaaliennusteesta vesitaseen ja korkeusvaihtelun merkitys on likipitään yhtä suuri samoin kuin kylmimmän kuukauden minimilämpötilan (0,21 – 0,26). Koko aineiston ennusteesta talvilämpötila oli kuitenkin merkitykseltään toiseksi suurin (0,31) ja vesitaseen (0,17) merkitys laski.



Kuva 23. Ympäristömuuttujien merkitys riekonmarjan ja jääleinikin levinneisyydelle portaaliaineiston ja koko aineiston ennusteissa. Suhteellinen merkitys on laskettu kymmenen toiston keskiarvona kaikille mallinnusmenetelmille. Jana osoittaa t-testillä lasketun 95 % luottamusvälin. Riekonmarjalle muuttujien merkitys oli tasaisempi molemmissa ennusteissa, kun taas jääleinikin ennusteissa tehoisan lämpösomman korostui todella voimakkaasti.

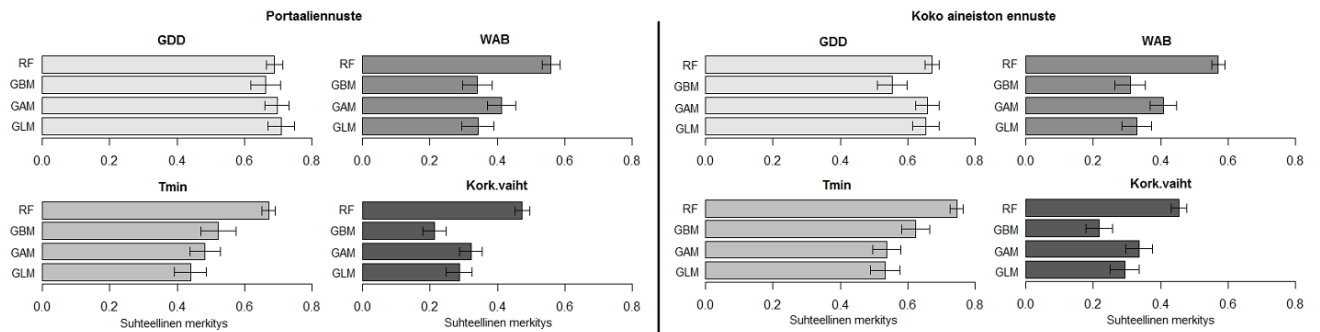
Muuttujien suhteellinen merkitys laskettiin myös koko tutkimuslajistolle (kuva 24). Portaaliennusteesta arktis-alpiinisen lajiston levinneisyydelle merkittävin muuttuja on tehoisa lämpösomma (suht. merk. 0,68) eli kasvukauden pituus. Koko aineiston ennusteesta

suhteellisesti merkittävin muuttuja on kylmimmän kuukauden minimilämpötila (0,64), mutta tehoisan lämpösumman merkitys on lähes yhtä suuri (0,63). Molemmissa ennusteissa korkeusvaihtelu on lajiston levinneisyydelle vähiten merkittävä muuttuja (0,34). Vesitaseen merkitys on molemmissa ennusteissa keskiluokkaa (0,44 ja 0,43).



Kuva 24. Muuttujien suhteellinen merkitys koko arktis-alpiinisen lajiston esiintymiselle portaaliaineiston sekä koko aineiston ennusteissa. Muuttujien merkitsevyys on laskettu kaikille lajeille ja malleille kymmenen toiston keskiarvona. Jana osoittaa t-testillä lasketun 95 % luottamusvälin. Muuttujien merkitykset ovat molemmissa ennusteissa samaa suuruusluokkaa, eikä minkään muuttujan merkitys korostu poikkeavan suurena tai pienenä.

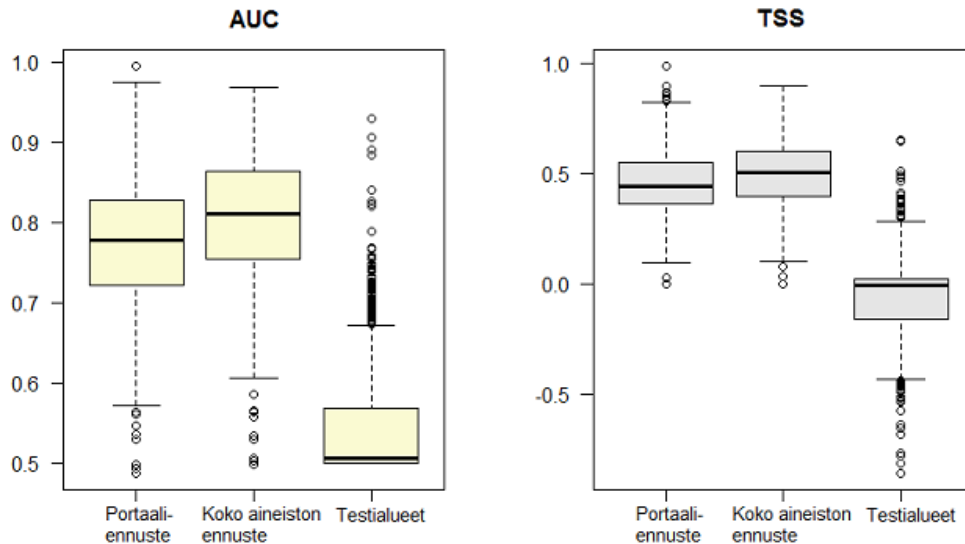
Ympäristömuuttujien merkitystä tarkasteltiin myös malleittain (kuva 25). Pääsääntöisesti muuttujan merkitys eri mallinnusmenetelmissä oli samaa suuruusluokkaa. Myös muuttujien keskinäinen järjestys pysyi lähes samana eri mallinnusmenetelmien kesken. Portaaliennusteessa tehoisan lämpösumman merkitys oli suurin kaikissa mallinnusmenetelmissä, joskin RF:ssa kylmimmän kuukauden minimilämpötilan merkitys on samaa suuruusluokkaa. Eniten hajontaa on korkeusvaihtelun merkityksen suuruudessa, vaikka se on ollut kaikissa menetelmissä pienin. Eri menetelmiä vertailtaessa käy ilmi, että RF:n tuottamassa ennusteessa kaikkien muuttujien suhteellinen merkitys on suurempi kuin muissa menetelmissä. Sama trendi on huomattavissa myös koko aineiston muuttujien suhteellisissa merkityksissä. Muuttujien merkitys on lähes identtinen portaaliennusteen kanssa, lukuun ottamatta kylmimmän kuukauden minimilämpötilan merkityksen pientä kasvua, joka näkyi myös aiemmin esitetyssä kuvassa. Esimerkkilajien mallinnusmentelmäkohtaiset muuttujien merkitykset on esitetty liitteessä 5.



Kuva 25. Muuttujien suhteellinen merkitys eri mallinnusmenetelmissä molemmissa ennusteissa. Merkitys on laskettu kaikille lajeille kymmenen toiston keskiarvona. GAM ja GLM antoivat muuttujille hyvin samankaltaiset merkitykset, mutta GBM ja RF tuottivat muuttujien suhteellisiin merkityksiin hajontaa. Jana kuvaa t-testillä lasketun 95 % luottamusvälin.

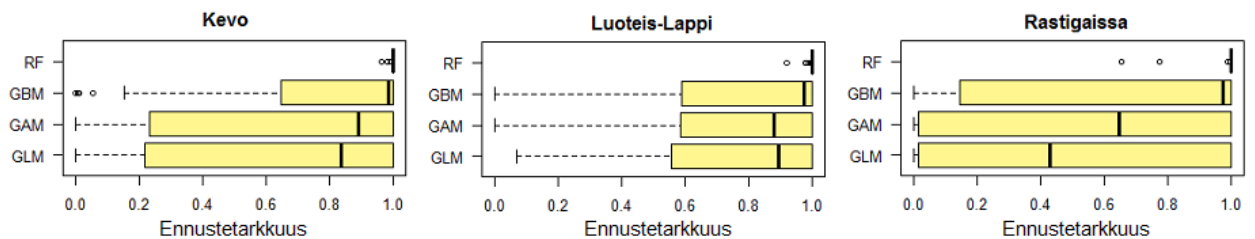
7.4.3 Lajilevinneisyysennusteiden luotettavuus

Levinneisyysennusteiden luotettavuuden arvioimiseksi laskettiin jokaisen lajin kaikille malleille AUC ja TSS arvot. Mallien ennustekyky oli pääsääntöisesti hyvä, osalla malleista jopa erittäin hyvä (AUC > 0,85), sekä portaaliaineiston että koko aineiston levinneisyysennusteissa (kuva 26). Myös TSS-arvojen perusteella mallien ennustekyky on vähintäänkin kohtalainen. Tunnusluvut korreloivat keskenään voimakkaasti molemmissa ennusteissa (Spearmanin korrelaatio 0,95 ja 0,96, p-arvo < 0,001) osoittaen yhtenevää arviointia mallien ennustekyvylle. Koko aineiston ennusteen mallien ennustekyky oli kauttaaltaan hivenen parempi kuin portaaliaineiston ennusteissa. Malleittain tarkasteltuna parhaiten molemmissa ennusteissa suoriutuivat GLM ja GBM (liite 6). Esimerkkilajienkin osalta mallien tuottamat ennusteet olivat hyviä. Tunnuslukujen keskiarvojen perusteella riekonmarjan osalta koko aineiston ennuste oli hieman parempi (AUC 0,80 ja TSS 0,47) kuin portaaliaineiston (AUC 0,73 ja TSS 0,34). Jääleinkin ennusteet olivat keskenään yhtä hyvät (AUC 0,89 ja TSS 0,65).



Kuva 26. Lajilevinneisyysennusteiden ennustekykyä kuvaavat tunnusluvut portaali- ja koko aineiston ennusteelle sekä testialueille laskettuna kaikille lajeille ja malleille. Testialueiden AUC ja TSS arvot on laskettu portaaliennusteesta. Paksu musta viiva kuvaa arvojen mediaania, laatikon reunat osoittavat alaja yläkvartiiliin, viikset ulottuvat ääriarvoihin (1,5 kvartiilivälin päähän) ja ympyrät kuvaavat outlier-arvoja. Vaikka lajilevinneisyysmallien ennustekyky oli keskimäärin hyvä, tunnusluvuissa oli myös huomattavaa vaihtelua. Portaaliennusteen AUC ja TSS vaihtelivat välillä 0,61 – 0,95 ja 0,20 – 0,87. Koko aineiston AUC:n vaihteluväli oli 0,60 – 0,97 ja TSS:n 0,19 – 0,89. Testialueilla AUC vaihteli välillä 0,50 – 0,93 ja TSS -0,86 – 0,65.

Sen sijaan testialueilla AUC ja TSS arvot ovat selvästi heikompia. Tunnuslukujen keskiarvojen perusteella mallien tuottama ennuste ei ollut satunnaista ennustetta parempi (AUC 0,54 ja TSS -0,02). Tämä liittyi nollalajien (lajit, joista ei ollut alkuperäisiä havaintoja) suureen määrään, minkä takia niille laskettiin oma tunnuslukunsa kuvaamaan mallien ennustekykyä. Ennustetarkkuuden mukaan mallien ennustekyky on melko hyvä eli mallit ovat kyenneet ennustamaan nollalajit poissaoleviksi testialueilla (kuva 27). Kaikilla testialueilla malleista parhaiten suoriutui RF ja keskimäärin mallien ennustekyky oli paras Luoteis-Lapissa.



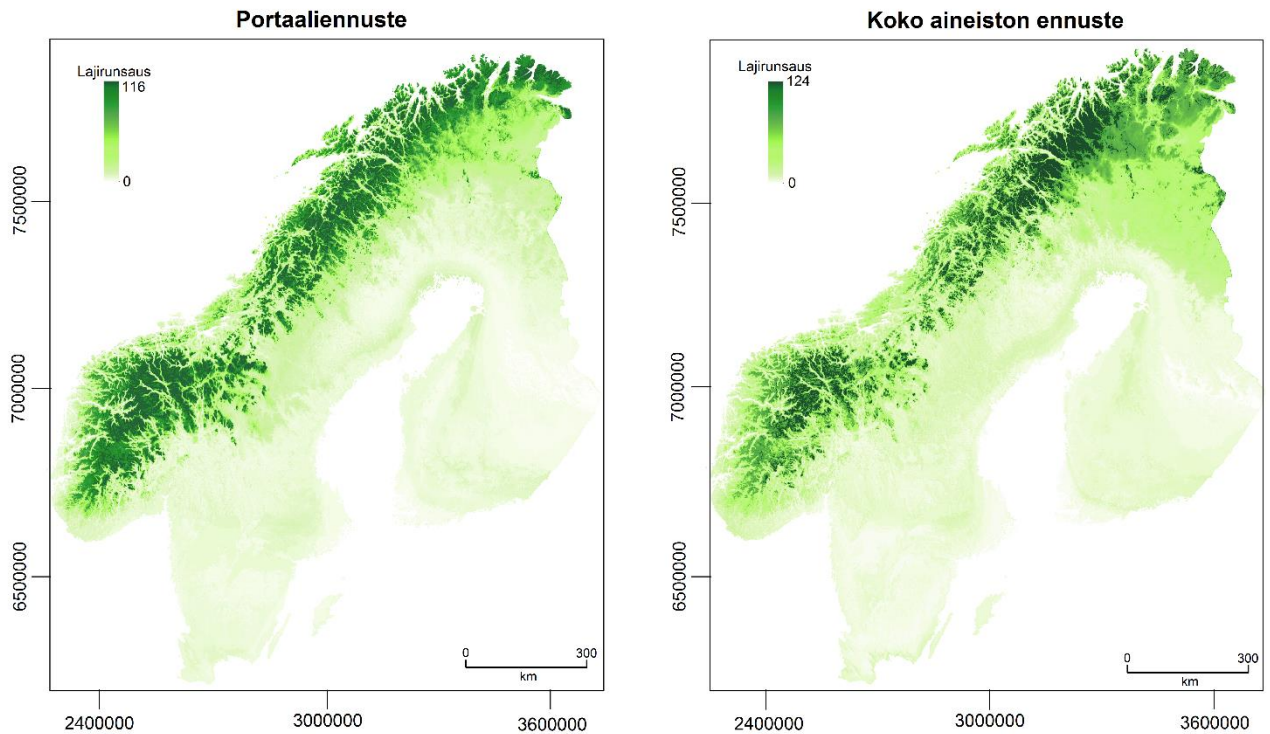
Kuva 27. Testialueiden nollalajeille lasketut ennustetarkkuusarvot malleittain. Paksu musta viiva kuvaa mediaania, laatikon reunat osoittavat alaja yläkvartiiliin ja viikset ulottuvat ääriarvoihin. Ennustetarkkuus oli Kevolla keskimäärin 0,70, Luoteis-Lapissa 0,78 ja Rastigaissalla 0,73. Kaikilla testialueilla ennustetarkkuus sai arvoja välillä 0 – 1.

Mallien ennustekyvyn arvioiminen oli tärkeää sekä lajilevinneisyysennusteiden luotettavuuden että jatkoanalyysien kannalta. Koska lajilevinneisyysmalleja pidettiin luotettavina, voitiin niitä käyttää kokoomaennusteiden muodostamiseen ja lajirunsauden sekä lajirunsauskeskittymien laskemiseen.

7.5 Ennustettu lajirunsaus

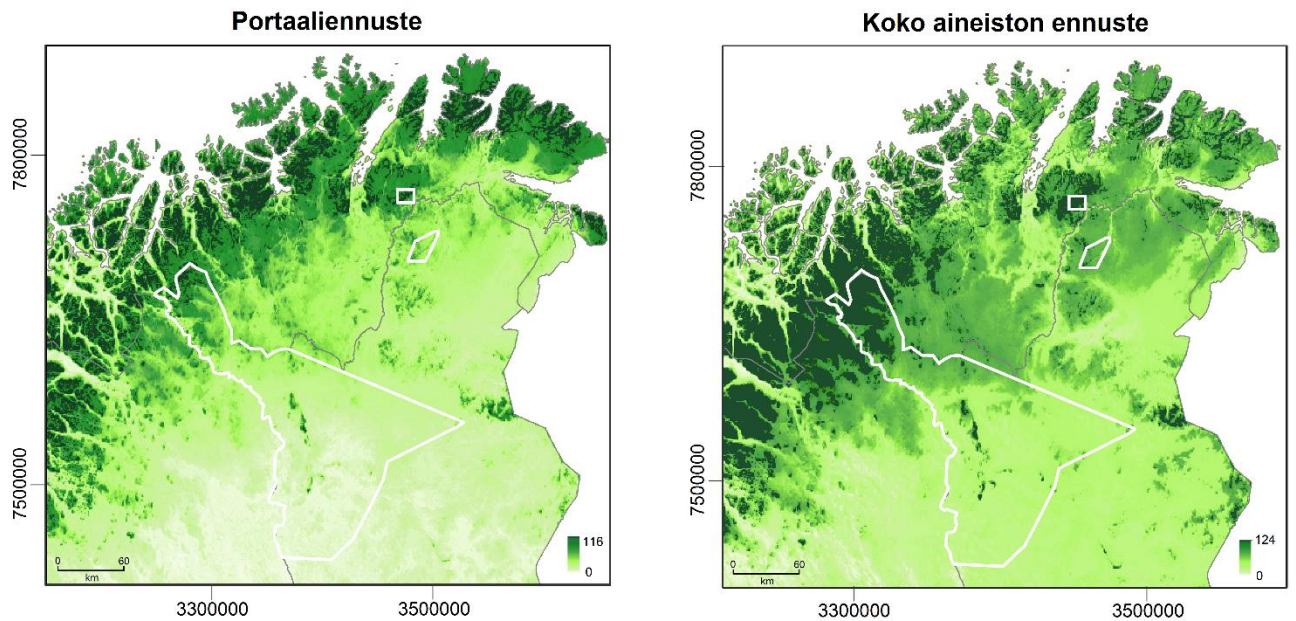
Arktis-alpiinisen lajiston ennustettu lajirunsaus laskettiin tuottamalla neljän mallinnusmenetelmän levinneisyysennusteista kokoomamalli ja pinoamalla nämä yhdistelmämallit päällekkäin. Tuloksena saatiin lajirunsaus tutkimusalueen jokaiselle neliökilometrin ruudulle (kuva 28). Portaaliennusteessa lajirunsaus oli maksimissaan 116 lajia ja keskimäärin 19 lajia. Korkeamman lajirunsauden alueet ovat jakautuneet melko tasaisesti koko Skandien vuoristoon sekä Finnmarkiin. Koko aineiston ennusteessa maksimilajirunsaus oli hieman korkeampi 124 lajia, mutta keskimäärin lajeja oli ruudussa 16 kappaletta. Keskimääräisen lajirunsauden perusteella ennusteet eivät siis juuri eroa toisistaan. Tämä näkyi myös ennusteiden lajirunsauksien välisessä korkeassa korrelaatioissa (Spearmanin korrelaatio 0,89, p-arvo < 0,001). Koko aineiston ennusteessa korkeimman lajirunsauden alueet ovat kuitenkin portaaliennustetta selkeämmin jakautuneet kahdelle alueelle Skandien etelä- ja pohjoisosaan. Tämän lisäksi Suomen pohjois- ja koillisosien lajirunsaus on suurempi kuin portaaliennusteessa.

Portaaliennusteen lajirikkain ruutu sijaitsee eteläisillä Skandeilla Dovrefjell-Sunndalsfjellan kansallispuistossa. Lajirikkaita ruutuja on paljon myös Jotunheimenin kansallispuistossa. Ruotsin puolella eteläiset keskittymät sijoittuvat Åren läheisille tuntureille. Pohjoisessa lajirikkaita alueita on muun muassa Abiskon ja Altan alueella. Koko aineiston ennusteessa maksimilajimäärä saavutettiin neljässä ruudussa, joista kaksi sijaitsee Käsivarren erämaassa Urtasvaaran alueella Norjan ja Suomen rajan tuntumassa. Toiset kaksi ruutua puolestaan sijaitsevat Pältsa-tunturilla Norjan ja Ruotsin rajalla.



Kuva 28. Lajilevinneisyysennusteiden pohjalta laskettu lajirunsaus portaaliaineiston ja koko aineiston ennusteissa. Portaaliaineiston ennustettu lajirunsaus 1km² ruudulla vaihtelee 1 – 116 välillä ja koko aineiston 0 – 124 välillä. Portaaliennusteessa maksimilajimäärä saavutettiin yhdessä ruudussa ja koko aineiston ennusteessa maksimilajimäärän sisältäviä ruutuja oli neljä kappaletta.

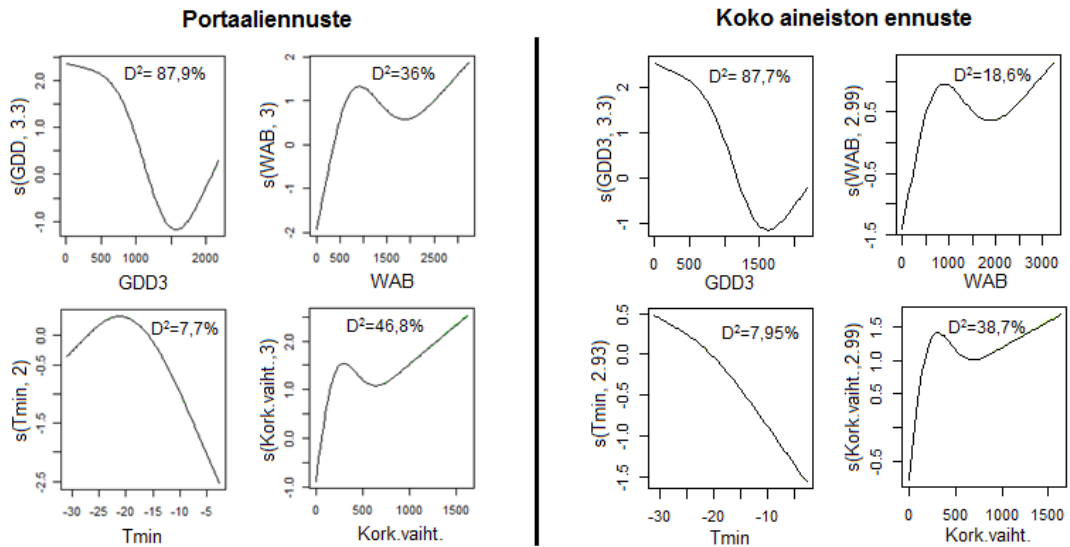
Kahden aineiston ennusteiden ero on huomattavissa myös testialueilla. Portaaliennusteessa Pohjois-Suomen lajirunsaus on kauttaaltaan alhaisempi kuin koko aineiston ennusteessa (kuva 29). Luoteis-Lapissa Käsivarren alue erottuu lajirikkaana alueena molemmissa ennusteissa samoin kuin Pallas-Yllästunturin kansallispuisto. Rastigaissalla lajirunsaus on testialueista korkein molemmissa ennusteissa, mutta koko aineiston ennusteessa tunturimassiivi erottuu selkeämmin ympäröivistä alueista. Kevolla lajirunsaus on testialueista alhaisin ja paikallistuu kummassakin tapauksessa Kevon kanjonin ympäristöön.



Kuva 29. Lajirunsausennusteet testialueilla. Portaaliennusteessa Luoteis-Lapin lajirunsaus vaihtelee välillä 3 – 97, Kevolla 15 – 64 ja Rastigaissalla 27 – 91. Koko aineiston ennusteessa Luoteis-Lapin lajirunsaus on 10 – 124, Kevolla 23 – 85 ja Rastigaissalla 34 – 106 lajia.

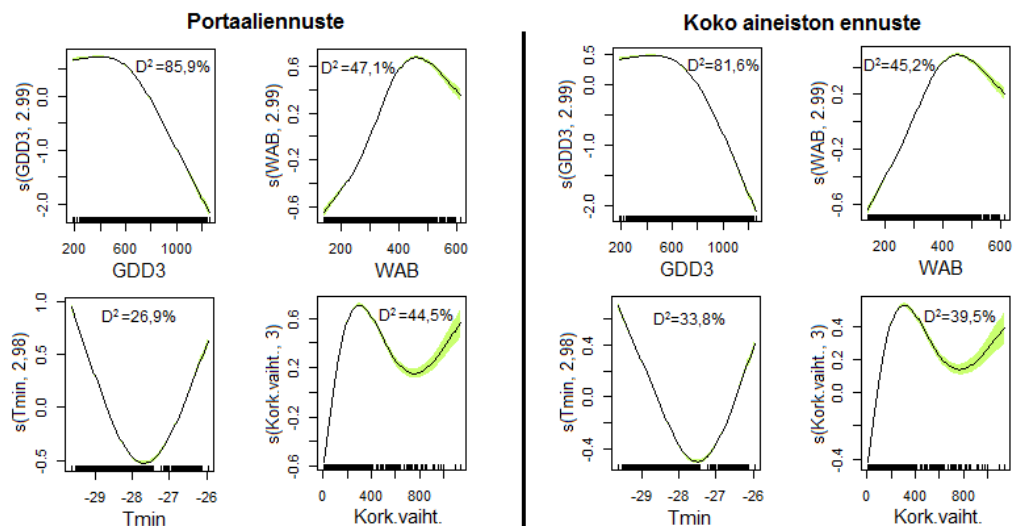
7.5.1 Lajirunsauden suhde ympäristömuuttujiin

Lajirunsausta selitettiin samoilla ympäristömuuttujilla kuin yksittäisten lajien levinneisyyttä. Molemmissa ennusteissa lajirunsausta selitti eniten tehoisa lämpösomma eli kasvukauden pituus (kuva 30). Lajirunsaus on korkeimmillaan alueilla, joilla tehoisa lämpösomma jää alhaiseksi. Lämpösomman kasvaessa lajirunsaus laskee, kunnes kääntyy jälleen nousuun pisimmän kasvukauden alueilla. Seuraavaksi eniten lajirunsausta selitti korkeusvaihtelu, jonka kasvaessa myös lajirunsaus kasvaa. Portaaliennusteessa vesitaseella oli lähes yhtä suuri selitysaste kuin korkeusvaihtelulla, kun taas koko aineiston ennusteessa muuttujan selitysaste jäi melko alhaiseksi. Vesitaseen aiheuttaman vasteen trendi oli molemmissa ennusteissa kasvava indikoiden lajirikkaampien alueiden sijoittumista kosteammille alueille. Kylmimmän kuukauden minimilämpötilan selitysaste oli kummassakin ennusteessa hyvin vähäinen ja vasteen muoto laskeva. Talven minimilämpötilan leudontuessa lajirunsaus laskee. Kaikki muuttujat sisältävä malli selitti sekä portaali- että koko aineiston ennustettua lajirunsausta yli 90 %.



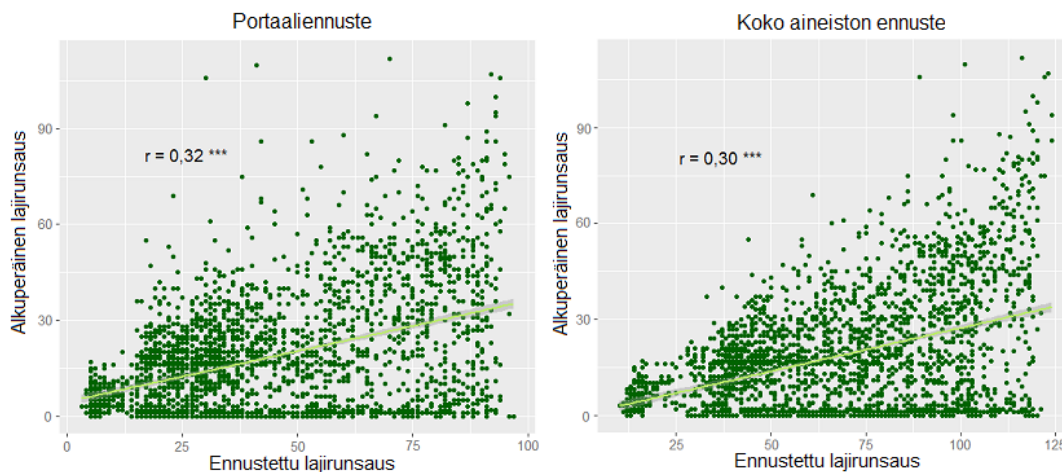
Kuva 30. Ennustetun lajirunsauden suhde ympäristömuuttujiin molempien aineistojen ennusteissa yksittäisten muuttujien GAM-malleilla. Vaaka-akseli kuvaa muuttujan alkuperäisiä arvoja ja pystyakselilla on sovitettu mallisuure. Molempien ennusteiden malleissa selittävät muuttujat olivat tilastollisesti merkitseviä (p -arvo $< 0,05$). Mallien luottamusvälit ovat niin pienet, ettei niiden aiheuttamaa varjostusta näy.

Testialueilla lajirunsautta selitti myös eniten tehoisa lämpösomma sekä portaali- että koko aineiston ennusteissa (kuva 31). Toisin kuin koko Fennoskandian lajirunsauden vasteessa testialueilla trendi on yksinomaan laskeva. Vesitaseen ja korkeusvaihtelun selitysaste oli molemmissa ennusteissa lähes yhtä suuri muuttujien selittäessä jopa lähes puolet lajirunsauden vaihtelusta. Vesitaseen aiheuttama vaste on unimodaali eli vesitaseen ylittäessä kynnyksarvon lajirunsaus ei enää kasva vaan kääntyy laskuun. Lajirunsauden vaste korkeusvaihteluun on selvemmin kaksihuippuinen kuin koko Fennoskandian malleissa. Testialueilla talven ääriämpötila selitti lajirunsautta selvästi enemmän ja myös vasteen muoto poikkeaa koko tutkimusalueen lajirunsauden vasteesta. Lajirunsaus on pienin lämpötilan ollessa n. -28°C , jonka molemmiin puolin lajimäärä kasvaa. Yksittäisten muuttujien aiheuttamissa vasteissa ja selitysasteissa oli vaihtelua eri testialueilla. Esimerkiksi Kevolla mallien selitysasteet olivat keskimäärin muita alueita alhaisemmat (liite 6). Kasvukauden pituus oli kuitenkin kaikilla alueilla lajirunsautta eniten selittävä muuttuja. Kaikki muuttujat sisältävä täysmalli selitti testialueilla yli 97 % molempien aineistojen ennusteissa.



Kuva 31. Kaikkien testialueiden ennustetun lajirunsauden suhde ympäristömuuttujiin portaali- ja koko aineiston ennusteissa yksittäisten muuttujien GAM-malleilla. Vaaka-akselilla ovat alkuperäisen muuttujan arvot ja pystyakselilla sovitettu mallisuure. Selittävät muuttujat olivat tilastollisesti erittäin merkitseviä kaikissa malleissa (p-arvo < 0,001). Vihreä varjostus kuvaa mallin epävarmuutta.

Tuotettujen lajirunsausennusteiden arvioimiseksi testialueiden ennustettua lajirunsausta verrattiin alueiden alkuperäiseen lajirunsauteen (kuva 32). Lajirunsausten välillä on havaittavissa positiivinen korrelaatio eli alueilla, joilla alkuperäinen lajirunsaus on ollut korkea, on myös ennustettu lajirunsaus korkea.



Kuva 32. Alkuperäisen lajirunsauden suhde ennustettuun lajirunsauteen testialueilla (Kevo, Luoteis-Lappi ja Rastigaissa). Korkean alkuperäisen lajirunsauden ruutuihin on myös ennustettu korkeampi lajirunsaus. Lajirunsausten välillä on kuitenkin hajontaa ja niiden välinen korrelaatio (Spearman) ei ole erityisen korkea kummassakaan ennusteessa. Korrelaatio on kuitenkin tilastollisesti erittäin merkitsevä (p-arvo < 0,001).

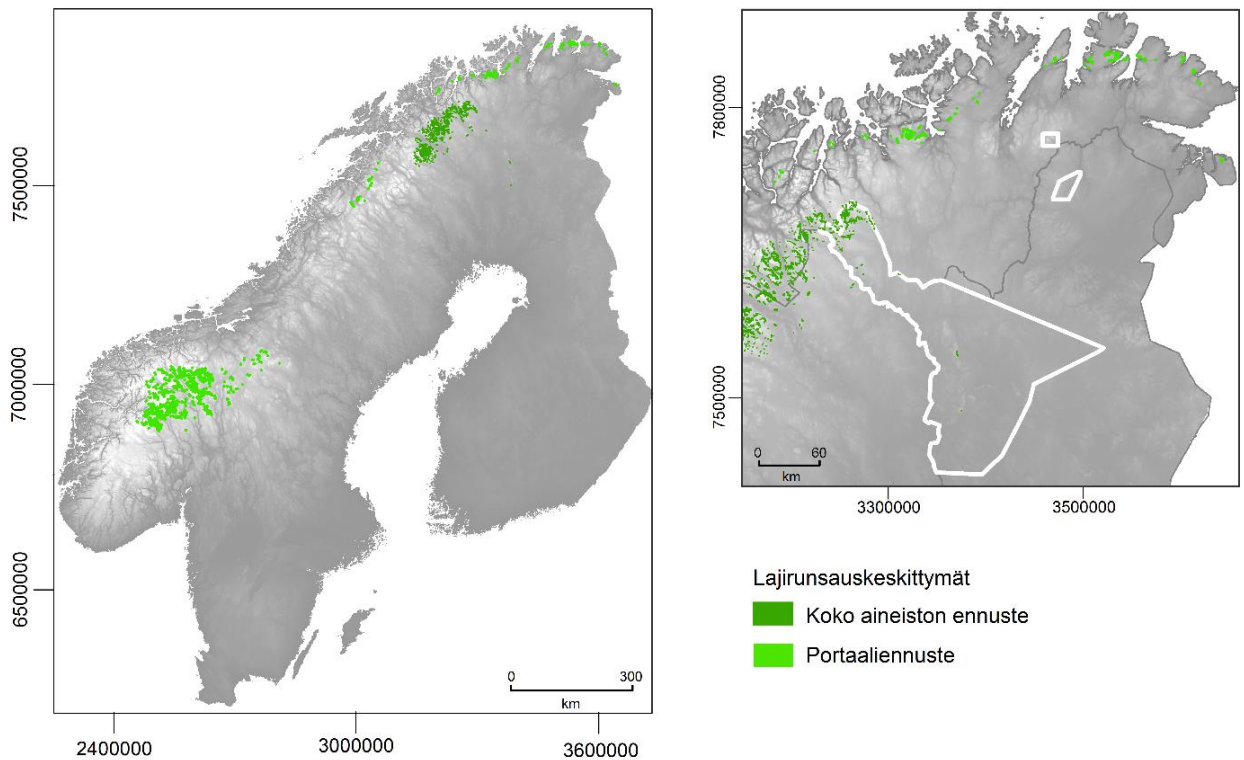
Alun perin testialueiden lajimäärä oli keskimäärin 20 lajia neliökilometrin ruudussa kaikilla kolmella alueella. Ennusteissa keskimääräinen lajirunsaus on selvästi suurempi ja etenkin minimilajirunsaus on alkuperäistä korkeampi (taulukko 3). Myös ennusteiden maksimilajirunsaudet ylittävät alkuperäisten havaintojen maksimiarvot lukuun ottamatta Luoteis-Lappia portaaliennusteessa. Sekä alkuperäisten että ennustettujen lajirunsausten mukaan Rastigaissa on testialueista keskimäärin lajistoltaan rikkain pienimmästä koostaan huolimatta.

Taulukko 3. Alkuperäisen ja ennustetun lajirunsauden keskeiset tunnusluvut testialueilla. Kaikille testialueille ennustettiin alkuperäistä korkeampi lajirunsaus.

Alkuperäinen lajirunsaus	minimi	maksimi	keskiarvo	mediaani
Kevo	5	60	18,78	17
Luoteis-Lappi	0	112	18,6	11
Rastigaissa	1	77	24,07	21
Portaaliennuste lajirunsaus				
Kevo	15	64	30,93	29
Luoteis-Lappi	3	97	44,74	39
Rastigaissa	27	91	71,84	76
Koko aineiston ennuste lajirunsaus				
Kevo	23	85	68,1	68
Luoteis-Lappi	10	124	70,3	73
Rastigaissa	34	106	85	86

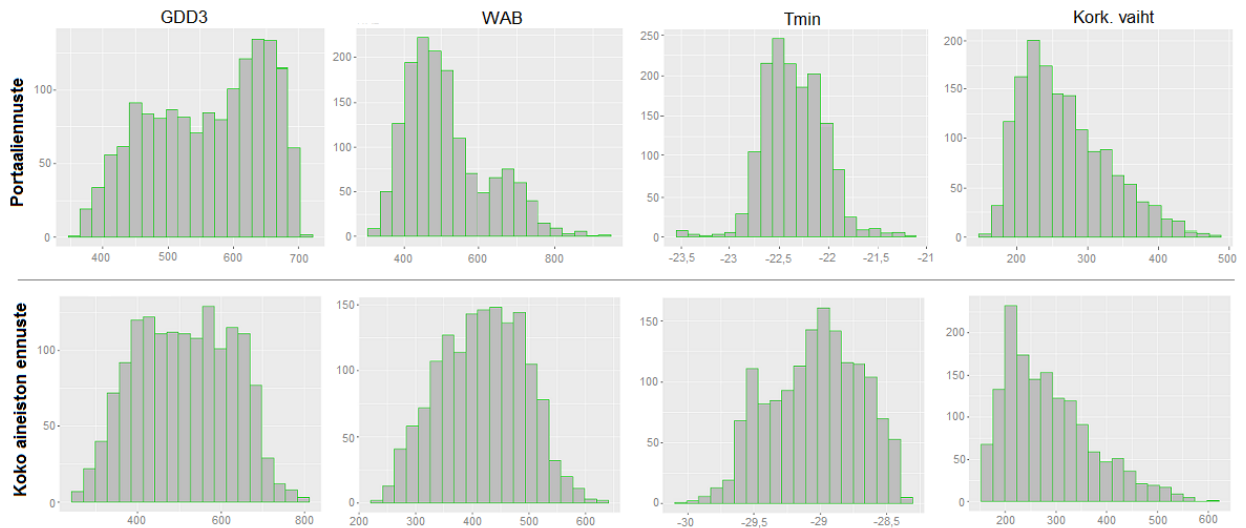
7.6 Lajirunsauskeskittymät

Lajirunsausennusteista tarkasteltiin erikseen myös lajistoltaan rikkaimpien alueiden sijoittumista ja siihen vaikuttavia tekijöitä. Portaaliennusteessa lajirunsauskeskittymässä lajeja oli vähintään 108 ja koko aineiston ennusteessa vähintään 112. Keskimäärin lajeja portaaliennusteen keskittymillä oli 110 ja koko aineiston ennusteessa 116. Lajirunsauskeskittymät sijoituivat selvästi eri alueille kahdessa ennusteessa (kuva 33). Portaaliennusteessa lajirikkaimmat alueet keskittyvät Skandien eteläosien kansallispuistoihin (esimerkiksi Jotunheimen) jatkuen nauhamaisesti vuoriston pohjoisosiin ja Finnmarkiin Venäjän rajalle saakka. Koko aineiston ennusteessa lajirikkaat ruudut keskittyvät yhdelle alueelle pohjois-Skandeille Norjan, Ruotsin ja Suomen rajalle. Näistä ruuduista osa sijaitsee Käsivarren suurtuntureilla, mikä tekee Luoteis-Lapista ainoan testialueen, jolla lajirunsauskeskittymiä esiintyy. Lajirikkaita ruutuja esiintyy sekä pohjoisimmilla tuntureilla (muun muassa Halti, Saana, Malla) että etelämpänä Ounas- Pallas- ja Yllästuntureilla, jotka ovat koko aineiston ennusteen eteläisimmät lajirunsauskeskittymät.



Kuva 33. Lajirunsauskeskittymien sijainti portaali- ja koko aineiston ennusteissa. Portaaliennusteissa lajirunsauskeskittymien lajimäärä on 108 – 116 lajia ja koko aineiston ennusteissa 112 – 124 lajia. Ennusteiden lajirikkaimmat alueet keskittyvät arktis-alpiinisen alueen eri osiin. Molemmissa ennusteissa lajistoltaan runsaimpien ruutujen määrä on 1502 kpl (0,1 % koko ruutumäärästä).

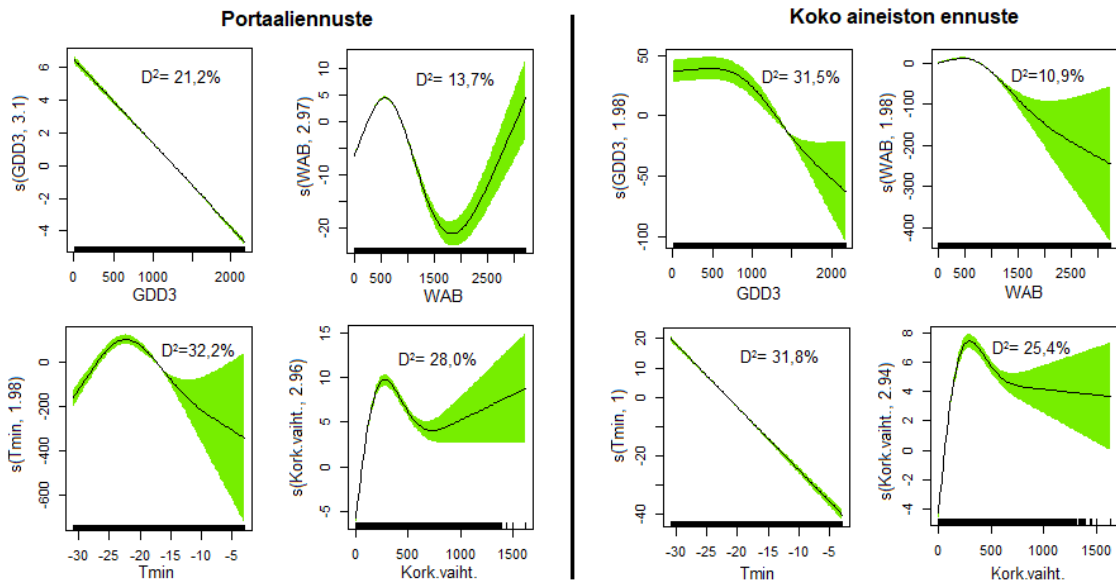
Lajirunsauskeskittymät sijoittuivat ympäristömuuttujiltaan samankaltaisille alueille molemmissa ennusteissa (kuva 34). Tehoisa lämpösumma on ruuduissa melko alhainen, joskin osassa koko aineiston ennusteen ruuduista kasvukausi on hieman pidempi. Vesitaseen suhteen portaaliennusteen keskittymät sijaitsevat kosteammilla alueilla. Eroa ennusteiden välillä on myös talven minimilämpötilassa. Portaaliennusteen keskittymillä kylmimmän kuukauden minimilämpötila on pääasiassa -23° – -22°C , kun koko aineiston ennusteissa talven ääriämpötila on kylmempi $-29,5^{\circ}$ – $-28,5^{\circ}\text{C}$. Korkeusvaihtelun suhteen lajirunsauskeskittymät sijoittuvat alueille, joilla suhteellinen korkeus on alle 500 metriä.



Kuva 34. Ympäristömuuttujien vaihtelu lajirunsauskeskittymillä portaali- ja koko aineiston ennusteessa. Ympäristöolosuhteet ovat samankaltaiset molempien ennusteiden ruuduissa, mutta erojen takia keskittymät eivät osu täysin samoihin ruutuihin.

7.6.1 Lajirunsauskeskittymien suhde ympäristömuuttujiin

Molempien ennusteiden yksittäisten muuttujien malleissa lajirunsauskeskittymien sijaintia selitti eniten kylmimmän kuukauden minimilämpötila, mutta tehoisan lämpösumman ja korkeusvaihtelun selitysasteet olivat samaa suuruusluokkaa (kuva 35). Vähiten sijoittumista selitti vesitase. Ympäristömuuttujien aiheuttamien vasteiden muodoissa oli kuitenkin vaihtelua. Tehoisan lämpösumman aiheuttama vaste on molemmissa ennusteissa laskeva osoittaen lajirikkaimpien alueiden vähentyvän kasvukauden pidentyessä. Portaaliennusteessa vaste on lineaarinen suora kun taas koko aineiston ennusteessa muoto on käyräviivainen ja mallin epävarmuus on suurempi. Vastaava ero on havaittavissa myös minimilämpötilan vasteessa, joskin toisin päin. Koko aineiston ennusteessa talven minimilämpötilan vaste on lineaarinen ja portaaliennusteessa unimodaali. Suurin ero on vesitaseen aiheuttamissa vasteissa. Portaaliennusteen mallin mukaan lajirunsauskeskittymät suosivat sekä kuivia että kosteita olosuhteita, kun taas koko aineiston ennusteessa trendi on laskeva kautta linjan, joskin mallin epävarmuus lisääntyy kosteammilla alueilla. Korkeusvaihtelun osalta vasteissa on selkeä huippu, joka osoittaa lajirunsauskeskittymien sijoittuvat pääosin pienemmän korkeusvaihtelun alueille. Suuremman korkeusgradientin alueilla mallin epävarmuus kasvaa huomattavasti.



Kuva 35. Lajirunsauskeskittymien sijaintia selittävät yksittäisten muuttujien GAM-mallit portaali- ja koko aineiston ennusteissa. Vaaka-akselilla ovat muuttujan alkuperäiset arvot ja y-akselilla sovitettu mallisuure. Vihreä varjostus kuvaa mallin epävarmuutta. Kaikki muuttujat sisältävä malli selitti lajirunsauskeskittymien sijaintia molemmissa ennusteissa yli 80 %.

8. Tulosten tarkastelu

Lajilevinneisyysmallit tuottivat uskottavan levinneisyyskuvan Fennoskandian arktis-alpiinisen kasvillisuuden sijoittumisesta, joskin tuloksissa oli jonkin verran vaihtelua eri menetelmien välillä. Myös lähtöaineisto vaikutti huomattavasti mallinnustuloksiin. Kaikilla käytetyillä ilmastomuuttujilla ja topografialla oli vaikutus niin yksittäisten lajien levinneisyyteen kuin lajirunsauteenkin. Lajiston levinneisyyden kannalta keskeiseksi osoittautui etenkin lämpötila, kun taas lajirunsautta tarkasteltaessa topografian merkitys kasvoi.

8.1 Muuttujien vaihtelu tutkimusalueella

Tutkimuslajihavainnot sijoituivat pääasiassa Fennoskandian oroarktiseen ja pohjoisboreaaliseen vyöhykkeeseen. Havaintoja oli jonkin verran myös eteläisemmissä metsävyöhykkeissä muutama jopa aivan Ruotsin etelärannikolta. Metsävyöhykkeillä arktis-alpiinisia lajeja tavataan useimmiten soraisilla jokivarsilla ja järvenrannoilla tai suurempien kohoumien avoimissa lakiosissa, jonne ne ovat juurtuneet sekä viimeaikaisemman leviämisen seurauksena että jääkauden päättymisen jälkeen pioneerilajeina (Väre & Partanen 2012; Niskanen ym. 2018).

Ympäristömuuttujien vaihtelu tutkimusalueella on suurta ja siihen vaikuttavat sekä etelä-pohjois- ja länsi-itäsuuntainen ilmastogradientti että Skandien aiheuttama korkeusgradientti (Aalto ym. 2013). Arktis-alpiinisen alueen ilmasto vaihtelee Norjan rannikon vahvasti mereisestä Pohjois-Suomen lievästi mantereiseen, mikä näkyy käytettyjen ympäristömuuttujien vaihtelussa. Länsirannikko on selvästi muita alueita kosteampi, minkä lisäksi meri tasaa myös vuodenaikaisia lämpötilaeroja. Talven kylmimmät lämpötilat sijoittuvatkin tutkimusalueen mantereisempiin osiin pohjois-Skandien itäpuolelle sekä Suomen itärajalta. Kylmimpiä lämpötilat ovat myös vuoriston korkeimmissa osissa etelässä ja pohjoisessa. Alhaiset lämpötilat määrittävät myös arktis-alpiinisen alueen kasvukautta, joka tutkimusalueen pohjoisosissa on lähes kaksi kuukautta eteläisiä osia lyhyempi (Ilmatieteen laitos 2017). Kaikkien ilmastomuuttujien vaihteluun vaikuttaa suhteellinen korkeus ja yhteen neliökilometrin ruutuun mahtuu monia erilaisia ekosysteemejä. Topografiasta riippuen maastossa vaihtelevat kosteat painanteet ja rinteiden sulavesiniityt sekä kuivat tunturikankaat ja lakiosien tuulenpieksemät (Billings 1973).

8.2 Lajilevinneisyysmallit

Levinneisyysmallien rakentamiseen käytetyt ympäristömuuttujat olivat ekologisesti perusteltuja ja vastaavia muuttujia on käytetty eri mittakaavaisissa kasvilajien levinneisyystutkimuksissa sekä Fennoskandiassa että muilla arktisilla ja alpiinisilla alueilla (Grytnes ym. 1999; Virtanen ym. 2006; Dubuis ym. 2011). Ilmastosta johdetut abioottiset muuttujat ovat selittäneet niin yksittäisten lajien (Meineri ym. 2012) ja lajiryhmien (Mod ym. 2015; Niittynen & Luoto 2017) levinneisyyttä kuin kokonaislajirunsauttakin (Niskanen ym. 2018). Myös tässä tutkimuksessa ilmastomuuttujilla oli havaittava vaikutus kaikkiin tutkittuihin lajistomuuttujiin.

Lajikohtaiset levinneisyysmallit suoriutuivat pääosin hyvin ja tuottivat uskottavia levinneisyysennusteita sekä visuaalisen arvioinnin että tilastollisten tunnuslukujen osalta. Mallit onnistuivat tunnistamaan arktis-alpiinisen alueen hyvin, eivätkä eteläosien havaintopisteet vinouttaneet lajiston kokonaislevinneisyyttä. Aiempiin alueella tehtyihin ilmastomuuttujiin perustuviin malleihin verrattuna tämän tutkimuksen mallit tuottivat samankaltaisia tuloksia. Ilmastomuuttujiin perustuvien mallien tuottamien levinneisyysennusteiden ennustekyky on ollut vähintäänkin kohtalaisen hyvä (Meineri ym. 2012; Mod ym. 2015; Niittynen & Luoto 2017). Tässä tutkimuksessa ilmastotekijöihin ja topografiaan perustuvat mallit ylsivät koko tutkimusalueen laajuudella samalle tasolle ja ylikin, osoittaen ilmaston merkityksen lajien levinneisyyden säätelijänä. Tulokset eivät kuitenkaan ole

täysin vertailtavissa keskenään, sillä suuri osa Fennoskandian aiemmasta tutkimuksesta on tehty yksittäisillä alueilla. Paikallisella tasolla Kevon, Luoteis-Lapin ja Rastigaissan testialueilla mallien suoriutuminen oli heikompaa verrattuna aiempaan tutkimukseen (esim. Mod ym. 2015), mikä todennäköisesti johtuu mallien kalibrointialueen ympäristöolojen erilaisuudesta suhteessa testialueisiin.

Levinneisyysmallinnuksen tulokset vaihtelivat mallinnusmenetelmien kesken lajikohtaisesti. Sekä lajien levinneisyyskuvat että muuttujien merkitys ja niiden aiheuttamat vasteet vaihtelivat. Lineaarisen regression johdannaiset GLM ja GAM tuottivat muuttujille hyvin samankaltaisen merkityksen sekä vasteen muodon, mikä näkyi myös yhtenevissä levinneisyyskuviissa. Koneoppimista hyödyntävät GBM ja RF tuottivat muuttujiin ja levinneisyyskuviin selvästi enemmän hajontaa. Erot liittyvät mallinnusalgoritmien ominaisuuksiin. GLM ja GAM ovat sovittavuuden suhteen konservatiivisempia eli eivät ylisovitu aineistoon kovin herkästi (McCullagh & Nelder 1989; Yee & Mitchell 2011). Sen sijaan etenkin RF oppii aineistosta enemmän jokaisen tuotetun luokittelupuun myötä, minkä takia mallin luonne on helposti ylisovittava. Tämä näkyi selvästi menetelmän tuottamissa levinneisyyskuviissa, joissa lajien ennustettu levinneisyys oli hyvin suppea ja pienipiirteinen verrattuna muihin malleihin. Koska RF tunnistaa yksittäisten muuttujien vasteita hyvin, ovat niiden suhteelliset merkitykset suurempia ja keskenään tasaisempia kuin muissa menetelmissä (Breiman 2001).

Muuttujien keskinäinen järjestys malleissa oli kuitenkin yhtenevä kaikissa menetelmissä, mikä näkyy muuttujien merkitsevyyksien pienissä luottamusväleissä. Yksittäisten lajien kohdalla hajontaa mallien ennusteissa oli enemmän, minkä myötä luottamusvälit olivat suurempia. Esimerkiksi sekä riekonmarjan että jääleinikin lajilevinneisyysmalleissa etenkin korkeusvaihtelun merkitys oli GBM-mallissa huomattavasti pienempi verrattuna muihin malleihin (liite 5). Ennustekyvyn osalta mallit suoriutuivat tasaisen hyvin, joskin GLM ja GBM suoriutuivat tunnuslukujen valossa hieman muita paremmin kummankin aineiston ennusteissa.

8.2.1 Esimerkkilajien levinneisyys ja suhde ympäristömuuttujiin

Arktis-alpiiniseen kasvilajistoon kuuluu ekologiaaltaan erilaisia lajeja, joiden elinstrategiat ja siten ekolokerot poikkeavat toisistaan (Grime 2001; Virtanen ym. 2010). Tämän takia mallinnuksessa käytettyjen bioklimaattisten muuttujien merkitsevyys ja niiden aiheuttamat vasteet vaihtelivat lajikohtaisesti. Riekonmarja on stressiä sietävä kilpailijalaji (Virtanen ym. 2010), minkä ansiosta sille mahdollisten habitaattien määrä on suuri, kuten sekä alkuperäisestä että ennustetusta levinneisyyskuvasta on havaittavissa. Mikäli molempien aineistojen tuottamat

ennusteet yhdistettäisiin, lajille mahdolliset elinalueet kattaisivat Fennoskandian arktis-alpiinisen alueen lähes kokonaan sekä pohjoisimman Suomen metsäisemmät alueet. Jääleinikki puolestaan on elinympäristövaatimuksiltaan paljon tarkempi. Laji esiintyy ainoastaan kylmillä alueilla ja on sopeutunut sietämään äärimmäistä kylmyysstressiä (Hoffmann ym. 2010). Mallien tuottamat ennusteet tavoittivat elinympäristövaatimukset hyvin ja lajin ennustettiin esiintyvän ainoastaan Skandeilla sekä Finnmarkin arktisella alueella.

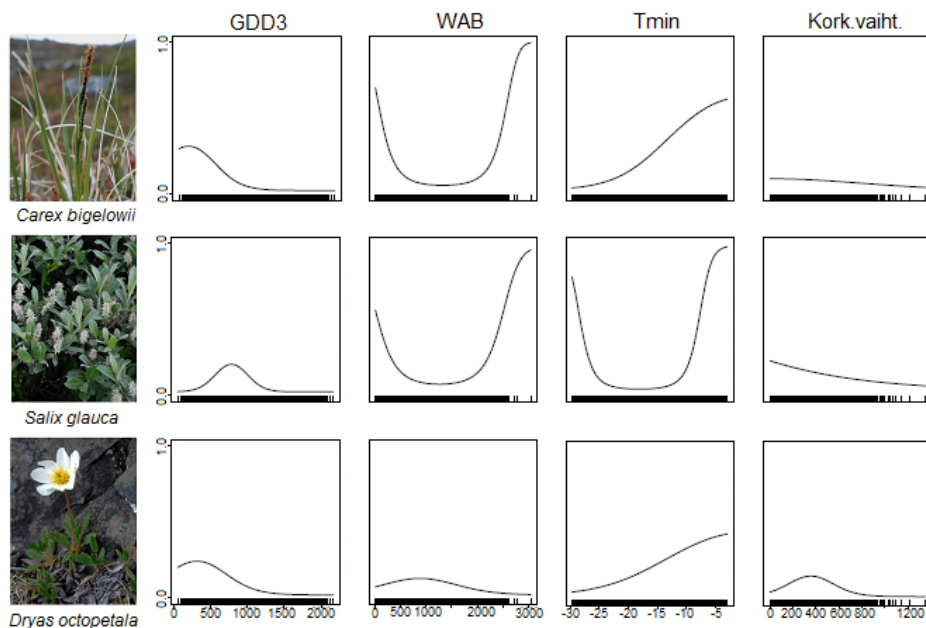
Molempien lajien osalta mallinnuksen tulokset tukivat lajien tunnettua ekologiaa. Riekonmarjan levinneisyydelle merkittävin tekijä oli portaaliennusteessa vesitase ja koko aineiston ennusteessa kylmimmän kuukauden minimilämpötila. Riekonmarja voi esiintyä kosteusoloiltaan vaihtelevissa ympäristöissä, sillä laji sietää hyvin kuivuusstressiä, mutta selviää myös kosteammassa olosuhteissa. Tämä mahdollistaa kasvamisen muun muassa sekä tunturien tuulenpieksemillä että rahkasoiden mättäillä (Scott & Rouse 1995; Väre & Partanen 2012). Talven minimilämpötilan vaikutus lajin ennustettuun levinneisyyteen ei ole yhtä suoraviivainen. Vasteen mukaan laji suosii leudompia talvilämpötiloja, mutta koko aineiston ennusteessa levinneisyys painottuu tutkimusalueen kylmimpiin osiin. Havaittua vastetta voi selittää se, että ennusteen levinneisyyskuva kattaa paljon metsäisiä alueita, joilla riekonmarjan esiintyminen keskittyy kohoumien valoisiin ja kuiviin lakiosiin, joilla se pärjää kilpailussa rehevämpiä olosuhteita suosiville metsälajeille (Väre & Partanen 2012). Lakiosiin kertyy myös tuulen vaikutuksesta vähemmän lunta, mikä sopii paksua lumipeitettä karttavalle lajille (Jonasson 1981). Kasvin kokema kylmyysstressi on kuitenkin suurempi ohutlumisilla alueilla, minkä takia leudommat talvet ovat lajin selviämisen kannalta toivottavia. Toisaalta lakialueilla on talvisin leudompaa kuin laaksoissa kylmän ilman painuessa alas rinnettä, mikä myös tukee havaittua vastetta ja levinneisyyttä.

Jääleinikin levinneisyydelle merkittävin ympäristötekijä oli molemmissa ennusteissa tehoisa lämpösumma. Lämpötila määrittää lajille suotuisaa ekolokeroa voimakkaasti rajaten sen levinneisyyden lyhyiden kesien ja kylmien talvien alueille, jotka ovat myös kosteusolosuhteiltaan karuja (Hoffmann ym. 2010). Kylmyys- ja kuivuusstressistä selviämiseen vaikuttaa olennaisesti lumipeite, joka suojaa kasvia kylmyydeltä talvisin ja tarjoaa kosteutta keväisin. Paikallisella tasolla jääleinikin levinneisyys keskittyykin sulavesivirtojen ja tunturipurojen läheisyyteen (Väre & Partanen 2012). Muihin lajeihin verrattuna korkeusvaihtelun vaikutus jääleinikin levinneisyyteen oli voimakas etenkin koko aineiston ennusteessa. Suuremman korkeusvaihtelun alueella lajille tärkeitä ääriolosuhteita on tarjolla oletettavasti enemmän, eikä se joudu kilpailemaan resursseista alavampien paikkojen lajien

kanssa. Saadut tulokset tukevat lajin sopeutumista äärikaruihin olosuhteisiin maailman pohjoisimpana kukkivana kasvina (Totland & Alatalo 2002; Hoffmann ym. 2010).

8.2.2 Koko lajiston levinneisyys ja suhde ympäristömuuttujiin

Koko tutkimuslajistoa tarkasteltaessa lajiston ennustettu levinneisyys keskittyi oletetusti Fennoskandian oroarktiselle alueelle. Levinneisyyden kannalta merkittävimmät muuttujat olivat tehoisa lämpösusma (portaaliennuste) ja kylmimmän kuukauden minimilämpötila (koko aineiston ennuste). Muuttujien aiheuttamien vasteiden muotoa koko lajistolle yleistettynä ei ollut, mutta yksittäisten lajien vastekäyristä kävi ilmi, että suurelle osalle lajeista lyhyt kasvukausi on suosiollinen lajin elinstrategiasta (kilpailija, generalisti, yms.) riippumatta (kuva 36). Kasvukauden pituudella on lajiston levinneisyydelle suuri merkitys, sillä lajit ovat tarkasti sopeutuneita kasvamaan ja lisääntymään ympäristössä, jossa matalat lämpötilat ovat tyypillisiä ympäri vuoden (Nagy & Grabherr 2009; Iversen ym. 2015). Näin ollen tehoisan lämpösusman kasvu eli käytännössä kasvukauden pidentyminen esimerkiksi ilmastonmuutoksen seurauksena ei ole lajistolle suotuisaa.



Kuva 36. Eri elinstrategioiden lajit reagoivat ilmastomuuttujien ja topografian vaihteluun arktis-alpiinisessä ympäristössä eri tavoin. Tutkimuksessa havaitut laajemman mittakaavataso vasteteet ovat kiinteästi kytköksissä paikallisiin tekijöihin kuten lumi- ja kosteusolosuhteisiin. Elinstrategialtaan *Carex bigelowii* (tunturisara) on generalisti, *Salix glauca* (tunturipaju) kilpailija ja *Dryas octopetala* (lapinvuokko) stressinsietäjä (lajikuvat Pinkka 2006).

Talven minimilämpötilan vaikutus tutkimuslajiston ennustettuun levinneisyyteen ei ollut yhtä yhtenevä. Vaikka lajisto kokonaisuudessaan keskittyy kylmätalvisille alueille, osa lajeista suosii leudompia ja osa kylmempiä talvia. Fennoskandiassa talvilämpötilojen vaihteluun

vaikuttaa voimakkaasti etäisyys ympäröivistä merialueista, jotka tasaavat rannikoiden lämpötiloja ympäri vuoden, minkä myötä talven ääriämpötilat ovat leudompia kuin mantereisilla alueilla (Aalto ym. 2013). Kasvien kannalta talven minimilämpötilan vaikutus liittyy kiinteästi paikallisiin lumiolosuhteisiin ja lajien lumensietokykyyn, kuten kävi ilmi jo esimerkkilajeja tarkasteltaessa. Lumipeite vaikuttaa lajien esiintymisalueiden optimitalvilämpötiloihin sekä suuremmalla mittakaavatasolla että paikallisesti. Kylmimmillä alueilla selviytyminen on mahdollista paikoissa joihin lumi kertyy, kun taas leudompien talvien alueilla tarve lumipeitteelle kylmyysvaurioiden vähentämiseksi ei ole yhtä suuri (Jonasson 1981; Wundram ym. 2010). Tämän takia pelkän ilman lämpötilan tuottama vaste ei kerro koko totuutta talviolosuhteiden vaikutuksesta lajien levinneisyyteen, vaikka talven minimilämpötila määrittää vahvasti lajiston kokonaislevinneisyyttä.

Vesitaseen ja korkeusvaihtelun vaikutukset koko tutkimuslajiston levinneisyydelle olivat selvästi pienemmät kuin kahden muun muuttujan. Vesitaseen vaikutus ja merkitys lajistolle liittyy kosteusolosuhteiden vaihteluun sekä laajalla tasolla että paikallisesti. Kokonaisuudessaan arktis-alpiininen alue on muuta Fennoskandiaa kuivempi, joten monet lajeista suosivat kosteampia alueita. Kosteus jakautuu kuitenkin paikallisesti erittäin heterogeenisesti, minkä takia myös kuivimmilla alueilla on tarjolla suotuisia ympäristöjä esimerkiksi sulavesiniityillä ja purojen varsilla (le Roux ym. 2013, Kempainen ym. 2016). Tämä mahdollistaa sekä kosteusolosuhteiltaan vaateliaiden lajien että monissa ympäristöissä kasvavien generalistilajien, esiintymisen samalla alueella. Vesitaseen kasvaessa useammalle lajille sopivien elinympäristöjen määrän voi olettaa kasvavan. Sekä kosteusoloihin että lämpötilaan vaikuttaa olennaisesti korkeusvaihtelu, jonka vaikutus lajistoon tapahtuu nimenomaan muiden muuttujien vaihtelua säätelemällä (Luoto & Heikkinen 2008).

8.3 Ennustetun lajirunsauden ja lajirunsauskeskittymien suhde ympäristömuuttujiin

Yksittäisten lajien levinneisyyden lisäksi käytetyillä ympäristömuuttujilla oli selvä vaikutus myös ennustettuun lajirunsauteen ja lajirikkaimpien alueiden sijoittumiseen, kuten alueella tehdyissä aiemmissa tutkimuksissakin on havaittu (Grytnes ym. 1999; Niskanen ym. 2017 & 2018). Lajirunsautea selitti molemmissa ennusteissa selvästi eniten tehoisa lämpösumma sekä koko Fennoskandiassa että Kevon, Luoteis-Lapin ja Rastigaissan testialueilla. Eniten lajeja esiintyy alueilla, joilla kasvukausi on lyhyt. Tämä on vastakkainen tulos Luoteis-Lapissa tehdyn aiemman tutkimuksen kanssa, jossa kokonaislajirunsaus kasvoi tehoisan lämpösumman

kasvaessa. Syy tähän on todennäköisesti tutkimuslajiston eroissa, sillä Niskasen (2017) tutkimukseen oli sisällytetty arktis-alpiinisen lajiston lisäksi myös boreaalisia lajeja. Eriävien tulosten perusteella voisi olettaa, että alavamman ja lämpimämmän metsävyöhykkeen lajit hyötyvät pidemmästä kasvukaudesta pohjoisilla alueilla, kun taas arktis-alpiiniselle lajistolle sillä näyttää olevan päinvastainen vaikutus.

Tehoisa lämpösumma vaikutti ruudussa esiintyvän lajimäärän lisäksi paljon myös lajistoltaan kaikkein rikkaimpien ruutujen sijoittumiseen. Molempien ennusteiden lajirunsauskeskittymillä tehoisa lämpösumma oli selvästi Fennoskandian keskiarvoa alhaisempi (n. 400 – 700 °C). Luoteis-Lapin aiemmassa tutkimuksessa vastaavia tuloksia on saatu harvinaisten lajien (levinneisyydeltään suppeita) osalta. Niskasen (2017) tutkimuksessa harvinaisiksi määriteltyjen lajien levinneisyys keskittyi Käsivarren erämaahan, jonne sijoittui myös tämän tutkimuksen koko aineiston ennusteen lajirunsauskeskittymiä. Muun muassa korkein ennustettu lajirunsaus saavutettiin Käsivarren suurtunturien alueella.

Lajirunsausta sekä lajirunsaimepien alueiden sijoittumista selitti merkittävästi myös korkeusvaihtelu osoittaen lajimäärän kasvavan suhteellisen korkeuden kasvaessa. Lajirunsauskeskittymien tapauksessa ennusteen epävarmuus kuitenkin kasvaa suurimman suhteellisen korkeuden alueilla. Tulos tukee aiempaa teoriaa siitä, että suurempi korkeusgradientti mahdollistaa useamman lajin esiintymisen (Moeslund ym. 2013). Suhteellisen korkeuden kasvaessa ympäristögradientti monipuolistuu tarjoten enemmän ekolokeroita kuin tasainen topografia (Randin ym. 2009; Moeslund ym. 2013). Vaihtelevat habitaatit lisäävät lajirunsausta mahdollistaen eri elinstrategioiden lajien esiintymisen samalla alueella. Lajirunsausta kuitenkin rajoittaa ekologialtaan samankaltaisten lajien kilpailu abioottisten tekijöiden määrittämästä potentiaalisesta ekolokerosta (Thuiller ym. 2005; Pearson ym. 2011).

Kosteusolosuhteiden on aiemmissa tutkimuksissa havaittu vaikuttavan lajirunsauteen arktis-alpiinisessa ympäristössä, mikä kävi ilmi myös tämä tutkimuksen tuloksissa (ks. esim. le Roux ym. 2013; Niskanen ym. 2017). Fennoskandian arktis-alpiininen lajirunsaus vaikuttaa kokonaisuudessaan hyötyvän kosteuden lisääntymisestä, mutta keskittyvän paikallisesti myös kuivemmille alueille, mikä on yhtenevä tulos lajiston levinneisyysennusteiden kanssa. Alueellisesti tarkasteltuna lajirunsaus keskittyi toisaalta vaihteleviin kosteusolosuhteisiin koko Skandien pituudelle (portaaliennuste) ja toisaalta tutkimusalueen korkeimpiin ja mantereisempiin osiin (koko aineiston ennuste). Neliökilometrin resoluutio ei kuitenkaan

tavoita lajirunsauden ja kosteusolosuhteiden paikallista vaihtelua, joka arktis-alpiinisessa ympäristössä on huomattavaa (Väre & Partanen 2012; le Roux ym. 2013). Mittakaavasta riippumatta veden merkitys kasvillisuudelle on merkittävä kasvuympäristön määrittäjä, minkä lisäksi maaperän kosteudella on paikallisella tasolla havaittu olevan vaikutusta myös muihin ympäristötekijöihin. Kosteammilla paikoilla maaperän ja ilman lämpötilan vaihtelu on vähäisempää, mikä vähentää kasvien altistumista ääriämpötiloille. Tämä tekee niistä tärkeitä kasvupaikkoja muuttuvassa ilmastossa (Ashcroft & Gollan 2013; le Roux ym. 2013).

Ympäristömuuttujista koko Fennoskandian lajirunsautea selitti vähiten kylmimmän kuukauden minimilämpötila, mutta sen aiheuttaman vasteen muoto oli selkeä: lajirunsaus painottuu kylmätalvisille alueille. Fennoskandian talven minimilämpötilat ovat keskiarvoisesti kylmiä, joten tällä mittakaavatasolla tarkasteltuna alueellinen vaihtelu on melko pientä etenkin arktis-alpiinisella alueella. Muuttujan merkitys näkyikin ensisijaisesti tutkimuslajiston levinneisyyttä rajaavana tekijänä osoittaen lajien keskittyvän kylmätalvisille alueille. Koska lajiston levinneisyys on kyseisen muuttujan suhteen melko homogeeninen, sen merkitys kokonaislajirunsauteen ei korostu ainakaan tällä tarkastelutasolla. Paikalliseen lajirunsauteen talven minimilämpötila voi vaikuttaa enemmän mesotopografian vaihtelun myötä. Kuten myös aiemmin mainittiin, talven minimilämpötilan vaikutus kasvillisuuteen linkittyy erottamattomasti lumipeitteen paksuuteen, mikä vaikeuttaa minimilämpötilan vaikutuksen tulkintaa yksinään (Wundram ym. 2010). Kylmät talvet ovat kuitenkin oleellisia lajiston kannalta, sillä lämpötila määrittää sadannan laadun vaikuttaen lumipeitteen laatuun. Mikäli lämpötila pysyy tasaisen kylmänä läpi talven, lumen vuorottaista sulamista ja jäätymistä ei tapahdu, jolloin myös maaperän olosuhteet säilyvät vakaina vähentäen kasvien vaurioitumisriskiä (Oksanen & Virtanen 1995; Bokhorts ym. 2008).

Lämpötilan ääriarvojen on havaittu rajoittavan lajien esiintymistä etenkin levinneisyyden reuna-alueilla (Zimmermann ym. 2009). Lajirunsauskeskittymien sijaintiin talven minimilämpötila vaikuttikin enemmän indikoiden lajirikkaimpien alueiden keskittyvän muuttujan suhteen äärialueille. Tämä näkyi etenkin koko aineiston ennusteessa, jonka lajirunsauskeskittymillä kylmimmän kuukauden minimilämpötila oli erittäin kylmä. Ympäristöltään lajirunsauskeskittymiä muistuttavilla testialueilla muuttujan vaikutus lajirunsauteen oli myös suurempi. Äärikylmät alueet ovat tärkeitä etenkin lajeille, kuten jääleinikille, joille kylmyys on merkittävin elinpaikkavaatimus (Hoffmann ym. 2010).

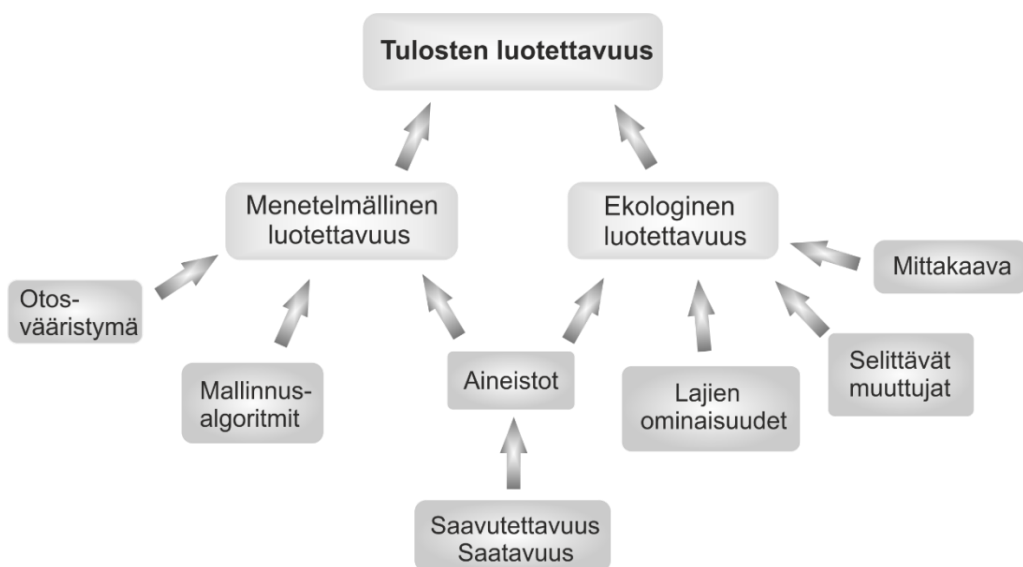
8.4 Kalibraatioaineiston merkitys

Portaaliaineiston ja koko aineiston tulokset vaihtelivat tutkimuksen kaikissa osissa. Yksittäisten lajien levinneisyysennusteissa oli havaittavissa selkeitä eroja, mistä riekonmarjan levinneisyys on tyyppiesimerkki (kuva 21). Eroa näkyi myös lajirunsaudessa, jonka osalta koko aineiston ennuste tunnistaa Suomesta laajemmin arktis-alpiiniseen lajistolle suotuisia alueita kuin portaaliennuste. Esimerkiksi itärajalta Saariselkä ja Väriötunturit erottuvat korkeamman lajirunsauden alueina koko aineiston ennusteessa. Tämä selittyy mallien kalibraatioon käytetyillä aineistoilla. Testialueiden lisääminen mallin kalibraatioon tuotti todennäköisesti sellaisia ympäristömuuttujien yhdistelmiä, joita Suomessa esiintyy, mutta jotka eivät Skandinavian aineistossa olleet yhtä hyvin edustettuina. Näin ollen mallit kykenivät tunnistamaan uusia lajistolle suotuisia alueita. Yllättävää on, miten voimakkaasti testialueet vaikuttivat levinneisyyden painopisteeseen esimerkiksi riekonmarjan kohdalla. Ennusteiden välinen ero olisi luultavasti ollut pienempi, jos portaaliaineiston mallien kalibroinnissa olisi ollut havaintoja myös Suomesta.

Suomen lajihavaintojen aliedustettavuus näkyi myös lajirunsauskeskittymien ennusteissa. Kevon, Luoteis-Lapin ja Rastigaissan testialueille ei portaaliaineiston perusteella ennustettu yhtäkään lajirunsauskeskittymää ja koko aineiston ennusteessakin keskittymiä oli vain kaksi ruutua Käsivarren erämaassa. Suomen vähäisten havaintojen lisäksi tähän saattaa vaikuttaa testialueiden nollalajien suuri määrä. Mallien lajeille karakterisoimat ekolokerot ja testialueiden ympäristömuuttujien vaihtelu eivät kohtaa, minkä takia mallit eivät tunnista niitä lajeille potentiaalisiksi levinneisyysalueiksi (Pearson, 2007). Kaikkien testialueiden alkuperäinen ja ennustettu lajirunsaus on kuitenkin korkea, joten niiden asema Fennoskandian arktis-alpiinisen lajiston levinneisyyden kannalta on merkittävä. Aiemmissa tutkimuksissa Luoteis-Lappiin on ennustettu korkeaa arktis-alpiinisen lajiston lajirunsautta sekä refugioita näille lajeille (Niskanen 2016 & 2017). Myös Rastigaissan merkitys paikallisena lajistokeskittymänä on syytä huomioida, sillä se on kokoonsa suhteutettuna erittäin monimuotoinen ympäristö ja testialueista kokonaisuudessaan lajirikkain.

8.5 Tulosten luotettavuus

Molempien aineistojen ennusteet tuottivat ekologisesti järkeviä tuloksia, mutta niihin on syytä suhtautua kriittisesti. SDM-mallinnus perustuu lajeille suotuisten ekolokeroiden määrittämiseen, mihin vaikuttavat sekä menetelmälliset että ekologiset tekijät (Fernández & Hamilton 2015). Täten tulosten luotettavuuteen vaikuttavat niin aineistojen ominaisuudet, mallinnusmenetelmät kuin tutkimuksen mittakaava (kuva 37).



Kuva 37. Tulosten luotettavuuteen vaikuttavat sekä aineistojen että käytettävien menetelmien ominaisuudet. Käytetyt aineistot luovat pohjan sekä menetelmälliselle että ekologiselle luotettavuudelle, sillä huonolaatuinen aineisto ei tuota luotettavia tuloksia.

Käytetyt aineistot luovat tutkimuksen pohjan ja vaikuttavat siten sekä ekologiseen että menetelmälliseen luotettavuuteen. Etenkin lajihavaintoaineistoon vaikuttaa saavutettavuus, mikä näkyy havaintojen alueellisessa jakautumisessa. Helposti saavutettavilta tai aiemmissa tutkimuksissa käytetyiltä alueilta havaintoja on tavallisesti enemmän, mikä aiheuttaa tihentymiä havaintoaineistoon. Tämän tutkimuksen aineistossa tihentymiä oli esimerkiksi Pohjois-Ruotsin Abiskon alueella, jossa erilaista ekologista tutkimusta on tehty runsaasti (mm. Bokhorst ym. 2009; Hedenås ym. 2011). Hankalasti saavutettavilta alueilta havaintoja sen sijaan on usein vähemmän (Yackulic ym. 2013; Niskanen ym. 2016), mikä tässä tutkimuksessa näkyi esimerkiksi Finnmarkin havaintojen vähyytenä. Näin ollen Rastigaissan testialueelta saatu tarkka ja laajan ympäristögradientin kattava havaintoaineisto oli arvokasta tutkimusalueen pohjoisimman osan kuvaamiseksi.

Ympäristömuuttujien osalta aineistoihin vaikuttaa saavutettavuutta enemmän niiden saatavuus, mikä ilmenee esimerkiksi halutulla resoluutiolla saatavilla olevien muuttujien määrässä.

CHELSA-ilmastoaineistossa muuttujia oli tarjolla runsaasti, joten se ei rajoittanut ympäristömuuttujien valintaa. Sen sijaan saatavuus rajoitti jonkin verran käytettävissä olevaa lajihavaintoaineistoa, sillä kaikista lajilistan lajeista havaintoja ei löytynyt lainkaan. Myös lajilistaan liittyy virhelähde, sillä mukana on lajeja joiden luokittelu arktis-alpiiniseksi levinneisyyden perusteella oli rajatapaus (vrt. esim. Niskanen 2018 lajilista). Tästä huolimatta lajihavaintoaineisto oli sekä määrältään että taksonomialtaan edustava, eivätkä yksittäiset lajihavainnot painottuneet levinneisyysennusteissa.

Aineiston lisäksi mallinnusalgoritmit vaikuttavat menetelmälliseen luotettavuuteen keskeisesti. Mallien toimintaperiaatteet ovat erilaiset, mikä johtaa eroihin niiden tuottamissa ennusteissa (Heikkinen ym. 2006). Esimerkiksi GLM:t ennustivat keskimäärin laajempia levinneisyyksiä kuin muut menetelmät, kun taas RF kalibroitiin aineistoon niin tarkasti, että sen tuottamat ennusteet eivät vaikuttaneet tavoittavan läheskään kaikkia lajeille mahdollisia esiintymisalueita. Tähän vaikuttaa olennaisesti se, että alkuperäisten lajihavaintojen ympäristöolot eivät kata lajin fundamentaalista ekolokeroa (kaikki lajille suotuisat olosuhteet) kokonaan, jolloin malli ei voi tavoittaa lajin potentiaalista levinneisyysaluetta kokonaisuudessaan (Pearson 2007). Yksittäisen menetelmän painottumisen ehkäisemiseksi tutkimuksessa käytettiin useampaa mallinnusmenetelmää rinnakkain, mikä oli tärkeää etenkin kokonaislajirunsauden mahdollisimman todenmukaisen tarkastelun kannalta.

Mallinnuksen lopputulokseen vaikuttaa myös otosvääristymä, kun aineistoa jaetaan sisäisessä ristiinvalidoinnissa kalibrointi- ja evaluointiaineistoihin. Valittu jako (esimerkiksi 70 % ja 30 %) vaikuttaa tuotettaviin malleihin ja niiden ennustavuuteen. Sisäistä ristiinvalidointia satunnaistettiin usealla toistolla, jolloin aineiston jako tapahtui monta kertaa parantaen mallin kalibraatiota ja ennustavuutta. On kuitenkin huomioitava, että mallin tarkka ennustekyky kalibraatioalueella ei välttämättä tarkoita yhtä hyvää suoriutumista toisaalla (Duque-Lazo ym. 2016). Mallien kattavaksi arvioimiseksi käytettiinkin sisäisen ristiinvalidoinnin lisäksi ulkoista evaluointiaineistoa (Kevon, Luoteis-Lapin ja Rastigaissan testialueet). Kaikki mallinnusmenetelmät suoriutuivat tunnuslukujen (AUC ja TSS) valossa hyvin Fennoskandiassa, mutta testialueilla portaaliennusteiden mallien ennustavuus oli selvästi heikompi. Todennäköinen syy huonoon ennustavuuteen on ero portaaliaineiston ja testialueiden lajistossa. Monista Skandinaviassa havaituista lajeista ei ollut havaintoja testialueilla, minkä takia mallit eivät osanneet ennustaa niitä läsnäoleviksi. Nollalajeille erikseen lasketut ennustetarkkuusarvot sen sijaan olivat melko hyviä, joten kokonaisuudessaan mallien tuottamia ennusteita voidaan pitää suhteellisen luotettavina koko Fennoskandiassa.

Ekologiseen luotettavuuteen puolestaan vaikuttavat keskeisesti tutkimuksen mittakaava ja käytetyt ympäristömuuttujat. Tämän tutkimuksen mittakaava oli melko laaja, mikä tuki ympäristömuuttujien ilmastopainotteista valintaa (Araújo & Luoto 2007; Sormunen ym. 2011). Tavoitteena ei ollut selvittää kaikkia mahdollisia arktis-alpiinisen kasvilajiston levinneisyyteen vaikuttavia tekijöitä vaan tuottaa kokonaiskuva tutkimuslajiston sijoittumisesta ja runsaudesta ekologisesti keskeisiä muuttujia käyttäen. Muuttujien määrä haluttiin pitää pienenä myös muuttujien välisen korrelaation ja mallien mahdollisen ylisovittumisen minimoimiseksi (Duque-Lazo ym. 2016; Titeux ym. 2017). Tutkimusalueen koon suhteen käytetty resoluutio (1 km²) on kuitenkin jo niin tarkka, että mallin kalibroinnissa ympäristöolojen alueellinen vaihtelu on melko hyvin edustettuna. Tämä mahdollistaa lajien potentiaalisen levinneisyyden paremman ennustamisen verrattuna karkean resoluution malleihin (Franklin ym. 2012, Titeux ym. 2017). Lajihavaintoaineiston tarkkuus (< 100 m) olisi mahdollistanut vielä tarkemman resoluution, mistä olisivat hyötäneet etenkin levinneisyydeltään suppeiden lajien ennusteet (Franklin ym. 2012).

Käytetyt ympäristömuuttujat olivat ekologisesti päteviä sekä aiemman teorian että saatujen tulosten valossa. Lämpötila- ja kosteusolot aiheuttavat kasveissa fysiologisen vasteen ja niiden kuvaaminen johdettuja muuttujia, kuten vesitase, käyttäen mahdollistaa paremmin alueellisen vertailun kuin suorat muuttujat (esimerkiksi sademäärä) (Duque-Lazo ym. 2016, Mod ym. 2016). Tutkimuslajiston levinneisyyteen vaikuttavat kuitenkin merkittävästi myös muut kuin ilmastotekijät, joiden vaikutus on tärkeä tiedostaa. Etenkin pienemmällä mittakaavatasolla paikallista topografiaa ja maaperää kuvaavien muuttujien merkitys korostuu. Arktis-alpiinisessa ympäristössä merkittäviä tekijöitä ovat muun muassa maaperän kosteuden vaihtelu sekä erilaiset routaprosessit, jotka liittyvät kiinteästi topografian vaihteluun (le Roux & Luoto 2014; Kemppinen ym. 2016). Myös maaperän ominaisuudet kuten ravinteisuus vaikuttavat lajien esiintymiseen usein lisäten lajirunsausta. Oma erityistapauksensa ovat myös kalkkisuuden suhteen vaateliaat lajit kuten lapinalppiruusu (*Rhododendron lapponicum*), joka kasvaa vain kalkkivaikutteisilla tuntureilla (Väre & Partanen 2012). Myös lumipeitteen huomioiminen olisi ensiarvoisen tärkeää, sillä se on arktis-alpiiniselle ympäristölle keskeinen ominaisuus, joka vaikuttaa sekä talven että kasvukauden olosuhteisiin (Niittynen & Luoto 2017). Paikallisella tasolla lajien levinneisyyteen vaikuttavat paljon myös lajien väliset suhteet. Esimerkiksi pohjanvariksenmarjan (*Empetrum nigrum ssp. hermaphroditum*) dominanssi arktis-alpiinisessa ympäristössä määrittää vahvasti muiden lajien levinneisyyttä (Mod ym. 2015; Bråthen ym. 2018).

Tulosten luotettavuuteen vaikuttavat myös lajien ominaisuudet, joilla on vaikutusta lajihavaintoaineiston määrään ja laatuun. Kirjoittajan kokemuksen perusteella kukkivat kasvit, kuten rikot, kiinnittävät havainnoitsijan huomion tehokkaammin kuin heinät ja sarat, joiden lajilleen tunnistaminen on myös usein haastavampaa. Tämän voidaan olettaa vaikuttaneen myös Skandinavian lajiportaalien aineistoon, etenkin harrastajien tallentamien tietojen osalta. Ammattitallentajien osalta lajien havainnointi on usein tutkimusperusteista, mutta kiinnostuksen kohde voi olla koko lajiston sijaan yksittäisissä kiinnostavissa lajeissa. Esimerkiksi leinikkejä on tutkittu melko paljon (Schönswetter ym. 2006; Hoffman ym. 2010). Sen sijaan taksonomialtaan haastavien lajiryhmien lajit, kuten voikukat ja poimulehdet, on usein niputettu yhteen, kuten myös tässä tutkimuksessa (mm. Mod ym. 2015; Niittynen & Luoto 2017). Myös lajin yleisyys vaikuttaa havaintojen kirjaamiseen. Laajasti esiintyvistä generalistilajeista havaintoja ei välttämättä kirjata yhtä aktiivisesti kuin harvinaisemmista lajeista, jolloin niiden kasvupaikkaolot eivät tule yhtä kattavasti karakterisoiduiksi.

Virheet lajinmäärittämisessä ovat myös mahdollisia, joskin suuren aineistomäärän vuoksi yksittäiset virrehavainnot tuskin vaikuttivat merkittävästi mallinnuksen lopputulokseen. Kokonaisuudessaan lajihavaintoaineistoa voidaan pitää luotettavana, sillä portaalit vaativat lajihavainnoista tarkat metatiedot ja käyttäjän rekisteröitymisen, joten täysin satunnaisia havaintoja portaalihin tuskin tallentuu (Swedish LifeWatch 2015; NBIC 2017). Testialueiden aineisto on puolestaan kerätty alun perinkin tutkimustarkoituksessa ja tarkkaa tietoa on kerätty putkilokasvien lisäksi myös muista lajiryhmistä (esim. Parviainen ym. 2009; Niittynen & Luoto 2017).

8.6 Jatkotutkimus

Tutkimuksen selkeä kehityskohde on Suomen arktis-alpiinisten kasvilajihavaintojen kattavampi huomioiminen. Syksyllä 2017 julkaistu Suomen Lajitietokeskuksen portaali tarjoaisi tähän aineiston laajentamisen puolesta mahdollisuuden. Olisi kiinnostavaa nähdä miten lajien levinneisyysennusteet muuttuvat, jos mallien kalibrointiin sisällytettäisiin jo ensimmäisessä vaiheessa havaintoja Suomesta. Tällä todennäköisesti olisi vaikutusta lajirunsauden alueelliseen vaihteluun ja myös testialueiden merkitys lajistollisina keskuksina saattaisi tulla paremmin esiin.

Ekologisesti lumipeitteen vaikutuksen huomioiminen olisi keskeistä, sillä se määrittää arktis-alpiinisen ympäristön kasvuolosuhteita. Tietoa lumipeitteestä on saatavilla esimerkiksi kaukokartoitusaineistoista, minkä lisäksi kenttämittauksia voisi olla mahdollista tehdä ainakin

Luoteis-Lapin ja Kevon testialueilla, jotka ovat saavutettavampia kuin Rastigaissa. Lumipeitettä on jo käytetty selittäjänä SDM-tutkimuksissa, joissa sen on havaittu parantavan lajilevinneisyysmallien tuloksia (Niittynen & Luoto 2017).

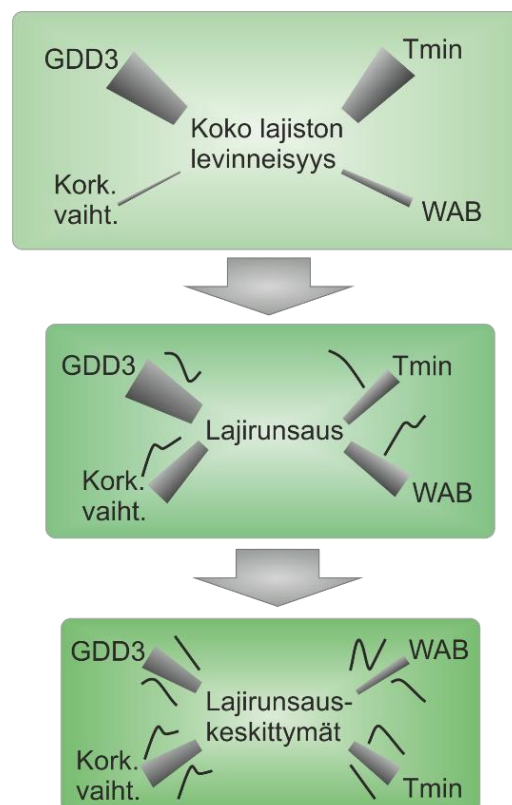
Kevon, Luoteis-Lapin ja Rastigaissan testialueita voisi hyödyntää myös muiden puuttuvien muuttujien sekä paikallisen vaihtelun huomioimiseksi, sillä alueilta on mahdollista saada tietoa monista ympäristömuuttujista tarkalla mittakaavalla. Etenkin Rastigaissalla on tähän suuri potentiaali pinta-alaltaan pienenä, mutta ekologisesti heterogeenisenä alueena. Testialueille voisi tehdä tässä tutkimuksessa käytettyjen mallien lisäksi pienemmän mittakaavan tarkastelun, jossa olisi mahdollista käyttää esimerkiksi tietoa maaperän laadusta ja kosteusoloista sekä lajien välisistä vuorovaikutussuhteista. Tällöin päästäisiin käsiksi lajiston paikalliseen dynamiikkaan, jota ilmasto laajemmalla tasolla kontrolloi. Eri mittakaavatasoilta saatua tietoa yhdistelemällä voitaisiin näin tuottaa luotettavampia ennusteita arktis-alpiinisen kasvilajiston tulevaisuudesta Fennoskandiassa. Tätä varten tulisi tarkastella myös eri ilmastoskenaarioita ja vertailla ympäristötekijöiden merkityksen mahdollista muutosta lajiston levinneisyydelle, mikä tuottaisi tärkeää tietoa arvokkaiden habitaattien ominaisuuksista. Jatkossa tutkimusta olisi mielenkiintoista laajentaa myös Fennoskandiaan kuuluvalla Kuolan niemimaalle sekä esimerkiksi verrata Fennoskandiasta saatuja tuloksia muihin arktisiin ja alpiinisiin alueisiin.

9. Johtopäätökset

Tutkimuksen tulokset osoittavat ilmaston määrittävän merkittävästi arktis-alpiinisen putkilokasvillisuuden levinneisyyttä Fennoskandiassa. Tutkitut ilmastomuuttujat kasvukauden pituus, kylmimmän kuukauden minimilämpötila ja vesitase selittivät huomattavasti myös lajirunsautta ja lajistoltaan rikkaimpien alueiden sijaintia. Maaston korkeusvaihtelulla oli vaikutusta etenkin lajirunsauteen ja sen sijoittumiseen. Tulokset tukevat aiempaa teoriaa siitä, että ilmastotekijät vaikuttavat kasvillisuuteen etenkin laajemman mittakaavan tarkastelussa (Araújo & Luoto 2007; Sormunen ym. 2011). Käytetty neliökilometrin resoluutio kuitenkin osoittaa ilmaston olevan tärkeä tekijä myös paikallisemmalla tasolla etenkin, kun maaston korkeussuhteet otetaan huomioon.

Kuten aiemmat levinneisyystutkimukset ovat osoittaneet, lajien ja lajiryhmien vasteet ympäristömuuttujiin vaihtelevat, kuten yksittäisten muuttujien merkityskin (Virtanen 2003; Niittynen & Luoto 2017; Niskanen ym. 2017). Fennoskandian arktis-alpiinisen lajiston

levinneisyydelle merkittävimmät ilmastomuuttajat tämän tutkimuksen perusteella ovat kasvukauden pituus ja talven minimilämpötila (kuva 38). Muuttujien aiheuttamien vasteiden muodosta ei tuotettu yleistystä koko lajistolle, mikä olisi jatkossa mielenkiintoista selvittää. Lajirunsaudelle ja sen keskittymille tehtyjen mallien tulosten perusteella koko lajiryhmän levinneisyyden vasteiden voi kuitenkin olettaa olevan samansuuntaisia. Saadut tulokset vahvistavat teoriaa arktis-alpiinisen kasvillisuuden sopeutumisesta ääriolosuhteisiin: lajirunsaus keskittyy talvikylmille ja kasvukaudeltaan lyhyille alueille. Tämä on lajiryhmälle etu, sillä haastavissa kasvuolosuhteissa lajimäärä pysyy alhaisena ja lajienvälinen kilpailu vähäisempänä kuin runsaslajisissa ympäristöissä (Nagy & Grabherr 2009). Toisaalta spesifiin ympäristöön sopeutuminen tekee lajeista alttiimpia ekosysteemissä tapahtuville muutoksille. Arktisten ja korkeiden alueiden ennustettu voimakas lämpeneminen aiheuttaakin lajistolle suuren uhkan (Parmesan & Yohe 2003; Niskanen ym. 2018).



Kuva 38. Tutkittujen lajistomuuttujien suhde ympäristömuuttujiin. Viivan paksuus kuvaa muuttujan suhteellista merkitystä (ylin kuva) tai muuttujan selitysasteen suuruutta (keskimmäinen ja alin kuva). Lajirunsauden ja lajirunsauskeskittymien osalta on esitetty myös kunkin muuttujan aiheuttaman vasteen muoto molempien ennusteiden pohjalta yleistettynä. Lajirunsauskeskittymien sijaintimalleissa ilmastomuuttujien aiheuttamat vasteet poikkesivat portaali- ja koko aineiston ennusteessa niin selvästi toisistaan, että muuttujien vasteet esitettiin molempien ennusteiden osalta ominaan.

Aiempi tutkimus on osoittanut, että Fennoskandian arktis-alpiininen alue tulee jakautumaan yhä voimakkaammin eteläiseen ja pohjoiseen osaan nykyisten ilmastoskenaarioiden mukaan (Niskanen ym. 2018). Tämä oli havaittavissa myös tämän tutkimuksen tuloksissa etenkin lajirikkaimpien alueiden sijoittumisessa. Tulevaisuudessa huomiota on syytä kiinnittää etenkin pohjois-Skandien lajirunsauskeskittymään, jonne on ennustettu lajien paikallista sukupuuttoa ja kriittisesti vaarantuneiden lajien esiintymiä. Toisaalta uhattuna ovat matalammat ja leudommat vuoriston keskiosat, joilla suotuisten ekolokeroiden määrä voi ilmaston lämmetessä vähentyä huomattavasti (Niskanen ym. 2018). Fennoskandiassa lajeilla on mahdollisuus siirtyä sekä korkeammalle että pohjoisemmaksi, sillä suuntauksensa vuoksi Skandit eivät aiheuta fyysikaalista leviämistä, kuten esimerkiksi Alpit (Sætersdal ym. 1998). Sen sijaan lajien ekologisella historialla saattaa olla vaikutus lajien leviämiskykyyn (Birks 2008; Niskanen ym. 2018).

Tämä tutkielma syvensi käsitystä ilmaston vaikutuksesta Fennoskandian arktis-alpiinisen kasvillisuuden levinneisyyteen tuottamalla päivitetyn yleiskuvan lajiston levinneisyysalueesta. Tutkimus huomioi sekä yksittäiset lajit että lajiryhmän kokonaisuudessaan, minkä kautta päästiin kiinni lajiston monimuotoisuuteen ja alueelliseen heterogeniaan. Tutkimuksen vahvuus perustui kahden aineiston tuottamien ennusteiden vertailuun, jolloin saatiin monipuolisempi kokonaiskuva dynaamisesta ilmiöstä. Ilmasto kontrolloi kasvillisuuden levinneisyyttä, mutta heterogeenisen arktis-alpiinisen ympäristön monimutkaisten vuorovaikutussuhteiden ymmärtämiseksi tutkimusta tarvitaan kaikilla mittakaavatasoilla jatkossakin.

10. Kiitokset

Ensimmäiseksi haluan suuresti kiittää työni ohjaajia Miska Luotoa ja Pekka Niittystä erinomaisesta ohjauksesta koko graduprosessin ajan. Pekalle erityiskiitos avusta kaikissa mallintamiseen liittyvissä kysymyksissä. Kiitos Juha Aallolle ilmastoaineistosta ja R-koodeista. Yhteiskiitos myös kaikille Lapin kasvilajiaineistoa keränneille.

Valtaisa kiitos Heli Kainulaiselle unohtumattomista kenttätyöviikoista harvoin aurinkoisella Rastigaissalla (kuva 39) sekä psyykkisestä että fyysisestä tuesta niin kentällä kuin hakatessani päätä seinään gradua kirjoittaessani. Kiitos mitä parhaimmille Lilongwelaisille aina tarjolla olevasta vertaistuesta ja hauskoista opiskeluvuosista!

Kiitos Helsingin yliopiston Matematiikan ja luonnontieteiden rahastolle sekä Geotieteiden ja maantieteen laitokselle graduun saadusta taloudellisesta tuesta. Kiitos myös Kevon ja Kilpisjärven biologisen aseman henkilökunnalle huolenpidosta kenttätöiden ja kirjoitusprosessin aikana.

Viimeisenä muttei vähäisimpänä suuri kiitos perheelle ja ystäville loputtomasta kannustuksesta ja piristyksestä!



Kuva 39. Aurinkoinen hetki Rastigaissalla 18.7.2016 (valokuva on kirjoittajan ottama).

Kirjallisuus

- Aalto, J., P. C. le Roux & M. Luoto (2013). The meso-scale drivers of temperature extremes in high-latitude Fennoscandia. *Climate Dynamics* 42: 1: 237 – 252.
- Ahti, T., L. Hämet-Ahti & J. Jalas (1968). Vegetation zones and their sections in northwestern Europe. *Annales Botanici Fennici* 5: 3: 169 – 211.
- Araújo, M. B. & Luoto, M. (2007). The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 16: 6: 743 – 753.
- Araújo M. B. & R. Pearson (2005). Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography* 28:5: 693 – 695.
- Artsdatabanken Artsobservasjoner (2016). Rapportsystem for arter. Sabima, Norsk Ornitologisk Forening, Norsk Botaniska Forening, Norges Sopp- og Nyttevekstforbund, Norsk Zoologisk Forening, Norsk Entomologisk Forening. Ladattu 4.-24.11.2016. <<https://artsobservasjoner.no/>>
- Ashcroft, M. B. & J. R. Gollan (2013). Moisture, thermal inertia, and the spatial distributions of near-surface soil and air temperatures: Understanding factors that promote microrefugia. *Agricultural and Forest Meteorology* 176: 77 – 89.
- Barichivich, J., K. Briffa, R. Myneni, T. Osborn, T. Melvin, P. Ciais, L. Piao & C. Tucker (2013). Large-scale variations in the vegetation growing season and annual cycle of atmospheric CO₂ at high northern latitudes from 1950 to 2011. *Global Change Biology* 19: 3167 – 3183.
- Billings, W. D. & H. A. Mooney (1968). The Ecology of Arctic and Alpine Plants. *Biological Reviews* 43: 481 – 529.
- Billings, W. D. (1973). Arctic and Alpine Vegetations: Similarities, Differences, and Susceptibility to Disturbance. *BioScience* 23: 12: 697 – 704.
- Birks, H. (2008). The Late-Quaternary history of arctic and alpine plants. *Plant Ecology & Diversity* 1: 2: 135 – 146.
- Bliss, L. C., O.W. Heal, J. J. Moore (1981). *Tundra ecosystems: a comparative analysis*. 813 s. International Biological Programme 25. Cambridge University Press. Cambridge.
- Bokhorst, S., J. Bjerke, H. Tømmervik, T. Callaghan & G. Phoenix (2009). Winter warming events damage sub-Arctic vegetation: consistent evidence from an experimental manipulation and a natural event. *Journal of Ecology* 97: 6: 1408 – 1415.
- Breiman, L. (2001). Random Forests. *Machine Learning* 45: 5 – 32.
- Bråthen, K. A., V. T. Gonzalez & N. G. Yoccoz (2018). Gatekeepers to the effects of climate warming? Niche construction restricts plant community changes along a temperature gradient. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*: 30: 71 – 81.
- Cañadas, E., G. Fenu, J. Peñas, J. Lorite, E. Mattana & G. Bacchetta (2014). Hotspots within hotspots: Endemic plant richness, environmental drivers, and implications for conservation. *Biological Conservation* 170: 282–291.
- Corner, G. D. (2005). Scandes Mountains. *teoksessa Seppälä, M. (toim.): The Physical Geography of Fennoscandia*, 229 – 254. Oxford University Press, New York.
- Dubuis, A., J. Pottier, V. Rion, L. Pellissier, J-P. Theurillat & A. Guisan (2011). Predicting spatial patterns of plant species richness: a comparison of direct macroecological and species stacking modelling approaches. *Diversity and Distributions* 17: 1122 – 1131.

- Duque-Lazo, J., H. van Gils, T. A. Groen & R. M. Navarro-Cerrillo (2016). Transferability of species distribution models: The case of *Phytophthora cinnamomi* in Southwest Spain and Southwest Australia. *Ecological Modelling* 320: 62 – 70.
- Elith, J., J. Leathwick & T. Hastie (2008). A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology* 77: 4: 802– 813.
- Elith, J. & J. Leathwick (2009). Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40:677 – 697
- Fielding, A. H. & J. F. Bell (1997). A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24: 38-49.
- Franklin, J. (2009). *Mapping species distributions: spatial inference and prediction*. 320 s. Cambridge University Press, Cambridge.
- Grabherr, G, L. Nagy & D.B.A. Thompson (2003). An outline of Europe´s Alpine Areas. *teoksessa L. Nagy (toim.): Alpine Biodiversity in Europe*. 477 s. Springer cop. Berlin. *Ecological Studies* 167.
- Grime, J. P. (2001). *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. John Wiley & Sons, Chichester. 419 s.
- Grytnes, J. A., H. J. B. Birks & S. M. Peglar (1999). Plant species richness in Fennoscandia: evaluating the relative importance of climate and history. *Nordic Journal of Botany* 19: 489 – 503.
- Guisan, A. & W. Thuiller (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993 – 1009.
- Guisan, A. & N. E. Zimmermann (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147 – 186.
- Guisan, A., S. B. Weiss & A. D. Weiss (1999). GLM versus CCA spatial modeling of plant species distribution. *Plant Ecology* 143: 107–122.
- Hastie, T. & R. Tibshirani (1986). Generalized additive models. *Statistical Science* 1: 297 – 318.
- Hedenås, H , H. Olsson, C. Jonasson, J. Bergstedt, U. Dahlberg & T. V. Callaghan (2011). Changes in Tree Growth, Biomass and Vegetation Over a 13-Year Period in the Swedish Sub-Arctic. *AMBIO* 40: 672 – 682.
- Heikkinen, R. K. & S. Neuvonen (1997). Species richness of vascular plants in the subarctic landscape of northern Finland: modelling relationships to the environment. *Biodiversity and Conservation* 6: 1181– 1201.
- Hjort, J., R. K. Heikkinen & M. Luoto (2012). Inclusion of explicit measures of geodiversity improve biodiversity models in a boreal landscape. *Biodiversity and Conservation* 21: 3487– 3506
- Hodkinson, I. D., Webb, N. R., Bale, J. S. and Block, W. (1999). Hydrology, water availability and tundra ecosystem function in a changing climate: the need for a closer integration of ideas? *Global Change Biology* 5: 359 – 369.
- Hoffmann, M. H., K. B. von Hagen, E. Hörandl, M. Röser & N. V. Tkach (2010). Sources of the Arctic Flora: Origins of Arctic Species in *Ranunculus* and Related Genera. *International Journal of Plant Sciences* 171: 1: 90 – 106.
- Høgda, K., H. Tømmervik, S. Karlsen (2013) Trends in the start of the growing season in Fennoscandia 1982–2011. *Remote Sensing* 5: 9: 4304 – 4318.
- Ilmatieteen laitos (2017). Terminen kasvukausi. Viitattu 29.3.2017.
<<http://ilmatieteenlaitos.fi/terminen-kasvukausi>>

- Iversen, C. M., V. L. Sloan, P. F., Sullivan, E. S. Euskirchen, A. D. McGuire, R. J. Norby, A. P. Walker, J. M. Warren & S. D. Wullschleger (2015). The unseen iceberg: plant roots in arctic tundra. *New Phytologist* 205: 34 – 58.
- Jonasson, S. (1981). Plant communities and species distribution of low alpine *Betula nana* heaths in northernmost Sweden. *Vegetatio* 4: 51 – 64.
- Karger, D. N., O. Conrad, J. Böhner, T. Kawohl, H. Kreft, R. W. Soria-Auza, N. E. Zimmermann, H. P. Linder & M. Kessler (2016) CHELSA climatologies at high resolution for the earth's land surface areas (Version 1.1). Ladattu 20.12. 2016. World Data Center for Climate.
<http://dx.doi.org/doi:10.1594/WDC/CHELSA_v1_1>,
<<http://chelsa-climate.org/>>
- Karlsen, S., A. Elvebakk, K., Høgda & B. Johansen (2006). Satellite based mapping of the growing season and bioclimatic zones in Fennoscandia. *Global Ecology and Biogeography* 15: 4: 416 – 43
- Karlsen, S., A. Tolvanen, E. Kubin, J. Poikolainen, K. Høgda, B. Johansen, F. Danks, P. Aspholm, F. Wiegolaski & O. Makarova (2008). MODIS-NDVI-based mapping of the length of the growing season in northern Fennoscandia. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 10: 3: 253-266
- Kartverket (2015). Digital terrengmodell 10 m.
<<http://data.kartverket.no/download/content/velkommen>>
- Kissling, W. D., A. Blach-Overgaard, R. E. Zwaan & P. Wagner (2016). Historical colonization and dispersal limitation supplement climate and topography in shaping species richness of African lizards (Reptilia: Agamidae). *Scientific Reports* 6: 34014.
- Körner, C., J. Paulsen & E. M. Spehn (2011). A definition of mountains and their bioclimatic belts for global comparisons of biodiversity data. *Alpine Botany* 121:73 – 78.
- Lantmäteriet (2015). Höjddata. <<https://www.lantmateriet.se/sv/Kartor-och-geografisk-information/Hojddata/>>
- Lesica, P., & B. McCune (2004). Decline of arctic-alpine plants at the southern margin of their range following a decade of climatic warming. *Journal of Vegetation Science* 15: 679–690.
- Levins, R. (1966). The Strategy of model building in population biology. *American Scientist* 54: 421 – 431.
- Lidmar-Bergström, K. & J-O. Näslund (2005). Major Landforms and Bedrock. *teoksessa Seppälä, M. (toim): The Physical Geography of Fennoscandia* s. 3 – 16. Oxford University Press, New York.
- Luoto, M. & R. K. Heikkinen (2008). Disregarding topographical heterogeneity biases species turnover assessments based on bioclimatic models. *Global Change Biology* 14: 3: 483 – 494.
- Maanmittauslaitos (2015). Korkeusmalli 10 m.
<<http://www.maanmittauslaitos.fi/en/digituotteet/elevation-model-10-m>>
- McCullagh, P., & J. A. Nelder (1989). Generalized linear models, 511 s. Chapman and Hall, London. *Monographs on statistics and applied probability* 37.
- Mod, H. K., P. C. le Roux, A. Guisan & M. Luoto (2015). Biotic interactions boost spatial models of species richness. *Ecography* 38: 9: 913 – 921.
- Mod, H. K., D. Scherrer, M. Luoto & A. Guisan (2016). What we use is not what we know: environmental predictors in plant distribution models. *Journal of Vegetation Science* 27: 6: 1308 –1322.

- Moeslund, J. E., L. Arge, P. K. Bøcher, T. Dalgaard & J-C. Svenning (2013). Topography as a driver of local terrestrial vascular plant diversity patterns. *Nordic Journal of Botany* 31: 129 – 144.
- Mouton, A. M., B. De Baets & P. L. M. Goethals (2010). Ecological relevance of performance criteria for species distribution models. *Ecological Modelling* 21: 1995 – 2002.
- Myers-Smith, I. H., B. Forbes, M. Wilmking, M. Hallinger, T. Lantz, D. Blok, K. D. Tape, M. Macias-Fauria, U. Sass-Klaassen, E. Lévesque (2011). Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities. *Environmental Research Letters* 6: 4: 045509.
- Nagy L., G. Grabherr (2009). *The Biology of Alpine Habitats*. 376 s. Oxford University Press, New York.
- NBIC (2017). Norwegian Biodiversity Information Center. Viitattu 17.5.2017. <<http://www.biodiversity.no/>>
- Niittynen, P. & M. Luoto (2017). The importance of snow in species distribution models of Arctic vegetation. *Ecography* 40: 001 – 013.
- Niskanen, A. K. J., P. Niittynen, J. Aalto, H. Väre & M. Luoto (2018 in review). Declining high-latitude montane flora may contract unexpected direction. *julkaisematon käsikirjoitus*
- Niskanen A. K.J, R.K. Heikkinen, H. Väre & M. Luoto (2017). Drivers of high-latitude plant diversity hotspots and their congruence. *Biological Conservation* 212: 288 – 299.
- Niskanen, A. K. J., M. Luoto, H. Väre & R. K. Heikkinen (2016). Models of Arctic-alpine refugia highlight importance of climate and local topography. *Polar Biology* 40: 3: 489 – 502.
- Oksanen, L. & R. Virtanen (1995). Topographic, altitudinal and regional patterns in continental and suboceanic heath vegetation of northern Fennoscandia. *Acta Botanica Fennica* 153: 1 – 80.
- Orme, C., R. Davies, M. Byrness, F. Eigenbrod, N. Pickup, V. Olson, A. Webster, T. Ding, P. Rasmussen, R. Ridgely, A. Stattersfield, P. Bennet, T. Blackburn, K. Gaston & A. Owens (2005). Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. *Nature* 436: 1016 – 1019.
- Parmesan, C. & G. Yohe (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37-42.
- Parviainen, M., M. Luoto & R. K. Heikkinen (2009). The role of local and landscape level measures of greenness in modelling boreal plant species richness. *Ecological Modelling* 220: 20: 2690 – 2701.
- Pearson, R. G. & T. P. Dawson (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*: 12: 5: 361 – 371.
- Pearson, R. (2007). *Species' Distribution Modeling for Conservation Educators and Practitioners* 50 s. Synthesis. American Museum of Natural History.
- Peterson, A., J. Sobrerón, R. Pearson, R. Anderson, E. Martínez-Meyer, M. Nakamura & M. Araújo (2011). *Ecological niches and geographic distribution*, 316 s. Princeton University Press, Princeton.
- Pinkka (2006). Lapin ja Pohjois-Suomen kasvit. Viitattu 28.3.2016. <<http://www.helsinki.fi/pinkka/bio/omatoimiset/lapinkasvit52643.html>>
- Randin, C.F., R. Engler, S. Normand, M. Zappa, N.E. Zimmermann, P.B. Pearman, P. Vittoz, W. Thuiller & A. Guisan (2009). Climate change and plant distribution: local

- models predict high-elevation persistence. *Global Change Biology* 15: 1557 – 1569.
- R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Viitattu 25.10.2017. <<https://www.R-project.org/>>
- Reid, W. (2000). Biodiversity hotspots. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 7: 275-280.
- Ridgeway, G. (1999). The State of Boosting. *Computing Science and Statistics* 31: 172 – 181.
- le Roux, P. C., J. Aalto & M. Luoto (2013). Soil moisture's underestimated role in climate change impact modelling in low-energy systems. *Global Change Biology* 19: 10: 2965-2975.
- Ryvarden, L. (1969). The vascular plants of the Rastigaissa area (Finnmark Northern Norway), 56 s. *Acta Borealia: A Scientia* 26. Universitetsforlaget, Tromsø.
- Sætersdal, M., H. J. B. Birks & S. Peglar (1998). Predicting changes in Fennoscandian vascular-plant species richness as a result of future climatic change. *Journal of Biogeography* 25: 1: 111 – 112.
- Scott, P. A. & W. R. Rouse (1995). Impacts of increased winter snow cover on upland tundra vegetation: a case example. *Climate Research* 5: 25-30.
- Schönswetter, P, M. Popp & C. Brochmann (2006). Rare arctic-alpine plants of the European Alps have different immigration histories: the snow bed species *Minuartia biflora* and *Ranunculus pygmaeus*. *Molecular Ecology* 15: 3: 709 – 720.
- Seppälä, M. (2005). Periglacial Environment. teoksessa Seppälä, M. (toim.): *The Physical Geography of Fennoscandia* s.349 – 364. Oxford University Press, New York.
- Sormunen, H., R. Virtanen & M. Luoto (2011). Inclusion of local environmental conditions alters high-latitude vegetation change predictions based on bioclimatic models. *Polar Biology* 34:6, 883 – 897.
- Stephenson, N. L. (1990). Climatic Control of Vegetation Distribution: The Role of the Water Balance. *The American Naturalist* 135: 5: 649 – 670.
- Swedish LifeWatch Analysportalen (2016). Analysportalen för biodiversitetsdata. Swedish Species Information Centre (ArtDatabanken), Environmental data MVM, SLU, Lund University, Biological Museum in Oskarshamn, Umeå University, Swedish Museum of Natural History, Foundation Station Linné. Ladattu 4.-24.11.2016. <<https://www.analysisportal.se/>>
- Swedish LifeWatch (2015). Swedish LifeWatch a research infrastructure for biodiversity data. Viitattu 17.5.2017. <<http://www.slu.se/en/site/swedish-lifewatch/>>
- Thuiller, W., D. Geroges, R. Engler & F. Breiner (2016). biomod2: Ensemble Platform for Species Distribution Modelling. Viitattu 25.10.2017. <<https://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/biomod2.pdf>>
- Thuiller, W., D. M. Richardson, P. Pysek, G. F. Midgley, G. O. Hughes & M. Rouget (2005). Niche-based modeling as a tool for predicting the global risk of alien plant invasions. *Global Change Biology* 11: 2234 – 2250.
- Titeux, N., D. Maes, T. Van Daele, T. Onkelinx, R. K. Heikkinen, H. Romo, E. García-Barros, M. L. Munguira, W. Thuiller, C. A. M. van Swaay, O. Schweiger, J. Settele, A. Harpke, M. Wiemers, Lluís Brotons & M. Luoto (2017). The need for large-scale distribution data to estimate regional changes in species richness under future climate change. *Diversity and Distributions* 23: 1393 – 1407.
- Tobler, W. (1970). A Computer Movie Simulating Urban Growth in the Detroit Region. *Economic Geography* 46: 234 – 240.

- Totland, Ø & J. M. Alatalo (2002). Effects of temperature and date of snowmelt on growth, reproduction and flowering phenology in the arctic/alpine herb *Ranunculus glacialis*. *Oecologia* 133: 168 – 175.
- Virtanen R. (2003). The High Mountain Vegetation of the Scandes. *teoksessa* Nagy, L. (toim.): *Alpine Biodiversity in Europe* 477 s. Springer cop. Berlin. *Ecological Studies* 167.
- Virtanen, R., J. Oksanen, L. Oksanen & V. Y. Razzhivin (2006). Broad-scale vegetation-environment relationships in Eurasian high latitude areas. *Journal of Vegetation Science* 17: 516 – 528.
- Virtanen, R., M. Luoto, T. Rämö, K. Mikkola, J. Hjort, J-A. Grytnes & H. Birks (2010). Recent vegetation changes at the high-latitude tree line ecotone are controlled by geomorphological disturbance, productivity and diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19: 6: 810 – 821
- Virtanen, R., L. Oksanen, T. Oksanen, J. Cohen, B.C. Forbes, B. Johansen, J. Käyhkö, J. Olofsson, J. Pulliainen & H. Tømmervik (2016). Where do the treeless tundra areas of northern highlands fit in the global biome system: toward an ecologically natural subdivision of the tundra biome. *Ecology and Evolution* 6: 1: 143 – 158.
- Väre, H., R. Bento Elias, M. Christenhusz, R. Dyer, Y. Ivanenko, G. Rouhan & F. Rumsey (2017). *European Red List of Lycopods and Ferns*. 59 s. IUCN, Brussels, Belgium.
- Väre & Partanen (2012). *Suomen tunturikasvio*. 256 s. Metsäkustannus Oy, Hämeenlinna.
- Wundram, D., R. Pape & J. Löffler (2010). Alpine Soil Temperature Variability at Multiple Scales. *Arctic, Antarctic & Alpine Research* 42:1: 117 – 128.
- Yackulic, C., R. Chandler, E. Zipkin, J. Royle, J. Nichols, E. Campbell Grant & S. Veran (2013). Presence-only modelling using MAXENT: when can we trust the inferences? *Methods in Ecology and Evolution* 4: 3: 236 – 243.
- Yee, T. W. & N. D. Mitchell (1991). Generalized additive models in plant ecology. *Journal of Vegetation Science* 2: 587 – 602.
- Zimmermann, N. E., N. G. Yoccoz, T. C. Edwards Jr., E. S. Meier, W. Thuiller, A. Guisan, D. R. Schmatz & P. B. Pearman (2009). Climatic extremes improve predictions of spatial patterns of tree species. *PNAS* 106: 19723 – 19728.

Liitteet

Liite 1. Tutkimuksen arktis-alpiininen kasvilajisto ja alkuperäiset 1km² havaintoruutumäärät. Lajit joista havaintoja oli < 8, ei käytetty tutkimuksessa (värillinen tausta). Kaikille lajeille suomenkielistä nimeä ei löytynyt.

Lyhenne	Laji	Suomenkielinen nimi	Skandinavia	Luoteis-Lappi	Kevo	Rastigaissa	Yht.
Acolyc	<i>Aconitum lycoctonum</i>	lehtoukonhattu	1572	0	0	0	1572
Alcalp	<i>Alchemilla alpina</i>	tunturipoimulehti	1702	67	0	53	1822
Alcspp	<i>Alchemilla borealis</i>	poimulehdet	516	102	0	59	677
	<i>Alchemilla norvegica</i>						
	<i>Alchemilla oleosa</i>						
	<i>Alchemilla oxyodonta</i>						
<i>Alchemilla wichurae</i>							
Angarc	<i>Angelica archangelica</i>	väinönputki	337	548	86	9	980
Antalp	<i>Antennaria alpina</i>	tunturikissankäpälä	384	498	0	41	923
Antcan	<i>Antennaria canescens</i>	harmaakissankäpälä	13	170	0	0	183
	<i>Antennaria nordhageniana</i>	ruijankissankäpälä		18			
Antnor	<i>Antennaria nordhageniana</i>				0	5	23
Antpor	<i>Antennaria porsildii</i>	kaljukissankäpälä	26	37	0	1	64
Antvil	<i>Antennaria villifera</i>	isokissankäpälä	60	53	0	6	119
Anthalp	<i>Anthoxanthum alpinum</i>	pohjantuoksusimake	1192	0	0	0	1192
Araalp	<i>Arabis alpina</i>	tunturipitkäpalko	406	136	35	8	585
Arcalp	<i>Arctostaphylos alpina</i>	riekonmarja	1091	940	288	97	2416
Arehum	<i>Arenaria humifusa</i>		20	0	0	0	20
Arenor	<i>Arenaria norvegica</i>	norjanarho	55	2	0	0	57
Arnang	<i>Arnica angustifolia</i>	arnikki	22	46	0	1	69
Artnor	<i>Artemisia norvegica</i>		66	0	0	0	66
Astalp	<i>Astragalus alpinus</i>	tunturikurjenherne	790	419	22	8	1239
Astfri	<i>Astragalus frigidus</i>	peuranvirna	136	124	21	0	281
Astnor	<i>Astragalus norvegicus</i>		125	0	0	0	125
Athdis	<i>Athyrium distentifolium</i>	tunturihiirenporräs	651	153	8	59	871
Baralp	<i>Bartsia alpina</i>	punakko	1961	891	245	65	3162
Bralin	<i>Braya linearis</i>		44	0	0	0	44
	<i>Calamagrostis chalybaea</i>		161	0			
Calcha	<i>Calamagrostis chalybaea</i>				0	0	161
Cambar	<i>Campanula barbata</i>	partakello	88	0	0	0	88
Camuni	<i>Campanula uniflora</i>	kiirunankello	72	11	0	0	83
Cararc	<i>Carex arctogena</i>	tunturinuppisara	41	14	0	1	56
Caratr	<i>Carex atrata</i>	mustasara	635	62	0	5	702
Caratro	<i>Carex atrofusca</i>	sysisara	381	32	0	0	413
Carbel	<i>Cardamine bellidifolia</i>	tunturilitukka	235	295	21	51	602
Carbic	<i>Carex bicolor</i>		33	0	0	0	33
Carbig	<i>Carex bigelowii</i>	tunturisara	906	979	335	169	2389
Carbux	<i>Carex buxbaumii</i>	nuijasara	254	228	12	36	530
Carful	<i>Carex fuliginosa</i>	nokisara	19	25	0	0	44

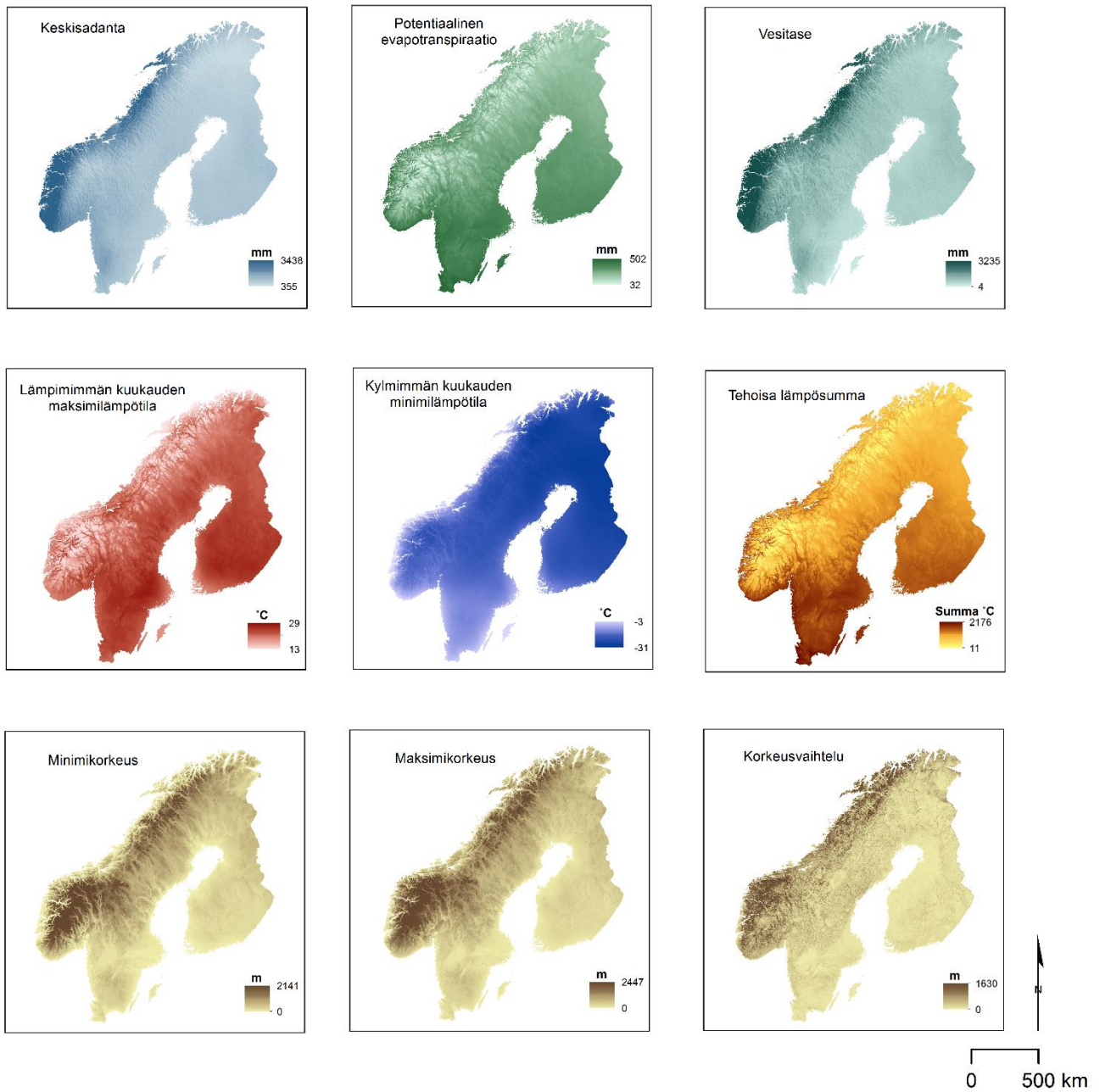
Cargla	<i>Carex glacialis</i>	varvassara	124	27	24	31	206
Carhol	<i>Carex holostoma</i>	tundrasara	12	38	0	0	50
Carlac	<i>Carex lachenalii</i>	riekonsara	421	562	78	74	1135
Carmic	<i>Carex microglochin</i>	sukassara	140	17	0	0	157
Carnar	<i>Carex nardina</i>		45	0	0	0	45
Carnor	<i>Carex norvegica</i>	kirjosara	348	223	8	23	602
Carpar	<i>Carex parallela</i>	soukkasara	70	71	0	4	145
Carrar	<i>Carex rariflora</i>	harsusara	97	97	31	3	228
Carruf	<i>Carex rufina</i>		67	0	0	0	67
Carrup	<i>Carex rupestris</i>	kalliosara	397	69	0	39	505
Carsax	<i>Carex saxatilis</i>	kiiltosara	442	173	0	55	670
Carste	<i>Carex stenolepis</i>	kurmitsansara	59	33	0	2	94
Cashyp	<i>Cassiope hypnoides</i>	Sammalvarpio	564	600	81	146	1391
Castet	<i>Cassiope tetragona</i>	Liekovarpio	102	509	0	1	612
Ceralp	<i>Cerastium alpinum</i>	tunturihärkki	519	381	39	27	966
Cercer	<i>Cerastium cerastoides</i>	lumihärkki	433	337	50	63	883
Cernig	<i>Cerastium nigrescens</i>	napahärkki	34	34	0	0	68
Chaalp	<i>Chamorchis alpina</i>	tunturiorho	180	8	0	0	188
Chrtet	<i>Chrysosplenium tetrandrum</i>	lapinlunnunsilmä	8	46			
					16	0	70
Contat	<i>Conioselinum tataricum</i>		4	0	0	0	4
Crycri	<i>Cryptogramma crispa</i>	liesu	382	45	0	19	446
Cysalp	<i>Cystopteris alpina</i>		88	0	0	0	88
Cysmon	<i>Cystopteris montana</i>	vuoriloikko	254	15	0	0	269
Cyssud	<i>Cystopteris sudetica</i>		4	0	0	0	4
Desalp	<i>Deschampsia alpina</i>	tunturilauha	296	240	0	55	591
Dialap	<i>Diapensia lapponica</i>	uuvana	467	433	49	118	1067
Dipalp	<i>Diphasiastrum alpinum</i>	tunturilieko	731	950	309	110	2100
Draalp	<i>Draba alpina</i>	kultakynsimö	74	7	0	0	81
Dracac	<i>Draba cacuminum</i>		9	0	0	0	9
Dracra	<i>Draba crassifolia</i>		22	0	0	0	22
Dradau	<i>Draba daurica</i>	isokynsimö	83	71	9	1	164
Drafla	<i>Draba fladnizensis</i>	tunturikynsimö	56	14	0	0	70
Dralac	<i>Draba lactea</i>	lapinkynsimö	56	23	0	0	79
Draniv	<i>Draba nivalis</i>	lumikynsimö	80	45	0	0	125
Dranor	<i>Draba norvegica</i>	kalliokynsimö	171	36	0	0	207
Draoxy	<i>Draba oxycarpa</i>		32	0	0	0	32
Drasub	<i>Draba subcapitata</i>		4	0	0	0	4
Dryoct	<i>Dryas octopetala</i>	lapinvuokko	840	154	27	92	1113
Dryfra	<i>Dryopteris fragrans</i>	tuoksualvejuuri	0	0	8	0	8
Elyala	<i>Elymus alaskanus</i>	tunturivehnä	22	0	0	0	22
Elymut	<i>Elymus mutabilis</i>	lapinvehnä	20	57	16	0	93
Epiana	<i>Epilobium anagallidifolium</i>	tunturihorsma	368	314			
					54	57	793
Epidav	<i>Epilobium davuricum</i>	vuorolehtihorsma	81	74	9	0	164
Epihor	<i>Epilobium hornemannii</i>	pohjanhorsma	450	276	120	27	873
Epilac	<i>Epilobium lactiflorum</i>	valkohorsma	259	54	0	1	314

Equsci	<i>Equisetum scirpoides</i>	hentokorte	338	47	15	29	429
Eribor	<i>Erigeron borealis</i>	sopulinkallioinen	433	11	0	0	444
Erihum	<i>Erigeron humilis</i>	tummakallioinen	37	92	0	0	129
Eriuni	<i>Erigeron uniflorus</i>	tunturikallioinen	290	305	0	17	612
Eupfri	<i>Euphrasia frigida</i>	pohjansilmäruoho	797	660	106	34	1597
Euphyp	<i>Euphrasia hyperborea</i>		27	0	0	0	27
	<i>Euphrasia</i>	otasilmäruoho	77	7			
Eupsal	<i>salisburgensis</i>				0	0	84
Fesviv	<i>Festuca vivipara</i>	itunata	1044	125	0	0	1169
Genniv	<i>Gentiana nivalis</i>	tunturikatkero	32	168	0	10	210
Gendet	<i>Gentianella detonsa</i>	sahakatkero	621	0	0	0	621
Genten	<i>Gentianella tenella</i>	hentokatkero	135	9	0	0	144
Gnanor	<i>Gnaphalium norvegicum</i>	norjanjökkärä	858	438	41	44	1381
Gnasup	<i>Gnaphalium supinum</i>	lumijökkärä	746	679	121	106	1652
Gymnig	<i>Gymnadenia nigra</i>		0	0	0	0	0
Gymrun	<i>Gymnadenia runei</i>		0	0	0	0	0
	<i>Gymnocarpium</i>	idänimarre	0	0			
Gymcon	<i>continentale</i>				0	0	0
Gymrob	<i>Gymnocarpium robertianum</i>	kalkki-imarre	126	0	0	0	126
	<i>Hieracium alpina</i>	keltanot	770	719	207	108	1670
Hierac	<i>Hieracium dovensia</i>						
	<i>Hieracium prenanthoides</i>						
	<i>Hieracium subalpina</i>						
Hiealp	<i>Hierochloë alpina</i>	tunturimaarianheinä	26	542	0	0	568
Junarc	<i>Juncus arcticus</i>	ruijanvihvilä	136	17	0	0	153
Junbig	<i>Juncus biglumis</i>	kaksikkovihvilä	318	451	147	61	977
Juncas	<i>Juncus castaneus</i>	ruskovihvilä	183	0	0	0	183
Juntri	<i>Juncus trifidus</i>	tunturivihvilä	949	963	324	174	2410
Juntrig	<i>Juncus triglumis</i>	kolmikkovihvilä	407	73	13	0	493
Kobmyo	<i>Kobresia myosuroides</i>	tunturisarake	114	2	0	0	116
Kobsim	<i>Kobresia simpliciuscula</i>	kuusamonsarake	49	0	0	0	49
Koeisl	<i>Koenigia islandica</i>	kurjentatar	86	82	0	0	168
Lapdef	<i>Lappula deflexa</i>	kalliosirkunjyvä	105	4	7	0	116
Loipro	<i>Loiseleuria procumbens</i>	sielikkö	912	673	285	149	2019
Luzarc	<i>Luzula arctica</i>	lumipiippo	23	0	0	101	124
Luzarcu	<i>Luzula arcuata</i>	kaaripiippo	213	317	17	0	547
Luzpar	<i>Luzula parviflora</i>	röyhypiippo	49	322	77	21	469
Luzspi	<i>Luzula spicata</i>	tähkäpiippo	710	720	230	52	1712
Luzwah	<i>Luzula wahlenbergii</i>	tunturipiippo	60	105	17	23	205
Mimlut	<i>Mimulus luteus</i>		2	0	0	0	2
Minbif	<i>Minuartia biflora</i>	lapinnätä	256	179	0	13	448
Minrub	<i>Minuartia rubella</i>	rusonätä	38	16	0	0	54
Minstr	<i>Minuartia stricta</i>	tunturinätä	82	20	0	0	102
Myodec	<i>Myosotis decumbens</i>	lapinlemmikki	409	185	21	0	615
Oxydig	<i>Oxyria digyna</i>	hapro	922	413	38	48	1421
Oxydef	<i>Oxytropis deflexa</i>			0	0	0	0

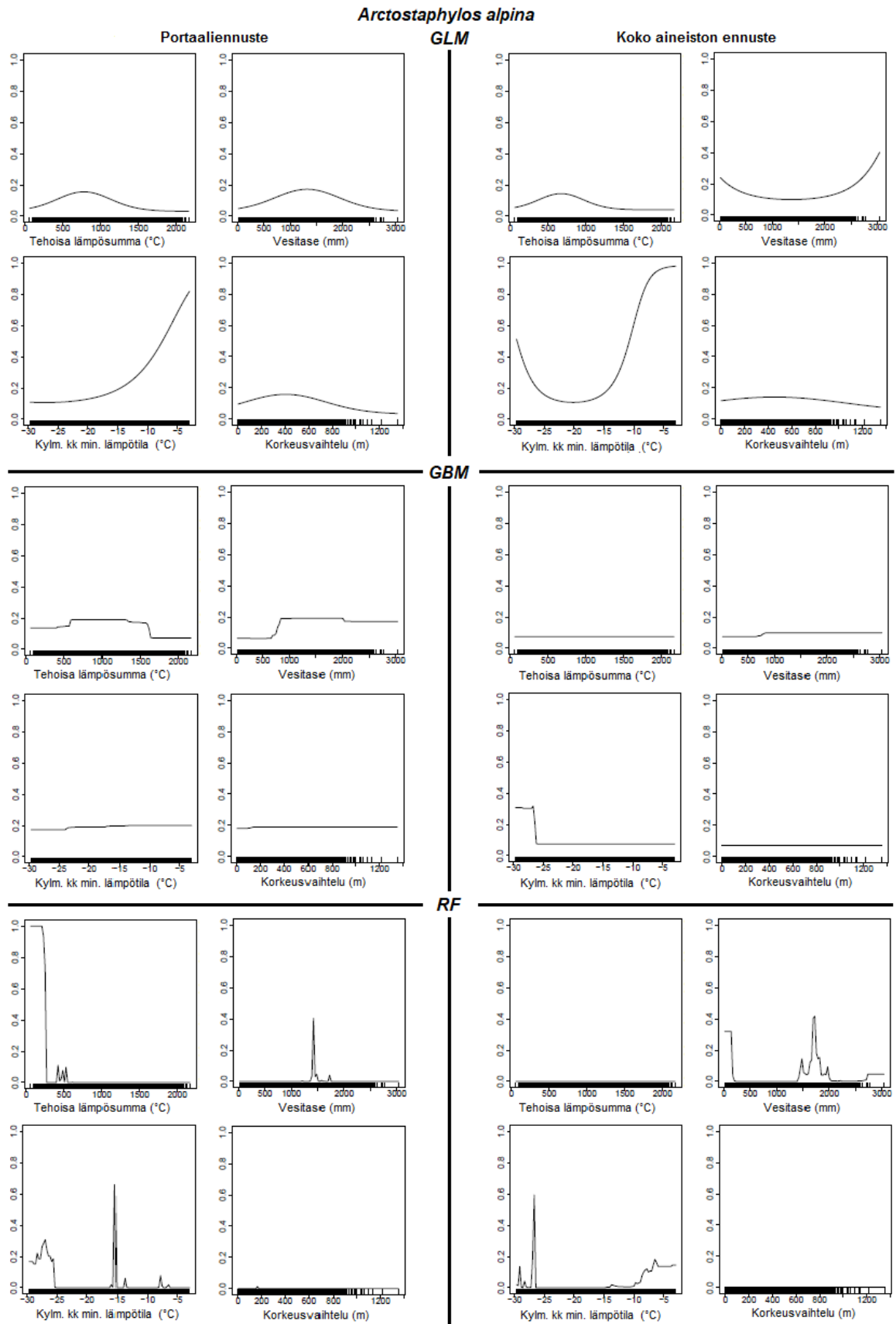
Oxylap	<i>Oxytropis lapponica</i>	tunturikeulankärki	199	2	0	0	201
Pedfla	<i>Pedicularis flammea</i>		66	0	0	0	66
Pedhir	<i>Pedicularis hirsuta</i>	karvakuusio	107	148	0	0	255
Pedlap	<i>Pedicularis lapponica</i>	lapinkuusio	695	989	307	111	2102
Pedloed	<i>Pedicularis oederi</i>		364	0	0	0	364
Phialg	<i>Phippsia algida</i>	tunturihilpi	82	64	0	1	147
Phlalp	<i>Phleum alpinum</i>	pohjantähkiö	1345	738	122	44	2249
Phycae	<i>Phyllodoce caerulea</i>	käenkukka	1119	1013	344	166	2642
Pinalp	<i>Pinguicula alpina</i>	valkoyökönlehti	195	190	50	23	458
Poaalp	<i>Poa alpina</i>	tunturinurmikka	1265	595	31	58	1949
Poaarc	<i>Poa arctica</i>	lapinnurmikka	25	105	0	3	133
Poafle	<i>Poa flexuosa</i>		62	0	0	0	62
Pollon	<i>Polystichum lonchitis</i>	suippohärkylä	660	26	0	10	696
Potmul	<i>Potentilla multifida</i>	liuskahanhikki	9	0	0	0	9
Potniv	<i>Potentilla nivea</i>	pahtahanhikki	134	27	9	0	170
Potrob	<i>Potentilla robbinsiana</i>		4	0	0	0	4
Prisca	<i>Primula scandinavica</i>	norjanesikko	292	0	0	0	292
Pristr	<i>Primula stricta</i>	lapinesikko	110	0	0	0	110
Psestr	<i>Pseudorchis straminea</i>	valkokämmekkä	305	0	0	0	305
Rangla	<i>Ranunculus glacialis</i>	jääleinikki	384	213	0	5	602
Ranniv	<i>Ranunculus nivalis</i>	lumileinikki	203	355	7	27	592
Ranpla	<i>Ranunculus platanifolius</i>		325	0	0	0	325
Ranpyg	<i>Ranunculus pygmaeus</i>	pikkuleinikki	232	195	9	20	456
Ransul	<i>Ranunculus sulphureus</i>	rikkileinikki	8	9	0	25	42
Rhoros	<i>Rhodiola rosea</i>	ruusujuuri	1235	41	0	0	1276
Rholap	<i>Rhododendron lapponicum</i>	lapinalppiruusu	93	653	0	45	791
Rumgra	<i>Rumex graminifolius</i>	tenonsuolaheinä	1	0	0	0	1
Sagcae	<i>Sagina caespitosa</i>		26	0	0	0	26
Sagniv	<i>Sagina nivalis</i>	lumihaarikko	74	73	0	8	155
Sagsag	<i>Sagina saginoides</i>	tunturihaarikko	355	97	12	30	494
Salarb	<i>Salix arbuscula</i>	kääpiöpaju	191	2	0	0	193
Salgla	<i>Salix glauca</i>	tunturipaju	476	1122	305	32	1935
Salhas	<i>Salix hastata</i>	kalvaspaju	423	846	118	10	1397
Salher	<i>Salix herbacea</i>	vaivaispaju	1159	696	203	170	2228
Sallan	<i>Salix lanata</i>	villapaju	523	188	29	12	752
Salmrn	<i>Salix myrsinites</i>	lettopaju	413	181	122	36	752
Salpol	<i>Salix polaris</i>	napapaju	81	225	0	48	354
Salret	<i>Salix reticulata</i>	verkkolehtipaju	727	178	0	11	916
Saualp	<i>Saussurea alpina</i>	lääte	2126	930	216	77	3349
Saxads	<i>Saxifraga adscendens</i>	kalliorikko	180	0	0	0	180
Saxaiz	<i>Saxifraga aizoides</i>	kultarikko	1519	61	0	5	1585
Saxcer	<i>Saxifraga cernua</i>	nukkurikko	336	222	9	27	594
Saxces	<i>Saxifraga cespitosa</i>	mätäsrikko	301	62	10	5	378
Saxcot	<i>Saxifraga cotyledon</i>	tunturirikko	556	0	0	0	556
Saxfol	<i>Saxifraga foliolosa</i>	iturikko	85	230	0	13	328
Saxhie	<i>Saxifraga hieraciifolia</i>	kuolanrikko	26	0	0	0	26

Saxniv	<i>Saxifraga nivalis</i>	pahtarikko	335	141	31	2	509
Saxopp	<i>Saxifraga oppositifolia</i>	sinirkko	1000	118	12	14	1144
Saxpan	<i>Saxifraga paniculata</i>		7	0	0	0	7
Saxriv	<i>Saxifraga rivularis</i>	purorikko	192	199	15	47	453
Saxste	<i>Saxifraga stellaris</i>	tähtirikko	1048	404	69	55	1576
Saxten	<i>Saxifraga tenuis</i>	lumirikko	241	168	0	7	416
Sedvil	<i>Sedum villosum</i>	karvamaksaruoho	79	2	0	0	81
Selsel	<i>Selaginella selaginoides</i>	mähkä	1796	325	158	54	2333
Sibpro	<i>Sibbaldia procumbens</i>	närvänä	794	548	82	88	1512
Silaca	<i>Silene acaulis</i>	tunturikohokki	959	262	10	70	1301
Silinv	<i>Silene involucrata</i>	kehtoailakki	9	0	0	0	9
Silwah	<i>Silene wahlbergella</i>	pahta-ailakki	98	27	0	0	125
Stebor	<i>Stellaria borealis</i>	pohjantähtimö	327	495	133	6	961
Stehum	<i>Stellaria humifusa</i>	jäämerentähtimö	0	0	0	0	0
Stelon	<i>Stellaria longipes</i>		0	0	0	0	0
Tarax	<i>Taraxacum cornutum</i>	voikukat	211	932	225	73	1441
	<i>Taraxacum crocodes</i>						
	<i>Taraxacum dovreense</i>						
	<i>Taraxacum hjeltii</i>						
	<i>Taraxacum naevosum</i>						
	<i>Taraxacum spectabile</i>						
	<i>Taraxacum tornense</i>						
Thaalp	<i>Thalictrum alpinum</i>	tunturiängelmä	1594	389	103	57	2143
Trispi	<i>Trisetum spicatum</i>	tähkäkaura	348	453	0	50	851
Trisub	<i>Trisetum subalpestre</i>	lapinkaura	24	28	0	0	52
Vahatr	<i>Vahlodea atropurpurea</i>	lapinlauha	121	800	142	63	1126
Veralp	<i>Veronica alpina</i>	tunturitädyke	266	544	48	65	923
Verfru	<i>Veronica fruticans</i>	varputädyke	330	36	0	2	368
Viobif	<i>Viola biflora</i>	lapinorvokki	1360	808	144	79	2391
Visalp	<i>Viscaria alpina</i>	pikkutervakko	484	353	21	34	892
Wooalp	<i>Woodsia alpina</i>	tunturikiviyrtti	151	44	25	5	225
Woogla	<i>Woodsia glabella</i>	kaljukiviyrtti	23	20	12	0	55

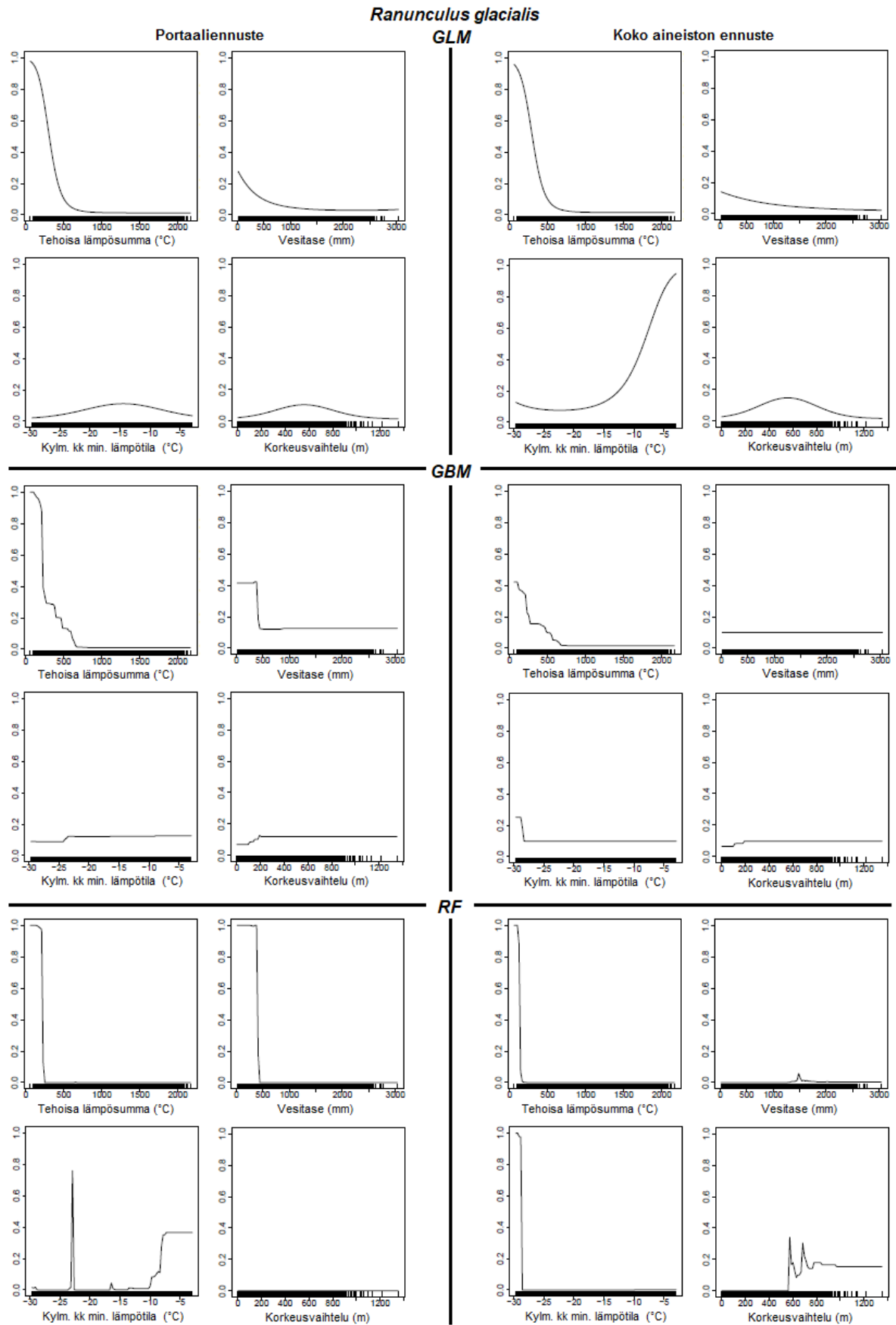
Liite 2. Ilmasto- ja topografiamuuttujien vaihtelu tutkimusalueella



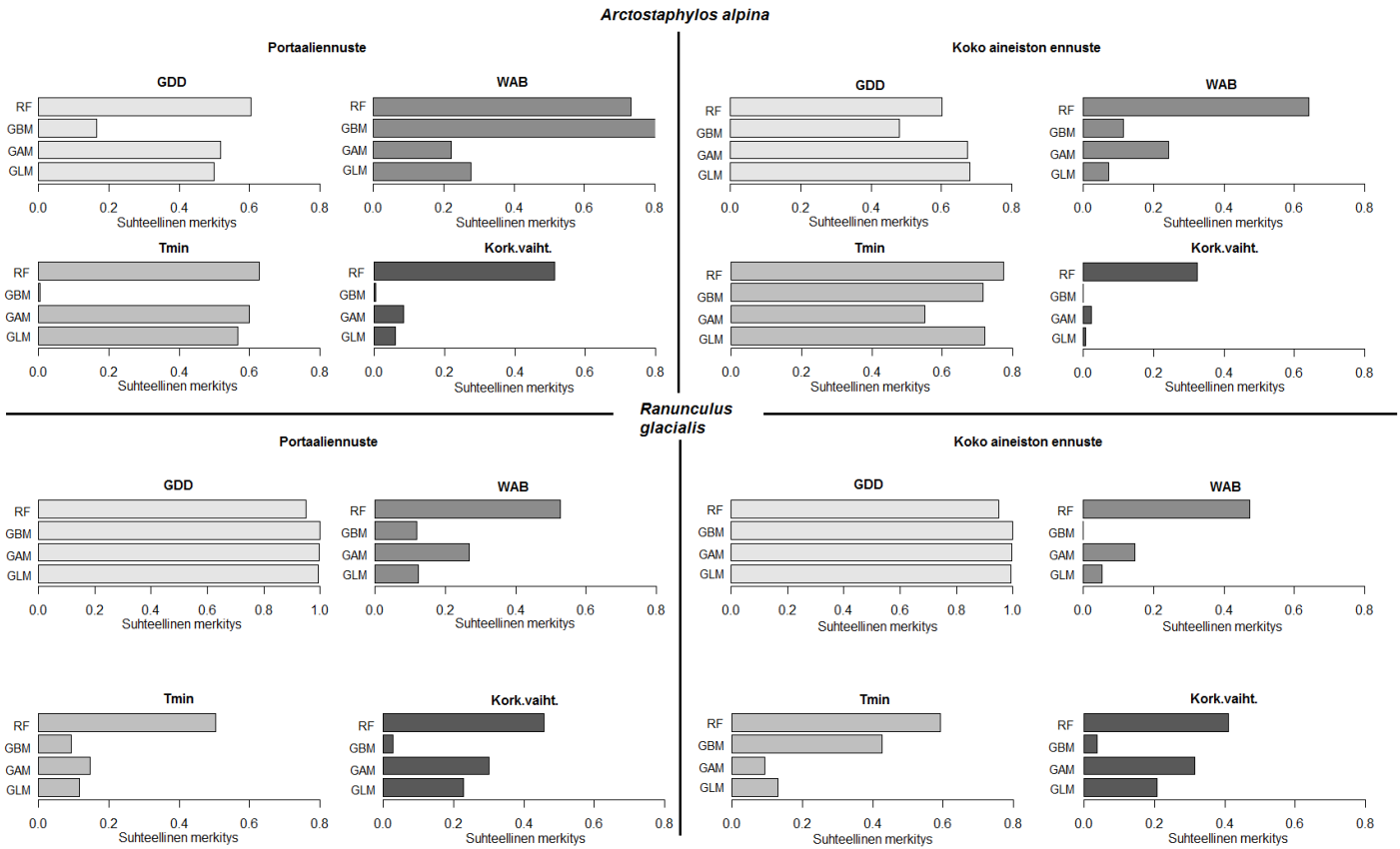
Liite 3. Riekonmarjan levinneisyyden vasteet ympäristömuuttujiin GLM, GBM ja RF malleissa.



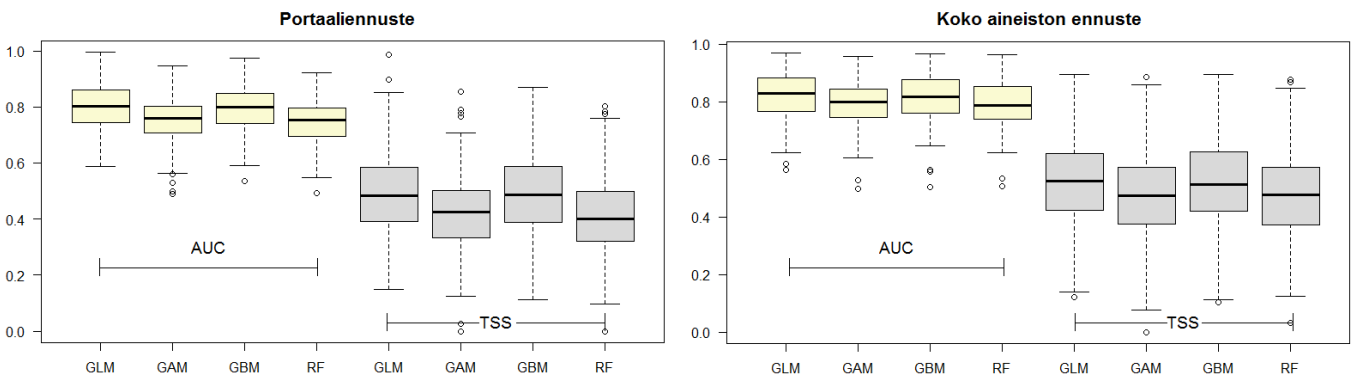
Liite 4. Jääleinikin levinneisyyden vasteet ympäristömuuttujiin GLM, GBM ja RF malleissa.



Liite 5. Ympäristömuuttujien suhteelliset merkitykset esimerkkilajien levinneisyydelle eri mallinnusmenetelmissä.



Liite 6. Eri mallinnusmenetelmien ennustekykyä kuvaavat tunnusluvut laskettuna kaikkien lajien ennusteista. Laatikon rajat osoittavat ylä- ja alakvartiilin, paksu musta viiva kuvaa mediaania ja viikset ulottuvat ääriarvoihin.



Liite 7. Yksittäisten muuttujien GAM-mallit testialueilla. Vaaka-akselilla alkuperäiset havainnot ja pystyakselilla sovitettu mallisuure. Vihreä varjostus kuvaa mallin epävarmuutta.

