

PRO GRADU -TUTKIELMA

**Valon vaikutus makrolevien levinneisyyteen  
ja vyöhykkeisyyteen Suomenlahdella**

**Juho Lappalainen**

HELSINGIN YLIOPISTO  
Ympäristötieteiden laitos  
Limnologia  
Tammikuu 2016







Tiedekunta – Fakultet – Faculty Bio- ja ympäristötieteellinen tiedekunta		Laitos – Institution– Department Ympäristötieteiden laitos	
Tekijä – Författare – Author Juho Lappalainen			
Työn nimi – Arbetets titel – Title Valon vaikutus makrolevien levinneisyyteen ja vyöhykkeisyyteen Suomenlahdella			
Oppiaine – Läroämne – Subject Limnologia			
Työn laji – Arbetets art – Level Pro gradu -tutkielma		Aika – Datum – Month and year Tammikuu 2016	Sivumäärä – Sidoantal – Number of pages 130 sivua, 6 liitesivua.
Tiivistelmä – Referat – Abstract <p>Rannikkoalueet ovat maailman tuottavimpia ekosysteemejä, mutta niiden biodiversiteettiä ja tuottavuutta uhkaavat muun muassa rehevöityminen ja habitaattien katoaminen. Ilmiöstä kärsivät etenkin koviin kalliopohjien makroleväyhteisöt ja näiden monivuotiset avainlajit. Yksi tärkeimmistä makrolevien vyöhykkeisyyteen ja levinneisyyteen vaikuttavista tekijöistä on vedenalainen valo, joka vaihtelee ajallisesti ja alueellisesti paljon. Tutkimusalueena olevan Suomenlahden vedenlaatu on heikentynyt kuluneen sadan vuoden aikana, mikä on vähentänyt myös valon määrää pohjalla. Kattavaa tietoa eufoottisten pohjien ajallisesta ja alueellisesta kehityksestä ja sen vaikutuksesta makroleviin ei kuitenkaan ole saatavilla.</p> <p>Tutkielmassa selvitetään, kuinka eufoottisten pohjien pinta-alat ovat vaihdelleet Suomenlahdella vuosien 2003–2011 aikana ja kuinka valon määrä selittää makrolevien vyöhykkeisyyttä ja levinneisyyttä. Lisäksi tutkimus selvittää, kuinka eufoottisten pohjien pinta-ala muuttuu veden optisten ominaisuuksien muuttuessa ja kuinka makrolevät reagoivat tähän muutokseen. Lisäksi tutkimushypoteesina on, että monilla alueilla valon määrä ei ole makrolevien kasvua rajoittava tekijä, vaan sopivan kasvualustan puuttuminen rajoittaa esiintymisalueita. Aineistona hyödynnetään MERIS-satelliittikuviin (MEDIUM Resolution Imaging Spectrometer) perustuvia eufoottisen syvyyden paikkatietoaineistoja touko—syyskuulta vuosilta 2003—2011. Lisäksi mallinnuksessa hyödynnetään VELMU-ohjelman kartoitus- ja paikkatietoaineistoja, vedenlaatumittausaineistoa ja HIRLAM-säämallia (High Resolution Limited Area Model).</p> <p>Eufoottiset pohjat määritettiin ja niiden pinta-alat laskettiin neljälle alueelle jokaiselle tutkimuskaudelle. Eufoottisten pohjien pinta-alojen kehitystä arvioitiin skenaarioissa, joissa eufoottinen syvyys muuttuu -100—+87,5 %. Valon vaikutusta makrolevien vyöhykkeisyyteen ja levinneisyyteen tutkittiin levinneisyysmallilla. Tutkimuslajiksi valittiin rakkolevä (<i>Fucus vesiculosus</i> L.), ja mallinnusmenetelmiksi valittiin Boosted Regression Tree (BRT), Generalized Additive Model (GAM) ja Climate Envelope Model (CEM). Lisäksi mallinnettiin skenaariot, joissa eufoottinen syvyys muuttuu -50—+50 %.</p> <p>Eufoottisten pohjien pinta-alojen vaihtelu oli lähinnä vuodenaikaista ja vuosien välinen vaihtelu melko pientä. Sisäsaaristossa oli absoluuttisesti enemmän eufoottisia pohjia ja ero ulkosaaristoon korostui kun pinta-ala suhteutettiin merialueen kokoon. Aina ja ajoittain eufoottiset pohjat sijaitsivat rantojen ja riutta-alueiden tuntumassa. Eufoottisen syvyyden muuttuminen vaikuttaa eufoottisiin pohjiin voimakkaimmin ulkosaaristossa. Levinneisyysmallien suoriutumisessa oli alueellisia ja menetelmällisiä eroja. Eufoottisen syvyyden muutos vaikuttaa merkittävästi rakkolevän levinneisyyteen tutkimusalueella; 25 % heikentyminen vähentää huomattavasti levinneisyysalueita ja 50 % heikentyminen estää rakkolevän esiintymisen tutkimusalueella. Eufoottisen syvyyden heikentyminen siirtää levinneisyysrajaa kohti ulkosaaristoa ja kaventaa levävyöhykettä paikallisesti, kun taas pienikin paraneminen kasvattaa alueita merkittävästi. Laajentunut levinneisyysalue ei kuitenkaan ole kokonaan makrolevän kasvuille soveltuva, ja kovan pohjan osuus rakkolevän levinneisyysalueella pienenee eufoottisen syvyyden kasvaessa.</p> <p>Veden optisten ominaisuuksien muuttuminen vaikuttaa paljon merenpohjaan saapuvan valon määrään ja eufoottisten pohjien pinta-alaan. Veden samentuminen onkin suuri uhka makroleville. Toisaalta veden kirkastuminen laajentaa valorajoitteista levinneisyysaluetta. Pohjanlaadun soveltumattomuus kasvualustaksi kuitenkin rajoittaa makrolevien levinneisyyttä ja vyöhykkeisyyttä.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords Eufoottinen syvyys, levinneisyysmalli, rakkolevä, <i>Fucus vesiculosus</i>			
Ohjaaja tai ohjaajat – Handledare – Supervisor or supervisors Markku Viitasalo, Ari Ruuskanen			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited Ympäristötieteiden laitos			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information			





Tiedekunta – Fakultet – Faculty Faculty of Biological and Environmental Sciences		Laitos – Institution – Department Department of Environmental Sciences	
Tekijä – Författare – Author Juho Lappalainen			
Työn nimi – Arbetets titel – Title Effect of Light on the Distribution and Zonation of Macroalgae in the Gulf of Finland			
Oppiaine – Läroämne – Subject Limnology			
Työn laji – Arbetets art – Level Master's thesis		Aika – Datum – Month and year January 2016	Sivumäärä – Sidoantal – Number of pages 130 pages, 6 attachment pages
Tiivistelmä – Referat – Abstract <p>The productivity and biodiversity of coastal areas, one of the most productive ecosystems on earth, are threatened by eutrophication and habitat loss which also drive deterioration of the macroalgal communities of shallow rocky bottoms and their perennial key species. The underwater light, being one of the most important factors determining the zonation and distribution of macroalgae, alternates in space and time. The water quality at the study area, Gulf of Finland, has deteriorated during the past hundred years which has lowered the amount of light at the bottom. Comprehensive studies on spatio-temporal changes at euphotic bottom and the their effects on macroalgae are yet to be done.</p> <p>This study investigates how the area of euphotic bottom at the Gulf of Finland has fluctuated during 2003–2011, and how the amount of light on the bottom determinates the zonation and distribution of macroalgae. Furthermore, the changes in the areas of euphotic bottom when the euphotic depth is altered and the effects on macroalgae are surveyed. One hypothesis is that in many areas macroalgae are not affected by too low light levels but the unsuitable bottom substrate that limits their distribution. The study material consists of euphotic depth GIS (Geographic Information System) layers derived from MERIS (MEdium Resolution Imaging Spectrometer) satellite images from May to September from 2003–2011, inventory data of the Finnish Inventory Programme for the Underwater Marine Environment (VELMU), water quality measurements and HIRLAM (High Resolution Limited Area Model) weather model.</p> <p>The distribution of euphotic bottom and its area were calculated for four parts of the Gulf of Finland. Changes in euphotic bottoms were evaluated in scenarios where euphotic depth changed -100–87,5 %. The effect of light on the zonation and distribution patterns of macroalgae were surveyed using distribution models. Boosted Regression Tree (BRT), Generalized Additive Model (GAM) and Climate Envelope Model (CEM) were utilized on bladderwrack (<i>Fucus vesiculosus</i> L.). In addition, scenarios of euphotic depth changing -50–50 % were modelled.</p> <p>The area of euphotic bottom varied seasonally and changed slightly between the study years. The area was larger in the inner archipelago compared to the outer archipelago and the difference was greater when the areas were normalized with local sea area. Always and occasionally euphotic bottoms were located near the shoreline and reefs. The altered euphotic depth affects euphotic bottoms the most in the outer archipelago. There were local differences in the performance of the distribution models. The change in euphotic depth affects the distribution of bladderwrack considerably: a deterioration of 25 % narrows off the distribution widely and a decline of 50 % suggests that the species is going to disappear from the Gulf of Finland. A decline in euphotic depth shifts the inner distribution limit towards the outer archipelago and narrows the macroalgae zone locally while even a small improvement expands the area significantly. However, the substrate of the newly exposed zone is only partially suitable for macroalgae and the portion of rocky substrate decreases as a function of euphotic depth.</p> <p>Changes in the optical properties of the sea affect the penetrance of light at the bottom and the area of euphotic bottom. Increasing turbidity of the sea is a remarkable threat to macroalgae. Vice versa, clarification of the water expands light-limited distribution and enlarges the macroalgal zones even though the growing amount of unsuitable soft substrate inhibits the distribution and zonation of macroalgae.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords Euphotic depth, distribution model, bladderwrack, <i>Fucus vesiculosus</i>			
Ohjaaja tai ohjaajat – Handledare – Supervisor or supervisors Markku Viitasalo, Ari Ruuskanen			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited Department of Environmental Sciences			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information			



## Esipuhe

Tämä pro gradu -tutkielma on kirjoitettu Vedenalaisen meriluonnon monimuotoisuuden inventointiohjelman (VELMU) alaisuudessa ja VELMU-koordinaattori Markku Viitasalon ohjauksessa. VELMU-ohjelmaan on kuulunut vuodesta 2004 lähtien lukuisia osaprojekteja, ja vedenalaisen meriluonnon kartoitukseen on osallistunut lukuisia toimijoita, joista tärkeimpinä mainittakoon Suomen ympäristökeskus, Metsähallitus, rannikkojen elinkeino-, liikenne- ja ympäristökeskukset, Luonnonvarakeskus ja Geologian tutkimuskeskus.

Itse olen päässyt työskentelemään VELMU-ohjelman eteen kolmessa eri organisaatiossa. Metsähallituksen ja Kaakkois-Suomen ELY-keskuksen työtehtävät painottuivat meren armoilla tehtävään luontokartoitukseen; tutkimussukeltajana olen tehnyt runsaat sata inventointisukellusta Suomenlahdella vuosien 2012–2015 aikana ja päässyt keräämään arvokasta tietoa rakkaan meremme biologisesta monimuotoisuudesta. Neljän hyödyllisen ja opettavaisen kenttäkauden jälkeen löysin itseni Suomen ympäristökeskuksesta työstämästä ja analysoimasta VELMU-ohjelman keräämää aineistoa. Työnteon oheistuotteena syntyi tämä tutkielma, joka hyödyntää kattavaa VELMU-aineistoa ja esittelee uusia analyysyjä Suomenlahden valo-olosuhteiden ajallis-alueellisesta vaihtelusta ja sen vaikutuksesta makroleviin.

Kuvien ja karttojen yksityiskohtaiseen tulkintaan on saatavissa hyvälaatuinen pdf-tiedosto Suomen ympäristökeskuksen Merikeskuksesta tai allekirjoittaneelta.

Helsingissä tammikuussa 2016

Juho Lappalainen

# Sisältö

<b>1</b>	<b>Johdanto</b>	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>Valon ja muiden tekijöiden vaikutus makrolevien levinneisyyteen</b>	<b>4</b>
2.1	Vedenalainen valo . . . . .	4
2.1.1	Valon kulkeutuminen veteen ja vedessä . . . . .	4
2.1.2	Eufoottinen kerros ( $Z_{eu}$ ) ja vaimenemiskerroin ( $K_d$ ) . . . . .	7
2.1.3	Eufoottisen kerroksen määrittäminen kaukokartoitusta hyödyntäen . . . . .	9
2.2	Makrolevät . . . . .	10
2.2.1	Makrolevien ekologiaa . . . . .	10
2.2.2	Makrolevien valontarve . . . . .	11
2.2.3	Muut makrolevien vyöhykkeisyyteen ja maantieteelliseen levinneisyyteen vaikuttavat tekijät . . . . .	16
2.2.4	Tutkimuslajina rakkolevä ( <i>Fucus vesiculosus</i> L.) . . . . .	22
2.2.5	Rakkolevän levinneisyys Suomenlahdella . . . . .	27
2.3	Lajien levinneisyyden kuvaaminen ja ennustaminen . . . . .	28
<b>3</b>	<b>Aineistot ja menetelmät</b>	<b>33</b>
3.1	Tutkimusalue . . . . .	33
3.2	Aineistot . . . . .	34
3.2.1	Aineistolistaus ja kirjoittajan kontribuutio . . . . .	34
3.2.2	Syvyysmalli . . . . .	35
3.2.3	Eufoottinen syvyys -tuotteet . . . . .	36
3.2.4	Avoimuusrasteri . . . . .	38
3.2.5	Saliniteettirasteri . . . . .	39
3.2.6	Ravinnepitoisuusrasterit . . . . .	39
3.2.7	Sukelluslinjat . . . . .	40
3.2.8	Drop-videot . . . . .	43
3.3	Satelliittikuviin perustuva eufoottisten pohjien arviointi ja spatiaalimallinnus . . . . .	44
3.4	Vedenalaisen valon mallintaminen . . . . .	47
3.4.1	Vaimenemiskerrosrasterit . . . . .	47
3.4.2	Optinen syvyys . . . . .	48
3.4.3	Irradianssi sukelluslinjojen arviointiruuduissa . . . . .	49
3.4.4	Skenaario: muuttuvan eufoottisen syvyyden vaikutus eufoottisten pohjien pinta-aloihin . . . . .	50
3.5	Rakkolevän levinneisyyden mallintaminen valon ja ympäristömuuttujien avulla . . . . .	51
3.5.1	Levinneisyysmallit . . . . .	51
3.5.2	Boosted Regression Tree (BRT) . . . . .	53
3.5.3	Generalized Additive Model (GAM) . . . . .	54
3.5.4	Climate Envelope Model (CEM) . . . . .	58
3.5.5	Rakkolevämallien evaluointi . . . . .	60

3.6	Pohjan soveltuvuus rakkolevän kasvualustaksi eufoottisen syvyyden kasvaessa . . . . .	61
<b>4</b>	<b>Tulokset</b>	<b>62</b>
4.1	Eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien pinta-alojen ajallinen kehitys . . . . .	62
4.2	Kasvukauden aikana aina ja osittain eufoottiset pohjat . . . . .	67
4.3	Skenaario: Eufoottisen syvyyden muutos . . . . .	68
4.3.1	Eufoottisten pohjien pinta-alojen muutos eufoottisen syvyyden muuttuessa . . . . .	68
4.4	Rakkolevän levinneisyysmallit . . . . .	69
4.4.1	BRT-, GAM- ja CEM-mallit . . . . .	69
4.4.2	Rakkolevämallien evaluointi . . . . .	74
4.4.3	CEM-malli eufoottisen syvyyden muuttuessa . . . . .	75
4.4.4	CEM-mallin pinta-alan muutos eufoottisen syvyyden muuttuessa ja pohjanlaadun vaikutus rakkolevän levinneisyyteen . . . . .	82
<b>5</b>	<b>Tulosten tarkastelu</b>	<b>85</b>
5.1	Eufoottisten pohjien ja niiden pinta-alojen alueellinen ja ajallinen vaihtelu . . . . .	85
5.2	Eufoottisen syvyyden muutosskenaariot . . . . .	89
5.3	Pohjanlaadun vaikutus rakkolevän levinneisyyteen . . . . .	90
5.4	Rakkolevän levinneisyyden mallintaminen . . . . .	94
5.5	Rakkolevän levinneisyyskenaariot . . . . .	101
5.6	Spatiaalimallinnuksen virhelähteet . . . . .	103
5.6.1	Syvyysmallin rajoitteet . . . . .	103
5.6.2	Eufoottinen syvyys -tuotteet MERIS-kuvista . . . . .	105
5.6.3	MERIS-satelliittikuvien laajentaminen . . . . .	108
5.6.4	Rantaviivaparadoksi . . . . .	108
<b>6</b>	<b>Johtopäätökset</b>	<b>110</b>
<b>7</b>	<b>Kiitokset</b>	<b>111</b>
	<b>Liitteet</b>	<b>i</b>
<b>A</b>	<b>ModelBuilder-malli</b>	<b>i</b>
<b>B</b>	<b>BRT-mallin selittävien muuttujien merkitys mallissa</b>	<b>ii</b>
<b>C</b>	<b>BRT-mallin sovitettut arvot</b>	<b>iii</b>
<b>D</b>	<b>BRT-mallin evaluointi videoaineistolla</b>	<b>iv</b>
<b>E</b>	<b>GAM-mallin evaluointi videoaineistolla</b>	<b>v</b>
<b>F</b>	<b>CEM-mallin evaluointi videoaineistolla</b>	<b>vi</b>





## 1 Johdanto

Merien rannikkoalueet ovat rahallisesti maailman tuottavimpia ekosysteemejä (Costanza ym. 1997). Rannikkoalueiden ekosysteemit tuottavat lukuisia ekosysteemi-palveluja ihmisille, ja makrolevät näiden yhteisöjen avainlajeina ovat arvokkaita ekosysteemipalvelujen tuottajia (Beaumont ym. 2005). Makrolevät ovat esimerkiksi tärkeitä kalakantojen säilymiselle, ja makroleväyhteisöt tarjoavat monille taloudellisesti merkittävälle kalalajeille kutupaikan sekä kalanpoikasille suojaa (Tupper 2007; Smale ym. 2013). Rahallisesta merkityksestään huolimatta monien rannikkoalueiden tila on heikentynyt ihmisen aiheuttamien paineiden takia (Millennium Ecosystem Assessment 2005). Teollisuus, liikenne ja asutus usein keskittyvät rannikkojen läheisyyteen, mikä lisää meriluontoon kohdistuvaa painetta. Merien rannikkoalueita uhkaavat muun muassa habitaattien katoaminen, liikakalastus, rehevöityminen, vieraslajit, saastuminen sekä merien happamoituminen (Crain ym. 2009). Makroleväyhteisöjä uhkaa etenkin rannikkoalueiden rehevöityminen niin Itämerellä (HELCOM 2014) kuin muillakin merialueilla (Cloern 2001; Smith 2003).

Euroopan parlamentin ja neuvoston vesipolitiikan puitedirektiivin (2000/60/EY) tavoitteena on suojella vesistöjä ja taata, että vesistöt saavuttavat hyvän tilan viimeistään vuoteen 2020 mennessä. Direktiivi on velvoittanut EU:n jäsenmaat seuraamaan vesistöjen tilaa, ja makroleväyhteisöt ovat Itämeressä yksi tärkeä seurattava kohde.

Tutkimusalueena oleva Suomenlahti on pohjoisen Itämeren rehevöitynein merialue (HELCOM 2014). Yleisesti ottaen koko Suomenlahden rannikolla vedenlaatu heikenee ulkomereltä sisäsaaristoon päin jokien ja mantereelta tulevan valunnan vuoksi (Lundberg ym. 2009), mikä vaikuttaa makrolevien levinneisyyteen ja yhteisöjen lajistoon.

Makroleviin vaikuttavia bioottisia ja abioottisia tekijöitä on lukuisia, mutta rehevöi-

tymisen seurauksena vähenevä valon tunkeutuminen veteen rajoittaa nopeasti pohjalla eläville autotrofeille suotuisia elinalueita. Valo onkin yksi tärkeimmistä makrolevien levinneisyyteen, runsauteen ja syvyysvyöhykkeisyyteen vaikuttavista tekijöistä (Kautsky & Van der Maarel 1990; Kiirikki 1996; Bäck & Ruuskanen 2000; Domin ym. 2004; Eriksson & Bergström 2005a; Krause-Jensen ym. 2009). Toisaalta makrolevien vyöhykkeisyyttä ja levinneisyyttä rajoittaa usein myös merenpohjan pehmeä sedimentti, joka estää makroleviä kiinnittymästä kasvualustaan myös niillä alueilla, joilla valo ei ole levien kasvua rajoittava tekijä (Rinne 2014; Rinne ym. 2014).

Eufoottinen syvyys on määritelty yleensä syvyydeksi, jossa pinnalle saapuvasta fotosynteettisesti aktiivisesta säteilystä jäljellä on 1 % (Kirk 1994). Eufoottisen syvyyden on havaittu vastaavan usein tasoa, jossa perustuotanto lakkaa, minkä vuoksi on mielenkiintoista tarkastella eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien alueellista ja ajallista vaihtelua. Voimakkaasti yleistäen nämä valoisassa vyöhykkeessä sijaitsevat pohjat mahdollistavat valon osalta lajin esiintymisen ja kasvun.

EU-hanke BALANCE on määrittänyt eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien alueellisen jakautumisen karkealla resoluutiolla Itämeressä. Tolvanen ym. (2013) ovat määrittäneet Saaristomerellä aina tai ajoittain eufoottisessa vyöhykkeessä olevien pohjien spatiaalisen jakautumisen. Laajaa ja tarkkaa toteutusta Suomenlahden alueella ei kuitenkaan toistaiseksi ole tehty, eikä veden optisten olosuhteiden muuttumisen seurauksia eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien alueelliseen kehitykseen ole arvioitu laajasti.

Tämä tutkielma havainnollistaa Suomenlahden eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien ja niiden pinta-alojen alueellista ja ajallista vaihtelua sekä määrittää kasvukauden aikana aina tai ajoittain eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien spatiaalisen jakautumisen Suomenlahdella. Lisäksi tutkimuksessa mallinnetaan, kuinka eufoottiset pohjat muuttuvat niin pinta-alaltaan kuin alueellisestikin eufoottisen syvyyden muuttuessa vedenlaadun muuttumisen seurauksena. Pro gradu

-tutkielman tavoitteena on myös mallintaa tutkimuslajina olevan rakkolevän (*Fucus vesiculosus* L.) levinneisyyttä Suomenlahdella ja arvioida, kuinka makroleväyhteisöt reagoivat muuttuviin valo-olosuhteisiin esimerkiksi rehevöitymisen tai vedenlaadun parantumisen seurauksena.

Pro gradu -tutkielman päähypoteesit ovat:

1. Eufoottisen syvyyden ajallinen ja alueellinen vaihtelu vaikuttaa eufoottisten pohjien laajuuteen
2. Valon tunkeutuminen pohjalle selittää makrolevien vyöhykkeisyyttä ja spatiaalista levinneisyyttä
3. Veden optisten ominaisuuksien muuttuminen vaikuttaa eufoottisten pohjien pinta-alaan ja makrolevien levinneisyyteen
4. Monilla alueilla valo ei ole makrolevien kasvua rajoittava tekijä, vaan sopivan kasvualustan puuttuminen estää makrolevien esiintymisen

## 2 Valon ja muiden tekijöiden vaikutus makrolevien levinneisyyteen

### 2.1 Vedenalainen valo

#### 2.1.1 Valon kulkeutuminen veteen ja vedessä

Vedenalainen maailma eroaa valo-olosuhteiltaan huomattavasti maanpäällisestä. Vedessä ei ole valonlähteitä bioluminesenssin avulla valoa tuottavia eliöitä lukuunottamatta, vaan lähes kaikki merenpohjalle saapuva valo tulee pinnan yläpuolelta joko suorana auringonpaisteena tai diffuusina valona esimerkiksi ilmakehästä, pilvistä ja maastosta heijastuneena. Noin puolet maahan saapuvasta auringon lähettämästä säteilystä koostuu näkyvästä valosta (390–760 nm) ja ultraviolettisäteilystä (290–390 nm). Toinen puoli on infrapunasäteilyä (760–3000 nm), joka aiheuttaa lähinnä lämpenemistä aineeseen absorboituessaan. Maan ja veden pinnalle kulkeutuvan valon spektri riippuu useista tekijöistä tärkeimpien ollessa auringon elevaatiokulma sekä pilvipeite (Morel & Smith 1974).

Valon kulkeutumiseen veteen ja vedessä vaikuttaa lukuisia tekijöitä. Ensinnäkin osa saapuvasta valosta heijastuu takaisin ilmakehään vedenpinnasta Snellin lain mukaisesti<sup>1</sup> ja osa tunkeutuu ilma-vesirajapinnan läpi veteen (Jerlov 1976; Kirk 1994). Veden heijastuskertoimen ( $R$ ) suuruuteen vaikuttavat muun muassa saapuvan valon suunta ja spektri, vedessä olevan klorofyllin ja värillisten pigmenttien määrä sekä merenkäynti (Hulburt 1945; Morel & Prieur 1977). Vesipatsaassa olevat aineet joko sirottavat valoa tai absorboivat sitä. Osa veteen saapuneesta valosta siroaa takaisin ilmakehään ja osa valosta jatkaa kulkuaan vesipatsaassa. Valon spektri kuitenkin kaventuu syvyyden funktiona, kun valon eri aallonpituudet absorboituvat eri tavalla veteen tunkeutuessaan (Tyler 1959).

---

<sup>1</sup>Snellin laki esittää aaltorintaman tulokulman  $\vartheta_1$  ja väliaineeseen tunkeutuneen aaltorintaman kulman  $\vartheta_2$  riippuvuuden väliaineiden taitekertoimista  $n_1$  ja  $n_2$  yhtälön  $n_1 \sin(\vartheta_1) = n_2 \sin(\vartheta_2)$  mukaisesti.

Vedenalaisen valon määrä ja spektri muuttuvat liuenneiden ja suspendoituneiden aineiden vaikutuksesta vesipatsaassa (Dera & Wozniak 2010; Suominen ym. 2010; Wozniak ym. 2011). Valoa eri spektreillä vedessä absorboivat tekijät voidaan jakaa neljään ryhmään: puhdas vesi, värillinen liennut orgaaninen aines (CDOM), partikkelimainen orgaaninen aines (POM) ja partikkelimainen epäorgaaninen materiaali (Kirk 1994). Puhtaan veden absorptiokyky on suurimmillaan valon pitkällä aallonpituuksilla. Vesi päästää sinisen ja vihreän valon kulkemaan lävitseen lähes kokonaisuudessaan, kun taas punaisen valon alueella, aallonpituuden kasvaessa yli 550 nm absorptiokerroin kasvaa huomattavaksi (Kirk 1994). Tämän vuoksi punainen valo suodattuu meressä jo lähes kokonaan ensimmäisten metrien matkalla. Fotosynteettisesti aktiivisen säteilyn alueella, 400–700 nm, puhtaan veden aiheuttama absorptio on merkittävää lähinnä vain 550–700 nm aallonpituusalueella (Kirk 1994). Vesipatsaan ominaisuudet eivät säily vakiona vertikaalisuunnassa, ja esimerkiksi kasviplankton kerääntyy vesipatsaan ylimpään osaan (Kahru ym. 1982), jossa se vaikuttaa veden optisiin olosuhteisiin.

Liennut orgaaninen aines koostuu eloperäisen aineksen hajoamisen aikana muodostuneista liukoisista orgaanisista yhdisteistä, joista osa absorboi valoa tehokkaasti. Materiaalin alkuperä vaikuttaa siihen, minkälaisia yhdisteitä veteen liukenee ja kuinka nämä yhdisteet absorboivat valoa. Esimerkiksi Itämerestä voidaan erottaa kolme eri CDOM-luokkaa: jokien kuljettama terrestriä alkuperää oleva, alloktoninen orgaaninen aines, ikääntynyt autoktoninen aines ja tuore, lähinnä kasviplanktonkukintojen avomerellä tuottama orgaaninen materiaali (Kowalczyk ym. 2006).

Partikkelimainen epäorgaaninen materiaali koostuu epäorgaanisista veteen suspendoituneista partikkeleista, jotka pääasiassa sirottavat valoa mutta absorboivat vähän valoa etenkin spektrin ultraviolettin ja sinisen alueella (Kirk 1994). Partikkelimainen orgaaninen aines koostuu puolestaan lähinnä kasviplanktonista ja hajoamattomista eliöiden palasista sekä humusaineista. Kasviplanktonin fotosynteettisesti aktiivi-

set pigmentit absorboivat valoa tehokkaasti lähes koko fotosynteesistä aktiivisen spektrin (PAR) alueella, joskin absorptio on suurinta noin 450nm aallonpituuden lähellä (Kirk 1994).

Jerlov (1951; 1976; 1978) luokitteli merialueita optisesti aktiivisten partikkelien pitoisuuden mukaan. Kirkkaat valtameret erotellaan viiteen luokkaan (I, IA, IB, II ja III) ja rannikkovedet luokitellaan viiteen kategoriaan (1, 3, 5, 7, 9), joiden luokkarvot kasvavat sameuden lisääntyessä. Optista luokittelua on kehitetty edelleen, ja yleisesti käytössä on Morelin ja Prieurin (1977) esittelemä luokittelu, jossa vesialueet on jaettu kahteen luokkaan niiden sisältämien optisesti aktiivisten partikkelien koostumuksen perusteella. Luokkaan 1 kuuluvat vedet, joiden optinen aktiivisuus riippuu pääasiassa autoktonisesta aineksesta eli vesialueen itsensä tuottamasta orgaanista aineksesta ja kasviplanktonista. Luokan 2 vesialueet puolestaan altistuvat humusaineille tai allohtoniselle ainekselle, joka on yleensä peräisin terrestrisistä ekosysteemeistä ja joka on kulkeutunut mereen jokien mukana. Luokan 2 vesissä kasviplanktonin vaikutus veden optisiin ominaisuuksiin on pieni verrattuna allohtonisen aineksen vaikutukseen.

Rannikkovesissä valon spektristä korostuu vihreän valon alue, kun sininen ja ultravioletti vaimenevat nopeasti syvyyden funktiona muun muassa liuenneen ja partikkelimaisen orgaanisen aineksen absorboidessa näitä aallonpituuksia. Vaimeneminen kasvaa veden samentuessa, kun partikkelien aiheuttama sironta ja CDOM:n absorptio sinisen ja ultravioletin alueella kasvavat. Sironnan kasvaessa fotonien vedessä kulkema matka pitenee, mikä myös lisää absorption todennäköisyyttä.

Jerlovin luokittelussa Itämeren pääallas kuuluu luokkaan 3, jonka eufoottisen syvyyden raja-arvo on 19 m (Aarup 2002). Liuenneen orgaanisen aineksen määrä Itämeressä kasvaa kohti pienenevää suolapitoisuutta, ja on suurimmillaan meren pohjoisosissa (Kratzer ym. 2003). Suuri osa CDOM:sta kulkeutuu Itämereen jokien mukana (Kowalczyk ym. 2006), ja Itämeri voidaan tämän perusteella luokitella luokan

2 merialueeksi (Kratzer ym. 2008), mikä tarkoittaa, että veden optiset ominaisuudet eivät riipu pääosin kasviplanktonista vaan että niihin vaikuttaa joku muu tekijä, tässä tapauksessa jokien tuoma allohtoninen CDOM. Suspendoituneen partikkelimaisen aineksen spatiaalinen ja ajallinen vaihtelu on kuitenkin tunnettu suhteellisen huonosti Itämerellä (Håkanson & Eckh ell 2005).

### 2.1.2 Eufoottinen kerros ( $Z_{eu}$ ) ja vaimenemiskerroin ( $K_d$ )

Eufoottinen syvyys ( $Z_{eu}$ ) kuvastaa yleisimmin k yt oss  olevan m aritelm n mukaisesti sit  syvyytt , johon vedenpinnan l p isseest  fotosynteettisesti aktiivisesta s teilyst  tunkeutuu 1 %. Jerlov (1968) julkaisi ensimm isen  irradianssimittauksiin perustuvan maailmanlaajuisen kartan eufoottisista syvyyksist , jota h n viel  t ydensi my hemmin (Jerlov 1976; 1978).

Monet vedenalaiseen valoon suuntautuneet tutkimukset k ytt v t edell  mainittua yhden prosentin m aritelmi  sen helpon ja tarkan m aritet vyyden vuoksi (Lee ym. 2007). Eufoottisen syvyyden on my s havaittu vastaavan melko hyvin syvyytt , jossa perustuotanto lakkaa. Reinart ym. (2000) totesivat teorian toimivan suomalaisissa ja virolaisissa j rviss .

Eufoottista syvyytt  voidaan mitata *in situ* optisilla valomittareilla tai arvioida n k syvyyten  valkolevyn (secchi) avulla, ja vedenalaisen valon m ar a  kuvataankin erilaisilla suureilla. Valomittareilla mitataan yleens  absoluuttista fotosynteettisesti aktiivista s teily  fotonivuon tiheyten , jonka SI-j rjestelm n tunnus on mmol fotonia  $m^2 s^{-1}$ . Suure kuvaa valon m ar a  mitattavan spektrin alueella olevien fotonien m ar n  tietyll  pinta-alalla tietyss  ajassa. Joissain tapauksissa, kuten my s p asiasiassa t ss  tutkimuksessa, valoa k sitell n pinnalta tiettyyn syvyyteen tunkeutuvan valon suhteellisena m ar n , jolloin ei v ltt m tt  oteta kantaa pohjalle saapuneen valon absoluuttiseen m ar n  tai tutkimusajanjakson aikana vallinnei-

siin sääolosuhteisiin ja alueellisen pinnanpäällisen valon määrään. Vaikka näin metetelemällä ei päästä käsiksi tiettyinä ajankohtana vallinneisiin absoluuttisiin valo-olosuhteisiin, eri alueiden ja syvyysvyöhykkeiden vertailu on kuitenkin mahdollista. Monet tutkimukset lisäksi käsittelevät valon määrää irradianssina, jolloin tarkasteltava suure on tietylle pinnalle saapuvan säteilytehon suuruus. Irradianssi eli tehoitiheys on muun muassa fysiikassa, radiologiassa ja meteorologiassa käytetty suure, ja monet pintasäteilyä kuvaavat säteilymallit antavat pinnalle saapuvan netto- ja bruttosäteilyn määrän säteilytehona pinta-alaa kohti. Irradianssin avulla on myös helppo laskea säteilysummia kuvaamaan pitkän ajan valo-olosuhteita.

Vertaamalla samanaikaisesti sekä pinnalla vallitsevaa valoa että tietyssä syvyydessä vallitsevaa valoa, voidaan määrittää syvyys, jossa valon määrä on vähentynyt pinnan tasosta yhteen prosenttiin. Näkösyvyyden avulla voidaan arvioida eufoottista syvyyttä melko karkeasti, sillä tarvittava korjausfunktio riippuu merialueesta ja alueen vedenlaadusta (Luhtala & Tolvanen 2013). Eufoottisen kerroksen paksuus voidaan myös laskea optisia malleja käyttäen laajalle alueelle yhdistämällä kaukokartoitushavaintoja sekä vedenlaatumittauksia.

Eufoottinen syvyys vaihtelee lyhyellä aikavälillä välittömästi vedenalaisiin valo-olosuhteisiin vaikuttavien tekijöiden vaikutuksesta, kun esimerkiksi pilvisuus tai aurinگون elevaatiokulma vaihtelevat (Dera & Wozniak 2010). Luhtala ym. (2013) havaitsivat Saaristomerellä, että eufoottiset syvyydet olivat matalia alkukevällä ja kasvoivat loppukevään aikana; keskikesällä eufoottinen syvyys pieneni, mutta kasvoi taas loppukesästä. Syksyllä arvot jälleen laskivat.

Veden optisia ominaisuuksia voidaan kuvata yksinkertaisesti vaimenemiskertoimen avulla. Vertikaalinen vaimenemiskerroin  $K_d$  voidaan määrittää eri aallonpituus- ja syvyysväleille, ja kertoimen suuruus riippuu suoraan veden optisista ominaisuuksista. Kertoimen suuruuteen vaikuttavat muun muassa veden klorofyllipitoisuus, liuenneen orgaanisen aineksen (CDOM), liuenneen epäorgaanisen ja partikkelimaisen



orgaanisen materiaalin määrä (Pierson ym. 2008). Klorofylli-a:n vaikutus veden vaimenemiskertoimeen vaihtelee alueellisesti ja ajallisesti (Fleming-Lehtinen & Laamanen 2012). Tässä työssä  $K_d$  käsittää valon vaimenemiskertoimen fotosynteettisesti aktiivisen säteilyn spektrin alueella.

### 2.1.3 Eufoottisen kerroksen määrittäminen kaukokartoitusta hyödyntäen

Eufoottisen kerroksen paksuutta voidaan arvioida kaukokartoituksen avulla. Satelliittikuvista voidaan määrittää tiettyjen valon aallonpituuksien tunkeutuminen vesipatsaaseen heijastuneen säteilyn spektrin jakauman avulla. Kun tämän perusteella arvioidaan valon vaimenemiskerroin  $K_d$  ja hyödynnetään vesinäytteistä määritettyä klorofyllipitoisuutta ja veden sameutta vaimenemiskertoimen kalibroimiseen, tuottavan kerroksen paksuus voidaan mallintaa alueellisesti. Esimerkiksi valtamerien tuottavaa kerroksen syvyyttä suhteellisen yleisesti arvioidaan määrittämällä satelliittikuvista vesipatsaan klorofyllipitoisuus (Behrenfeld & Falkowski 1997). Menetelmä ei kuitenkaan sellaisenaan sovellu Itämerelle, jossa meren valo-olosuhteisiin vaikuttaa klorofyllin lisäksi esimerkiksi suuri liuenneen orgaanisen aineksen määrä. Siksi on tarpeen käyttää menetelmiä, joissa huomioidaan vesinäytteistä määritetty liuenneen orgaanisen aineksen määrä (Darecki & Stramski 2004). Esimerkiksi pohjoisella Itämerellä muiden tekijöiden kuin klorofyllin vaikutus veden vaimenemiskertoimeen voi olla kesäisin jopa 83–87 % ja keväisin 58–69 % (Fleming-Lehtinen & Laamanen 2012). On myös vaikeaa varmentaa kaukokartoituksen avulla tehtyjä arvioita veden optisista ominaisuuksista, sillä kaukokartoitusaineiston ja *in situ* -mittausten suora vertailu ei ole mielekäästä, kun veden optiset ominaisuudet vaihtelevat alueellisesti paljon ja yksittäiset vesinäytteet eivät välttämättä edusta satelliittikuvien suurien pikseleiden (esimerkiksi 1 km<sup>2</sup>) keskimääräistä tasoa (Kratzer ym. 2003).

## 2.2 Makrolevät

### 2.2.1 Makrolevien ekologiaa

Leviin luetaan kuuluviksi organismeja, jotka ovat erilaista alkuperää ja evolutiivisesti melko kaukana toisistaan. Palmer ym. (2004) määrittelevät karkeasti leväksi minkä tahansa fotosynteettisen tai heterotrofisen eukaryootin, joka ei ole sammal tai putkilokasvi. Makrolevät muodostavat myös taksonomisesti monimuotoisen ryhmän. Yhteistä makroleville kuitenkin on, että ne ovat monisoluisia sekovarren muodostavia leviä, kun taas mikrolevät ovat yksisoluisia ja muodostavat ainoastaan kolonioita (Snoeijs 1999). Makroleviä elää monenlaisissa ympäristöissä niin kallioisten vuorovesirantojen litoraalissa kuin sen alapuolella valoisassa vyöhykkeessäkin. Makroleviä esiintyy merissä, murtovesissä ja makeissa vesissä tropiikista arktisiin vesiin.

Makrolevät ovat matalalla sijaitsevien kalliopohjien tehokkaita perustuottajia, jotka luovat ympärilleen monipuolisen yhteisön tarjoten muille lajeille ravintoa ja suojapaikan. Esimerkiksi ruskoleviin kuuluvat kelpit muodostavat laajoja kelppimetisiä, jotka ylläpitävät yhtä maailman tuottavimmista ekosysteemeistä (Mann 1973). Sand-Jensen ym. (2007) esittävät, että makrofyyttiyhteisöt ovat tuottavia muun muassa sen vuoksi, että yksittäiset lajit vaihtuvat yhteisöissä jouduttuaan epäoptimaalisiin olosuhteisiin, jolloin tilalle kolonisoituu laji, joka kykenee kasvamaan valitsemissa olosuhteissa. Näin makrofyyttiyhteisöt voivat olla jatkuvasti tuottavia ja kasvaa aktiivisesti.

Sears ja Wilce (1975) luokittelivat makrolevät elinkierron kausittaisuuden mukaan neljään luokkaan seuraavasti: 1) Vuodenaikaiset makrolevät, joilla selkeä sekovarsi on läsnä koko vuoden ja jotka muodostavat lyhytikäisiä sukupolvia useita kertoja vuodessa 2) Vuodenaikaiset makrolevät, jotka viettävät osan vuodesta kryptisinä lepovaiheina tai tsygootteina 3) Monivuotiset makrolevät, joiden sekovarsi säilyy hen-

gissä useita vuosia 4) Pseudomonivuotiset makrolevät, joiden sekovarresta osa irtoaa joka vuosi. Vuodenaikaisia ja monivuotisia makroleviä on verrattu Piankan (1970) r- ja K-strategieihin. Opportunistiset r-strategit kykenevät kolonisoimaan uusia alueita nopeasti ja lisääntymään tehokkaasti hyvien olosuhteiden vallitessa. K-strategit puolestaan ovat hyviä kilpailijoita ja kykenevät selviämään niukoilla resursseilla, joskaan eivät pysty lisääntymään yhtä tehokkaasti kuin r-strategit. Vuodenaikaiset levät kasvavat usein nopeasti ja kykenevät kolonisoimaan opportunisteina nopeasti uusia alueita. Toisaalta ne eivät kuitenkaan kykene käyttämään kaikkia resursseja hyödykseen (Lüning ym. 1990). Monivuotiset levät puolestaan kykenevät varastoi- maan sitomaansa hiiltä tehokkaammin sekovarteensa ja selviytymään myös ajanjaksoista, jolloin ravinteet tai valo ovat vähissä.

### **2.2.2 Makrolevien valontarve**

Valo on yksi tärkeimmistä makrolevien levinneisyyteen, runsauteen ja syvyysvyöhykkeisyyteen vaikuttavista tekijöistä. Sand-Jensenin ym. (2007) mukaan useat tutkimukset ovat päätyneet aliarvioimaan valon merkitystä makrofyyttiyhteisöissä valovasteen mittaamisen kohdistuessa yhteisöjen toisiaan varjostavien yksilöiden sijaan yksittäisiin makrofyyttiyksilöihin.

Makrolevät toimivat ekosysteemeissä autotrofeina tuottamalla fotosynteesin avulla happea ja orgaanista hiiltä. Makrolevillä fotosynteesiin osallistuu useita eri pigmenttejä, jotka kykenevät absorboimaan säteilyenergiaa. Osa yhteyttämispigmenteistä ja fotosynteesin apupigmenteistä on kaikille leville yhteisiä, ja joitain pigmenttejä löytyy vain tietyiltä leväryhmiltä. Puna-, viher- ja ruskolevillä on yhteyttämispigmenttinä klorofylli-a:ta, jonka spektrissä on absorptiopiikki sinisen valon alueella noin 440 nm aallonpituudella sekä punaisen valon alueella noin 675 nm aallonpituusalueella (Lüning ym. 1990).

Leväryhmien ominaisvärit johtuvat muista yhteyttämispigmenteistä tai fotosynteesin apupigmenteistä, jotka absorboivat valoa eri aallonpituuksilla. Ruskolevillä on yhteyttämispigmenttinä klorofylli-a:n lisäksi myös karotenoideihin kuuluvaa fukoksantiinia, jonka absorptiohuippu on aallonpituuksilla 500–560 nm. Punalevillä on viherlevien kloroplasteja vastaavissa rodoplasteissa fykobilisomeja, joissa sijaitsevat fykobiliproteiinit toimivat fotosynteesin apupigmentteinä ja ohjaavat valoenergiaa klorofylli-a:lle. Punalevät absorboivat erityisesti vihreän valon aallonpituusalueella olevaa säteilyä, jolloin klorofylli-a:n vaikutusalueella punaisen ja sinisen valon aallonpituuksilla absorptio ei ole niin voimakasta (Lüning ym. 1990). Ruskolevillä on yhteyttämispigmentteinä myös klorofylli-c:tä, joka absorboi säteilyä aallonpituuksilla 630–638 nm ja hieman myös aallonpituudella 590 nm (Lüning ym. 1990). Esimerkiksi *Fucales*-lahkon levillä, joihin myös rakkolevä kuuluu, vanha ja optisesti tiheä sekovarsi absorboi valoa lähes tasaisesti kaikilla aallonpituuksilla, jolloin levä vaikuttaa optisesti mustalta (Lüning ym. 1990), ja vähäisillä valon määrillä makrolevät kykenevät absorboimaan lähes kaiken saapuvan säteilyn sekovarren soluihinsa (Binzer & Middelboe 2005). Vastaavasti makroleväyhteisöjen sekovarsien alapuolella valon määrä on alle 1 % pinnalle saapuvasta valosta (Binzer & Middelboe 2005).

Viherlevillä puolestaan on klorofylli-a:n lisäksi myös klorofylli-b:tä, joka absorboi säteilyä aallonpituuksilla 470 nm ja 650 nm (Lüning ym. 1990). Hämärissä olosuhteissa elävät viherlevät lisäävät klorofyllipitoisuutta soluissaan, jolloin solu kykenee absorboimaan vihreän valon entistä tehokkaammin. Sinisen ja punaisen valon absorptiokyky on viherleväsoluilla suuri jo suhteellisen pienilläkin klorofyllimäärillä (Lüning ym. 1990), ja jos levillä on runsas määrä kloroplasteja, sironta leväsolun sisällä kasvaa lisäten kaikkien aallonpituuksien absorption todennäköisyyttä solussa (Lüning & Dring 1979).

Makrolevien valontarpeeseen vaikuttavat muun muassa sekovarren paksuus ja fotosynteettisten pigmenttien laatu ja määrä eri kohdissa solukkoa. Leväryhmien välillä

ei kuitenkaan ole suuria eroja, vaan levän kasvutapa ja sekovarren rakenne selittävät pääasiassa valontarpeen (Leskinen ym. 1992). Paksun sekovarren rakentavat lajit tarvitsevat enemmän valoa, sillä sekovarren sisäpuolella oleville soluille ei kulkeudu yhtä paljon valoa kuin sekovarren pinnan soluille. Makrolevien sekovarret kuitenkin liikkuvat ja pyörivät vesimassojen mukana toisin kuin useimmilla terrestrisillä kasveilla (Sand-Jensen 1997). Jatkuvan liikkeen takia makrolevien eri osat eivät ole sopeutuneet vallitsevaan valoon esimerkiksi kloroplastien sijoittelun avulla (Hanelt & Nultsch 1990). Makrolevien kyky hyödyntää saapuvaa säteilyä fotosynteesiin ei ole myöskään niin hyvä kuin terrestrisillä kasveilla, sillä levien sekovarressa ei ole rakenteita, joiden avulla lehtimäisiä sekovarren osia voisi aktiivisesti suunnata valoa kohti (Binzer & Sand-Jensen 2002).

Leväsolut elävinä organismeina kuluttavat energiaa metaboliaan ja kasvuun. Valon määrä ja spektri vaikuttavat levien perustuotannon määrään (Leskinen ym. 1992), ja makrolevälajit ovat luultavasti sopeutuneet geneettisesti erilaisiin valo-olosuhteisiin niin siedetyn irradianssin ylä- (Hanelt ym. 1997a) kuin alarajankin (Kirst & Wiencke 1995) suhteen. Syvällä elävät levät ovat herkkiä valolle, ja niiden kompensatiopiste on kehittynyt pienemmäksi hämäriin valo-olosuhteisiin sopeutumisen myötä (Lüning ym. 1990).

Mitokondrioissa tapahtuva soluhengitys kuluttaa happea, minkä lisäksi fotosynteesin aikana fotorespiraatio vähentää hiilidioksidin assimilaatiota ja syntyvien sokeri-fosfaattien määrää, mikä heikentää fotosynteesin tuottoa. Pohjalle saapuvan valon määrä ja laatu rajoittavatkin makrolevien kasvua syvällä ja asettavat veden ominaisuuksista ja valo-olosuhteista riippuvan, jokaiselle levälajille ominaisen fysiologisen rajan, jota hämärämmässä levä ei kykene enää elämään. Kyseisessä kompensatiopisteessä levän metabolia ja perustuotanto ovat tasapainossa, eikä kasvua tapahdu. Mikäli valon määrä tästä vielä pysyvästi vähenee, riutuu levä hitaasti kuoliaaksi.

Sekä makrolevän fotosynteesikyvyille että kasvulle voidaan määrittää kompensaa-

tiopiste, ja kasvun kompensatiopiste on suurempi kuin fotosynteesin vaatima valoenergian taso. Vastaavasti sekä kasvulle että fotosynteesille voidaan määrittää saturaatiopiste, jonka jälkeen fotosynteesin tehokkuus tai levän kasvu ei parane, vaikka saapuvan säteilyn määrä kasvaisikin. Kasvun saturaatiopiste on alhaisempi kuin fotosynteesin, minkä on arveltu johtuvan levien ravinnerajoitteisuudesta tai valoa vaativien entsyymireaktioiden inhibitiosta fotosynteesin inhibitiota pienemmillä irradiansseilla (Lüning ym. 1990). Kompensatiopiste mitataan leviltä yleensä inkubaation aikaisena hapentuottona tai hiilidioksidin sitomisena (Ramus 1981).

Syvällä elävä makrolevä joutuu sietämään pitkäkestoisia hämääriä valo-olosuhteita, kun valon intensiteetti laskee lähelle tai ajoittain jopa alle levän kompensatiopisteen (Lüning & Dring 1979). Makrolevät kykenevät kuitenkin elämään lyhyitä aikoja kompensatiopistettä pimeämmässä, jolloin hiilen nettotuotanto on negatiivinen, tuottamalla sokerialkoholi mannitolia tai polysakkaridi laminariaa energiavarannokseen suotuisien valo-olosuhteiden aikana (Lehvo ym. 2001). On myös havaittu, että valon kompensatiopiste vaihtelee levillä hieman vuodenaikojen mukaan (King & Schramm 1976). Fotoakklimatisaatio vaikuttaa yhteyttämispigmenttien määrään leväsoluissa, kun solut säätelevät yhteyttämispigmenttiensä määrää kokeneensa valoaltistuksen perusteella (Ramus 1981; Leskinen ym. 1992), ja perustuotannon määrä ei vaihtelee suuresti valoisan kesän ja pimeän talven välillä, sillä talvella levien klorofyllipitoisuus kasvaa (Leskinen ym. 1992). Toisaalta kompensatiopiste kasvaa makrolevillä, jotka kasvavat normaalia elinympäristöään valoisaammassa ympäristössä, kun levien orgaanista hiiltä kuluttava respiraatio kasvaa ja solujen yhteyttämispigmenttien pitoisuudet pienenevät (Geider ym. 1986).

Markager ja Sand-Jensen (1992) tutkivat makrolevien kompensatiopisteitä ja määrittivät viidelle eri levälle kompensatiopisteet välille  $0,3\text{--}2,7 \text{ mmol m}^2 \text{ s}^{-1}$  lämpötilassa  $7 \text{ }^\circ\text{C}$ . Tulokset vaihtelivat sen mukaan, kuinka pitkiä valoisaat ja pimeät jaksot kokeessa olivat. Suomenlahdella vallitsevissa olosuhteissa rakkolevän kompensatio-

pisteeksi on määritetty 25–35 mmol m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup> (Bäck & Ruuskanen 2000). Laboratoriossa mitatut kompensatiopisteet eivät kuitenkaan ole suoraan sovellettavissa levän kasvun tai maksimikasvusyvyiden arviointiin, sillä luonnossa stressiä ja energiankulutusta aiheuttavat muun muassa mekaaninen kulutus ja laidunnus (Markager & Sand-Jensen 1992). Lisäksi luonnossa makrolevyhteisöjen makrofytyyksilöt varjostavat toisiaan ja todellinen valontarve on mitattua suurempi (Sand-Jensen ym. 2007). Yleensä laboratoriossa mitattaessa kompensatiopisteet on määritetty inku-boimalla leviä laajan spektrin valossa, kun syvällä vesipatsaassa spektri on kaventunut lähinnä vihreän ja sinisen valon aallonpituusalueelle.

Punalevien minimivalontarve on pienimmillään vihreän valon aallonpituusalueella, ja jotkut punalevät selviävät kun valon määrä pohjalla on ainoastaan 0,1 mmol m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup> (Lüning ym. 1990; Leukart & Lüning 1994). Viher- ja ruskolevät puolestaan kasvavat paremmin valossa, jonka spektri on jakautunut sinisen ja punaisen valon aallonpituusalueelle eli klorofylli-a:n absorptiomaksimien alueelle (Haxo & Blinks 1950; Leukart & Lüning 1994). Valon spektrillä on vaikutusta makrolevien yhteyttämis-tehoon ja kompensatiopisteeseen hämärissä olosuhteissa (Leukart & Lüning 1994), mutta suhteellisen kirkkaassa valossa, 100–200 mmol m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup>, valorajoittunut kasvu riippuu enemmän irradianssista kuin spektrijakaumasta (Ramus 1983; Ramus & Van der Meer 1983).

Valon määrää tietyssä syvyydessä voidaan myös arvioida prosentuaalisena osuutena pinnalle saapuvasta fotosynteettisesti aktiivisesta säteilystä (light percentage depth). Syvimmällä elävät trooppiset makrolevät kykenevät tulemaan toimeen 0,001–0,05 %, syvimmällä esiintyvät yksittäiset kelppiyksilöt 0,6–1,2 % ja kelppivyöhyke noin 4 % pinnalle saapuvasta säteilystä (Lüning & Dring 1979). Veden optinen laatu kuitenkin vaikuttaa paljon siihen, kuinka syvällä laji kykenee kasvamaan ja kuinka hyvin valon määrällä voidaan ennustaa lajin maksimaalista kasvusyvyyttä. Mikäli alueelle on määritetty Jerlovin optisen vedenlaadun luokka, voidaan mak-

rolevien maksimikasvusyvyys arvioida karkeasti (Lüning & Dring 1979). Lüning ja Dring (1979) määrittivät kelpien alakasvurajan keskimääräisen fotosynteettisesti aktiivisen säteilyn määräksi 0,7 % pinnalle saapuvasta valosta.

Markager ja Sand-Jensen (1992) kokosivat kirjallisuudesta levien maksimikasvusyvyys suhteessa pohjalle saapuvan valon osuuteen pinnalle saapuvasta säteilystä. Ylin vyöhykealaraja oli suurilla ruskolevilla syvyydessä, jossa pinnalle saapuvasta valosta oli jäljellä 0,12–1,5 %. Lehtimäiset makrolevät kasvoivat maksimissaan syvyydessä, jossa pinnalle saapuvasta valosta pohjalle tunkeutui 0,002–0,22 %. Syvimällä kasvavat kalvomaiset levät kykenivät tulemaan toimeen 0,0005 % pinnalle saapuvasta valosta. Markager ja Sand-Jensen (1992) kuitenkin toteavat, että pohjalle saapuvan valon osuuden avulla määritetyt maksimikasvusyvytydet eivät ole suoraan verrattavissa absoluuttisiin kompensatiopisteisiin, sillä eri leveyspiireillä kasvavat levät näyttävät tulevan toimeen eri määrillä valoa. Syyksi ilmiölle esitettiin kylmässä vedessä hidastunutta metaboliaa.

### **2.2.3 Muut makrolevien vyöhykkeisyyteen ja maantieteelliseen levinneisyyteen vaikuttavat tekijät**

Itämeren makrolevälajiston monimuotoisuuden ja biomassan maantieteellisen jakautumisen suurin yksittäinen tekijä on suolapitoisuus (Kautsky 1997; Middelboe ym. 1997). Alueellisesti makroleväyhteisön muodostumista ja kehitystä ohjaavat pääasiassa pohjanlaatu, topografia sekä pohjan avoimuus veden liikkeelle (Kautsky & Van der Maarel 1990; Kautsky ym. 1999). Tietyllä paikalla yksittäinen makroleväyhteisöjä ennustava muuttuja on puolestaan syvyys (Kautsky 1997). Syvyys ei kuitenkaan itsessään ole levään suoraan vaikuttava ympäristötekijä, vaan useat ympäristötekijät valo mukaan lukien muuttuvat syvyyden funktiona.

Matalan saliniteetin vuoksi Suomenlahden makroleväyhteisöt ovat lajistoltaan melko



niukkoja verrattuna valtamerien yhteisöihin. Toisin kuin vuorovesialueiden litoraalissa vuorovedettömän Itämeren kaikki makrolevät esiintyvät pääasiassa pysyvästi vedenpinnan alapuolella (Wærn 1952). Makrolevälajiston on aiemmin esitetty vähemmän Ruotsin länsirannikon 154 lajista lounaisen Suomen 31 lajiin (Hällfors ym. 1984), mutta nykytietämyksen mukaan lajistoa on enemmän. Suomessa esiintyy tai on esiintynyt 102 makrolevälajia, joista valtaosa on makeanvedenlajeja (Kostamo, Suomen ympäristökeskus; suullinen tiedonanto). Nielsen ym. (1995) kokosivat Itämeren alueella pohjalla kasvavien makrolevälajien taksonomisen listan alueittain, ja Suomenlahdelta oli havaittu yhteensä 97 makrolevälajia. Nielsenin ym. (1995) listauksessa Suomenlahden alue kattaa myös Viron ja Venäjän rannikot, eikä havaittua lajimäärää ole mahdollista soveltaa suoraan Suomenlahden Suomelle kuuluvalla rannikolla. Suomen merialueilla luontokartoitusta on tehty alueellisesti kattavasti VELMU-ohjelman myötä, mutta kaikkia lajeja tai sukuja, joita Suomessa historiallisen tietämyksen perusteella esiintyy tai on esiintynyt, ei ole kuitenkaan havaittu uudemmissa tutkimuksissa. VELMU:n sukellusinventointien aikana Suomen merialueilla on tehty havaintoja ainakin 43 makrolevälajista (julkaisematon inventointidata), mutta on oletettavissa, että lajeja on olemassa Suomen merialueilla vielä enemmän, mutta kaikkia lajeja ei ole kyetty tunnistamaan.

**Saliniteetti**gradientti on tärkein Itämeren mittakaavassa lajistoon vaikuttava ympäristötekijä (Segerstråle 1969). Suuren vaihtelun Itämeren suolapitoisuuteen aiheuttavat yli 200 Itämereen laskevaa jokea ja Tanskan salmet, jotka rajoittavat vedenvaihtoa Pohjanmeren ja Itämeren välillä. Itämeren murtovedessä mereiset lajit kärsivät hypo-osmoottisesta stressistä valtameriä matalammissa suolapitoisuuksissa, kun taas makeanvedenlajit joutuvat sietämään optimaalista korkeampaa saliniteettia murtovedessä.

Mereiset makrolevät reagoivat matalan suolapitoisuuden aiheuttamaan stressiin vähentämällä osmoottisesti aktiivisia aineita soluistaan tai kasvattamalla solukoko-

aan passiivisesti (Kirst 1990; Lobban & Harrison 1994). Hypo-osmoottinen stressi heikentää makrolevillä fotosynteesin tehoa ja hidastaa kasvua, ja matalassa saliniteetissa leväyksilöt kasvavat pienikokoisemmiksi kuin optimaalisissa olosuhteissa (Kirst 1990). Matala suolapitoisuus voi aiheuttaa ionien tai aineenvaihduntatuotteiden puutosta leväsolussa (Kirst 1990). Saliniteetin aiheuttama stressi voi myös vaikuttaa levän lisääntymismekanismiin rajoittamalla hedelmöittymistä ja gameettien elinkelpoisuutta (Raven 1999; Serrão ym. 1999).

Makrolevän saliniteetin sietokykyä mitataan yleensä levän kasvunopeuden, fotosynteesin määrän tai respiraation avulla tai tutkimalla levän elinkelpoisuutta (Kirst 1990). Lisääntymiskyky ja nuoruusvaiheiden elinkelpoisuus kuitenkin yleensä määrittävät populaation elinkelpoisuuden ja voivat myös olla herkempiä ulkopuolisille stressitekijöille kuin aikuisvaiheet (Wright & Reed 1990; Raven 1999; Steen 2004). Esimerkiksi monet Itämeren levät lisääntyvät matalassa suolapitoisuudessa ainoastaan kasvullisesti (Bergström ym. 2003; 2005; Kostamo & Mäkinen 2006).

**Avoimuudella** yleensä tarkoitetaan rannan alttiutta aallokon kuluttavalle vaikutukselle. Määritelmiä on kuitenkin useita ja avoimuutta kuvaavia indeksejä on kehitetty useita erilaisia. Yleisesti käytettyjä avoimuuden mittareita ovat esimerkiksi tuulen tehollinen pyyhkäisy matka (effective fetch), joka perustuu kaikista suunnista laskettujen mahdollisten tuulelle esteettömien etäisyyksien summaan, ja yksinkertaistettu aaltomalli (SWM, Simplified Wave Model), joka puolestaan voidaan laskea 16 ilmansuunnan tuulen pyyhkäisy matkan ja keskituulennopeuden tulojen summalla (Isæus 2004). Näin lasketut avoimuusindeksit kuvaavat lähinnä aallokon kuluttavaa vaikutusta matalilla rannoilla, eivätkä huomioi syvyyttä mitenkään. Bekkby ym. (2008) paransivat yksinkertaistettua aaltomallia lisäämällä muun muassa syvyyden yhdeksi muuttujaksi avoimuusmalliin.

Sen lisäksi että avoimuus vaikuttaa aallokon mekaaniseen kulutukseen, avoimuusindeksit kuvastavat myös hyvin saariston topografista suojaisuutta, mikä liittyy lähei-

sesti myös vedenkiertoon ja siten myös ravinnepitoisuuksiin alueilla.

Avoimuus muovaa kovien pohjien makroleväyhteisöjä Itämerellä vaikuttaen alueellisesti lajikoostumukseen sekä myös makrolevien syvyysvyöhykkeisyyteen (Kautsky & Van der Maarel 1990; Kiirikki 1996; Bäck & Ruuskanen 2000; Isæus 2004; Eriksson & Bergström 2005a; Rinne ym. 2011). Avoimilla alueilla aaltojen mekaaninen kulutus on suurta ja veden virtaukset vähentävät sedimentaatiota. Avoimilla alueilla makroleviin vaikuttaa myös jään mekaaninen kulutus, kun liikkuvat jäämassat puhdistavat kalliopinnat talvisin makrolevistä, jolloin opportunistiset vuodenaikaiset levät pääsevät kasvamaan monivuotisten levien normaalisti kolonisoimille alueille (Kiirikki 1996). Monivuotisten makroleväyhteisöjen lajiston vaihtelu ja monivuotisten lajien määrä korreloivat positiivisesti avoimuuden kanssa (Rinne ym. 2011; 2014), minkä Rinne (2014) arvioi johtuvan avoimien alueiden sedimentaation aiheuttamien vaikutusten vähenemisestä verrattuna suojaisiin alueisiin.

**Sedimentaatio** vaikuttaa lajien levinneisyyteen, lajiyhteisöihin sekä lajien syvyysvyöhykkeisyyteen etenkin suojaisilla alueilla (Eriksson & Johansson 2005). Sedimentaatio vaikuttaa negatiivisesti etenkin monivuotisiin ruskoleviin, kuten rakkolevään, monien rihmamaisten levien sietäessä sedimentaatiota monivuotisia leviä enemmän (Eriksson & Johansson 2005). Joillain makrolevälajeilla syvyyslevittäytyminen korreloi positiivisesti pohjan jyrkkyyden kanssa, mikä saattaa johtua pienemmästä sedimentaatiosta jyrkillä pohjilla (Kiirikki 1996; Eriksson & Bergström 2005a). Toisaalta liian suuri rinnekulma vaikuttaa negatiivisesti esimerkiksi rakkolevän kiinnittymiseen (Isæus 2004).

Rehevöityminen aiheuttaa sedimentaatiota, mikä johtaa makroleville sopivien kasvualustojen peittymiseen sedimentillä ja levien tukehtumiseen sedimenttikerroksen alle (Berger ym. 2003; Eriksson & Johansson 2003). Kiirikki (1996) havaitsi, että rakkoleväyksilöt pienenevät hitaasti syvyyden kasvaessa, kun esimerkiksi valo on niiden syvyyskasvua rajoittava tekijä, mutta runsaan sedimentaation vaikuttaessa rakko-

levään yksilöt ovat normaalikokoisia kunnes yhtäkkiä katoavat tietyssä syvyydessä kokonaan.

**Lämpötila** vaikuttaa makrolevien elinvoimaisuuteen ja lisääntymiskykyyn ja siten myös niiden levinneisyyteen. Niin kylmä kuin kuumakin rajoittavat makrolevien elinkelpoisuutta; eurytermiset lajit kykenevät sietämään laaja-alaista lämpötilan vaihtelua, kun taas stenotermiset lajit ovat sopeutuneet vain pieneen lämpötilan vaihteluun. Liian kuuma ympäristö voi aiheuttaa levillä proteiinien denaturoitumista tai entsyymien aktiivisuuden lakkaamista. Kylmässä leviä uhkaa lipidien ja solukalvon proteiinien hajoaminen jääkiteiden muodostuessa solun sisällä (Lüning ym. 1990). Jotkut makrolevät kuitenkin sietävät jopa jäätymistä useiden kuukausien ajan (Kanwisher 1957), ja monet levät kykenevät palautumaan lyhytaikaisesta pakasaltistuksesta (Lüning ym. 1990).

Karkeasti jaoteltuna polaaristen levien optimilämpötila kasvuun on 0–10 °C, kylmän vyöhykkeen lajien 10–15 °C, lauhkean / lämpimän vyöhykkeen 10–20 °C ja lämpimän / trooppisen vyöhykkeen 15–30 °C (Lüning ym. 1990). Eri ekotyypeillä voi kuitenkin olla sopeumia eri lämpötiloihin.

Lämpötila vaikuttaa fotosynteesin määrään ja fotosynteesin tehokkuus kaksinkertaistuu lämpötilan noustessa 10 °C, kun valoa ja sidottavissa olevaa hiiltä on riittävästi. Vastaavasti kasvaa myös levien respiraatio (Lüning ym. 1990). Fotosynteesin tehon kasvaminen johtuu lämpötilariippuvaisten entsyymireaktioiden nopeutumisesta lämpötilan kasvaessa (Lüning ym. 1990). Valorajoitteisessa ympäristössä lämpötila ei vaikuta merkittävästi fotosynteesin määrään (Sand-Jensen ym. 2007). Sand-Jensen (2007) kuitenkin huomauttaa, että lämpötila on merkittävä yhteisöissä vaikuttava ympäristötekijä, sillä suurin osa makroleväyhteisöjen fotosynteesistä tapahtuu valosaturoituneissa olosuhteissa.

**Ravinnepitoisuus** vaikuttaa makrolevien levinneisyyteen ja makroleväyhteisöjen

lajistoon (Korpinen ym. 2007). Rehevöityminen aiheuttaa makrofytyyhteisöjen valtalajiston muuttumisen hitaasti kasvavista monivuotisista makrolevistä ja putkilokasveista nopeasti kasvaviin leviin, kuten vuodenaikaisiin makroleviin ja kasviplanktoniin (Duarte 1995). Makrolevät kykenevät sitomaan vesipatsaan epäorgaanista tyyppiä ja varastoimaan sen esimerkiksi proteiineina myöhempää käyttöä varten. Monet Itämeren vuodenaikaiset makrolevät, kuten esimerkiksi viherleväsukujen *Cladophora* ja *Ulva* lajit, voivat esiintyä kausittain massaesiintyminä, sillä ne kykenevät kasvamaan nopeasti optimaalisten olosuhteiden vallitessa (Middelboe & Binzer 2004; Middelboe ym. 2006). Ravinteiden lisääntyminen edesauttaakin vuodenaikaisen makrolevien kasvua, mutta haittaa monivuotisten makrolevien lisääntymistä ja kasvua (Berger ym. 2003; Vogt & Schramm 1991). Rehevöitymisen seurauksena samentunut vesi, vähentynyt valon määrä sekä lisääntynyt sedimentaatio vähentävät monivuotisten makrolevien kiinnittymistä kasvualustaan (Eriksson & Johansson 2003), ja kasvanut epifyyttien määrä varjostaa ja tukahduttaa monivuotisia leviä. Mäkinen (2007) havaitsi ravinteisuuden kasvun lisäävän rakkolevälle haitallisten epifyyttilevien määrää, tosin suoria vaikutuksia ravinnepitoisuuden kasvulla rakkolevään ei ollut havaittavissa. Rinne (2014) havaitsi typpi- ja fosforipitoisuuksien vaikuttavan vain vähän makrolevien levinneisyyksille Saaristomerellä, kun taas syvyyden ja kovan pohjan peittävyuden lisäksi myös avoimuus ja Secchi-syvyys olivat malleissa tärkeitä selittäviä muuttujia etenkin syvällä esiintyvien punalevien kohdalla.

**Bioottiset interaktiot** vaikuttavat makroleväyhteisöissä lajeihin sekä spatiaalisesti että ajallisesti (Middelboe & Binzer 2004; Binzer & Middelboe 2005). Makroleviin kohdistuu kilpailua, kun muut makrofytyt ja sessiilit pohjaeläimet taistelevat esimerkiksi kasvualustasta, ravinteista tai valosta. Lisäksi makrolevät esimerkiksi joutuvat laidunnettavaksi. Selkärangattomien aiheuttaman laidunnuspaineen ja lajien välisen kilpailun onkin esitetty vaikuttavan merkittävästi makroleväyhteisöjen rakenteeseen ja monimuotoisuuteen Itämeressä (Malm ym. 1999; Worm ym. 1999,

2001; Engkvist ym. 2000; Lotze & Worm 2000; Lotze ym. 2001; Hemmi & Jormalainen 2002; Berger ym. 2003; Malm & Kautsky 2003). Veden suuri ravinnepitoisuus vaikuttaa vielä entisestään lisäävän makrolevien soveltuvuutta selkärangattomien laiduntajien ravinnoksi (Hemmi & Jormalainen 2002).

Makrofyyttien välinen kilpailu vähentää yksilölle saapuneen valon määrää, kun kasvillisuus on matalilla pohjilla tiheää (Sand-Jensen ym. 2007). Esimerkiksi ruskoleväyhteisöjen yksilötiheys vaikuttaa lajin kompensatiopisteeseen sekä fotosynteesin tehoon (Binzer & Sand-Jensen 2002). Rakkoleväyhteisöissä suurten rakkoleväyksilöiden aiheuttama varjostus vaikuttaa negatiivisesti myös nuorten rakkoleväyksilöiden kasvuun (Eriksson ym. 2006). Tiheässä kasvustossa yhteisön yhteenlaskettu fotosynteesin kokonaistuotantokyky ei saturoidu varjostusefektin vuoksi, vaikka yhteisön ylimpiin osiin saapuva valo aiheuttaisi fotosynteesin saturoitumisen kirkkaustensa vuoksi. Binzer ja Sand-Jensen (2002) huomasivat myös, että *Fucus serratus* -ruskolevän kompensatiopiste oli tiheässä yhteisössä huomattavasti suurempi kuin yksittäin esiintyvillä sekovarren osilla ( $67\text{--}175 \text{ mmol m}^2 \text{ s}^{-1}$  ja  $22 \text{ mmol m}^2 \text{ s}^{-1}$ ).

#### 2.2.4 Tutkimuslajina rakkolevä (*Fucus vesiculosus* L.)

Suomen rannikolla hauru<sup>2</sup> (*Fucus* spp.) on merkittävin monivuotinen laajan vyöhykkeen kalliopohjille muodostava ruskoleväSuku. Haurut ovat monivuotisina kalliopohjille selkeän vyöhykkeen muodostavina avainlajeina tärkeitä monimuotoiselle ekosysteemille Itämeressä (Kautsky & Kautsky 2000). Haurut ovat myös varsin kattavasti tutkittuja ekologisen tärkeytensä vuoksi ja niistä on julkaistu yli 1500 tieteellistä julkaisua viimeisten vuosikymmenten aikana (Wahl ym. 2011).

---

<sup>2</sup>Asiantuntijaryhmä nimesi Suomessa esiintyvät makrolevät ja nimet tullaan julkaisemaan vuoden 2016 aikana (Kostamo, Suomen ympäristökeskus; suullinen tiedonanto). *Fucus*-suvun uusi suomenkielinen nimi on hauru, ja rakkolevä (*Fucus vesiculosus*) sai viralliseksi nimekseen rakkohauru. Aiemmin pikkuhauruna tunnettu *Fucus radicans* puolestaan nimettiin itämerenhauruksi. Tässä tutkimuksessa rakkohaurusta käytetään kuitenkin vakiintunutta nimeä rakkolevä.

Hauruista Suomenlahdella esiintyy nykyisen tietämyksen mukaan ainoastaan rakkolevä (*Fucus vesiculosus* L.), jonka levinneisyys kattaa koko Itämeren lukuun ottamatta Perämeren, jossa yleisenä esiintyvä hauru on Itämerelle endeeminen itämerenhauru (*Fucus radicans*). Itämeren ulkopuolella rakkolevä esiintyy lähes yhtenäisenä vyöhykkeenä Viananmereltä Skandinavian pohjois- ja länsirannikoiden kautta Ranskan eteläosiin Atlantilla. Lisäksi rakkolevää löytyy Portugalin pohjoisrannikolta, koko Islannin rannikolta sekä Grönlannista ja Pohjois-Amerikan itärannikolta (Lüning ym. 1990). Rakkolevä elää pääsääntöisesti kallio- ja kivipinnoille kiinnittyneenä, mutta kykenee elämään myös sinisimpukan tai soran päälle kiinnittyneenä suhteellisen suojaisilla alueilla. Itämeressä elävän rakkoleväpopulaation optimilämpötila on 4–10 °C, kun se on Irlanninmerellä noin 10 °C tätä suurempi (Nygård & Dring 2008). Rakkolevä sietää kuitenkin hyvin kylmää; Atlantilla rakkolevän kylmänsietokyky vaihtelee kesän -30 °C ja talven -60 °C välillä (Parker 1960).

Rakkolevä, joka on vesipolitiikan puitedirektiivissä määritelty indikaattorilaji ja jonka alakasvurajaa seurataan useassa EU:n jäsenvaltiossa, on mereinen laji, ja se kykenee hyvin esiintymään valtameren suolapitoisuudessa. Matala suolapitoisuus rajoittaa yksilöiden kasvua ja lisääntymistä, ja Suomenlahdella laji elää saliniteetin suhteen levinneisyytensä ääri rajoilla kurottautuen noin 4 psu suolapitoisuusgradientille (Serrão ym. 1996). Laji on kuitenkin sopeutunut matalaan suolapitoisuuteen suhteellisen hyvin, ja Itämeressä kasvavat yksilöt on erotettavissa omaksi ekotyypiksi, joka eroaa geneettisesti ja anatomisesti Atlantilla esiintyvistä yksilöistä (Russell 1985). Itämeren ekotyyppi kykenee lisääntymään ainakin 7–17 psu saliniteetissa (Maczassek & Wahl 2011), ja nykyinen rakkolevän suolapitoisuusrajoittunut levinneisyysalue ulottuu niille alueille, joilla gameetit kykenevät selviytymään osmoottisesta stressistä (Serrão ym. 1996). Nygård ja Dring (2008) huomasivat, että Itämeressä elävällä rakkolevällä fotosynteesi häiriintyy korkeilla irradianssitasoilla herkemmin kuin 35 psu:n saliniteetissa eläneillä yksilöillä Irlanninmeressä.

Haurut ja muut isokokoiset makrolevät joutuvat kestävänsä veden virtausta ja aallokon mekaanista kulutusta. Nietsch (2009) havaitsi avoimilla paikoilla Itämeressä kasvaneiden rakkoleväyksilöiden olevan 30 % kestävämpiä vetolujuudeltaan kuin suojaisilla paikoilla kasvaneet yksilöt. Vastaavasti avoimilla paikoilla rakkolevä kehittää vähemmän kaasurakkuloita kuin suojaisilla alueilla (Burrows & Lodge 1951). Veden liike myös vaikuttaa voimakkaasti haurujen paikalliseen esiintymiseen ja uusien yksilöiden kykyyn kiinnittyä alustaan (Ladah ym. 2003; 2008).

Rohde ym. (2008) esittävät, että rajoittunut kyky varastoida energiaa sekovarten normaalia syvemmällä ja hämärämmässä vaikuttaa levän kykyyn selviytyä pimeästä talvikaudesta. Rakkolevän kasvu on hidasta talvella (Lehvo ym. 2001) ja levän kasvunopeus ei riitä korjaamaan laidunnuksen tai mekaanisen kulutuksen aiheuttamia vaurioita. Rakkolevän kasvussa on havaittavissa kasvupiikki myöhäiskevällä ja kaksi hitaan kasvun vaihetta aikaisin keväällä ja syksyllä (Alexandridis ym. 2012).

Heikossa valossa rakkolevän kyky estää epifyyttisten levien ja bakteerien kasvua saattaa heikentyä, minkä seurauksena kontrolloimattomasti lisääntyvä bakteerifilmi kykenee vähentämään käytettävissä olevan valon määrää jopa 90 % muutamassa viikossa (Wahl ym. 2010). Valorajoittuneisuus saattaa lisäksi heikentää rakkolevän kykyä puolustautua kemiallisesti laidunnukselta, mikä lisää siirujen aiheuttamaa laidunnuspainetta (Weinberger ym. 2011). Vähäinen valon määrä ja rakkolevän pinnalla kasvavat bakteerit ja levät vaikuttavat yhdessä additiivisesti rakkolevään ja voivat madaltaa levän kompensaatiosyvyyttä (Rohde ym. 2008).

Valon määrä ja kasviplanktonin aiheuttama varjostus vaikuttivat Alexandridiksen ym. (2012) kehittämässä mallissa eniten rakkolevän kasvunopeuteen ja syvyyslevittäytymiseen. Erikssonin ym. (2005b) mukaan hauruvyöhykkeen yläkasvurajaa kuvaa parhaiten effective fetch -avoimuusindeksi. Vedenkirkkausindeksi, joka on laskettu avoimuusindeksistä, korreloi puolestaan voimakkaasti rakkolevän alakasvurajan kanssa, mikä vahvistaa myös Bäckin ja Ruuskasen (2000) havaintoa siitä, että rakko-



levän alakasvurajaa Suomenlahdella ohjaa voimakkaasti levän kompensointiopisteen mukainen minimivalontarve.

Rakkolevä elää makroleväyhteisöissä, jossa lajiin vaikuttavat abioottisten ympäristötekijöiden lisäksi useat mikro- tai makrotason epifyytiset levät, kilpailu sessiilien pohjaeläinten ja yksi- ja monivuotisten makrolevien kanssa sekä laidunnus. Wahl ym. (2011) mukaan päällekkäin kasautuvat lukuisat bioottiset stressitekijät vaikuttavat rakkolevään samaan aikaan eivätkä esimerkiksi sulje toisiaan pois vaikutuksia lieventäen.

Laidunnus on merkittävä rakkolevään vaikuttava tekijä. Siirat ja pienissä määrin myös katkat ja kotilot laiduntavat rakkolevää ja voivat vaikuttaa kaikkiin elinkierroksen vaiheisiin (Long ym. 2007; Dethier & Williams 2009). Idotea-suvun siirat kykenevät jopa hävittämään *Fucus*-populaation paikallisesti (Engkvist ym. 2000). Toisaalta siirojen esiintyminen on alueellista (Korpinen & Jormalainen 2008) ja siirojen aiheuttama laidunnuspaine vaihtelee kausittaisesti pohjoisella Itämerellä (Kotta ym. 2006). Talvisin siirat eivät ole aktiivisia, minkä vuoksi laidunnuspaine on pieni, ja alkukesästä laidunnuspaine pysyy matalana, koska siirojen esiintymistiheys on matala. Loppukesällä laidunnuspaine kasvaa, jolloin myös nuoria siiroja esiintyy paljon (Engkvist ym. 2000; Korpinen ym. 2010).

Rakkolevä joutuu kilpailemaan valosta niin muiden rakkoleväyksilöiden kuin seko-varren päälle kiinnittyneiden epibionttisten levien kanssa (Creed ym. 1996; Karez 2003a, 2003b). Rakkolevä altistuu myös muiden eliöiden tuottamille myrkyille. Esimerkiksi joidenkin sinilevien tuottama, myrkyllinen nodulariini imeytyy rakkolevään solukkoon ja aiheuttaa levälle oksidatiivista stressiä (Pflugmacher ym. 2007).

Sen lisäksi, että lukuisat ympäristötekijät ja bioottiset interaktiot vaikuttavat yksinään rakkolevään levinneisyyteen ja elinvoimaisuuteen, näiden tekijöiden yhteisvaikutukset voivat olla vieläkin merkittävämpiä lajin kannalta kuin tekijät yksittäin

tarkasteltuina. Wahl ym. (2011) huomasi paikallistason olosuhteiden ja paikallisen sopeutuman stressitekijöihin vaikuttavan niin rakkolevän yksittäisten ympäristötekijöiden sietokykyihin kuin myös eri ympäristötekijöiden yhteisvaikutukseen. Yleensä abioottiset ympäristötekijät ovat additiivisia eli niiden lajia kuormittavat vaikutukset kasaantuvat (Wahl ym. 2011). Esimerkiksi matala saliniteetti ja alhainen ravinnepitoisuus yhdessä heikentävät rakkolevän elinvoimaisuutta additiivisesti (Nygård & Dring 2008). Vastaavasti biofilmin kehittyminen lämpimässä ympäristössä voimistuu valon vähentyessä (Wahl ym. 2010), mikä edelleen vaikuttaa rakkolevän valonsaantiin.

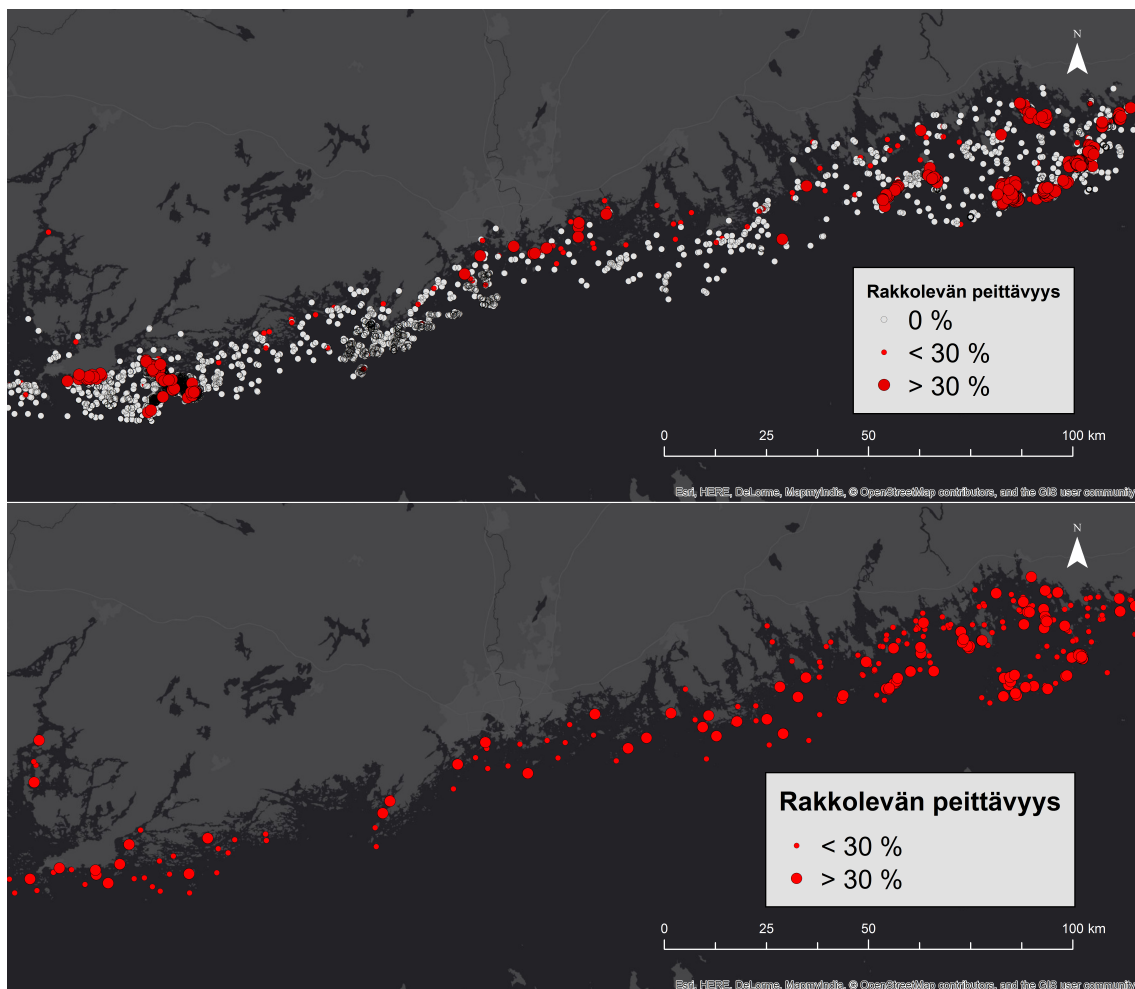
Rakkolevä on vähentynyt ja sen alakasvuraja on noussut huomattavasti 1900-luvun loppupuoliskon aikana (Kautsky ym. 1986; Vogt & Schramm 1991; Eriksson ym. 1998), ja kaventunut esiintymisvyöhyke on säilynyt vielä 2000-luvun alkupuolella-kin (Torn ym. 2006), minkä epäillään johtuvan pääosin rehevöitymisestä (Eriksson ym. 1998; Torn ym. 2006). Rakkolevän levinneisyyttä ja kasvua rajoittaviksi tekijöiksi on esitetty muun muassa sameutta (Kautsky ym. 1986), sedimentaatiota (Eriksson & Johansson 2003), laidunnusta (Kangas ym. 1982) ja kilpailua rihmalevien ja sinisimpukan (*Mytilus trossulus* x *edulis*) kanssa (Vogt & Schramm 1991). Rehevöityminen vaikuttaa kaikkiin näihin tekijöihin joko suoraan tai välillisesti.

Rehevöitymisen myötä pohjalle kulkeutuneen valon määrä on vähentynyt (Sanden & Håkansson 1996) ja sedimentaatio on kasvanut (Jonsson & Carman 1994), mikä on vaikuttanut rakkolevän kasvusyvyysvyöhykkeeseen (Torn ym. 2006). Rakkolevän syvyysvyöhykkeisyyden ei kuitenkaan ole havaittu seuranneen suoraan mitattuja ravinne- tai valotasojen 1990- ja 2000-luvuilla (Torn ym. 2006). Sedimentaatio ja pohjalla oleva irtonainen sedimentti vaikuttavat rakkolevävyöhykkeen alarajan syvyyteen rajoittamalla nuorten rakkoleväyksilöiden kiinnittymistä ja kasvua (Eriksson & Johansson 2003; Eriksson & Bergström 2005b). Joidenkin 2000-luvulla tehtyjen tutkimusten perusteella suurin yksittäinen makrolevän alakasvurajaa määrittävä tekijä on kui-

tenkin valon määrä (Bäck & Ruuskanen 2000; Eriksson & Bergström 2005a), ja valon vaimenemiskertoimen kasvamisen Itämerellä on uskottu vaikuttaneen rakkolevän pienentyneeseen maksimikasvuvyyteen (Kautsky ym. 1986; Eriksson ym. 1998).

### **2.2.5 Rakkolevän levinneisyys Suomenlahdella**

Rakkolevää on havaittu Suomenlahdella lähes koko rannikolla sukeltaen vuosien 2007–2014 ja videoiden vuosien 2005–2014 aikana (kuva 1). Havainnot painottuvat läntisellä Suomenlahdella Hankoniemen ja Jussarön eteläpuolisiin merialueisiin ja itäisellä Suomenlahdella havaintoja on runsaasti etenkin ulkosaaristosta itäisen Suomenlahden kansallispuiston alueelta. Rakkolevää on havaittu vain muutamilta paikoilta Porkkalanniemen etelä- ja länsipuolelta. Havaintoja rakkolevästä ja VELMU:n määrittelemästä rakkolevävyöhykkeestä (30 % kokonaispeittävyys) käytettiin rakkolevämallien kalibrointiin ja evaluointiin.



**Kuva 1.** Rakkolevähavainnot sukelluslinja- ja drop-videomenetelmien avulla kartoitettuna. Ylemmässä kuvassa on esitetty sukeltamalla tehdyt havainnot ja alemmassa kuvassa videoista havaitut rakkolevät.

### 2.3 Lajien levinneisyyden kuvaaminen ja ennustaminen

Ekologisessa tutkimuksessa lajien esiintyvyyttä ja yhteisörakenteita tutkitaan usein lajien levinneisyysmalleilla (Species Distribution Models, Ecological Niche Models tai Habitat Suitability Models). Näiden lajimallien tarkoitus on kuvata lajin mahdollista levinneisyyttä uusilla alueilla tai pyrkiä kuvaamaan näytteenotolta katveeseen jääneet alueet, joilla lajia todennäköisesti elää. Mallit pohjautuvat teorioihin siitä, miten ympäristötekijät vaikuttavat lajin tai lajiyhteisön levinneisyyteen (Guisan & Zimmermann 2000). Useimmat levinneisyysmallit nojaavat kuitenkin ekologisen lokeron käsitteeseen (Austin 2002; Araújo & Guisan 2006) ja pyrkivät esittämään

alueita, jotka täyttävät lajin vaatiman ekologisen lokeron ympäristövaatimukset.

Ympäristötekijöiden voidaan katsoa muodostavan  $n$ -tekijän hyperavaruuden, jonka sisällä laji kykenee elämään. Peruslokerossa (fundamental niche), joka ei huomioi lajia rasittavaa kilpailua, laji kykenee elämään ja lisääntymään. Toteutunut ekologinen lokero sisältää myös kilpailun tuoman rasisitteen ja käytännössä luonnossa havaitut vasteet ympäristömuuttujiin ilmentävät toteutunutta ekologista lokeroa.

Lajimalleissa hyödynnetään erilaisia tilastollisia mallinnusmenetelmiä, jotka pohjautuvat kentällä tehtäviin lajihavaintoihin (Franklin 2010). Mallit harvoin pyrkivät selittämään lajien levinneisyyttä tai luotuja hypoteeseja, vaan ennustamaan lajin todennäköisen spatiaalisen ekologian. Näin ollen mallin ennustuskyky on yleensä tärkeämpi ominaisuus kuin mallin selitysaste (Hijmans 2012).

Mallityypit voidaan jakaa kolmeen luokkaan: 1) yksinkertaisiin lajiaineiston profiloituihin ympäristömuuttujia-aineistojen avulla perustuviin malleihin, 2) regressioon perustuviin malleihin sekä 3) koneoppimismalleihin. Profiloitutekniikoihin perustuvissa malleissa luokitellaan lajiaineisto ympäristömuuttujien mukaan tai laskeaan ympäristömuuttujien avulla etäisyyksiä tunnettuihin havaintokohteisiin. Regressioon perustuvat mallit sovittavat yksinkertaisia funktioita tai tietyillä väleillä määriteltyjen funktioiden summia ympäristömuuttujavasteiden muodostamaan pistepilveen hyödyntäen esimerkiksi yleistettyä lineaarista regressiota (Generalized Linear Model, GLM) tai yleistettyä additiivista mallia (Generalized Additive Model, GAM). Koneoppiminen perustuu siihen, että malli pyrkii hahmottamaan opetusaineistosta, kuinka selitettävä muuttuja korreloi selittävien muuttujien kanssa, ja minimoimaan siirtofunktion virheen esimerkiksi iteroimalla funktion residuaalitermejä lukuisia kertoja ja parantamalla samalla funktion sovitusta (Austin 2002; Franklin 2010). Koneoppimismalleja voidaan tuottaa lukuisilla erilaisilla tekniikoilla.

Selittävät muuttujat, jotka ovat yleensä mitattuja tai mallinnettuja ympäristömuut-

tujia, ovat spatiaalimallissa yleensä paikkatietomuodossa rasteritasoina, jolloin jokaiseen mallinnettavaan pikseliin voidaan lukea havaintoa vastaavien ympäristömuuttujien arvot mallinnuksen alussa. Taustamuuttujat voivat olla joko suoria tai epäsuoria. Suorat ympäristömuuttujat, esimerkiksi makrofyytin fotosynteesin tehokkuutta säätelevä valon määrä, vaikuttavat lajiin suoraan. Epäsuorat muuttujat puolestaan vaikuttavat muihin ympäristötekijöihin, jotka puolestaan vaikuttavat lajiin (Austin 1980). Esimerkiksi syvyys ei itsessään vaikuta makrofyyttien kasvuun, vaan syvyyden funktiona muuttuvat muun muassa valon määrä ja aallokon mekaaninen kulutus, jotka puolestaan vaikuttavat suoraan lajiin. Austin (1980), Austin ym. (1985) ja Austin ja Smith (1990) määrittelivät ympäristömuuttujat kolmeen luokkaan: kulutettavissa oleviin resurssitekijöihin, suoriin ympäristömuuttujiin ja epäsuoriin ympäristömuuttujiin. Suorat muuttujat eivät määritelmän mukaan ole kulutettavissa olevia resursseja. Epäsuorat tekijät puolestaan ovat yleensä helposti mitattavissa ja ne korreloivat voimakkaasti havaittujen lajivasteiden kanssa, mutta ne ovat yleensä yhdistelmä erilaisia resurssitekijöitä ja suoria ympäristömuuttujia. Ympäristömuuttujien valinnassa onkin kiinnitettävä huomiota siihen, kuinka muuttujat vaikuttavat lajin kokemaan ympäristöön fysiologisella tai ekologisella tasolla (Franklin 2010).

Laadukas ja tarkka ympäristömuuttujatieto on levinneisyysmallinnuksessa tärkeää. Epätarkka aineisto vaikeuttaa todellisten, pienten habitaattien löytämistä laajojen epäsuotuisien alueiden keskeltä (Guisan & Zimmermann 2000). Toisaalta laajojen alueiden kartoittaminen suurella tarkkuudella on kallista ja työlästä. Lajimallinnuksessa on myös tehtävä valinta perspektiivistä, jota halutaan painottaa. Malli voi olla analyttinen, jolloin se on yleistettävä ja tarkka, mutta tällöin mallin realismi kärsii. Vastaavasti empiirinen malli voi olla realistinen ja tarkka, mutta ei hyvin yleistettävissä. Mekaaninen malli puolestaan on realistinen ja yleistettävä, joskaan ei kovin tarkka. Mallinnuksessa ei ikinä voida saavuttaa kaikkia kolmea edellä mainittua ulottuvuutta, vaan on valittava, mistä ollaan valmiita tinkimään (Levins 1966;

Guisan & Zimmermann 2000).

Lajimallin kehitys alkaa mallin käsitteellisellä hahmotelmalla, joka perustuu kirjallisuuteen ja kentältä kerättyyn tietoon lajin ympäristövasteista ja lajin levinneisyyteen muuten vaikuttavista tekijöistä. Tämän jälkeen suunnitellaan ja toteutetaan näytteenotto sekä kehitetään tilastollinen malli valittua menetelmää käyttäen. Yleensä aineisto jaetaan kahtia, jolloin mallin kalibroimiseen käytetään osa havainnoista ja loppuja havaintoja käytetään mallin evaluoinnissa (Franklin 2010).

Levinneisyysmallien ennustuskykyä voidaan evaluoida testaamalla mallin paikkansa pitävyyttä testausdatalla (Fielding & Bell 1997). Ristivalidointi testiaineistolla, joka usein on otos mallin rakentamiseen käytetystä aineistosta, on laajalti käytetty menetelmä, vaikka sillä on heikkoutensa (Hijmans 2012). Esimerkiksi mallin luomiseen käytetty data ja evaluointiin käytetty testidata ovat yleensä voimakkaasti autokorrelloituneita, sillä vierekkäisten mittauspisteiden taustamuuttujien arvot ovat yleensä korrelloituneita. Mitä lähempänä testipiste on mallin opetusapistettä, sitä samankaltaisemmat ympäristöolot pisteillä on, mistä seuraa suurempi ennustettu soveltuvuus elinympäristöksi (Segurado ym. 2006; Veloz 2009). Ristivalidointia kuitenkin käytetään, sillä usein muuta aineistoa ei ole saatavilla. Levinneisyysmallien taustamuuttujat ovat yleensä ilmasto- tai ympäristömuuttujia.

Mallien laatua voidaan arvioida esimerkiksi määrittämällä mallin selitysaste, joka ilmaisee, kuinka suuren osan selitettävän muuttujan vaihtelusta malli kykenee selittämään käytettyjen selittävien muuttujien avulla. Selitysasteen ulkopuolinen osuus kuvaa selittävän muuttujan vaihtelua, joka on joko satunnaista tai riippuu muista kuin käytetyistä taustamuuttujista, esimerkiksi bioottisista interaktioista. Mallia voidaan lisäksi evaluoida lukuisilla eri menetelmillä. Evaluoinnissa määritetään opetusaineistosta erillisen, mielellään täysin itsenäisen, evaluointiaineiston avulla, kuinka hyvin tuotettu malli kykenee ennustamaan evaluoinnissa käytetyn aineiston vasteen.

Binäärisiä presence-absence-malleja arvioidaan yleensä virhematriisin avulla (kuva 2). Positiivinen ennustuskyky kuvaa, kuinka suuri osuus positiivisiksi ennustetuista arvoista on todellisuudessa positiivisia. Vastaavasti negatiivinen ennustuskyky kuvaa oikein ennustettujen absence-luokkien osuutta ennustetuista arvoista. Herkkyys kuvaa suhdetta, kuinka hyvin positiiviseksi havaittu arvo ennustetaan oikein. Vastaavasti tarkkuus kuvastaa, kuinka hyvin negatiiviseksi havaittu arvo kyetään ennustamaan oikein. True Skill Statistic (TSS) on osoittautunut hyväksi, jopa yleisesti käytettyä kappa-indeksiäkin paremmaksi, menetelmäksi arvioida mallin soveltuvuutta (Allouche ym. 2006). TSS lasketaan herkkyyden ja tarkkuuden avulla ja se saa arvoja väliltä  $-1-1$ . Negatiiviset arvot tarkoittavat mallin ennustuskyvyn olevan sattumaa vastaava ja arvo 1 edustaa täydellistä mallia. Aiemmat tutkimukset ovat luokitelleet mallit kolmeen luokkaan TSS:n perusteella (Jones ym. 2010; Rinne ym. 2014): hyvät mallit ( $TSS > 0,6$ ), kohtalaiset ja tyydyttävät mallit ( $0,2 < TSS < 0,6$ ) ja huonot mallit ( $TSS < 0,2$ ).

		Havaittu arvo			
		1	0		
Ennustettu arvo	1	A	B	Positiivinen ennustuskyky	A / (A+B)
	0	C	D		
		Herkkyys A / (A+C)	Tarkkuus D / (B+D)		

Herkkyys + tarkkuus - 1

**Kuva 2.** Virhematriisi, jossa ennustettujen ja havaittujen arvojen yhteys on esitetty lukumäärinä A-D. Virhematriisin avulla voidaan laskea tunnuslukuja, joiden perusteella mallia voidaan arvioida. (muokattu mukailen (Fielding & Bell 1997; Allouche ym. 2006))

Mallien suoriutumista voidaan myös kuvata ROC-käyrän (Receiver Operating Characteristic) avulla. ROC-kuvaajassa piirretään herkkyys tarkkuuden funktiona, ja käyrän alle jäävää pinta-alaa (Area Under Curve, AUC) voidaan käyttää mallin erottelukyvyn mittarina. Pinta-ala täydellisellä mallilla on 1, ja pinta-ala 0,5 kuvaa täysin sattumanvaraista mallia.



### 3 Aineistot ja menetelmät

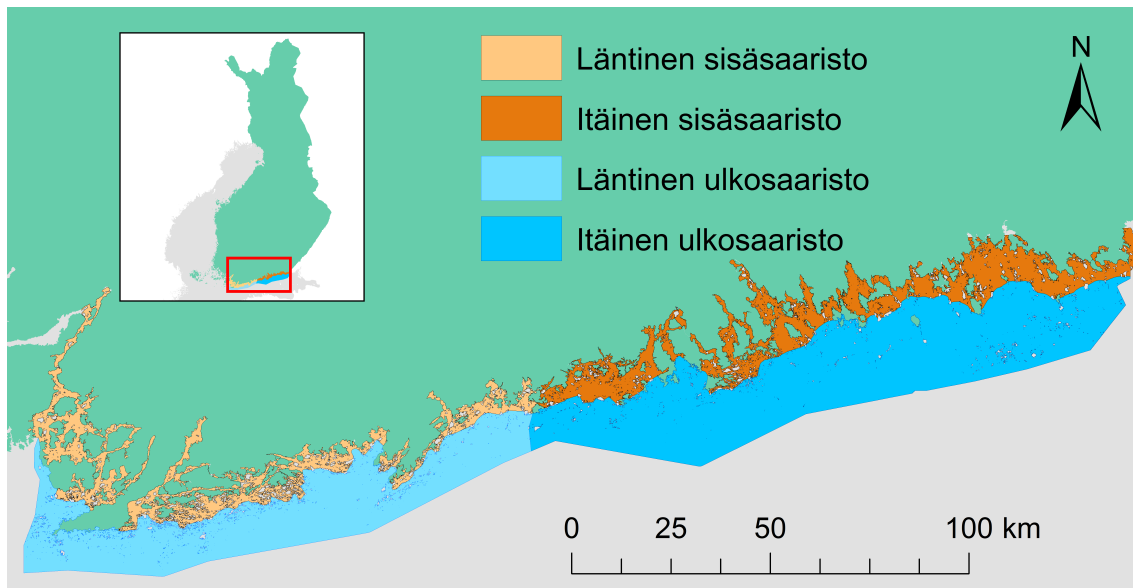
#### 3.1 Tutkimusalue

Tutkimusalueeksi päätettiin valita runsaan ympäristömuuttuja- ja lajistokartoitustiedon vuoksi Suomenlahden Suomen merialueeseen kuuluva osa, joka jaettiin vesipolitiikan puitedirektiivin saaristovyöhykejaon mukaisesti sisä- ja ulkosaaristoon (kuva 3). Lisäksi itäinen ja läntinen Suomenlahti erotettiin toisistaan Helsingin kohdalla. Vesipolitiikan puitedirektiivin mukainen vyöhykejako erottaa itäisen Suomenlahden lounaisesta ulko- ja sisäsaaristosta Porkkalanniemen kohdalla. Tämä raja päätettiin kuitenkin siirtää Helsingin edustalle, jotta tutkimusalueet saatiin rajattua mahdollisimman samankokoisiksi. EEZ-alue päätettiin jättää tutkimusalueista pois makroleville liian suuren syvyyden ja puutteellisen lajistokartoitustiedon vuoksi.

Suomenlahden läntinen sisäsaaristo kattaa suojaisan saariston Halikonlahdesta<sup>3</sup> Helsingin edustalla sijaitsevaan Santahaminaan. Itäinen sisäsaaristo puolestaan sijoittuu Helsingin ja Virolahden välille. Läntinen ulkosaaristo kattaa avoimet merialueet Hangon länsipuolelta Helsingin edustalle ja itäinen ulkosaaristo Helsingin edustalta Virolahden edustalle.

---

<sup>3</sup>Saaristomereen kuuluva Halikonlahti päätettiin ottaa tutkimuksessa mukaan osaksi läntisen Suomenlahden sisäsaaristoa tarpeeksi laajan vyöhykkeen muodostamiseksi läntisen sisäsaariston tutkimusalueelle.



**Kuva 3.** Tutkimusalue Suomenlahdella jaettuna sisä- ja ulkosaaristoon vesipolitiikan puitedirektiivin saaristovyöhykkejaon mukaisesti.

## 3.2 Aineistot

### 3.2.1 Aineistolistaus ja kirjoittajan kontribuutio

Tutkimuksessa hyödynnetään runsaasti paikkatietoaineistoa. Osaa aineistosta käytetään analyyseissä sellaisenaan, kun taas osaa on työstetty halutun lopputuloksen saamiseksi. Työssä on esitelty aineistojen taustat myös niille aineistoille, joita on hyödynnetty ilman muokkauksia. Sekaannusten välttämiseksi ohessa listataan kaikki lähtöaineistot, joiden tuottamiseen kirjoittaja ei ole osallistunut. Vastaavasti kaikki tekstissä esitetyt työvaiheet, jotka eivät koske lähtöaineistojen tuottamista, ovat kirjoittajan henkilökohtaisesti tekemiä.

Tutkielman lähtöaineistot ovat:

- Eufoottinen syvyys -tuote MERIS-satelliittikuvista touko–syyskuulta vuosilta 2003–2011 resoluutiolla 300 metriä (Suomen ympäristökeskus)
- Syvyysmalli (VELMU)
- Pinnanläheinen saliniteetti -malli (VELMU)
- Syvyyden huomioiva avoimuus -malli (VELMU)
- Rantaviiva-aineisto vuodelta 2010 (Maanmittauslaitos)

- Vesipolitiikan puitedirektiivin merialuejako (HELCOM)
- Sukelluslinjat (VELMU)
- Drop-videot (VELMU)
- Ravinnepitoisuudet vuosilta 2011–2014 (Suomen ympäristökeskus)
- HIRLAM-säämallin globaali säteily 12 tunnin jaksoissa vuodelta 2012 (Ilmatieteenlaitos)
- Merivedenkorkeus havaintoasemilla päiväkohtaisesti vuosilta 2007–2014 (Ilmatieteenlaitos)

### 3.2.2 Syvyysmalli

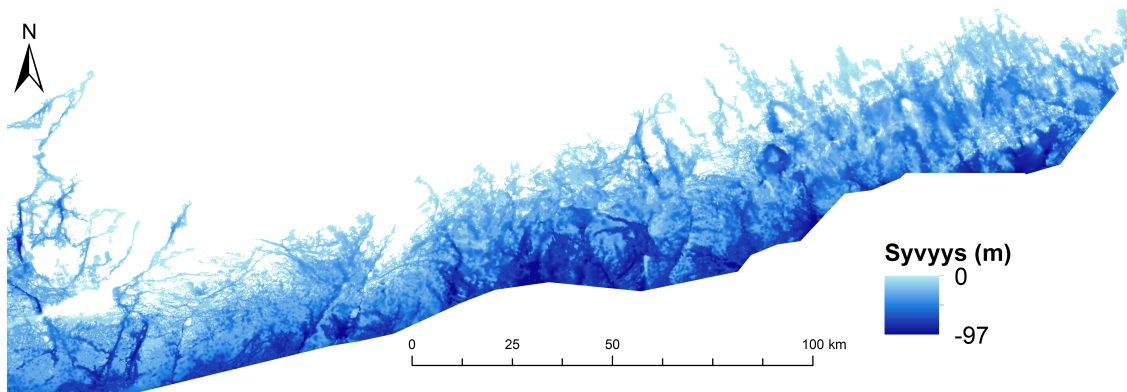
Jokaiselle tutkimusalueelle laskettiin ArcMap 10.2.2 -ohjelmiston (Esri 2013) avulla meripinta-ala ja rantaviivan pituus Maanmittauslaitoksen vuoden 2010 rantaviiva-aineistoa hyödyntäen sekä keskisyvyudet (taulukko 1) VELMU-syvyysmallista. Sisäsaaristojen meripinta-alat olivat ulkosaariston meripinta-aloja pienemmät, mutta vastaavasti rantaviivan pituudet olivat sisäsaaristossa ulkosaaristoa suuremmat. Keskisyvyys oli sisäsaaristossa ulkosaaristoa pienempi.

**Taulukko 1.** Tutkimusalueiden ominaisuuksia

	Läntinen sisäsaaristo	Läntinen ulkosaaristo	Itäinen sisäsaaristo	Itäinen ulkosaaristo
Meripinta-ala (km <sup>2</sup> )	749,4	1717	1066	2654
Rantaviivan pituus (km)	3979	1241	3538	886,1
Keskisyvyys (m)	6,7	21	7,6	24

Syvyystietoa tarvitaan, jotta voidaan määrittää irradianssin suuruus eri syvyyksillä sekä eufoottisessa kerroksessa sijaitsevien pohjien laajuus ja sijainti. Suomen merialueiden julkinen syvyysaineisto on varsin karkeaa ja epätarkkaa, eikä Liikenneviraston keräämää tarkkaa syvyystietoa saa Suomen lain mukaan julkaista sellaisenaan. Tämä asettaa suuria haasteita matalien rantavyöhykkeiden ja lahtien mallintamiselle, sillä juuri näillä alueilla syvyysaineistossa on suuria virheitä.

Tutkimuksessa käytettiin sellaisenaan VELMU-ohjelman kehittämää syvyysmallia (kuva 4: Virtanen<sup>4</sup>), jonka resoluutio on 20 m. Malli on tuotettu koko Suomen rannikolle hyödyntäen Liikenneviraston merikorttiaineiston syvyyskäyriä ja -pisteitä, Baltic Sea Bathymetry Database:n pisteaineistoa EEZ-alueella sekä vedenlaadun seurantapisteiden syvyysmittauksia, jotka on kerätty Hertta-tietokannasta. Syvyysmalli on luotu ArcGIS-ohjelmiston 3D Analyst -työkalupaketin TIN-työkalulla. Merikorttiaineiston peittävyys on heikkoa saarten ja rannikon läheisyydessä sekä EEZ-alueella, minkä vuoksi mallin tarkkuutta on parannettu vedenlaatumittausasemien syvyystiedoilla. Litoraalivyöhykkeen syvyyden mallintamiseksi hyödynnettiin Maanmittauslaitoksen maanpäällistä korkeusmallia (10 m resoluutio), jonka avulla ranta-työhyöhykkeen topografia asetettiin vesirajassa jatkuvaksi.



**Kuva 4.** VELMU-ohjelman syvyysmalli (Virtanen, julkaisematon). Syvyysmalli pohjautuu Liikenneviraston tuottamaan syvyysaineistoon.

### 3.2.3 Eufoottinen syvyys -tuotteet

Tutkimuksessa hyödynnettiin Suomen ympäristökeskuksen kehittämiä eufoottinen syvyys -tuotteita, jotka perustuvat MERIS-satelliittisensorin (Medium Resolution Imaging Spectrometer) täyden resoluution kuviin ja humuspitoisuuden *in situ* -mittauksiin. Satelliittikuvista oli laskettu kokonaiskiintoaine C2R-prosessoria (Doerfer & Schiller 2007) ja klorofylli-a FNU-prosessoria (Schroeder ym. 2007) hyödyn-

<sup>4</sup>Virtanen, E. Syvyys. VELMUn taustamuuttujamallinnus. Suomen ympäristökeskuksen julkaisuja. Julkaistiin VELMU:n karttapalvelussa ([paikkatieto.ymparisto.fi/velmu](http://paikkatieto.ymparisto.fi/velmu)) 28.1.2016.

täen. Lisäksi oli määritetty auringon korkeuskulma. Syöttötiedoista oli laskettu ensin diffuusi vaimenemiskerroin  $K_d$ , jonka avulla oli määritetty eufoottinen syvyys.

Diffuusi vaimenemiskerroin  $K_d$  aallonpituudelle  $\lambda$  voidaan laskea:

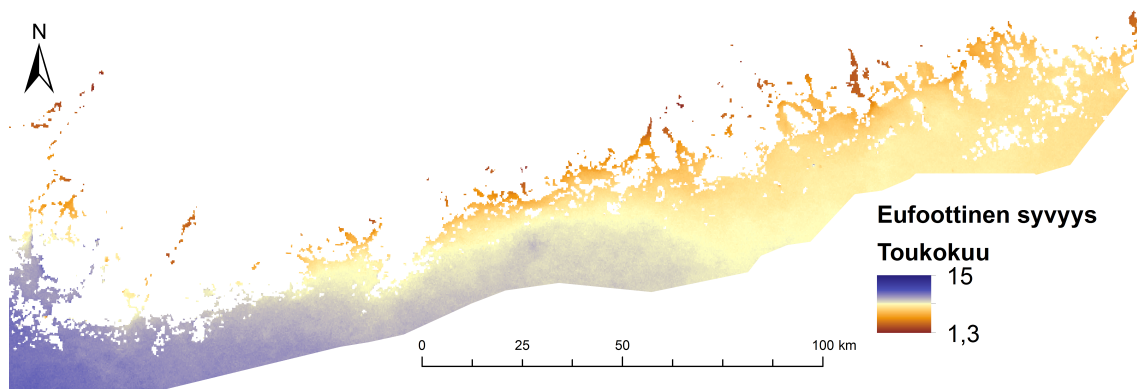
$$K_d(\lambda) = \frac{1}{u_0} \left( a_{\text{Tot}}(\lambda)^2 + (g_1 u_0 - g_2) b_{\text{Tot}}(\lambda) a_{\text{Tot}}(\lambda) \right)^{\frac{1}{2}},$$

missä  $u_0$  on auringon korkeuskulman cosini,  $a_{\text{Tot}}$  on kokonaisabsorptiokerroin,  $b_{\text{Tot}}$  on kokonaissirontakerroin,  $g_1 = 0,425$  ja  $g_2 = 0,190$  (Kirk 1984). Kokonaisabsorptio- ja kokonaissirontakertoimet  $a_{\text{Tot}}$  ja  $b_{\text{Tot}}$  voidaan laskea mitattujen vedenlaatu-tietojen ja spesifisten sironta- ja absorptiokertoimien (Kallio 2006) avulla. Eufoottinen syvyys  $Z_{\text{eu}}$  riippuu diffuusista vaimenemiskertoimesta seuraavasti:

$$Z_{\text{eu}} = \frac{4,6}{K_d(\text{PAR})},$$

missä PAR on fotosynteesistä aktiivinen aallonpituusalue. Kun eufoottinen syvyys lasketaan jokaiselle satelliittikuvan pikselille, saadaan luotua alueellisesti kattava rasteri eufoottisen kerroksen paksuudesta.

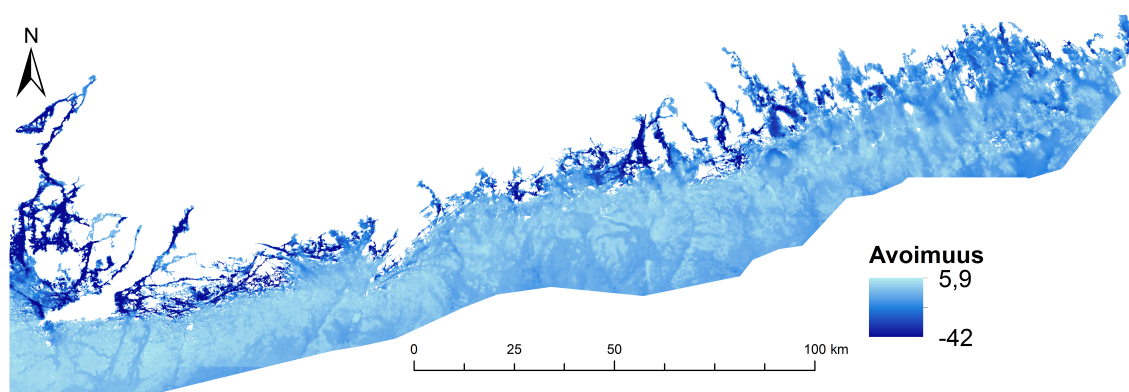
Tässä tutkimuksessa hyödynnetään edellä mainitulla metodilla tuotettuja eufoottisen syvyyden rastereita (kuva 5). Tutkimusajanjaksoksi valittiin touko–syyskuu vuosilta 2003–2011, jolta on saatavilla MERIS-satelliittikuvia. Rastereita on jokaiselta tutkimusvuodelta viideltä kuukaudelta eli yhteensä 45 kappaletta. Tämän lisäksi valmiina tuotteena tutkimuksessa käytetään vuosille 2003–2011 laskettuja kuukausimediaanirastereita, joita on saatavissa touko–syyskuulle.



**Kuva 5.** MERIS-satelliittikuvasta laskettu eufoottisen kerroksen paksuus Suomenlahdella. Rasterin resoluutio on 300 m.

### 3.2.4 Avoimuusrasteri

Tutkimuksessa hyödynnettiin Suomen ympäristökeskuksen kehittämää syvyyden huomioivaa avoimuusmallia (kuva 6: Virtanen<sup>5</sup>), joka perustuu Isæuksen (2004) yksinkertaistettuun pinta-aaltomalliin (SWM) ja johon on lisätty syvyyden vaikutus Bekkbyn ym. (2008) SWM(d)-mallia mukailleen.



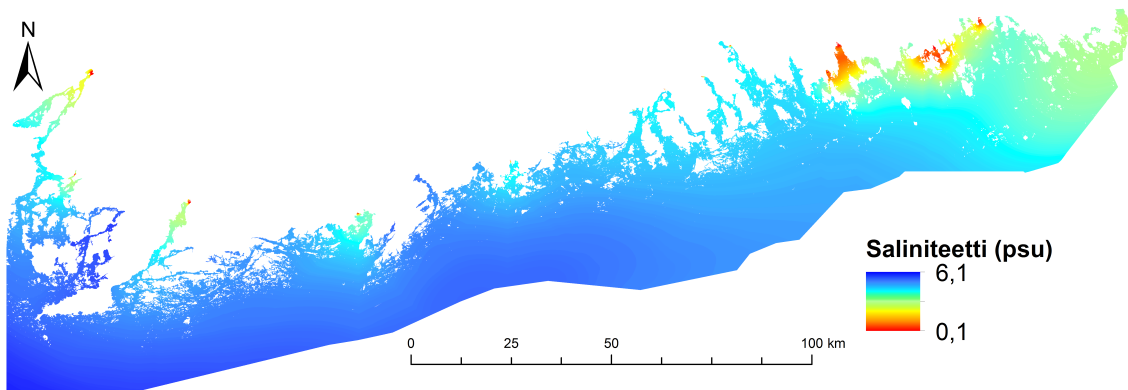
**Kuva 6.** VELMU-ohjelman syvyyden huomioiva avoimuusmalli (Virtanen, julkaisematon).

<sup>5</sup>Virtanen, E. Syvyyden huomioiva ekspositio. VELMUn taustamuuttujamallinnus. Suomen ympäristökeskuksen julkaisuja. Julkaistiin VELMU:n karttapalvelussa 28.1.2016.

### 3.2.5 Saliniteettirasteri

Suomenlahden pohjoisosan veden suolapitoisuus vaihtelee itäisen Suomenlahden noin 4 promillesta läntisen Suomenlahden noin 7 promilleen (Alenius ym. 1998). Vuodenaikainen saliniteetin vaihtelu on kuitenkin suhteellisen pientä.

Tutkimuksessa käytettiin yhtenä selittävänä ympäristömuuttujana pinnanläheistä suolapitoisuutta (Virtanen<sup>6</sup>). Rasteri (kuva 7) on osa Suomen ympäristökeskuksen VELMU-ohjelman mallinnuksen apuna käytettäviä taustamuuttujarastereita. Pinnanläheinen saliniteetti on mallinnettu 20 m resoluutiolla GAM-mallien avulla jokien purkupisteitä ja virtaamatietoja vuosilta 2000–2013 hyödyntäen. Tutkimuksessa käytettiin valmista rasteria sellaisenaan rakkolevämallien yhtenä taustamuuttujana.



**Kuva 7.** VELMU-ohjelman pinnanläheinen saliniteetti. (Virtanen, julkaisematon).

### 3.2.6 Ravinnepitoisuusrasterit

Suomenlahden alueelta ei ole saatavilla valmiita ravinnepitoisuuskarttoja, joten tutkimuksessa päädyttiin käyttämään Hertasta poimittuja vedenlaatumittaustietoja ja interpoloimaan mittauspisteiden ravinnepitoisuudet kattamaan koko tutkimusalue.

<sup>6</sup>Virtanen, E. Pinnanläheinen saliniteetti. VELMU:n taustamuuttujamallinnus. Suomen ympäristökeskuksen julkaisuja. Julkaistiin VELMU:n karttapalvelussa 28.1.2016.

Hertasta poimittiin kaikki kokonaistypen ja -fosforin sekä klorofylli-a:n pitoisuudet touko–syyskuun ajalta vuosilta 2011–2014, ja syvyysväliksi valittiin 0–10 m. Klorofylli-a interpoloitiin puolestaan kokoomanäytteenä syvyysväliltä 0–20 m. Näytteenottoasemia koordinaattien mukaan jaettuna oli kokonaisfosforille 301, kokonaistypelle 295 ja klorofylli-a:lle 375 kappaletta. Osa näytteenottoasemista oli seuranta-asemia, joilta oli otettu näytteitä useista eri syvyyksistä ja useina eri ajankohtina, ja joiltain asemilta oli vain yksittäisiä vesinäytteitä. Kaikki ravinnemittaukset kuitenkin niputettiin yhdeksi kokoomanäytteeksi, joka muodostettiin laskemalla keskiarvo kaikista näytteenottoaseman mittauksista. Lasketuista kasvukauden keskimääräisistä ravinnepitoisuuksista syvyydellä 0–10 m interpoloitiin koko tutkimusalueen kattavat ravinnepitoisuusrasterit ArcGIS-ohjelmiston Spline with Barriers -työkalulla käyttäen maa-alueita interpolointia rajaavina reunoina.

### 3.2.7 Sukelluslinjat

VELMU-ohjelmassa lajistotietoa on kerätty laaja-alaisesti kaikkialta tutkimusalueelta, mutta tutkielma keskittyy makrolevävaltaisten, kovien kalliopohjien analysointiin. Makroleväyhteisöjen rakenteen ja vyöhykkeisyyden tarkastelu perustuu VELMU-ohjelman keräämään, paikkatietoon sidottuun aineistoon makrolevien runsaudesta eri merialueilla ja eri syvyyksillä. Lajistotiedon lisäksi aineisto käsittää pistekohtaisen pohjalaatutiedon VELMU:n pohjanlaatuluokituksen mukaisella raekokojaolla. Sukelluslinjat on toteutettu VELMU:n menetelmäohjeistuksen (mm. VELMU 2011, 2012, 2014) mukaisesti vuosien 2007–2014 aikana.

VELMU-ohjelman menetelmäohjeistuksen mukaisesti suoritettussa linjasukelluksessa sukeltaja asettaa 100 m pituisen mittaköyden pohjalle rantaviivaa kohtisuoraan ja arvioi makrolevälajiston sekä sessiilien pohjaeläinten peittävyys sekä pohjanlaadun 4 m<sup>2</sup> tai aiemmin 1 m<sup>2</sup> alalta. Peittävyysarviointeja tehdään 10 m välein, tai mikäli pohjan profiili on jyrkkä ja syvyys muuttuu alle 10 m matkalla 1 syvyysmet-



rin, tehdään peittävyysarvio syvyysmuutoksen määräämänä seuraavan mitan osoittaman tasametrilukeman kohdalle. Uusi ruutuarviointi tehdään myös, mikäli pohjan valtalaji tai habitaatti muuttuu. Sukeltaja suorittaa peittävyysarviointit näin määritellyille ruuduille ja kirjaa lajiston peittävyysarviot lomakkeelle. Mikäli sukeltaja ei ole varma lajinmäärittämisestä, hän ottaa mukaansa näytteen ja varmistaa lajinmäärittämyksen myöhemmin laboratoriossa. Sukelluslinjoista määritetään myös alku- ja loppukoordinaatit käsi-GPS-laitteella sekä linjan suunta rannasta katsottuna. Näin menetelmällä saadaan jokainen linjan ruutu sidottua koordinaatistoon ja luotua paikkatietopohjaista lajistotietoa. (mm. VELMU 2011, 2012, 2014, 2015)

Peittävyysarviointimenetelmiä on ollut VELMU-ohjelman aikana erilaisia.

VELMU-ohjelman alkuvuosina sukelluslinjojen peittävyysarviointit suoritettiin 1, 2 tai 4 m<sup>2</sup> ruuduilta. Arviot tehtiin kokonaispeittävyysinä eli lajiston prosentuaalisena peittävyysnä suhteessa koko arviointiruutuun. Hieman toimijasta riippuen peittävyysarviot siirryttiin tekemään 4 m<sup>2</sup> ruuduilta vuoden 2013 tienoilla. Vuodesta 2014 lähtien ohjeistuksen mukaiset peittävyysarviot on tehty horisontaalisesti asetetuilta 1 m \* 4 m ruuduilta. Vuodesta 2013 lähtien sukelluslinjojen ruutupeittävydet on arvioitu substraattikohtaisesti määrittämällä jokaisen lajin peittävydet erikseen eri VELMU-pohjanlaatuluokituksen mukaisilla substraateilla. Jälkikäteen eri raekokojen peittävydet on summattu yhteen kokonaispeittävyysiksi.

Tutkimuksessa käytettiin tutkimusalueella sijaitsevia vuosien 2007–2014 aikana tehtyjä sukelluslinjoja (taulukko 2). Sukelluslinja-aineisto koostuu lajien ja lajiryhmien kokonaispeittävyysistä ruuduilla. Eri pinta-aloilta ja eri menetelmin tehdyt peittävyysarviot niputettiin tutkimuksessa yhteen, ja käytetyissä menetelmissä huomioitiin aineiston rajoitteet. Sukelluslinjoja päätettiin ottaa pitkältä ajanjaksolta, sillä MERIS-satelliittikuvien saatavuus rajoittui vuosiin 2003–2011 ja VELMU-ohjelman laajamittaiset kartoitukset toteutettiin vasta vuosina 2012–2014.

Arviointiruutujen syvyydet, jotka sukeltaja oli mitannut, päätettiin korjata vallin-

neen keskivedenkorkeuden perusteella. Jokaisen arviointiruudun syvyys korjattiin lähimmän Ilmatieteenlaitoksen vedenkorkeusmittausaseman päiväkohtaisella keskivedenkorkeudella. Maantieteellisesti lähimmän mittausaseman määrittäminen tehtiin ArcGIS:n Create Thiessen Polygons -työkalulla ja Spatial Join -työkalulla. Oikean päivän vedenkorkeustiedon yhdistäminen kaikkiin sukelluslinjojen arviointiruutuihin toteutettiin Calculate Field -työkalulla. Vedenkorkeuskorjaus yhdistettiin mitattuun syvyyteen Microsoftin Excel 2010 -taulukkolaskentaohjelmassa.

**Taulukko 2.** Tutkimuksessa käytettyjen sukelluslinjojen ajallinen ja alueellinen jakautuminen.

Vuosi	kpl	Kuukausi	kpl	Tutkimusalue	kpl
2007	16	Toukokuu	1	Itäinen sisäsaaristo	178
2008	17	Kesäkuu	15	Itäinen ulkosaaristo	152
2009	17	Heinäkuu	108	Läntinen sisäsaaristo	29
2010	17	Elokuu	162	Läntinen ulkosaaristo	93
2011	18	Syyskuu	122		
2012	133	Lokakuu	44		
2013	134				
2014	100				
Yhteensä			452		

Tutkimuksessa yhtenä makrolevien esiintyvyyttä selittävänä tekijänä pidettiin kovilla kivi- ja kalliopohjilla esiintyvien ja suuria pinta-aloja kolonisoivien pohjaeläinten peittävyttä. Sessiilien pohjaeläinten kumulatiivinen peittävyys sukelluslinjan arviointiruudulla laskettiin summaamalla sessiilien ja potentiaalisesti makrolevien kasvualustaan kiinnittymistä haittaavien pohjaeläinten kokonaispeittävyudet yhteen. Muuttujaan valittiin lajeiksi Suomenlahdella kalliopohjilla suuria esiintymiä muodostavat lajit (taulukko 3).

**Taulukko 3.** Tutkimuksessa makrolevien potentiaalisina habitaattikilpailijoina käytetyn sessiilien pohjaeläinten kumulatiivisen peittävyden muuttujaan sisällytetyt lajit.

---

Sessiilit pohjaeläimet
Kaspianpolyoppi ( <i>Cordylophora caspia</i> )
Levärupi ( <i>Electra crustulenta</i> )
Merirokko ( <i>Amphibalanus improvisus</i> )
Murtovesisieni ( <i>Ephydatia fluviatilis</i> )
Sinisimpukka ( <i>Mytilus edulis</i> x <i>trossulus</i> )
Vaeltajasimpukka ( <i>Dreissena polymorpha</i> ),
Valekirjosimpukka ( <i>Mytilopsis leucophaeata</i> )

---

### 3.2.8 Drop-videot

VELMU-ohjelman yksi tärkeimpiä vedenalaisen meriluonnon inventointimenetelmiä on etenkin habitaattien kartoitukseen kehitetty drop-videointi. VELMU:n drop-vidoot on kuvattu veneestä käsin laskemalla pohjan lähelle videokuvaa tallentava kamera ja kuvaamalla pohjaa noin 25 m<sup>2</sup> alueelta vähintään minuutin ajan. Lisäksi videoinnin aloituskoordinaatit on kirjattu ylös. Kuvattavat pisteet on sijoitettu tietylle alueelle satunnaisesti, niin että kaikkiin erilaisiin ennalta luokiteltuihin ympäristömuuttujakombinaatioihin ja syvyysluokkiin osuu kattava otos videointipisteitä. Näitä random-videopisteitä on mahdollista hyödyntää esimerkiksi mallintamisessa. Lisäksi Metsähallitus on kuvannut sisäisenä projektinaan ja luovuttanut VELMU:n käyttöön säännölliseen ruuduukkoon yleensä 100 m välein sijoiteltuja grid-videopisteitä, jotka kattavat luonnonlaatu mielenkiintoisia matalikko- tai saarialueita.

Videoista on analysoitu pohjanlaatu sekä makrofytytti- ja pohjaeläinlajien tai lajiryhmien peittävydet puolen minuutin ajalta. Pohjanlaatu on arvioitu kokonaispeittävyysprosentteina VELMU:n pohjanlaatu luokkien (VELMU 2015) mukaisesti.

### 3.3 Satelliittikuviin perustuva eufoottisten pohjien arviointi ja spatiaalimallinnus

Eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien pinta-alat laskettiin tutkimusaluekohtaisesti erikseen jokaiselle tutkimusjakson kuukaudelle määrittämällä eufoottisen vyöhykkeen vaikutusalueella olevat pohjat ArcMap-ohjelmistoa käyttäen. Alkuperäiset MERIS-satelliittikuvasta luodut eufoottisen syvyyden rasterit eivät kattaneet koko rannikkoa, joten analyysin onnistumiseksi rasterit oli laajennettava lähemmäksi rannikkoa kattamaan koko tutkimusalue. Laajennusmenetelmäksi valittiin maa-alueilla rajattu TIN-pisteverkko (lineaarinen regressio,  $R^2 = 0,9991$ ), sillä se tuotti keskimäärin hieman parempia arvoja kuin Topo to Raster (lineaarinen regressio,  $R^2 = 0,9989$ ), joka oli toinen potentiaalinen menetelmävaihtoehto satelliittikuva-aineiston laajentamiseksi.

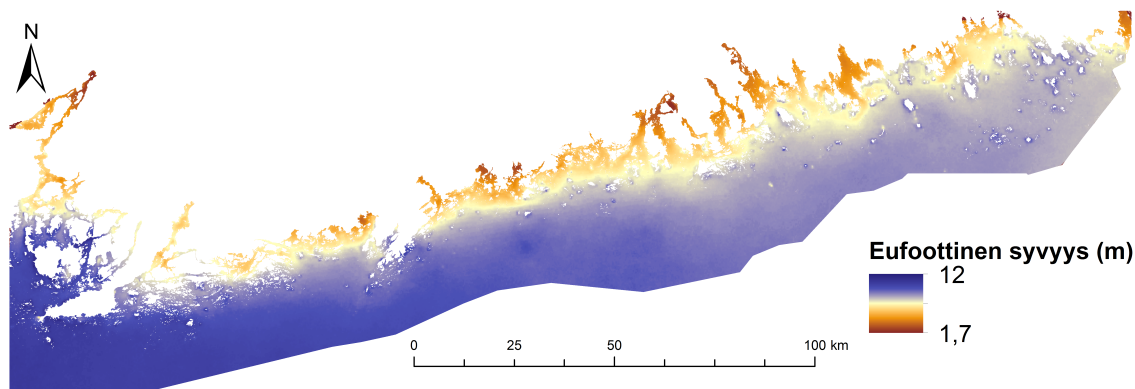
Työnkulun nopeuttamiseksi ja inhimillisten virheiden välttämiseksi luotiin automatisoitu ModelBuilder-malli (liite A), joka suorittaa järjestyksessä haluttuja toimintoja ketjuttaen ArcGIS:n valmiita työkaluja. Mallin välivaiheiden työkalut käyttävät syötteinään edellisen välivaiheen lopputuotteita. Lopuksi malli tallentaa haluttuun tiedostopolkuun polygonit, jotka sisältävät tiedon eufoottiseen vyöhykkeeseen ja sen ulkopuolelle sijoittuvista pohjista ja niiden pinta-aloista.

ModelBuilder-mallin ensimmäisenä askeleena oli iteraattori, joka syötti järjestyksessä annetusta tiedostopolusta kaikki 50 rasteritiedostoa yksi kerrallaan malliin. Lähörastereina toimivat kuukausikohtaiset MERIS-satelliittikuvista tuotetut eufoottisen syvyyden rasterit, joka ensin projisoitiin WGS 1984 -koordinaattijärjestelmästä EUREF FIN TM35FIN -koordinaattijärjestelmään ja josta karsittiin alueet, jotka sisältävät NoData-tietoa kuvaavia arvoja. Tämän jälkeen rasteri muutettiin pistemuotoon shape-tiedostoksi ja rajattiin Clip-työkalulla Suomenlahden rantaviiva-aineistolla leikkaamalla ainoastaan Suomenlahden merialueet kattavaksi. Eufoot-

tisten syvyyksien pistejoukko extrapoloitiin rantaviivan mukaan maa-alueajattua TIN-pisteverkkoa käyttäen koko Suomenlahden kattavaksi ja tämän jälkeen palautettiin takaisin rasterimuotoon 20 m resoluutiolla TIN to Raster -työkalua käyttäen. Työkalu luo koordinaatistoon sidotusta pistetasosta epäsäännöllisesti sijoittuneista kolmioista kolmiulotteisen pinnan, jonka z-akseli edustaa nyt haluttua eufoottisen syvyyden arvoa. Laajennettu rasteri rajattiin Suomenlahden merialueen kattavaksi Extract by Mask -työkalulla Suomenlahden alueen sisältävällä polygonilla ja rasteri suodatettiin keskiarvoistamalla pikselien arvot ympäröivien naapuripikselien kanssa Raster Calculator:ssa Spatial Analyst -paketin Focal Statistics -työkalulla. Rasteri tallennettiin välitiedostona talteen myöhempää käyttöä varten (kuva 8). Eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevat pohjat laskettiin Raster Calculator -työkalua käyttäen vertaamalla syvyysmallin syvyyttä ja eufoottista syvyyttä toisiinsa ja valitsemalla ne alueet, jotka ovat matalampia kuin alueen eufoottinen syvyys. Tulorasteri käännettiin vielä polygoniksi.

Seuraavassa vaiheessa toinen ModelBuilder-malli iteroi yksitellen aiemmin tuotetut polygonit, leikkasi ne Clip-työkalulla tutkimusaluejaon mukaisesti itäiseen ja läntiseen sisä- ja ulkosaaristoon. Kolmas ModelBuilder-malli laski tutkimusaluekohtaisista polygoneista valoisassa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien pinta-alat Zonal Geometry as Table -työkalun avulla ja tallensi luvut laskentataulukoihin. Pinta-aliatiedot yhdistettiin yhteen taulukkoon ja vietiin Exceliin aineiston jatkokäsittelyä varten. Ensimmäisen ModelBuilder-mallin sivutuotteena tallennetut TIN-pisteverkolla laajennetut eufoottisen syvyyden rasterit laajennettiin vielä 20 m maa-alueiden päälle Buffer-työkalua käyttäen, sillä osa sukelluslinjaruuduista sijaitsi aivan vesirajan tuntumassa maa-alueilla ja oli yksinkertaisempaa laskea eufoottinen syvyys maa-alueille kuin siirtää lukuisia hieman virheellisesti sijoittuneita sukelluslinjoja kohdalleen.

Eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien pinta-aloista piirrettiin aikasarjana absoluuttiset pinta-alat tutkimusalueittain. Vastaavasti määritettiin kuukausikoh-



**Kuva 8.** Eufoottisen kerroksen paksuuden toukokuun mediaani vuosilta 2003–2011. Rasteri on laajennettu maa-aluerajatulla TIN-verkolla ja skaalattu resoluutioon 20 m.

tainen hajonta vuosien välillä ja eri tutkimusalueilla. Koska tutkimusalueet ovat erikokoisia, niiden eufoottisten pohjien absoluuttista pinta-alaa ei ole järkevää vertailla, minkä vuoksi määritettiin eufoottisen vyöhykkeen pinta-alat suhteutettuna sekä tutkimusalueiden meripinta-alaan että rantaviivan pituuteen. Pinta-alojen vaihtelusta eri vuosien välillä laskettiin vaihteluväli sekä hajonta. Meripinta-alaan suhteutettu pinta-ala ilmaisee, kuinka suuri osuus tutkimusalueen merenpohjasta on eufoottisessa vyöhykkeessä. Rantaviivan pituuteen suhteutettu pinta-ala puolestaan esittää havainnollisesti rantaviivasta merelle päin ulottuvan valoisan pohjan keskimääräistä laajuutta metreissä. Koska rantaviiva ei ole suora eikä pohja tasaisesti jyrkkenevää, vedenalaisen topografian vaihtelu vääristää teoreettista mittaa. Mitä enemmän tarkastellulla alueella on valoissassa vyöhykkeessä sijaitsevia, rantaviivattomia matalikkoja, sitä suurempi rantaviivan pituuteen suhteutettu pinta-ala on. Lisäksi laskettiin eufoottisten pohjien kuukausikohtaisten pinta-alojen erotus kuukausikeskiarvosta, jolloin saatiin määritettyä pinta-alan poikkeama kuukauden keskimääräisestä pinta-alasta tutkimusjakson ajalta.

Luhtala ym. (2013) esittelivät secchi-mittauksiin perustuvan spatiaalisen mallin, jossa merenpohja oli jaettu kolmeen luokkaan: aina, ajoittain ja ei koskaan eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevat pohjat. Myös tässä tutkimuksessa määritettiin koko kasvukauden (touko–syyskuu) ja vain osan kasvukaudesta eufoottisessa vyöhykkees-

sä sijaitsevien pohjien spatiaalinen jakautuminen ja pinta-ala. Tämä toteutettiin ArcMap-ohjelmassa vertaamalla touko–syyskuun tutkimusjakson 2003–2011 aikaisen eufoottisen syvyyden kuukausimediaanirasterien avulla määritettyjä eufoottisia pohjia toisiinsa Raster Calculator -työkalua hyödyntäen. Näin erotettiin toisistaan pohja-alueet, jotka olivat kaikkina kuukausina eufoottisessa vyöhykkeessä sekä alueet, jotka olivat vain osan kasvukaudesta valoisassa vyöhykkeessä. Vastaavasti määritettiin myös aina pimeä pohja. Tulokseksi saadut rasterit käännettiin vielä polygoneiksi, jaettiin osiin tutkimusalueittain ja koottiin yhteen polygoniin julkaisua varten.

### 3.4 Vedenalaisen valon mallintaminen

#### 3.4.1 Vaimenemiskerroinrasterit

Meressä tiettyyn syvyyteen tunkeutuvan valon arvioiminen pinnalle saapuvan säteilyn määrästä onnistuu Beerin lain mukaisesti (Kirk 1994)

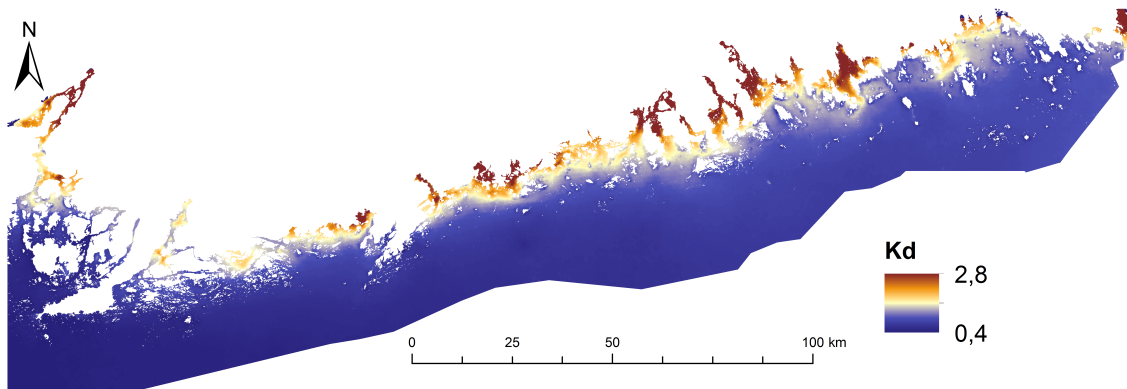
$$E = E_0 e^{-K_d Z}.$$

Eufoottisen syvyyden määritelmän mukaisesti  $E = 0,01E_0$ , jolloin vaimenemiskerroin  $K_d$  voidaan laskea eufoottisen syvyyden  $Z_{eu}$  avulla

$$K_d = \frac{-\ln(0,01)}{Z_{eu}}.$$

Vaimenemiskertoimet laskettiin eufoottisen syvyyden vuosien 2003–2011 kuukausittaisista mediaaneista ArcGIS-ohjelmiston Raster Calculator -työkalulla ylläesitettyä yhtälöä soveltaen (kuva 9). Rasterit laajennettiin maa-alueerajatulla TIN-pisteverkolla kattamaan koko tutkimusalue ja skaalattiin resoluutioon 20 m. Touko–syyskuun

vaimenemiskertoimista laskettiin keskiarvona kasvukauden keskimääräinen vaimenemiskerroin.



**Kuva 9.** Valon vaimenemiskertoimen  $K_d$  toukokuun mediaani vuosilta 2003–2011. Rasteri on laajennettu maa-aluerajatulla TIN-verkolla ja skaalattu resoluutioon 20 m.

### 3.4.2 Optinen syvyys

Vedessä tietyllä syvyydellä vallitsevia optisia olosuhteita voidaan kuvata optisella syvyydellä  $\zeta$  (zeeta), joka voidaan määrittellä vaimenemiskertoimen ja syvyyden avulla

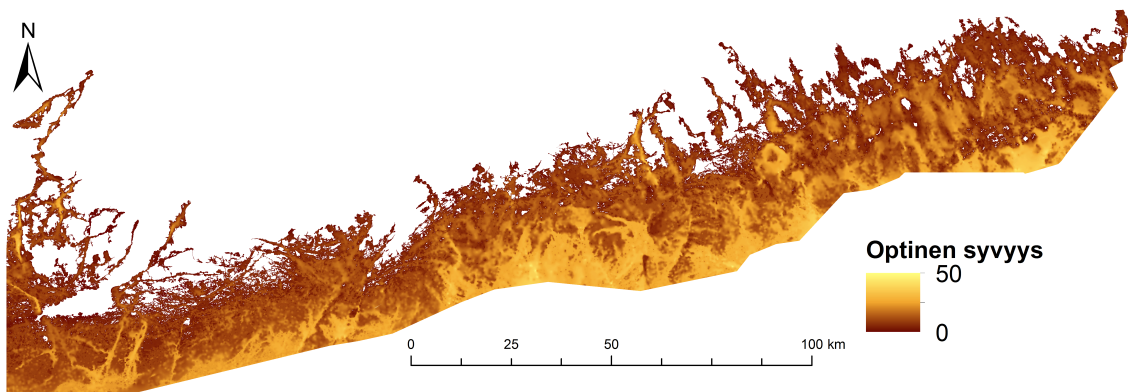
$$\zeta = K_d Z,$$

missä  $Z$  on tarkasteltava syvyys (Kirk 1994). Optinen syvyys riippuu siis sekä fyysisestä syvyydestä että veden optisista ominaisuuksista. Valoisia olosuhteita kuvastaa pieni optisen syvyyden arvo, joka muodostuu silloin, kun vesi on kirkasta eli vaimenemiskerroin on pieni ja syvyys on matala. Mikäli veteen saapuvan irradianssin suuruutta ja siten eri syvyyksillä vallitsevaa absoluuttista irradianssia ei ole mahdollista määrittää koko tutkimusalueelle, valon tunkeutumisesta tiettyyn syvyyteen voidaan tehdä arvio optista syvyyttä hyödyntäen, jolloin voidaan verrata eri alueiden ja eri syvyyksien valo-olosuhteita toisiinsa. Optisista syvyyksistä kiinnostavia ovat  $\zeta = 2,3$  ja  $\zeta = 4,6$ , sillä ne vastaavat 10 % ja 1 % osuuksia pinnalle saapuvan valon irradianssista tietyssä syvyydessä eli ne kuvaavat eufoottisen vyöhykkeen



määritelmän mukaisesti vyöhykkeen puoliväliä sekä alarajaa (Kirk 1994).

Tutkimuksessa käytettiin rakkolevämallin yhtenä taustamuuttujana optista syvyyttä (kuva 10), joka laskettiin koko tutkimusalueelle Raster Calculator -työkalulla aiemmin tuotetun kasvukauden aikaisen vaimenemiskeroinrasterin ja VELMU-syvyysmallin solujen arvoista. Optista syvyyttä käytettiin rakkolevämallin yhtenä taustamuuttujana kuvaamaan pohjalla vallitsevan valon määrää.



**Kuva 10.** Optinen syvyys ( $\zeta$ ) laskettuna kasvukauden aikaisen vaimenemiskeroinrasterin ja VELMU-syvyysmallin avulla.

### 3.4.3 Irradianssi sukelluslinjojen arviointiruuduissa

Todellisen makroleväyksilöön kohdistuvan säteilyn määrän voi käytännössä määrittää ainoastaan mittaamalla irradianssia *in situ*, sillä ilman ja veden valo-olosuhteet muuttuvat jatkuvasti. Pohjalle saapuvan valon määrä vaikuttaa levien syvyysvyöhykkeisyyteen ja rajoittaa levien syvyyslevittäytymistä (Lüning & Dring 1979; Bäck & Ruuskanen 2000). Valon vaikutusta pitkällä aikavälillä rakkolevän esiintymissyvyysiin ja levinneisyyteen selvitettiin laskemalla kasvukauden aikainen keskimääräinen irradianssi jokaisen sukelluslinjan jokaisessa arviointiruudussa. Tutkimuksessa päätettiin tarkastella touko-syyskuun 2012 keskimääräistä irradianssia, sillä vastaavilta kuukausilta on käytössä eufoottisen syvyyden kaukokartoitusaineistoa.

Ilmatieteenlaitos mittaa maanpinnalle tulevaa säteilyä monilla mitta-asemillaan,

mutta merialueilla sijaitseva mitta-asemaverkosto ei kata säteilymittauksia kuin erittäin harvoilla asemilla. Tutkimusalueita lähinnä sijaitseva valomittausasema sijaitsee Helsingin Kumpulassa. Tämän vuoksi tutkimuksessa päädyttiin käyttämään HIRLAM-säämallin (High Resolution Limited Area Model) tuottamaa säteilydataa. Ilmatieteenlaitos toimitti Suomen ympäristökeskukselle tekstitiedostoina kuuden tunnin ajanjaksoissa tallennetun keskimääräisen nettosäteilyn vuodelta 2012 ennalta ilmoitettuihin sukelluslinjojen koordinaatteihin sidottuna. Tutkimuksen yksinkertaistamiseksi oletettiin merenpinnan läpäisevän säteilyn vastaavan likimain nettosäteilyn määrää. Nettosäteilyllä tarkoitetaan pinnalle saapuvan säteilyn ja pinnalta pois heijastuvan säteilyn erotusta.

Kuuden tunnin nettosäteilykeskiarvojen avulla laskettiin RGui 3.1.1 -tilasto-ohjelmiston (R Core Team 2015) avulla paikkakohtainen säteilysumma, josta saatiin laskettua päiväkohtainen keskimääräinen irradianssi ( $E_0$ ) merenpinnan tasolla. Hienostuneempi menetelmä olisi ollut laskea säteilysumma 12 tunnin ja 6 tunnin säteilykeskiarvojen erotusten summana, jolloin esimerkiksi pilvisyyden aiheuttamat virheellisyydet säteilymäärissä olisivat jääneet pienemmiksi. Käytettävissä olevan laskentatehon ja resurssien vuoksi jouduttiin kuitenkin tyytymään ensimmäisenä esitettyyn menetelmään, sillä jo käytetty menetelmä vaati noin 8 gigatavun tekstitiedoston purkamisen R-ohjelmistoon 3 miljoonan rivin taulukoksi säteilyaineistoa käsiteltäessä.

#### **3.4.4 Skenaario: muuttuvan eufoottisen syvyyden vaikutus eufoottisten pohjien pinta-aloihin**

Eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevan pohjan pinta-alan muutos veden kirkastuessa tai samentuessa riippuu pohjan topografiasta. Pinta-alojen alueellisia hypoteettisia muutoksia veden valo-olosuhteiden muuttuessa mallinnettiin luomalla skenaarioita, joissa tutkimusalueiden eufoottisen vyöhykkeen syvyyttä kasvatettiin ja pien-

nettiin tutkimusajanjakson 2003–2011 kasvukauden keskimääräisestä eufoottisesta syvyydestä. Skenaariot toteutettiin ArcGIS-ohjelman Raster Calculator -työkalulla kertomalla  $Z_{eu}$ -rasterien jokainen solu halutulla muutosprosentilla. Näin tuotetuista rastereista määritettiin valoisassa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien pinta-alat tutkimusaluekohtaisesti vertaamalla syvyysmallin syvyyttä ja eufoottista syvyyttä Raster Calculator -työkalun avulla.

Eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien pinta-alat vaihtelivat tutkimusajanjakson aikana, ja skenaarioiden muutosprosenttien suuruusluokan valitsemiseksi laskettiin kaikilta tutkimusalueilta eufoottisen syvyyden keskimääräinen muutos tutkimusjakson ajalta mitattujen suurimman ja pienimmän pinta-alan kuukausilta (taulukko 4). Tulosten perusteella päätettiin valita muutosprosentit 12,5 prosenttiyksikön välein väliltä -100 % ja 87,5 %.

**Taulukko 4.**  $Z_{eu}$ :n muutos tutkimusajanjakson 2003–2011 aikana mitattujen suurimman ja pienimmän eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevan pohjan pinta-alan välillä.

	Läntinen sisäsaaristo	Läntinen ulkosaaristo	Itäinen sisäsaaristo	Itäinen ulkosaaristo
Pinta-alaminimi	05/2011	07/2011	05/2006	09/2004
Pinta-alamaksimi	06/2006	06/2003	08/2009	06/2003
Muutos	-0,356	-0,340	0,650	-0,286
Keskihajonta	0,165	0,111	0,406	0,0528

### 3.5 Rakkolevän levinneisyyden mallintaminen valon ja ympäristömuuttujien avulla

#### 3.5.1 Levinneisyysmallit

Tutkimuksessa käytettiin kolmea mallinnusmenetelmää rakkolevän levinneisyyden mallintamisessa. Boosted Regression Tree (BRT) valittiin yhdeksi mallinnusmenetelmäksi, sillä BRT-malleja käytetään VELMU-ohjelman lajimallinnuksessa ja rakko-

levän levinneisyyttä haluttiin mallintaa mahdollisimman yhdenmukaisella menetelmällä. Rinnakkaiseksi mallinnusmenetelmäksi valittiin yleistetty additiivinen malli (Generalized Additive Model, GAM). Yksinkertainen mallinnusmenetelmä Climate Envelope Model (CEM) päätettiin valita kolmanneksi mallinnusmenetelmäksi, jotta erilaisten menetelmien soveltuvuutta makrolevien levinneisyysmallinnukseen voitiin testata.

BRT- ja GAM-mallien soveltuessa huonosti skenaarioiden mallintamiseen päädyttiin vedenalaisten valo-olosuhteiden muutoskenaarioissa hyödyntämään yksinkertaistettua versiota suositusta BIOCLIM-mallista, joka kuuluu CEM-malleihin. BRT- ja GAM-mallit soveltuvat heikosti skenaarioiden mallintamiseen, sillä mallit pyrkivät sovittamaan ennustetut arvot mahdollisimman hyvin havaittuun lajivasteeseen jokaisen taustamuuttujan suhteen. Mikäli lajista on tehty havaintoja tietyn ympäristömuuttujan suhteen vain tietyltä vaihteluväliltä, mallintuvat skenaarioiden ennusteet myös tälle vaihteluvälille. Laji voi kuitenkin tulla toimeen tietyn ympäristötekijän suhteen myös nykyistä paremmissa olosuhteissa, minkä vuoksi on odotettavissa, että laji tulisi olosuhteiden parantuessa esiintymään tulevaisuudessa myös entisillä alueilla, minkä lisäksi laji mahdollisesti voisi levittäytyä myös uusille suotuisille alueille. BRT- ja GAM-mallit eivät kuitenkaan huomioi tätä, vaan esiintymisalueet siirtyvät kokonaisuudessaan uusien olosuhteiden mukaisiksi. Joidenkin ympäristötekijöiden tapauksessa tämä voi olla todenmukaista, mutta esimerkiksi nyt, kun tutkimuskykyksenä on rakkolevän valovasteen vaikutus lajin levinneisyyteen, on perusteltua olettaa, että valon lisääntyminen vesipatsaassa ei rajoita lajin esiintymistä ennestään kirkailla tai matalilla ja valoisilla alueilla.

Rakkolevän yläkasvurajaan vaikuttavat fyysiset ympäristötekijät, ja mekaaninen kulutus sekä matala vedenkorkeus keväisin ovat tärkeimmät rakkolevän ylintä esiintymissyvyyttä määrittävät tekijät (Kiirikki 1996; Kiirikki & Ruuskanen 1996). Jääkerroksen aiheuttama kulutus vaikuttaa rakkolevän yläkasvurajaan ja vaikutus

vaihtelee sisäsaariston noin puolesta metristä avoimen ulkosaariston useisiin metreihin (Kiirikki & Ruuskanen 1996). Haurut (*Fucus*-suku) kasvavat myös vuorovesirannoilla, joissa ne altistuvat laskuveden aikaan pinnan päälle jäätyään erittäin voimakkaalle auringonsäteilylle. Säteilyn aiheuttamat vauriot ja yksilön fysiologisen kunnan heikkeneminen ovat kuitenkin harvinaisia (Huppertz ym. 1990; Hanelt ym. 1997b; Michler ym. 2002). On siis perusteltua olettaa, että vedenlaadun parantumisen vaikutuksen myötä valon määrän lisääntyminen pohjilla ei vaikuta rakkolevän esiintymiseen negatiivisesti ja nykyiset levinneisyysalueet säilyvät entisellään. Teoriaa tukee myös se, että rakkolevän alakasvuraja on noussut 1900-luvun aikana useita metrejä (Kautsky ym. 1986; Torn ym. 2006) ja valorajoittuneisuuden on päätelty olevan päätekijä esiintymisvyöhykkeen historiallisessa kaventumisessa (Torn ym. 2006).

### 3.5.2 Boosted Regression Tree (BRT)

Yleistettyihin luokittelupuumenetelmiin kuuluva Boosted Regression Tree (BRT) tai toiselta nimeltään Generalised Boosted Model (GBM) on mallinnusmenetelmä, joka yhdistelee koneoppimista ja luokittelupuumenetelmää. Menetelmässä muodostetaan suuri määrä regressiopuita selitettävän muuttujan vasteiden ja selittävien muuttujien avulla ja puut yhdistetään malliksi (Elith ym. 2008). Jokainen puun haara sisältää homogeenisia osajoukkoja, joille lasketaan regressiosuorat. Muodostamalla suuresta määrästä yksinkertaisia haaroja yksi malli voidaan selittävien muuttujien vaikutusta selitettävään muuttujaan tarkastella muuttujakohtaisesti vastekäyrien avulla sekä määrittää muuttujien suhteellista merkitystä mallin sovituksessa (Elith ym. 2008).

VELMU-sukelluslinjaruuduista määritettiin ruudut, joilla rakkolevää esiintyi ja joilta se puuttui. Jokaista arviointiruutua vastaavat taustamuuttujien arvot poimittiin ArcGIS:n Extract Multi Values To Points -työkalun avulla taustamuuttujarastereis-

ta taulukkoon. Selittävinä taustamuuttujina käytettiin logaritminuunnettua syvyyden huomioivaa avoimuutta, eufottista syvyyttä, optista syvyyttä, pinnanläheistä saliniteettia, klorofylli-a:ta, kokonaisfosforipitoisuutta ja kokonaistyyppipitoisuutta. Osa sukelluslinjojen arviointiruuduista sijaitsi alueilla, joilla osa taustamuuttujista ei saanut arvoja, minkä vuoksi ruudut jouduttiin jättämään pois tarkastelusta. Havaintopisteitä mallissa käytettiin 4929, joista presence-havaintoja oli 892.

Mallin selittävinä muuttujina käytettiin logaritminuunnettua syvyyden huomioivaa avoimuutta, eufottista syvyyttä, optista syvyyttä, pinnanläheistä saliniteettia, klorofylli-a:ta, kokonaisfosforipitoisuutta ja kokonaistyyppipitoisuutta. BRT-malli rakennettiin R-ohjelmiston *gbm*-paketilla. Oppiminopeus (learning rate) määrittää, kuinka paljon yksittäistä puuta painotetaan mallissa. Mitä pienempi oppiminopeus on, sitä useampia puuta tarvitaan luotettavan mallin rakentamiseen. Puiden lukumäärästä (number of trees) ja valitusta oppiminopeudesta riippuu sovituksen tarkkuus. Otoksen suuruus (bag fraction) määrittää, kuinka suuri osuus satunnaisesti poimituista havainnoista käytetään selittävien muuttujien valintaan ja puiden rakentamiseen. Arvolla 1 kaikki lähtöaineiston havainnot käytetään ja satunnaistamisen tuoma etu ylisovituksen välttämässä menetetään. Yleisesti hyväksi todettu otoksen suuruus on 0,5–0,7 (Elith ym. 2008). Oppiminopeus asetettiin arvoon 0,01, jotta malli saatiin kuvaamaan vastetta mahdollisimman virheettömästi. Oppiminopeuden suuruuden perusteella puiden lukumääräksi asetettiin Elith ym. (2008) suosittama 5000 ja otoksen suuruudeksi 0,5. BRT-mallista laskettiin selittävien muuttujien suhteellinen vaikutus mallissa ja muuttujien väliset interaktiot.

### 3.5.3 Generalized Additive Model (GAM)

Yleistetty additiivinen malli on yleistetyn lineaarisen mallin puoliparametrinen laajennus, ja sen avulla on mahdollista mallintaa epälineaarisia vasteita ilman esiolettuksia selitettävän muuttujan vasteesta selittäviin muuttujiin. Lineaarinen regressio

ja yleistetty lineaarinen regressio eivät sovellu hyvin ilman muuttujamuunnoksia epälineaaristen tai jakaumaltaan bimodaalisten tai vinoutuneiden muuttujien mallintamiseen. GAM sovittaa funktioita paikallisesti, eikä tulkitse dataa yhtenä kokonaisuutena, mikä mahdollistaa epälineaaristen vasteiden mallintamisen paremmin kuin esimerkiksi GLM (Guisan ym. 2002).

Yleistetty additiivinen malli on luonteeltaan aineistolähtöinen menetelmä, ja mallin sovittamat arvot eivät ole laskettavissa suoraan a priori -mallista. GAM-mallissa selitettävää muuttujaa kuvataan aineiston avulla summaamalla yhteen tuntemattomia tasoitusfunktioita, jotka on laskettu erikseen jokaisen selittävän muuttujan avulla. GAM sallii aineiston määrittää vastekäyrän muodon, eikä malli pyri sovittamaan aineistoa saatavilla olevan parametrinen luokan muotoihin (Yee & Mitchell 1991).

Yleistetyt additiiviset mallit soveltuvat hyvin aineiston tutkimiseen ja tärkeiden selittävien muuttujien löytämiseen. Yleistetyn additiivisen mallin etuja on myös se, että sitä voidaan hyödyntää binäärisen aineiston mallintamiseen, mistä on hyötyä presence-absence-aineistoa hyödynnettäessä. Spatiaalimallinnuksessa GAM mahdollistaa selitettävän muuttujan mallintamisen alueellisesti taustamuuttujien avulla.

Voimakkaasti korreloivat selittävät muuttujat saattavat olla lineaarisesti toisistaan riippuvia, mikä aiheuttaa GAM-mallissa epävakautta ja epätavallisen suuria variansseja. Yleensä ongelma ratkaistaan sillä, että voimakkaasti korreloivat muuttujat poistetaan mallista (Dormann ym. 2013). Raja-arvona liian suurelle korrelaatiolle on yleisesti käytetty Spearmanin järjestyskorrelaatiokerrointa 0,7 (Dormann ym. 2013), joskin suurempiakin kynnyksarvoja on käytetty ( $r < 0,85$ ; Elith ym. 2006). GAM-mallin taustamuuttujien välinen korrelaatio selvitetiin laskemalla muuttujien väliset Spearmanin järjestyskorrelaatiokertoimet (taulukko 5), ja selittävästä muuttujista, joiden välinen korrelaatio oli suuri ( $r > 0,7$ ), vain toinen otettiin mukaan malliin. Pinnanläheinen saliniteetti ja eufottinen syvyys korreloivat voimakkaas-

ti ( $r = 0,71$ ), mutta molemmat muuttujat päätettiin ottaa malliin mukaan, sillä pinnanläheistä saliniteettiä ja eufoottista syvyyttä tarkasteltaessa suhteessa niistä laskettuihin myöhemmin esiteltävän rakkolevämallin raja-arvoihin todettiin muuttujien vaikuttavan rakkolevän esiintymiseen osittain eri alueilla.

**Taulukko 5.** Spearmanin järjestyskorrelaatiokerroinmatriisi ympäristömuuttujille. Chl-a=klofofylli-a, Ptot=kokonaisfosforipitoisuus, Ntot=kokonaistyyppipitoisuus. (\*\*  $p < 0,01$ , \*  $p < 0,05$ )

	Saliniteetti	Z <sub>eu</sub>	Optinen syvyys	Avoimuus	Chl-a	Ptot	Ntot
Saliniteetti	1	**	**	**	**	**	**
Z <sub>eu</sub>	0,71	1	**	**	**	**	**
Optinen syvyys	-0,36	-0,25	1	**	*	**	**
Avoimuus	0,52	0,55	-0,07	1	**	*	**
Chl-a	-0,2	-0,4	0,03	-0,16	1	**	**
Ptot	0,14	-0,2	-0,12	-0,03	0,25	1	**
Ntot	-0,33	-0,5	0,05	-0,18	0,27	0,5	1

Aineistona GAM-malleissa käytettiin BRT-mallin kanssa samaa taulukkoa, johon oli poimittu presence- ja absence-havainnot ja niitä vastaavat ympäristömuuttuja-arvot ( $n = 4929$ ). GAM-mallit ajettiin R-ohjelmiston *mgcv*-paketin avulla, ja selittävien muuttujien tasoitusermien vapausasteiden määräksi ( $k$ ) asetettiin maksimissaan 10 riittävän sovituksen takaamiseksi, sillä ensin kokeiltu  $k = 4$  ei tuottanut kelvollista mallia. Spearmanin järjestyskorrelaatiotestin perusteella eufoottinen syvyys ja pinnanläheinen saliniteetti korreloivat keskenään ( $r = 0,71$ ), minkä vuoksi ne käsiteltiin malleissa interaktioterminä.

GAM-mallin termien perusteella luotiin spatiaalinen malli, joka antaa jokaiseen rasterin pikseliin todennäköisyyden, jolla rakkolevä esiintyy alueella. Todennäköisyys-rasteri luokiteltiin *PresenceAbsence*-paketin avulla lasketun kynnsarvon perusteella todennäköisiin presence- ja absence-luokkiin, jotka kuvaavat alueita, joilla rakkolevä voi esiintyä tai ei voi esiintyä. Luokittelun kynnsarvo voidaan laskea 12 eri tavalla (Freeman & Moisen 2008), ja tutkimuksessa päädyttiin käyttämään yleisinä esiintyvillä lajeille soveltuvaa luokittelukriteeriä, jossa mallin herkkyys ja tarkkuus ovat yhtä suuret.



Vaihtoehtoisia GAM-malleja eri kombinaatioilla selittäviä muuttujia tehtiin viisi kappaletta, joista yksi malli sisälsi selittävinä muuttujina muun muassa irradianssin ja sessiilien pohjaeläinten peittävyys, jotka ovat ympäristömuuttujia, joista ei ole olemassa taustamuuttujarastereita. Näin ollen tämä malli käsiteltiin erikoistapauksena ja hylättiin mallin selitysastetta kuvaavan korjatun  $R^2$ -arvon jäädessä muita malleja pienemmäksi. Koska irradianssi oli menetelmällisistä syistä voitu laskea tutkimusalueen laajuudella ainoastaan sukelluslinjaruutujen pisteisiin ja kyseessä oli ainoastaan vuoden 2012 valo-olosuhteiden arvio, päätettiin rakkolevän potentiaalista spatiaalista jakautumista mallintaa optisen syvyyden perusteella irradianssin sijaan. Sessiilien pohjaeläinten vaikutusta ei voitu mallinnuksessa huomioida, sillä pohjaeläinten peittävyksiä ei voi mallintaa yksinkertaisesti esimerkiksi lineaarisesti havaintopisteiden peittävyksiä interpoloimalla, eikä valmiita peittävyysmalleja ollut saatavilla.

Neljästä jäljelle jääneestä mallista suppeimpaan kuuluivat logaritminmuunnettu syvyyden huomioiva avoimuus, eufoottinen syvyys, optinen syvyys ja pinnanläheinen saliniteetti. Muihin malleihin lisättiin vielä 1) klorofylli-a 2) klorofylli-a ja kokonaisfosforipitoisuus 3) klorofylli-a, kokonaisfosforipitoisuus ja kokonaistyyppipitoisuus. Mallit permutoitiin Bootstrapping-menetelmällä 100 kertaa poimien 70 % havainnoista opetusaineistoksi ja 30 % evaluointiaineistoksi. Mallien Spearmanin järjestyskorrelaatiokertoimia verrattiin keskenään R:n peruskirjaston Wilcoxonin kahden riippuvan otoksen testillä tilastollisesti merkitsevän ennustuskyvyn eroavuuden erottamiseksi. Eri mallivaihtoehtojen ennustuskyky ei ollut tilastollisesti merkitsevä ja taustamuuttujien lisäys edellä mainitulla tavalla ei parantanut mallien ennustuskykyä yhtä muuttujaa suppeammasta mallista ( $p = 0,45$ ,  $p = 0,83$  ja  $p = 0,63$ ), minkä vuoksi mallinnuksessa päätettiin käyttää suppeinta taustamuuttujakombinaatiota ja hylätä klorofylli-a-, kokonaisfosfori- ja kokonaistyyppipitoisuusrasterit.

### 3.5.4 Climate Envelope Model (CEM)

Nix (1986) esitti CEM-mallien esikuvan, BIOCLIM-mallin konseptin, ja Busby ym. (1991) kehittivät siitä 35 ilmastomuuttujan avulla mallin, joka esittää tutkitun lajin potentiaalisen levinneisyyden rajaamalla pois ne alueet, joilla jokin tutkituista ympäristömuuttujista rajoittaa lajin levinneisyyttä. Mallinnusmenetelmä perustuu suoraan presence-havaintojen ympäristömuuttujavasteisiin. Lajin presence-havainnot lokeroidaan jokaisen ympäristömuuttujan mukaisesti n-vapausasteiseen ekologiseen lokeroon ja virheellisten mittausten tai poikkeuksellisten yksilöiden vaikutus lajiin minimoidaan poistamalla havaintojoukosta osa havainnoista jokaisen ympäristömuuttujan suhteen ja lukemalla jokaiselle ympäristömuuttujalle minimi- ja maksimiraja-arvot rajaamaan levinneisyydelle suotuisia olosuhteita. Lopulta malliin mukaan otetaan ne alueet, joissa kaikkien ympäristömuuttujien mukaan suotuisat alueet osuvat päällekkäin. Ylioptimistista sovitusta voidaan myös välttää rajaamalla havaintoaineistosta pois pienet peittävydet ja lukea presence-havainnoksi ainoastaan määrätyn rajan ylittävät esiintymät.

Rakkolevän spatiaalista levinneisyyttä Suomenlahdella mallinnettiin luomalla CEM-malli, joka perustuu todellisten rakkolevähavaintojen alueellisiin ympäristömuuttujavasteisiin. Ylisovittamisen välttämiseksi mallin opetusaineistona käytettiin presence-havaintojen sijaan havaintopisteitä, joissa rakkolevä muodosti elinvoimaisen vyöhykkeen ja lajin kokonaispeittävyys oli yli 30 %. Korkea kokonaispeittävyyden kynnyksarvo malliin mukaan otetuille pisteille valittiin siksi, että mallista ei tulisi liian optimistista. On tarkoituksen mukaista luoda malli kuvastamaan olosuhteita, joissa laji kykenee elämään elinvoimaisena. Valitsemalla korkea kokonaispeittävyyden kynnyksarvo mallin opetusaineistolle saatiin rajattua pois huonokuntoisten ja sietokykynsä ääri rajoilla elävien yksilöiden vaikutus malliin. Kaikista tutkimusalueella sijaitsevista sukelluslinjoista poimittiin analyysiin ne havaintoruudut ( $n = 262$ ), joilla rakkolevän kokonaispeittävyys oli vähintään 30 %.

CEM-mallien yksi ongelma on se, että lajin mallinnettu levinneisyys kaventuu jokaisen lisätyn selittävän muuttujan myötä, vaikka muuttujat olisivatkin lajin kannalta merkityksettä (Araújo & Peterson 2012). Myös virheellinen ympäristömuuttujaineisto vaikuttaa vastaavasti mallinnettua potentiaalista levinneisyyttä kaventavasti, minkä vuoksi aineiston laatuun ja ekologiseen merkittävyyteen tulee kiinnittää huomiota CEM-lajimallin taustamuuttujia valittaessa. Tämän vuoksi ravinnemallit sekä klorofylli-a-malli päätettiin jättää CEM-mallin ulkopuolelle rakkolevän potentiaalista levinneisyyttä mallinnettaessa, sillä tiedossa oli, että taustamuuttujamallit sisältävät suuria epätarkkuuksia ja ovat turhan karkeita niin spatiaalisessa kuin ajallisessakin ulottuvuudessa. Lisäksi GAM-mallien bootstrapping-tuloksen perusteella ravinnemallit eivät lisää mallin ennustuskykyä, mikä myös puoltaa klorofylli-a- ja ravinnepitoisuusmallien jättämistä CEM-mallien ulkopuolelle.

Rakkolevämalliin kokeiltiin myös lisätä lajille sopivaa kasvualustaa kuvaava Geologian tutkimuskeskuksen kehittämä riuttamalli, joka ennustaa kalliopohjien ja luotojen esiintymistä merialueilla. Riuttamalli ei kuitenkaan varsin karkeana ja epätarkkana kyennyt löytämään oikeita alueita, joten se jätettiin pois lopullisesta mallista. Rakkolevämalli päädyttiin toteuttamaan neljän rakkolevän esiintymisen kannalta tärkeän ympäristötekijän avulla; mallissa käytettiin optista syvyyttä kuvaamaan valon määrää, eufottista syvyyttä kuvaamaan veden sameutta sekä pinnanläheistä saliniteettia ja syvyyden huomioivaa avoimuutta.

Lopullisen rakkolevän spatiaalimallin tarvitsemien taustamuuttujien alarajoina käytettiin arvoja, joiden yläpuolelle 95 % havainnoista sijoittui. Presence-aineisto, eli pisteet, joissa rakkolevää oli havaittu, järjestettiin vuorotellen jokaisen taustamuuttujan mukaan suuruusjärjestykseen ja alarajaksi määritettiin pienin arvo, joka sijoittui 95 % havaintojoukkoon (taulukko 6).

Spatiaalinen malli laskettiin ArcMap-ohjelman Raster Calculator -työkalulla taustamuuttujarastereita ja taulukon 6 rakkolevähavaintojen taustamuuttuja-alarajoja

**Taulukko 6.** Rakkolevävyöhykkeen spatiaalimallinnuksessa käytettyjen taustamuuttujien raja-arvot.

Avoimuus (logaritminmuunnettu)	Pinnanläheinen saliteetti (psu)	Optinen syvyys	$Z_{eu}$ (m)
1,52	3,14	2,19	6,83

hyödyntäen. Jokaisesta taustamuuttujarasterista valittiin ne alueet, joilla muuttuja sai suuremman tai yhtä suuren arvon kuin 95 % havaintojoukosta määritetty alaraja. Nämä havaintoaineiston perusteella rakkolevävyöhykkeelle soveltuvat alueet merkittiin arvolla 1 ja muut alueet saivat arvon 0. Lopullinen CEM-malli saatiin laskemalla Raster Calculator -työkalulla yksittäiset binääriset taustamuuttujarasterit yhteen ja valitsemalla ainoastaan alueet, jotka saavat arvon 4, mukaan malliin. Siisteyden vuoksi mallin arvot käännettiin binäärisiksi Reclassify-työkalulla.

### 3.5.5 Rakkolevämallien evaluointi

Kaikki kolme rakkolevämallia evaluoitiin VELMU-ohjelman drop-videoaineistolla ( $n = 8219$ ). Videoista valittiin evaluointiaineistoon ainoastaan ne, joilla kovan pohjan peittävyys on vähintään 75 %, jotta tarkastelu kohdentuu ainoastaan habitaatteihin, joilla rakkolevä kykenee elämään kiinnittyneenä. Videopisteiden havaitut ja mallien ennustamat presence-absence-arvot luettiin taulukkoon ArcGIS:n Extract Multi Values to Point -työkalulla koko Suomenlahdelle sekä kaikille tutkimusalueille, minkä jälkeen taulukon avulla laskettiin virhematriisit kaikille mallinnusmenetelmille ja kaikille alueille.

### 3.6 Pohjan soveltuvuus rakkolevän kasvualustaksi eufoottisen syvyyden kasvaessa

Kun eufoottinen syvyys kasvaa pysyvästi, paljastuu valoisaan vyöhykkeeseen mahdollisesti makrolevien kasvualustaksi soveltuvia kivi- tai kalliopohjia. Mikäli merenpohja muuttuu kalliorannan jälkeen nopeasti pehmeäksi sedimenttipohjaksi, eufoottisen vyöhykkeen kasvaminen ei laajenna makrolevien potentiaalista esiintymisvyöhykettä kasvukelvottoman pohjanlaadun vuoksi.

Tässä tutkielmassa selvitetään, kuinka paljon uusia rakkolevän kasvulle soveltuvia alueita paljastuu, mikäli valon määrä syvemmillä kasvaa. Näin menettelemällä kuitenkin oletetaan, että kaikki valolle altistuvat pohjat soveltuvat rakkolevälle. Pohjanlaadun vaikutus huomioitiin kuitenkin seuraavasti:

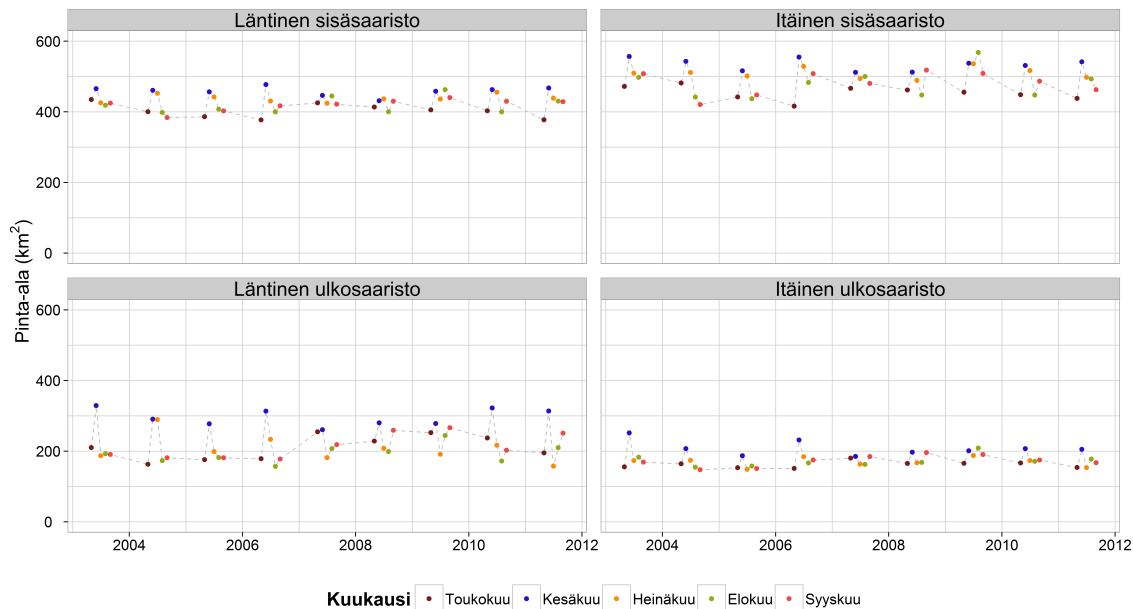
Drop-videopisteistä otettiin mukaan kaikki Suomenlahdelle tasaisesti eri ympäristövyöhykkeille satunnaistetut pisteet, jotka osuivat tutkimuksessa kehitetyn rakkolevämallin sisään. Lisäksi analyysiin poimittiin rakkolevämallin positiivisten skenaarioiden, joissa eufoottinen syvyys kasvaa 10 %, 25 % ja 50 %, vyöhykkeen lisäyksen alueille osuneet videopisteet. Säännöllisin välimatkoin ruudukkoon sijoitettuja gridvideopisteitä ei huolitettu analyysiin mukaan, sillä kyseisiä pisteitä ei ole sijoitettu sattumanvaraisesti tutkimusalueelle.

Videopisteaineistosta laskettiin pistekohtainen kovan pohjan osuus summaamalla yhteen kaikki yli 6 cm raekoon substraattien peittävyudet. Pohjanlaatueroja eri tutkimusalueilla ja eri skenaarioissa vertailtiin keskenään. Rakkolevämallin ja eri skenaarioiden kasvattamien potentiaalisten rakkolevän esiintymisalueiden pohjanlaatueroja verrattiin Wilcoxonin järjestyssummatestillä testaamalla, onko uusien esiintymisalueiden pohjien kovan pohjan osuus tilastollisesti pienempi kuin nykytilanteessa. Testi suoritettiin R-ohjelmalla.

## 4 Tulokset

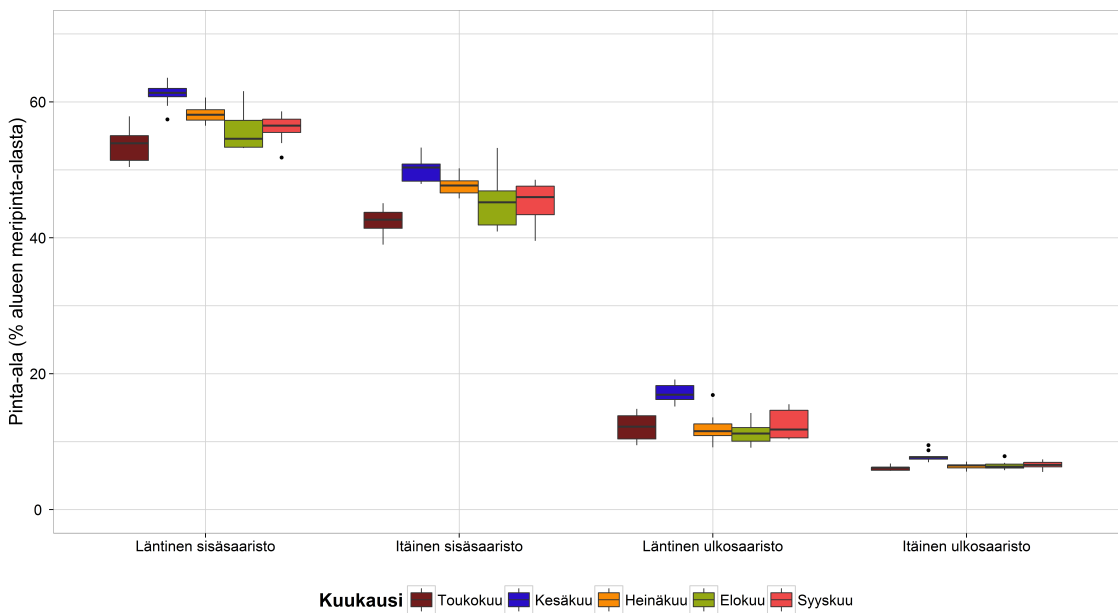
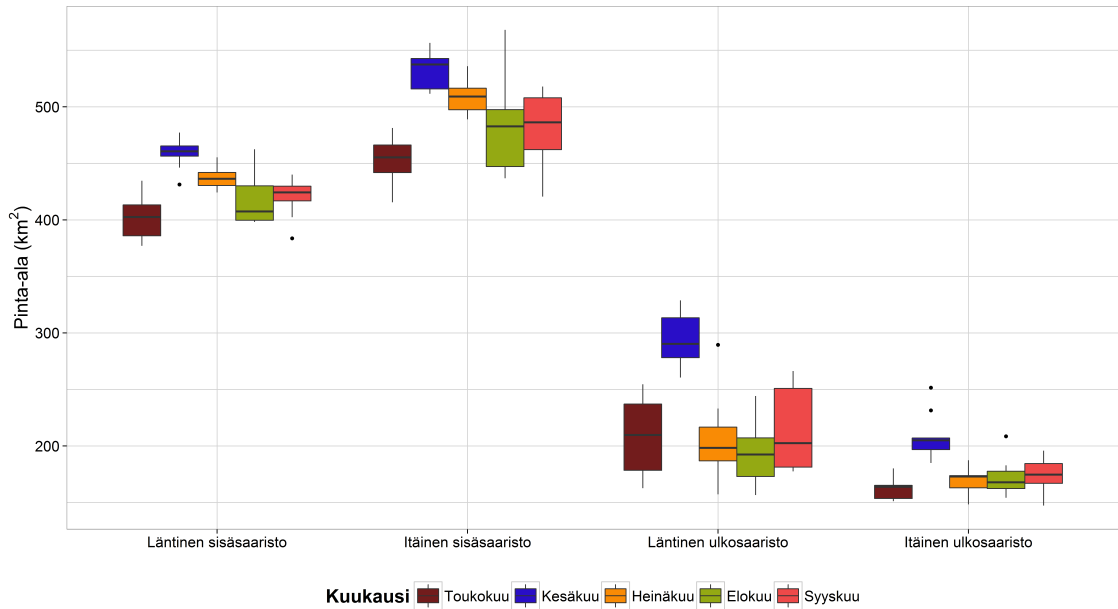
### 4.1 Eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien pinta-alojen ajallinen kehitys

Eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien absoluuttinen pinta-ala oli sisäsaaristossa suurempi kuin ulkosaaristossa kaikkina tutkimusajanjakson kuukausina (kuva 11). Itäisessä sisäsaaristossa ja läntisessä ulkosaaristossa kuukausivaihtelu kasvukauden aikana oli selkeää, kun taas läntisen sisäsaariston ja itäisen ulkosaariston pinta-alojen vaihtelu kuukausien välillä oli pienempää. Pinta-alat olivat kaikilla alueilla keskimäärin suurimmillaan kesäkuussa ja pienimmillään toukokuussa, joskin etenkin läntisen ulkosaariston pinta-alojen vaihtelu oli suurta (kuva 12a). Kuukausittaisten pinta-alojen vaihtelu eri vuosien välillä oli kaikilla tutkimusalueilla suurta etenkin touko-, elo- ja syyskuussa.

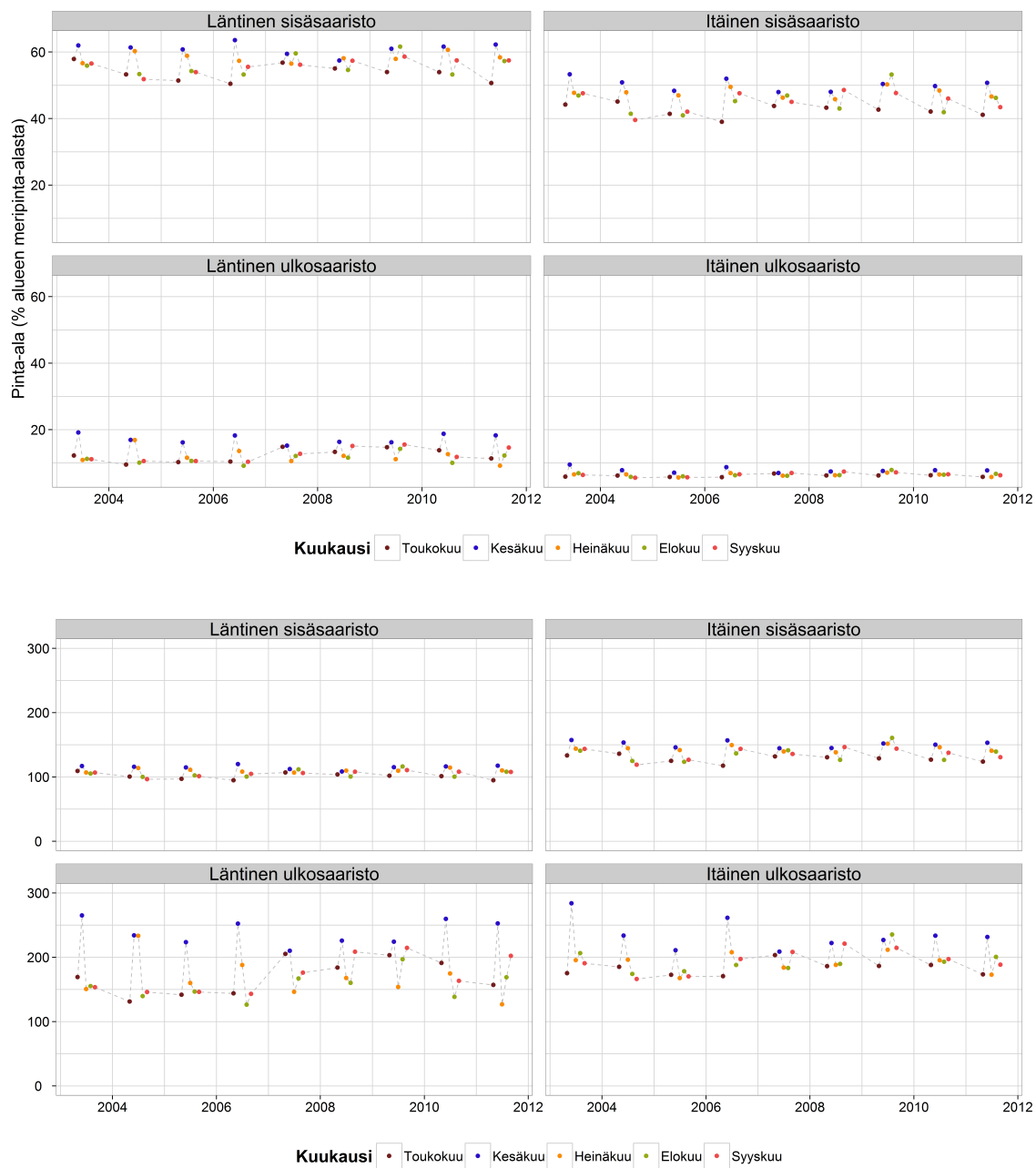


**Kuva 11.** Eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien pinta-ala.

Eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien pinta-alat tutkimusalueilla olivat vuosina 2003–2011 itäisessä sisäsaaristossa 39–53 % ja läntisessä sisäsaaristossa 50–



**Kuva 12.** a) Absoluuttinen ja b) meripinta-alaan suhteutettu pinta-ala. Eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien pinta-alojen vaihteluväli kuukausittain tarkasteluajanjaksona 2003–2011.



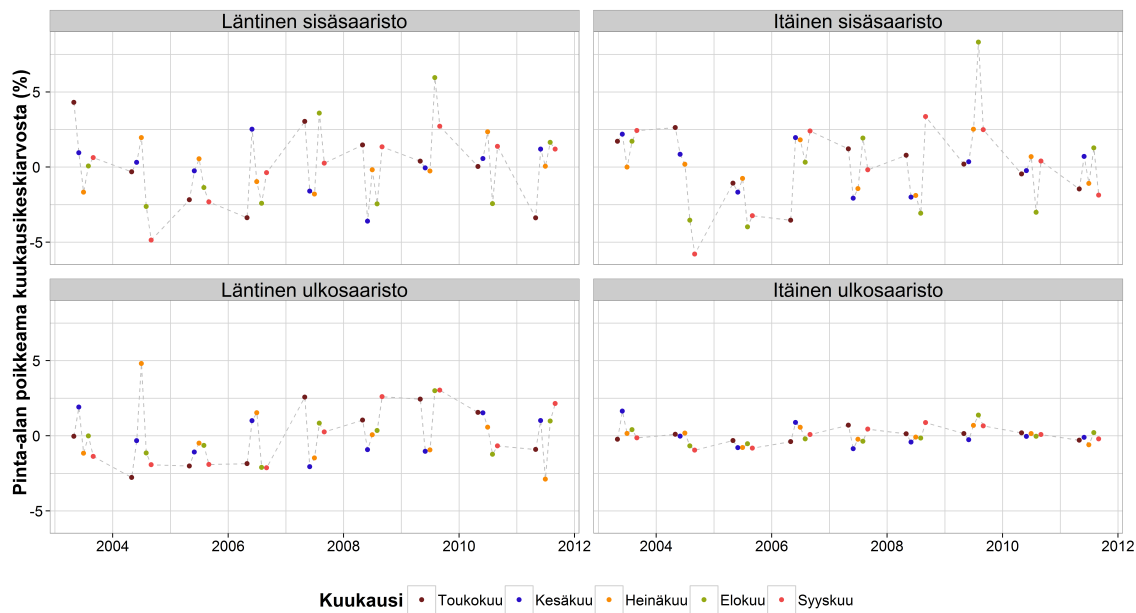
**Kuva 13.** Eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien pinta-ala a) meripinta-alaan ja b) rantaviivan pituuteen suhteutettuna.



64 % tutkimusalueiden meripinta-aloista (kuva 13a). Itäisessä ulkosaaristossa eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevat pohjat vastaavasti kattoivat noin 9–19 % ja läntisessä ulkosaaristossa 6–9 % tutkimusalueiden meripinta-aloista. Läntisen sisäsaariston meripinta-alaan suhteutettu eufoottisten pohjien pinta-ala oli kaikkina kuukausina suurempi kuin itäisessä sisäsaaristossa ja läntisessä ulkosaaristossa suurempi kuin itäisessä ulkosaaristossa (kuva 12b). Läntisen sisäsaariston merenpohjasta yli 50 % kuului valoisaan vyöhykkeeseen koko kasvukauden ajan, ja kesäkuussa valoissassa vyöhykkeessä oli yli 60 % pohja-alasta paitsi vuosina 2007 ja 2008. Itäisen ulkosaariston meripinta-ala oli tutkimusalueista suurin (taulukko 1), mutta absoluuttinen eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien pinta-ala jäi lähes kaikkina kuukausina pienimmäksi vertailluista tutkimusalueiden pinta-aloista (kuva 11). Näin ollen myös meripinta-alaan suhteutettu eufoottisten pohjien pinta-ala jäi pieneksi.

Eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien rantaviivan pituuteen suhteutettu pinta-ala ilmaisee, kuinka kauas eufoottinen pohja teoriassa yltää rantaviivan kohdalta kohtisuoraan kuljettuna. Sisäsaaristossa kuukausien ja vuosien välinen pinta-alan vaihtelu vuosina 2003–2011 oli suhteellisen pientä verrattuna ulkosaariston kuukausittaiseen vaihteluun (kuva 13b). Ulkosaaristossa rantaviivan pituuteen suhteutettu pinta-ala on yleensä suurin kesäkuussa. Rantaviivan pituuteen suhteutetun pinta-alan muutokset tulevat herkemmin esiin ulkosaaristossa, jossa rantaviivan pituus on lyhyt harvalukuisen saariston ja mantereen puuttumisen vuoksi ja absoluuttisen pinta-alan muutos vaikuttaa nopeasti rantaviivan suhteen lasketun pinta-alan suuruuteen.

Eufoottisten pohjien pinta-alojen kuukausiarvojen poikkeamat jokaiselle kuukaudelle lasketuista absoluuttisten pinta-alojen keskiarvoista vaihtelivat välillä -6–7 % (kuva 14). Itäisen ulkosaariston pinta-alojen poikkeamat olivat pieniä verrattuna muihin tutkimusalueisiin. Vuosien 2005 ja 2009 välillä on tutkimusalueen pinta-alojen kehityksessä havaittavissa kasvava trendi, joskaan tätä ei todennettu tilastotestein.

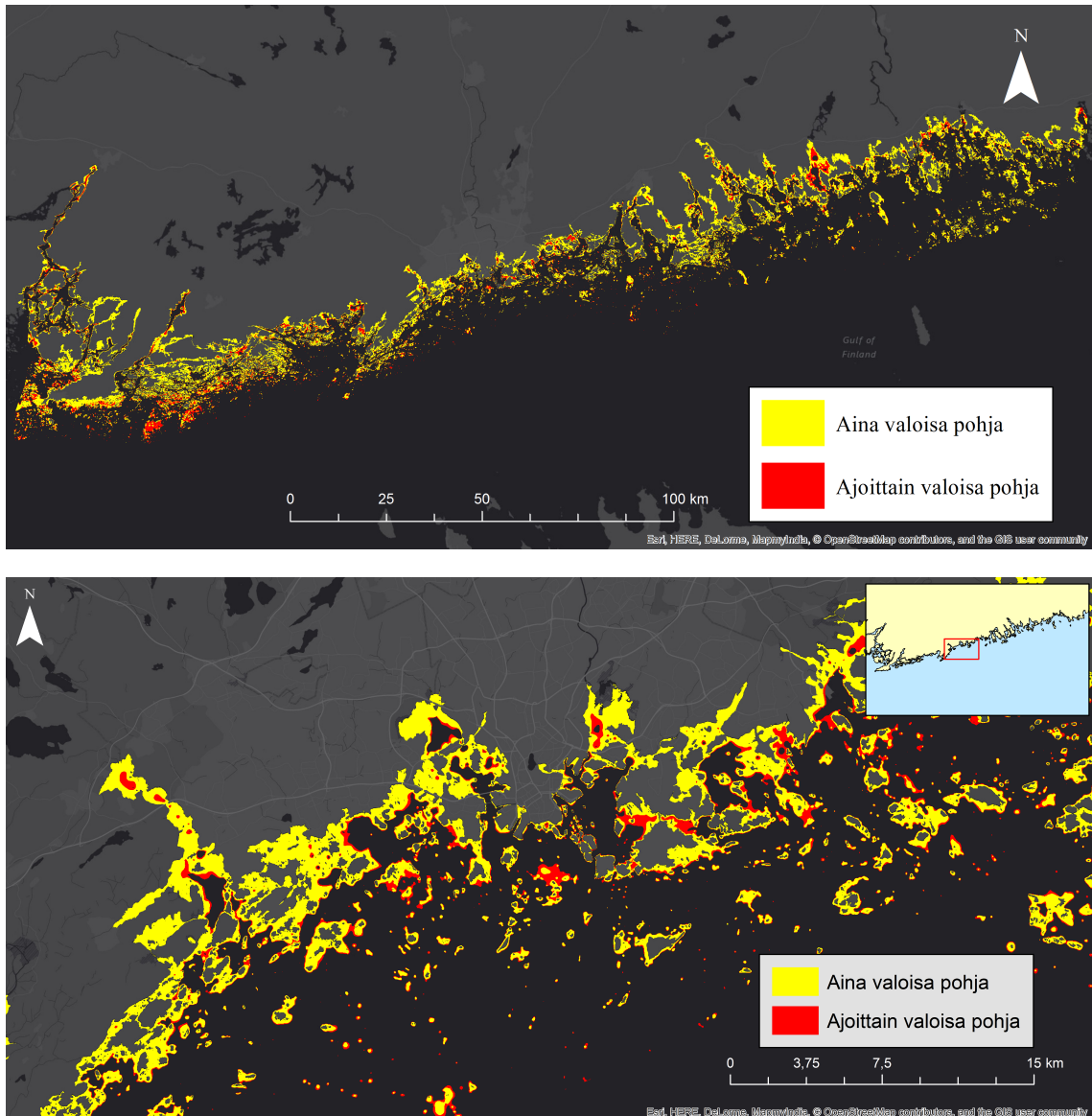


**Kuva 14.** Eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien pinta-alan poikkeama kuukausittaisesta keskiarvosta.

Johtopäätös eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien pinta-aloista ja niiden ajallisesta kehityksestä tutkimusalueilla on, että sisäsaaristossa eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevia pohjia on meripinta-alaan suhteutettuna enemmän kuin ulkosaaristossa ja koska sisäsaaristojen meripinta-alat ovat suurempia kuin ulkosaaristossa, absoluuttinen eufoottisten pohjien pinta-ala on suurin myös sisäsaaristossa. Vaikka sisäsaaristossa eufoottinen syvyys on keskimäärin matalampi kuin ulkosaaristossa, sisäsaariston merialueista noin 40–60 % kuuluu valoisaan vyöhykkeeseen kun taas ulkosaaristossa eufoottinen vyöhyke ulottuu vain keskimäärin noin 10 % pohja-alueista ja suurimmillaankin valoisassa vyöhykkeessä pohja-alueista on alle 20 %. Tutkimusalueiden merialueiden pohja-alueista suurin osuus eufoottisessa vyöhykkeessä on läntisessä sisäsaaristossa, mikä todennäköisesti johtuu alueen pienestä keskisyvyydestä suhteessa vallinneisiin eufoottisiin syvyyksiin.

## 4.2 Kasvukauden aikana aina ja osittain eufoottiset pohjat

Suomenlahden tutkimusalueen aina ja ajoittain eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevat pohjat sijoittuvat saaristoon painottuen rantaviivan tuntumaan ja riutta-alueisiin (kuva 15).



**Kuva 15.** Aina ja ajoittain touko-syyskuun aikana eufoottisessa kerroksessa sijaitsevien pohjien spatiaalinen jakautuminen a) Suomenlahdella ja b) Helsingin edustalla. Ajoittain valoisat pohjat ovat jonain tai joinain kuukausina touko-syyskuussa eufoottisessa vyöhykkeessä, mutta ainakin yhtenä kuukautena eufoottisen vyöhykkeen ulkopuolella.

### 4.3 Skenaario: Eufoottisen syvyyden muutos

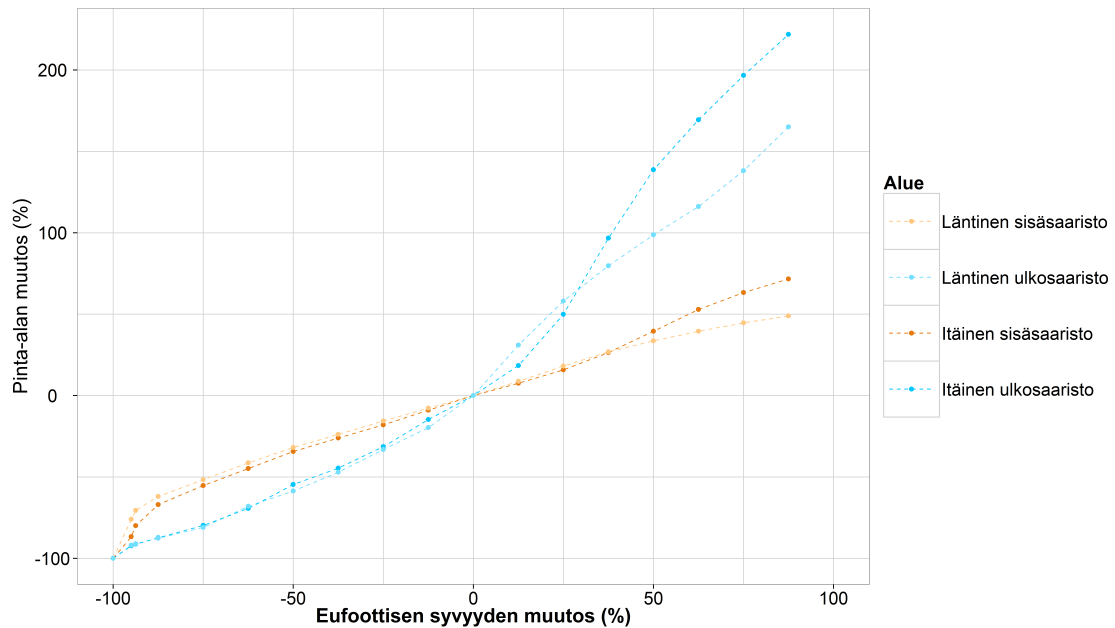
#### 4.3.1 Eufoottisten pohjien pinta-alojen muutos eufoottisen syvyyden muuttuessa

Tutkielman yhtenä tarkoituksena oli selvittää valo-olosuhteiden vaihtelun vaikutusta makrolevien esiintymisalueiden laajuuteen Suomenlahdella. Ennen leviin kohdistunutta analyysiä on kuintekin hyvä tarkastella eufoottisten pohjien vaihtelua kokonaisuutena.

Suomenlahden valo-olosuhteiden muuttumisen vaikutusta eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien pinta-alaan mallinnettiin luomalla skenaarioita, joissa tutkimusalueiden eufoottisen vyöhykkeen syvyyttä muutettiin välillä -100 % ja +87,5 % vuosien 2003–2011 kuukausittaisten mediaanien avulla lasketusta kenttäkauden keskiarvosta (kuva 16). Suhteellisen pinta-alan muutos on ulkosaaristossa selvästi sisäsaaristoa suurempi, jos eufoottisen kerroksen syvyys kasvaa vuosien 2003–2011 tasta. Vastaavasti ulkosaaristossa eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevan pinta-alan lasku on hieman sisäsaaristoa nopeampaa, jos eufoottinen syvyys heikkenee. Sisäsaariston eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien pinta-alan prosentuaalinen muutos on maltillisempaa kuin ulkosaaristossa niin positiivisissa kuin negatiivisissäkin skenaarioissa.

Tuloksissa on merkittäviä alueellisia eroja. Esimerkiksi 75 % kasvu itäisen ulkosaariston eufoottisen kerroksen syvyydessä lisää valoisien pohjien pinta-alaa alueella noin 200 % eli pinta-ala kasvaa kolminkertaiseksi. Vastaava muutos läntisen Suomenlahden sisäsaaristossa kasvattaa eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien pinta-alaa vain 45 %. Kuvaajaa tulkitessa on kuitenkin huomattava, että eufoottisen kerroksen absoluuttinen muutos on ulkosaaristossa suurempi kuin sisäsaaristossa, koska eufoottisen syvyyden lähtötaso on ulkosaaristossa keskimäärin suurempi

kuin sisäsaaristossa. Esimerkiksi jos eufoottisen syvyyden lähtötaso on sisäsaaristossa 1 m, ja se kasvaa 50 %, valoisa vyöhyke syvenee vain 0,5 m, kun taas ulkosaaristossa eufoottisen syvyyden ollessa 10 m samansuuruinen muutos laajentaa eufoottista vyöhykettä 5 m syvemmälle. Näin ollen pinta-alan muutos riippuu sekä pohjan topografiasta että eufoottisen syvyyden absoluuttisesta muutoksesta.



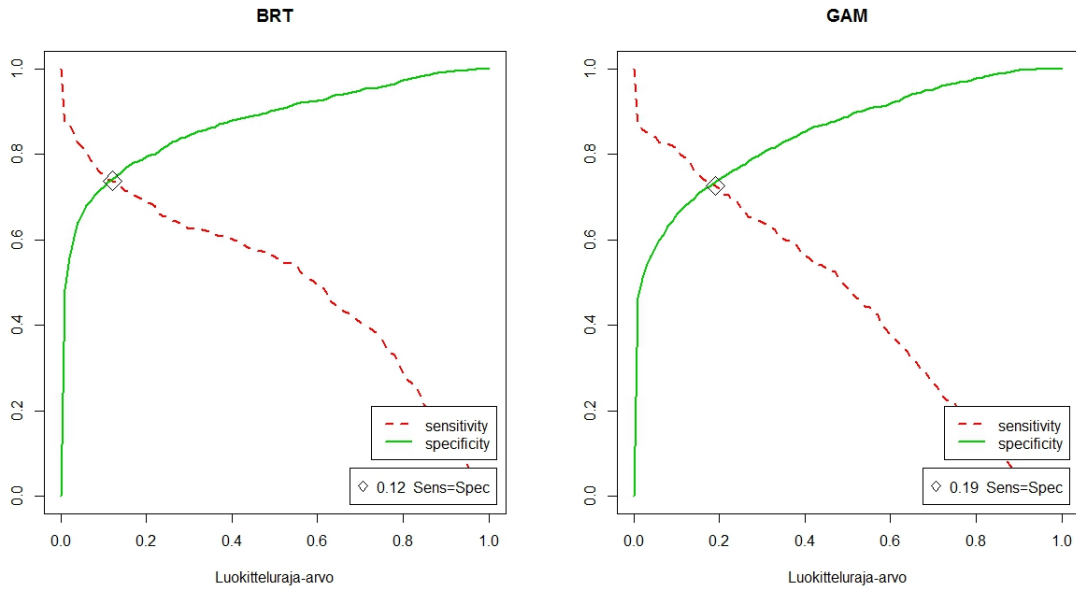
**Kuva 16.** Eufoottisen kerroksen suhteellisen muutoksen vaikutus eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien pinta-alaan. Eufoottisen syvyyden 0-taso kuvaa vuosien 2003–2011 touko–syyskuun keskiarvoa.

#### 4.4 Rakkolevän levinneisyysmallit

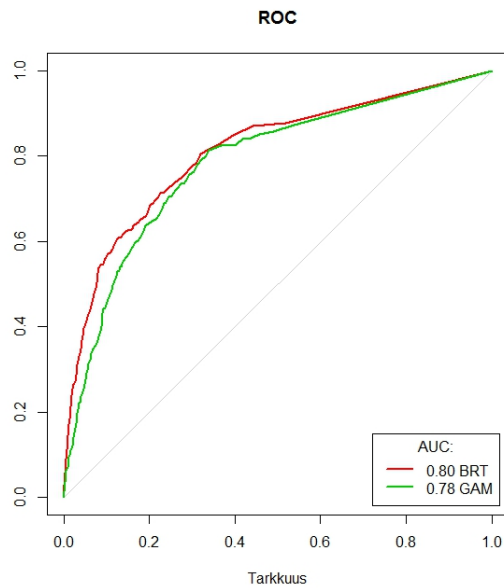
##### 4.4.1 BRT-, GAM- ja CEM-mallit

BRT- ja GAM-mallit luokiteltiin todennäköisyysmalleista presence-absence-malleiksi kynnysarvojen perusteella (kuva 17). BRT-mallin luokitteluraja-arvo oli 0,12 ja GAM-mallin 0,19. BRT- ja GAM-mallien AUC-arvot olivat 0,80 ja 0,78 (kuva 18), minkä perusteella mallit olivat suoriutuvuudeltaan tyydyttäviä.

Itäisimmässä osassa itäisestä ulkosaaristoa kaikki mallit ennustavat lähes yhteneviä



**Kuva 17.** BRT- ja GAM-mallien herkkyys ja tarkkuus sekä presence-absence-luokittelussa käytetty kynnyсарvo herkkyys=tarkkuus.



**Kuva 18.** BRT- ja GAM-mallien ROC-kuvaaja ja AUC-arvot.

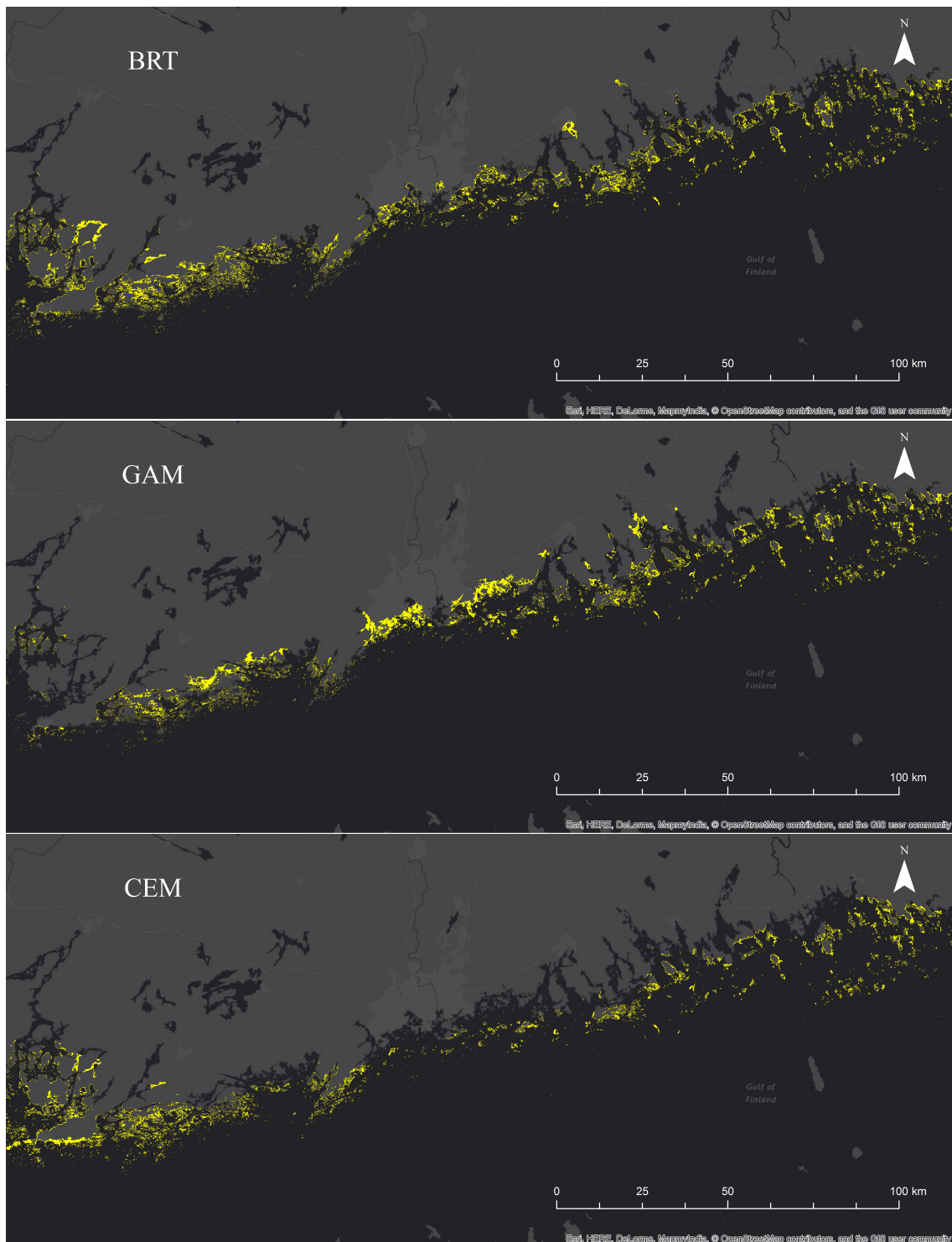
alueita, mutta eroavaisuudet lisääntyvät länttä ja sisäsaaristoa kohti (kuvat 19 ja 20). BRT ennustaa rakkolevää kaikille tutkimusalueille suhteellisen tasaisesti ja potentiaaliset rakkoleväalueet mukailevat rantaviivaa lähes kaikkialla tutkimusalueella. BRT ei pääsääntöisesti ennusta rakkolevää aivan sisimpiin lahtiin, joskin muutamis-

sa suojaississa lahdissa rakkolevää ennustetaan esiintyvän. GAM-mallissa (korjattu  $R^2 = 0,349$ ) rakkolevän potentiaalinen levinneisyys on tuotetuista malleista laajin ja malli kattaa sisäsaaristossa laajoja kaukana rannasta, esimerkiksi keskellä sisälahtia, sijaitsevia alueita, jotka eivät ole mukana BRT- tai CEM-malleissa. Sisäsaaristossa GAM on tutkimuksen malleista optimistisin, mutta ulkosaaristossa ennustetut alueet ovat samaa suuruusluokkaa tai pienempiä kuin muilla malleilla. CEM-malli ennustaa rakkolevää koko rannikolle sisälahtia lukuun ottamatta. Ulkosaariston saaria ympäröivät matalat alueet ja matalikot kuuluvat lähes kaikki CEM-mallin ennustamaan rakkolevän levinneisyysalueeseen ja sisäsaariston uloimmat rantavyöhykkeet lukeutuvat myös malliin useilla alueilla.

BRT-mallissa optinen syvyys ja eufoottinen syvyys olivat suhteellisesti tärkeimmät muuttujat (vaikutus 35,6 % ja 14,3 %) ja kolmanneksi tärkein muuttuja oli pinnanläheinen saliniteetti (liite B). BRT-mallin taustamuuttujien sovitetut arvot on esitetty liitteessä C. Avoimuus ei osoittautunut mallissa erityisen tärkeäksi muuttujaksi. BRT-mallissa suurin interaktio oli optisen syvyyden ja eufoottisen syvyyden välillä (taulukko 7). Optisen syvyyden ja kokonaistyyppipitoisuuden välillä oli myös voimakas interaktio.

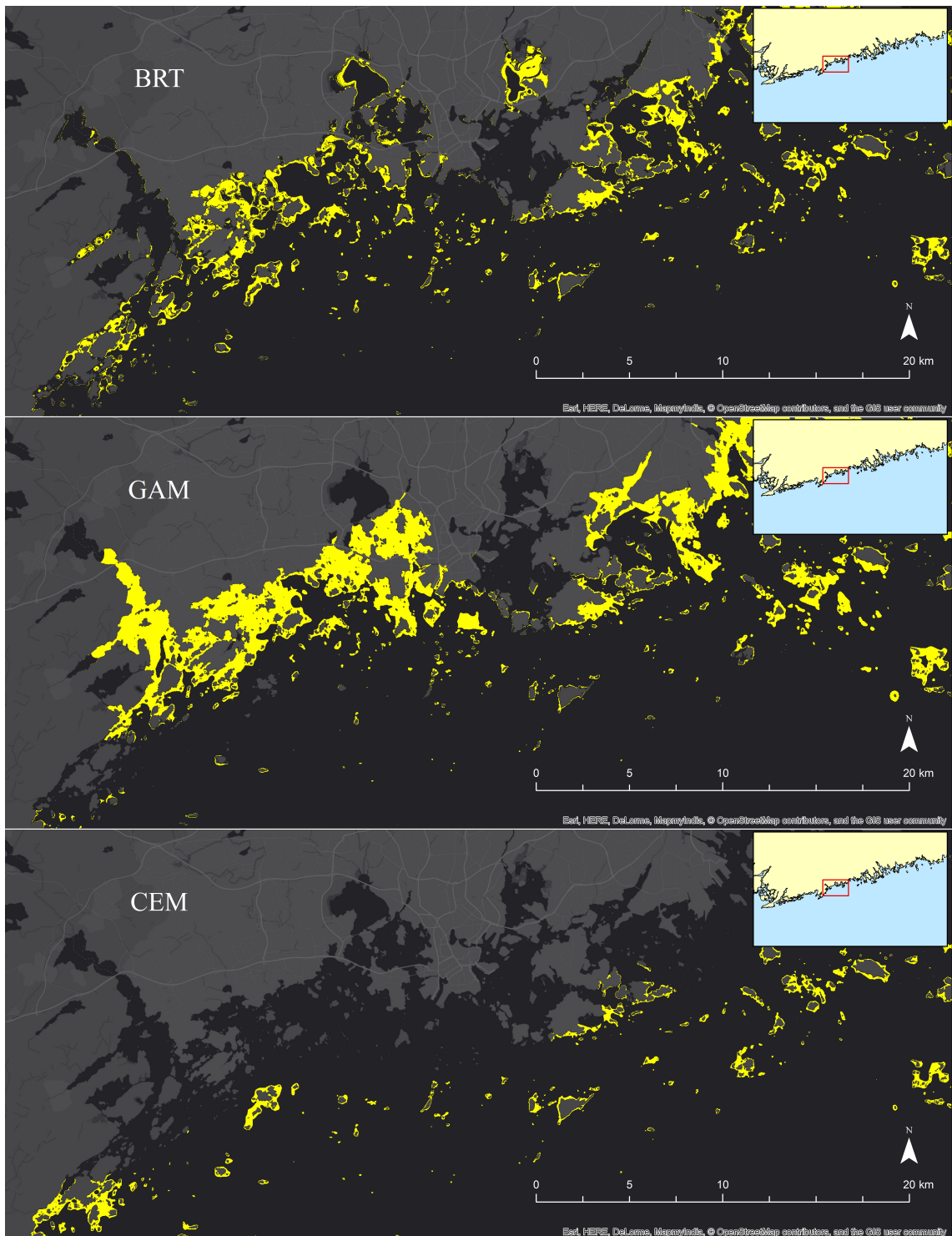
**Taulukko 7.** BRT-mallin selittävien muuttujien väliset interaktiot. Suuri arvo kuvaa suurta muuttujien välistä interaktiota, joka on kuitenkin kyetty hyödyntämään mallissa.  $Z_{eu}$ =eufoottinen syvyys,  $P_{tot}$ =kokonaisfosforipitoisuus.  $N_{tot}$ =Kokonaistyyppipitoisuus,  $Chl-a$ =klorofylli-a, Avoimuus=syvyyden huomioiva avoimuus, Saliniteetti=pinnanläheinen saliniteetti.

	$Z_{eu}$	$P_{tot}$	$N_{tot}$	$Chl-a$	Avoimuus	Optinen syvyys	Saliniteetti
$Z_{eu}$	0	2,29	5,35	3,74	5,82	319,82	77,79
$P_{tot}$	0	0	8,23	7,15	12,21	71,97	1,26
$N_{tot}$	0	0	0	5,75	20,72	145,04	4,48
$Chl-a$	0	0	0	0	1,27	57,08	10,4
Avoimuus	0	0	0	0	0	31,47	41,69
Optinen syvyys	0	0	0	0	0	0	87,23
Saliniteetti	0	0	0	0	0	0	0



**Kuva 19.** Rakkolevän levinneisyys BRT-, GAM- ja CEM-mallien perusteella.



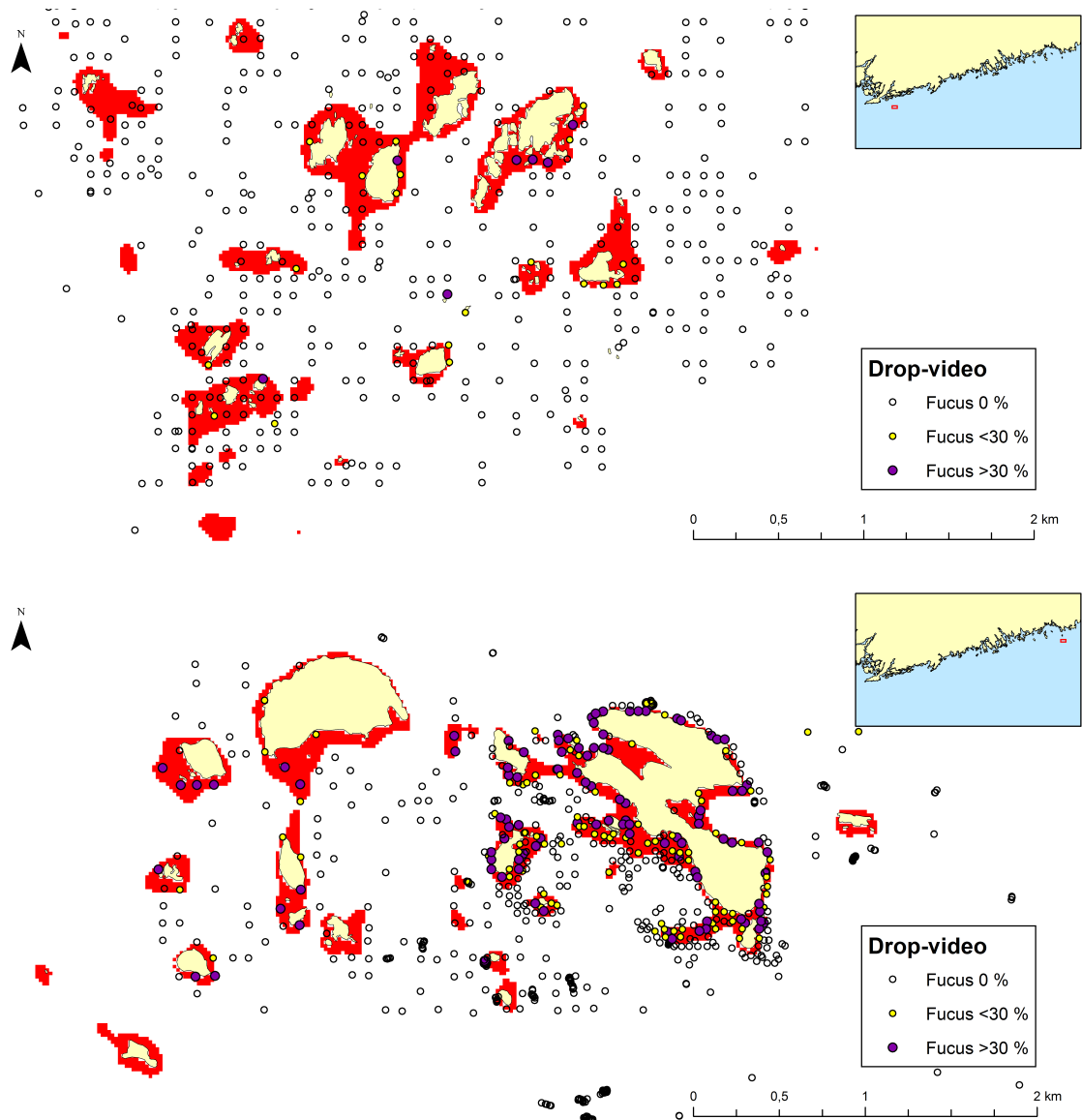


**Kuva 20.** Rakkolevän levinneisyys Helsingin edustalla BRT-, GAM- ja CEM-mallien perusteella.

#### 4.4.2 Rakkolevämallien evaluointi

Rakkolevämallit evaluointiin drop-videoaineiston avulla (Liitteet D, E ja F). Koiko Suomenlahden tutkimusalueella parhaiten tuotetuista malleista suoriutuu CEM (TSS = 0,590) ja heikoiten BRT (TSS = 0,540), mutta mikään malleista ei ollut Jonesin ym. (2010) luokittelun perusteella hyvä, vaan kaikki mallit olivat kohtalaisia tai tyydyttäviä. Läntisessä sisäsaaristossa mallien suoriutuvuus jäi heikoksi, ja parhaaksi malliksi osoittautui BRT (TSS = 0,245). Läntisessä ulkosaaristossa BRT (TSS = 0,106) ja GAM (TSS = 0,084) ennustivat rakkolevän levinneisyyttä huonosti, ja CEM (TSS = 0,499) kykeni mallintamaan rakkoleväalueet hieman muita menetelmiä paremmin. Itäisessä sisäsaaristossa GAM (TSS = 0,547) suoriutui malleista parhaiten. CEM (TSS = 0,520) puolestaan suoriutui hieman paremmin kuin BRT (TSS = 0,475). Itäisessä ulkosaaristossa CEM (TSS = 0,629) suoriutui hyvin ja osoittautui parhaaksi mallinnusmenetelmäksi, mutta myös muut menetelmät olivat parhaimmillaan itäisessä ulkosaaristossa. Kaikkien mallien positiivinen ennustuskyky oli heikoin läntisessä ulkosaaristossa ja paras itäisessä sisäsaaristossa (GAM ja CEM) tai itäisessä ulkosaaristossa (BRT). Huonoiksi malleiksi osoittautuivat GAM läntisellä Suomenlahdella ja BRT läntisessä ulkosaaristossa.

Evaluoinnissa käytettyjen drop-videoiden spatiaalinen sijoittuminen CEM-malliin on esimerkin vuoksi esitetty kuvassa 21. Läntisessä ulkosaaristossa rakkolevämalli ei visuaalisesti tarkasteltunakaan toimi erityisen hyvin, minkä voi huomata rakkolevähavaintojen vähydestä. Itäisen Suomenlahden ulkosaaristossa rakkolevähavaintoja on runsaasti, ja visuaalisesti tarkasteltuna ne osuvat suhteellisen hyvin rakkolevämallin ennustamille alueille. Toisaalta videopisteet sijoittuvat itäisen ulkosaariston esimerkkikuvassa pitkälti rannan läheisyyteen, kun taas läntisen ulkosaariston esimerkkialueella havaintoja aivan rantaviivan tuntumasta on melko vähän.



**Kuva 21.** CEM-mallin evaluointipisteiden sijoittuminen a) läntisen Suomenlahden ulkosaaristossa ja b) itäisen Suomenlahden ulkosaaristossa Ulko-Tammion alueella.

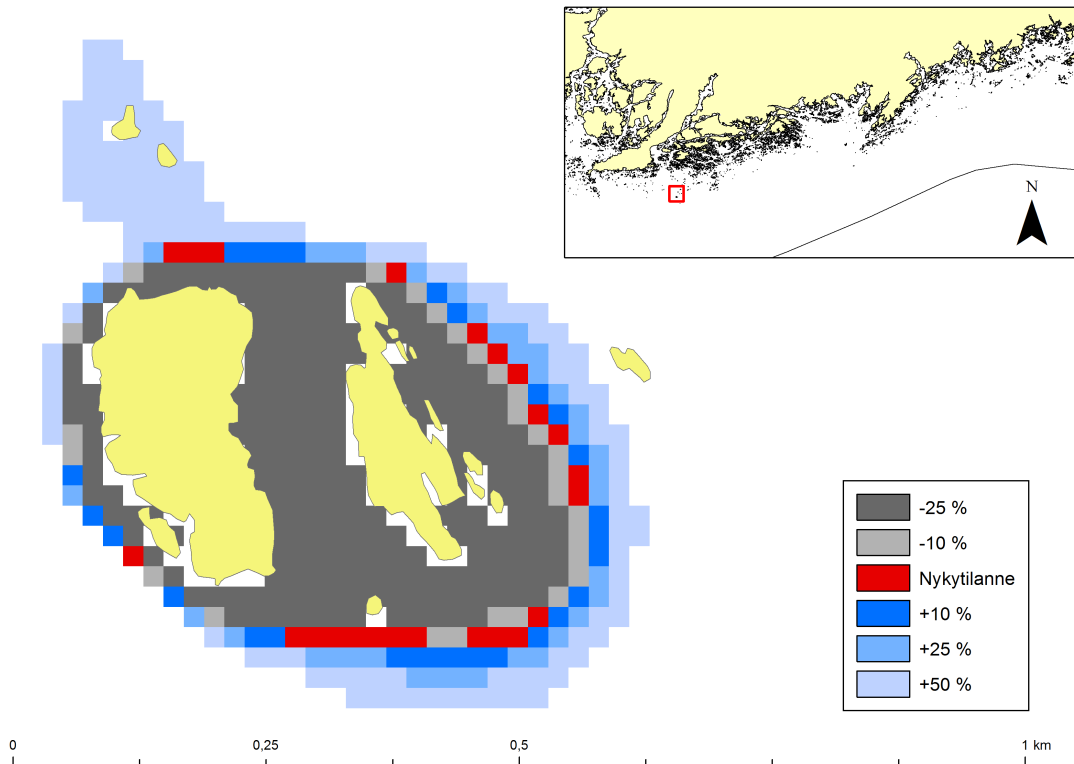
#### 4.4.3 CEM-malli eufoottisen syvyyden muuttuessa

BRT ja GAM eivät kyenneet mallintamaan käytössä olevilla ympäristömuuttujilla ekologisesti mielekkäitä levinneisyyksiä tulevaisuusskenaarioissa, joissa veden optiset olosuhteet muuttuvat ja eufoottinen syvyys kasvaa tai pienenee vuosien 2003–2011 tasosta. Tämän vuoksi projisoinnissa käytettiin CEM-malleja.

Rakkolevän potentiaalinen spatiaalinen levittäytyminen eri eufoottisen syvyyden muutoskenaarioissa voidaan havainnollistaa CEM-mallin avulla yksittäisten saarten ympäristössä (kuva 22). Eufoottisen syvyyden pieneneminen kaventaa rakkolevän horisontaalia levinneisyyttä ulkoreunoilta kohti rantaa ja matalia alueita. Vastaavasti eufoottisen syvyyden kasvaminen mahdollistaa rakkolevän kasvamisen yhä suuremmilla pinta-aloilla ja leveämmällä vyöhykkeellä. Esimerkkikuvan saaret Segelskär ja Lillandet sijaitsevat läntisellä Suomenlahdella ulkosaaristossa. Rakkolevämalli ei ole esitettyllä alueella TSS-arvoltaan tai positiiviselta ennustuskyvyltään hyvä, mutta alue on valittu esimerkiksi sen vuoksi, että negatiivisimmassa rakkoleväskenaariossa rakkolevää ei enää esiinny esimerkiksi itäisellä Suomenlahdella ollenkaan. Segelskär siis edustaa mallin kannalta kiinnostavaa aluetta, jolla rakkolevän on mahdollista esiintyä kaikissa skenaarioissa.

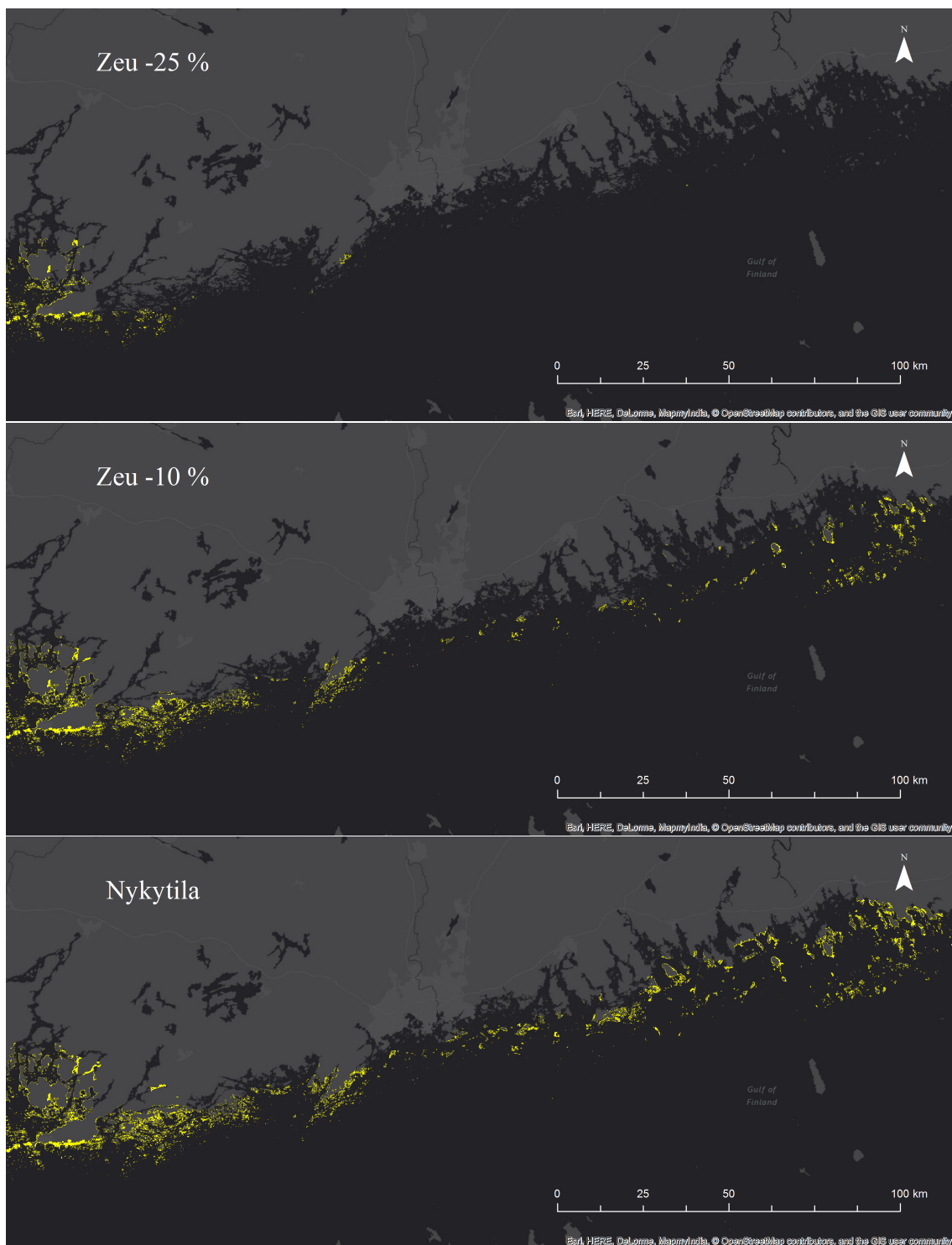
Mikäli eufoottinen syvyys heikentyy kaikkialla tutkimusalueella 50 prosenttia vuosien 2003–2011 tasosta, CEM-malli ei ennusta rakkolevää ollenkaan Suomenlahdelle (ei kuvaa). Eufoottisen vyöhykkeen pieneneminen 25 prosenttia rajaa potentiaaliset rakkoleväalueet Hankoniemen ympäristöön sekä Porkkalanniemen etelärannoille (kuva 23). Eufoottisen syvyyden heikentyminen -10 % kaventaa rakkoleväalueita paikallisesti, mutta suuria alueellisia muutoksia tapahtuu lähinnä joillain alueilla sisäsaaristossa, missä potentiaalisia rakkolevän esiintymisalueita on vähemmän kuin nykytilassa (kuvat 23 ja 25). Läntisen ja itäisen saariston rajalla, pääkaupunkiseudun edustan merialueilla 10 % heikennys eufoottiseen syvyyteen kaventaa hieman levinneisyysaluetta nykytilasta, jossa levinneisyyden raja mukailee sisä-ulkosaaristoluokittelun rajaa.

Eufoottisen syvyyden kasvaminen 10 prosenttia laajentaa nykyistä mallinnettua levinneisyyttä saarikohtaisesti hieman ulommaksi rantaviivasta tai matalikon keskikohdasta, minkä lisäksi mallinnettu levinneisyysalue laajenee hieman kohti sisäsaaristoa (kuvat 24 ja 26). Aluelisäys on nauhamainen vyöhyke, joka kulkee läpi tutki-

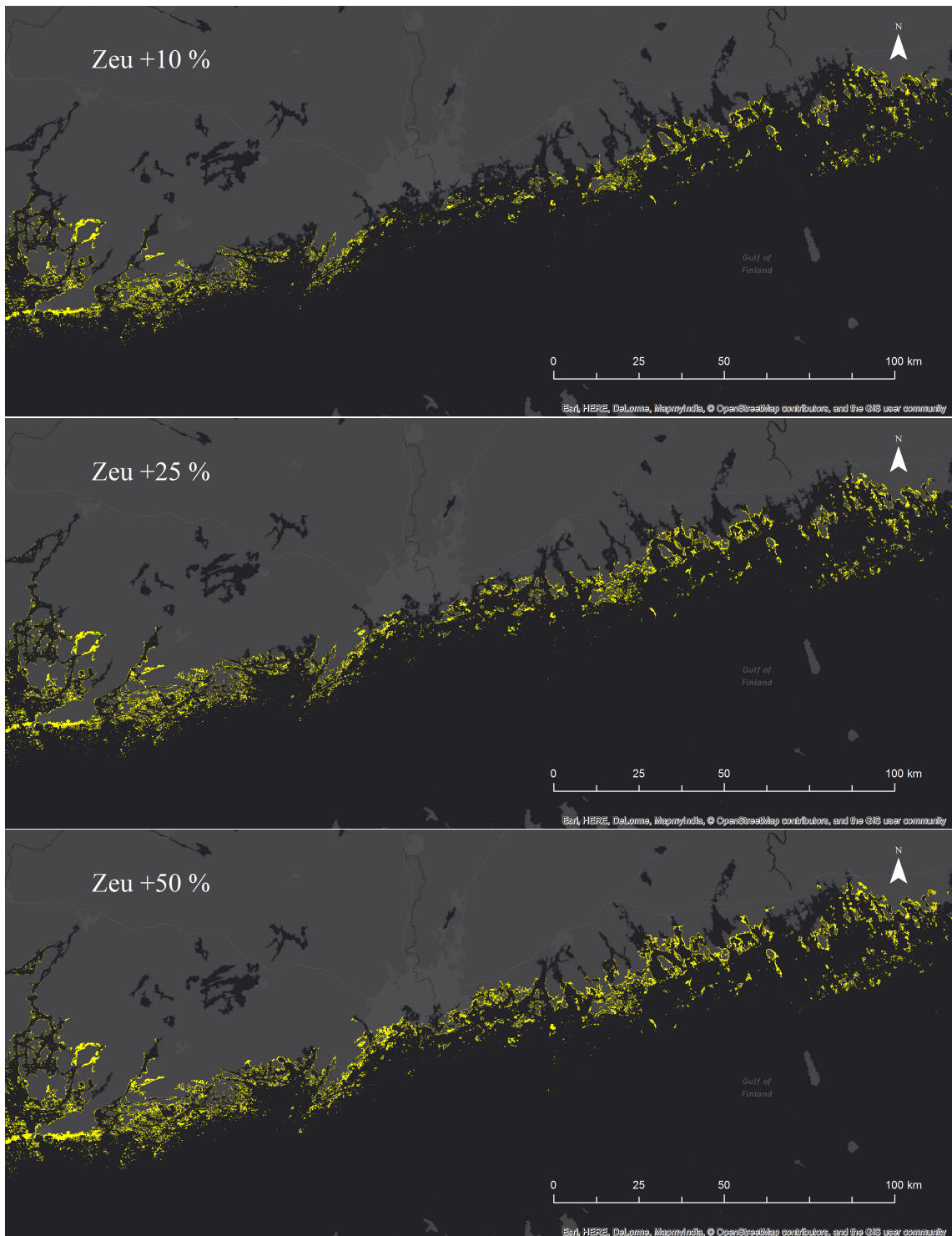


**Kuva 22.** Rakkolevän esiintymiselle suotuisat olosuhteet Segelskärin ja Lillandetin ympäristössä, kun eufoottinen syvyys vaihtelee välillä -25–50 %. Eri skenaariot on piirretty päällekkäin, ja jokainen rakkoleväalue kuvassa kattaa myös tätä negatiivisempien skenaarioiden alueet. Yhden pikselin koko on 20 \* 20 m. CEM-malli.

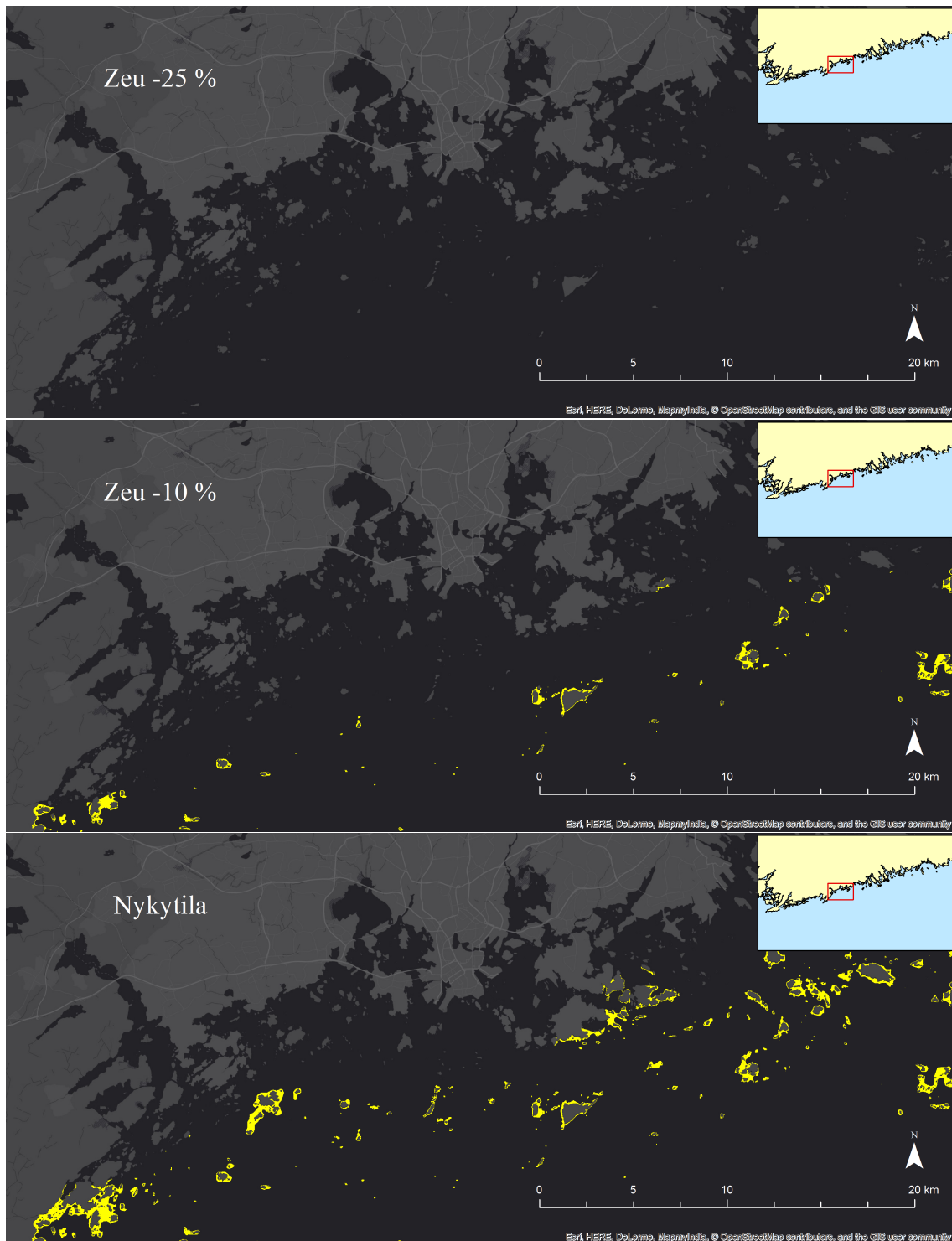
musalueen sisäsaaristossa lähellä sisä- ja ulkosaaristojen rajaa. Eufoottisen syvyyden kasvu 25 % laajentaa nykyisiä mallinnettuja levinneisyysalueita paikallisesti, mikä lisäksi potentiaaliset levinneisyysalueet laajenevat edellistä skenaariota enemmän kohti sisäsaaristoa. Optimistisimmassa skenaariossa eufoottinen syvyys kasvaa 50 % ja tällöin CEM-malli ennustaa rakkolevän potentiaalisiksi elinympäristöksi lähes kaikki tutkimusalueen rantavyöhykkeet ja riutta-alueet niin sisä- kuin ulkosaaristossakin. Ainoastaan sisälahdet, joiden eufoottinen syvyys on sameuden vuoksi todella pieni, jäävät mallin ulkopuolelle.



**Kuva 23.** Rakkolevän alueellinen esiintyminen, kun eufoottinen syvyys heikkenee 25 %, 10 % ja 0 % (Nykytilä). CEM-malli.

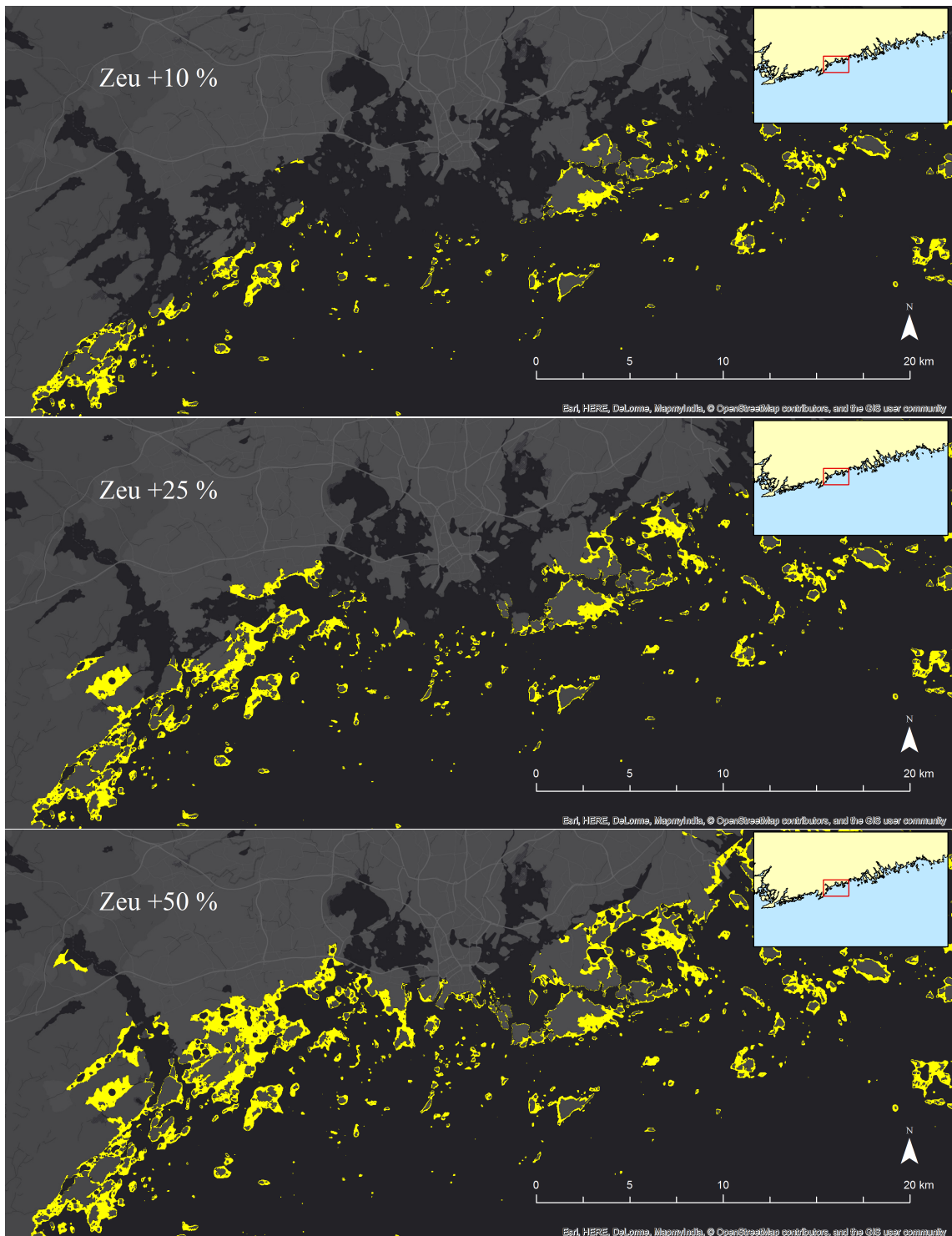


**Kuva 24.** Rakkolevän alueellinen esiintyminen, kun eufottinen syvyys kasvaa 10 %, 25 % ja 50 %. CEM-malli.



**Kuva 25.** Rakkolevän alueellinen esiintyminen Helsingin edustalla, kun eufoottinen syvyys heikkenee 25 %, 10 % ja 0 % (Nykytila). CEM-malli.





**Kuva 26.** Rakkolevään alueellinen esiintyminen pääkaupunkiseudun edustalla, kun eufotoinen syvyys kasvaa 10 %, 25 % ja 50 %. CEM-malli.

#### 4.4.4 CEM-mallin pinta-alan muutos eufoottisen syvyyden muuttuessa ja pohjanlaadun vaikutus rakkolevän levinneisyyteen

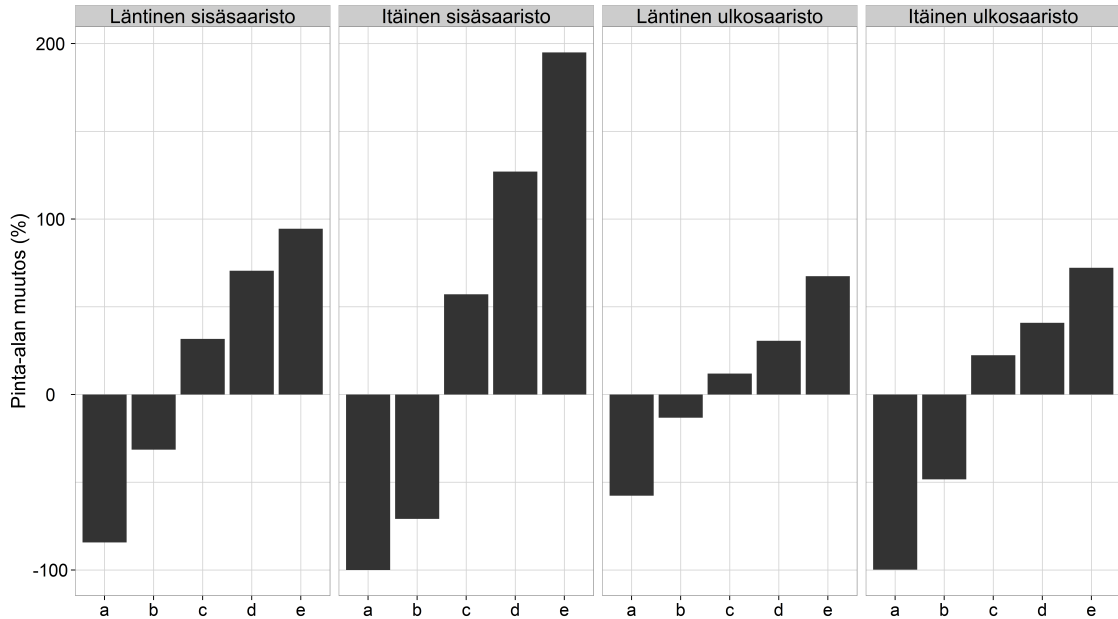
Rakkolevän potentiaalisen levinneisyyden pinta-ala riippuu eufoottisen syvyyden kehityksestä ja alueen pohjanlaadusta (taulukko 8). Suomenlahden alueella rakkolevän levinneisyysalue on 293 km<sup>2</sup> suuruinen. Mikäli eufoottinen syvyys pienenee 25 %, rakkolevän levinneisyysalue Suomenlahdella kutistuu 48 km<sup>2</sup> alueelle. Toisaalta eufoottisen syvyyden paraneminen 50 % mahdollistaisi 595 km<sup>2</sup> levinneisyyspinta-alan, mikäli pohjanlaatua ei huomioida tarkastelussa.

Rakkolevämallin suhteellinen pinta-alan muutos positiivisissa skenaarioissa on suurin itäisessä sisäsaaristossa, jossa eufoottisen syvyyden kasvaminen 50 % lähes kolumkertaistaisi rakkolevän kasvulle suotuisien alueiden pinta-alan (kuva 27). Toisaalta eufoottisen syvyyden pieneneminen 25 % aiheuttaisi rakkolevän katoamisen itäiseltä Suomenlahdelta kokonaan. Pienin muutos negatiivisimmassa skenaariossa olisi läntisessä ulkosaaristossa, jossa vyöhykkeen pinta-ala pienenisi yli 50 % nykyisestä.

CEM-malliskenaarioiden potentiaalisten rakkoleväalueiden kovan pohjan osuutta tarkasteltiin drop-videoaineiston avulla. Vaikka rakkolevän kasvulle suotuisien pohjien spatiaalinen laajuus kasvaisikin, pinta-alan lisääntyminen ei kuitenkaan mahdollista rakkolevän leviämistä kaikille uusille alueille soveltumattoman pohjanlaadun vuoksi. Rakkolevämallin skenaarioissa, joissa eufoottinen syvyys kasvaa 10 %, 25 % ja 50 %, uusi rakkolevälle olosuhteiltaan sopiva merenpohja on tilastollisesti merkitsevästi pehmeämpää (Wilcoxon, kaikissa skenaarioissa  $p < 0,001$ ) kuin nykytilanteen rakkolevämallin ennustama pohja (taulukko 9). Rakkolevän uudella potentiaalisella vyöhykkeellä eufoottisen syvyyden kasvaessa 10 %, 25 % ja 50 % kova pohjaa 32,9 %, 29,8 % ja 31,4 %, kun nykyisellä rakkolevän elinvyöhykkeellä kovan pohjan osuus on 46,4 % (kuva 28).

**Taulukko 8.** Rakkolevän levinneisyysalueen pinta-alat, kovan pohjan osuus (raekoko yli 6 cm) vyöhykkeellä ja rakkolevän kasvualustaksi soveltuvien kovien pohjien pinta-alat CEM-mallin eri skenaarioissa Suomenlahdella.

$Z_{eu}$	-25 %	-10 %	Nykytila	+10 %	+25 %	+50 %
Pinta-ala (km <sup>2</sup> )	47,6	180	293	380	484	595
Kovan pohjan osuus			0,464	0,329	0,298	0,314
Kovien pohjien pinta-ala (km <sup>2</sup> )			136	164	196	230

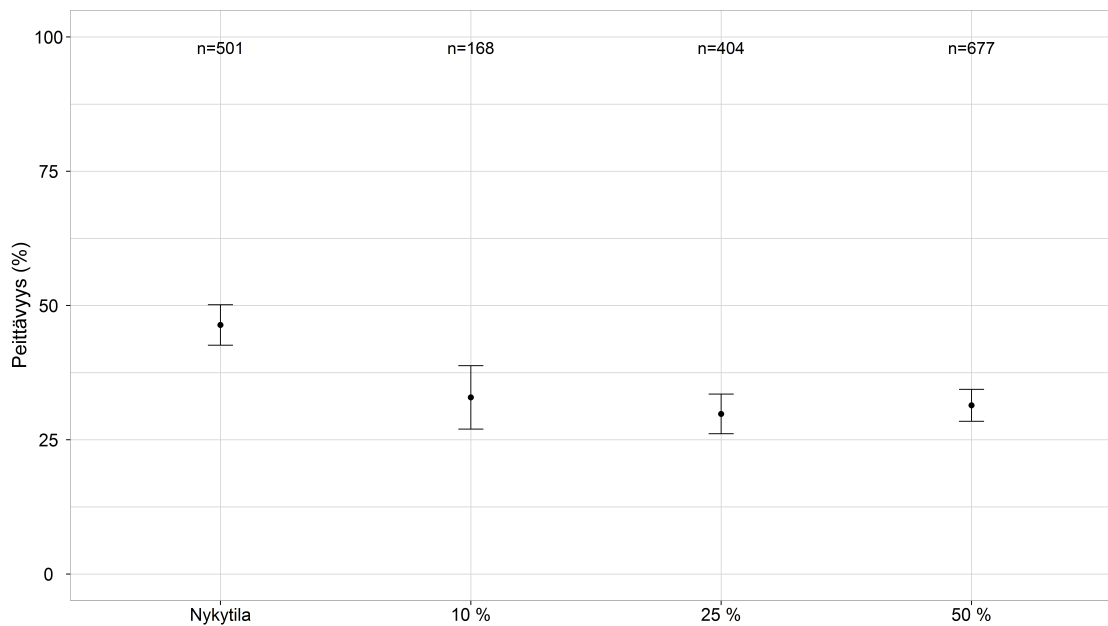


**Kuva 27.** Rakkolevän esiintymiselle sopivien CEM-mallin vyöhykkeiden pinta-alojen suhde nykyiseen mallinnettuun pinta-alaan eri skenaarioissa tutkimusalueella. Eufoottisen vyöhykkeen muutokset eri skenaarioissa ovat: a) -25 % b) -10 % c) +10 % d) +25 % e) +50 %.

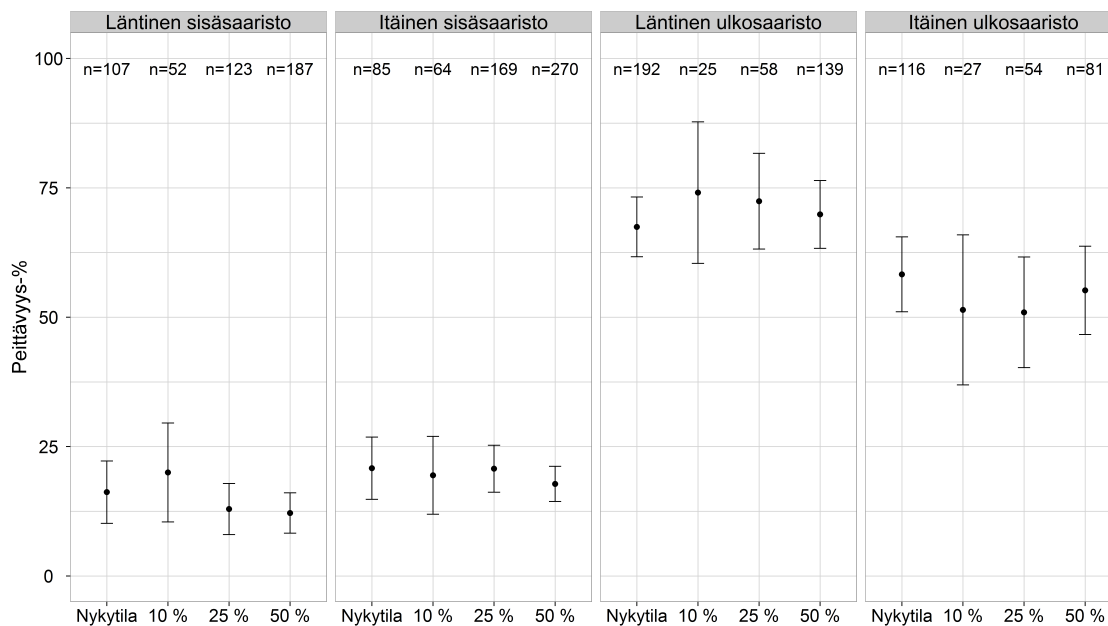
**Taulukko 9.** Wilcoxonin järjestyssummatesti kovan pohjan peittävyuden erojen testaamiseksi rakkolevämallin eri skenaarioissa.

	$Z_{eu} +10 \%$	$Z_{eu} +25 \%$	$Z_{eu} +50 \%$
p-arvo	$4,02 * 10^{-4}$	$1,35 * 10^{-7}$	$4,01 * 10^{-8}$
W	49200	121000	200000

Tarkasteltaessa sisä- ja ulkosaaristoa läntisellä ja itäisellä Suomenlahdella erikseen pohjanlaadussa on selkeitä eroja uudella potentiaalisella rakkolevän elinalueella (kuva 29). Sisäsaaristossa pohjanlaatu on pehmeämpää kuin ulkosaaristossa, mutta eri skenaarioiden välillä alueellinen muutos ei ole kuitenkaan erityisen selkeä.



**Kuva 28.** Kovan pohjan (raekoko yli 6 cm) peittävyuden keskiarvo ja keskihajonta satunnaistetuissa videointipisteissä Suomenlahdella. Nykytila kattaa rakkolevän potentiaaliselle esiintymisalueelle osuneet videot ja skenaariot ( $Z_{eu} +10\%$ ,  $+25\%$  ja  $+50\%$ ) sisältävät ainoastaan esiintymisalueen kasvun laajentamat alueet.



**Kuva 29.** Kovan pohjan (raekoko yli 6 cm) peittävyuden keskiarvo ja keskihajonta satunnaistetuissa videointipisteissä CEM-mallin peittoalueella. Nykytila kattaa rakkolevän potentiaaliselle esiintymisalueelle osuneet videot ja skenaariot ( $Z_{eu} +10\%$ ,  $+25\%$  ja  $+50\%$ ) sisältävät ainoastaan esiintymisalueen laajentumisen paljastamat uudet alueet.

## 5 Tulosten tarkastelu

### 5.1 Eufoottisten pohjien ja niiden pinta-alojen alueellinen ja ajallinen vaihtelu

Eufoottisen vyöhykkeen syvyys vaihtelee veden optisten ominaisuuksien muuttuessa niin ajallisesti kuin paikallisestikin (Luhtala ym. 2013; Tolvanen ym. 2013). Kun meren valo-olosuhteet muuttuvat veden kirkastuessa tai samentuessa, valoisassa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien pinta-ala muuttuu. Muutoksen suuruus riippuu sekä eufoottisen kerroksen muutoksen suuruudesta että pohjan topografiasta. Loivilla pohjilla pinta-alan muutos on suurempi kuin jyrkillä pohjilla, kun valoisa vyöhyke laajenee tai supistuu.

Eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien kasvukauden aikainen kehitys vaihteli paljon vuosittain ja pinta-aloissa oli hajontaa etenkin touko-, elo- ja syyskuussa, mutta pinta-alat olivat kaikilla alueilla keskimäärin suurimmillaan kesäkuussa ja pienimmillään toukokuussa. Havainto sopii Luhtala ym. (2013) havaitsemaan eufoottisen syvyyden ajalliseen vaihteluun Saaristomerellä. Saaristomeren eufoottiset syvyudet olivat matalia alkukevällä ja tätä suurempia loppukevällä tai alkukesällä, mikä sopii havaittuihin trendeihin Suomenlahdella touko- ja kesäkuussa. Tämä johtuu sameuden vuodenaikaismuutoksesta; vesi on sameampaa kasviplanktonin kevätkukinnan ja sinilevien kesäkukintojen aikaan ja kirkkaampaa kesäkuussa ja syksyllä.

Luhtala ym. (2013) kuitenkin vertasivat eufoottisessa vyöhykkeessä aina, osittain ja ei koskaan sijaitsevien pohjien jakautumista Saaristomerellä ja arvioivat valoisassa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien vähentyneen noin 50 % vuodesta 1930 vuoteen 2007. Tämän tutkimuksen tutkimusajanjakson 2003–2011 aikana ei ollut havaittavissa selkeää pitkäaikaismuutosta eufoottisten pohjien pinta-aloissa.

Eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien pinta-ala kattoi läntisessä sisäsaaristossa yli puolet alueen meripinta-alasta ja itäisessä sisäsaaristossakin eufoottisten pohjien pinta-ala oli ajoittain yli puolet meripinta-alasta. Ulkosaaristossa vastaavat pinta-alat olivat huomattavasti pienempiä. Pohjalla elävien perustuottajien, jotka selviytyvät kasvukauden ajan prosentilla pinnalle saapuvasta fotosynteettisesti aktiivisesta valoenergiasta, potentiaalinen kasvuala on sisäsaaristossa suurempi kuin ulkosaaristossa, kun tarkastellaan tiettyä pinta-alaa.

Ulkosaaristossa rantaviivan pituuteen suhteutettu eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien pinta-ala on suurempi kuin sisäsaaristossa, minkä voi tulkita johtuvan ulkosaariston lyhyestä rantaviivasta. Vaikka ulkosaariston keskisyvyys on suurempi, eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsi runsaasti pohjia saarten läheisyydessä, riutoilla ja muilla matalikoilla, sillä ulkosaaristossa eufoottiset syvyydet olivat sisäsaariston eufoottisia syvyyksiä suurempia. Ulkosaaristossa eufoottiset pohjat ulottuivat keskimäärin kauemmaksi rantaviivasta kuin sisäsaaristossa, sillä rantaviivan pituuteen suhteutetut pinta-alat olivat ulkosaaristossa suurempia kuin sisäsaaristossa.

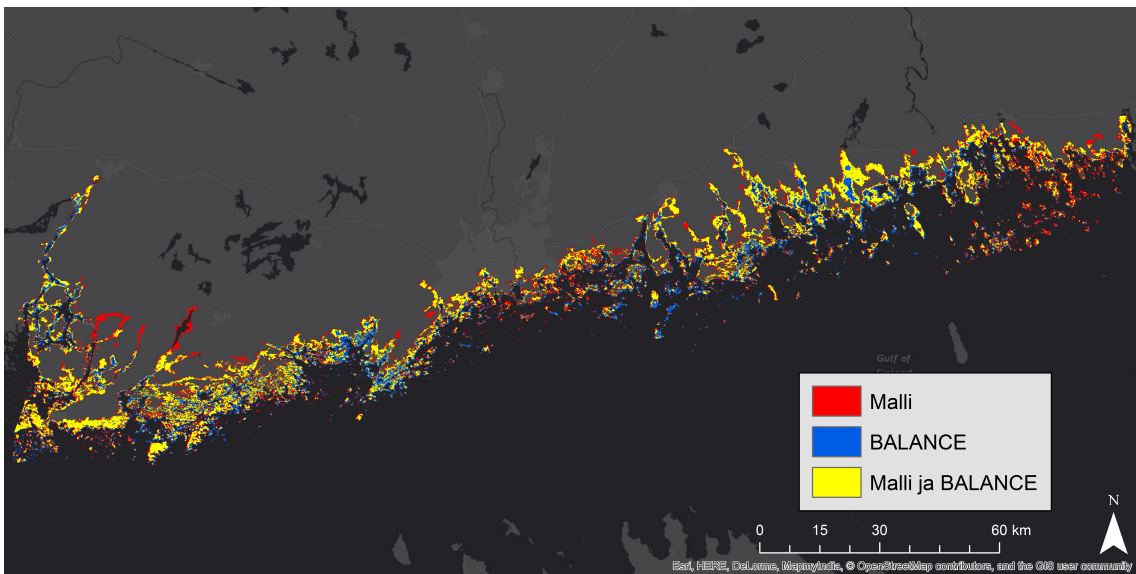
Eufoottisessa vyöhykkeessä olevien pohjien pinta-alat eroavat itäisen ja läntisen saariston välillä, mikä voi johtua sekä alueiden erilaisesta sameudesta ja eufoottisista syvyyksistä että erilaisesta topografiasta. Itäisessä saaristossa meripinta-alaan suhteutetut eufoottisten pohjien pinta-alat olivat pienempiä kuin läntisessä sisäsaaristossa (kuva 13). Topografian vaikutus tähän johtunee siitä, että läntisellä Suomenlahdella rantaviivan pituus on suurempi kuin itäisellä Suomenlahdella, minkä lisäksi meripinta-ala läntisessä saaristossa on pienempi kuin itäisessä saaristossa. Näin ollen läntisellä Suomenlahdella on suhteessa enemmän rantaviivaa meripinta-alaan nähden, jolloin matalia, eufoottiseen kerrokseen yltäviä pohjiakin on enemmän. Toisaalta kun tarkastellaan rantaviivan pituuteen suhteutettua eufoottisten pohjien pinta-alaa, itäisessä saaristossa pinta-alat olivat hieman läntistä saaristoa suurempia. Tämän voi tulkita johtuvan siitä, että eufoottisten pohjien absoluuttiset

pinta-alat olivat suhteellisen lähellä toisiaan, mutta jaettaessa luvut alueiden rantaviivan pituudella itäisen Suomenlahden lyhyemmän rantaviivan vuoksi pinta-alat olivat suurempia kuin läntisellä Suomenlahdella.

Eufoottisen syvyyden muutosskenaarioiden vaikutusta alueen eufoottisten pohjien pinta-alaan (kuva 16) voidaan tarkastella, kun ajatellaan pinta-alan muutoksen riippuvan sekä alueen eufoottisen syvyyden tasosta että eufoottisten pohjien absoluuttisesta pinta-alasta. Mikäli eufoottinen syvyys alueella on pieni, ei suurikaan suhteellinen muutos kasvata eufoottisen syvyyden absoluuttista arvoa paljoa, minkä vuoksi uusien valoisien pohjien pinta-ala jää matalaksi. Toisaalta mikäli alueen eufoottisten pohjien pinta-ala on ennestään suuri, ei absoluuttinen pinta-alan muutos ole suhteessa niin merkittävä kuin alkuperäisen alueen ollessa pieni. Absoluuttinen pinta-alan muutos todennäköisesti on verrannollinen rantaviivan pituuteen, eli alueilla, joilla on paljon pinnan päälle ulottuvia matalia pohjia, todennäköinen pinta-alan lisäys eufoottisen syvyyden kasvaessa on suurempi kuin keskimäärin syvemmillä alueilla. Eri tutkimusalueiden tulosten vertailu ja niihin vaikuttavien syiden löytäminen on siis hankalaa, kun tuloksiin vaikuttavia tekijöitä on useita ja niiden vaikutusta eri alueilla ei tarkasteltu yksinään esimerkiksi määrittämällä alueiden tiettyä syvyyttä matalampien alueiden pinta-alaa syvyyden funktiona.

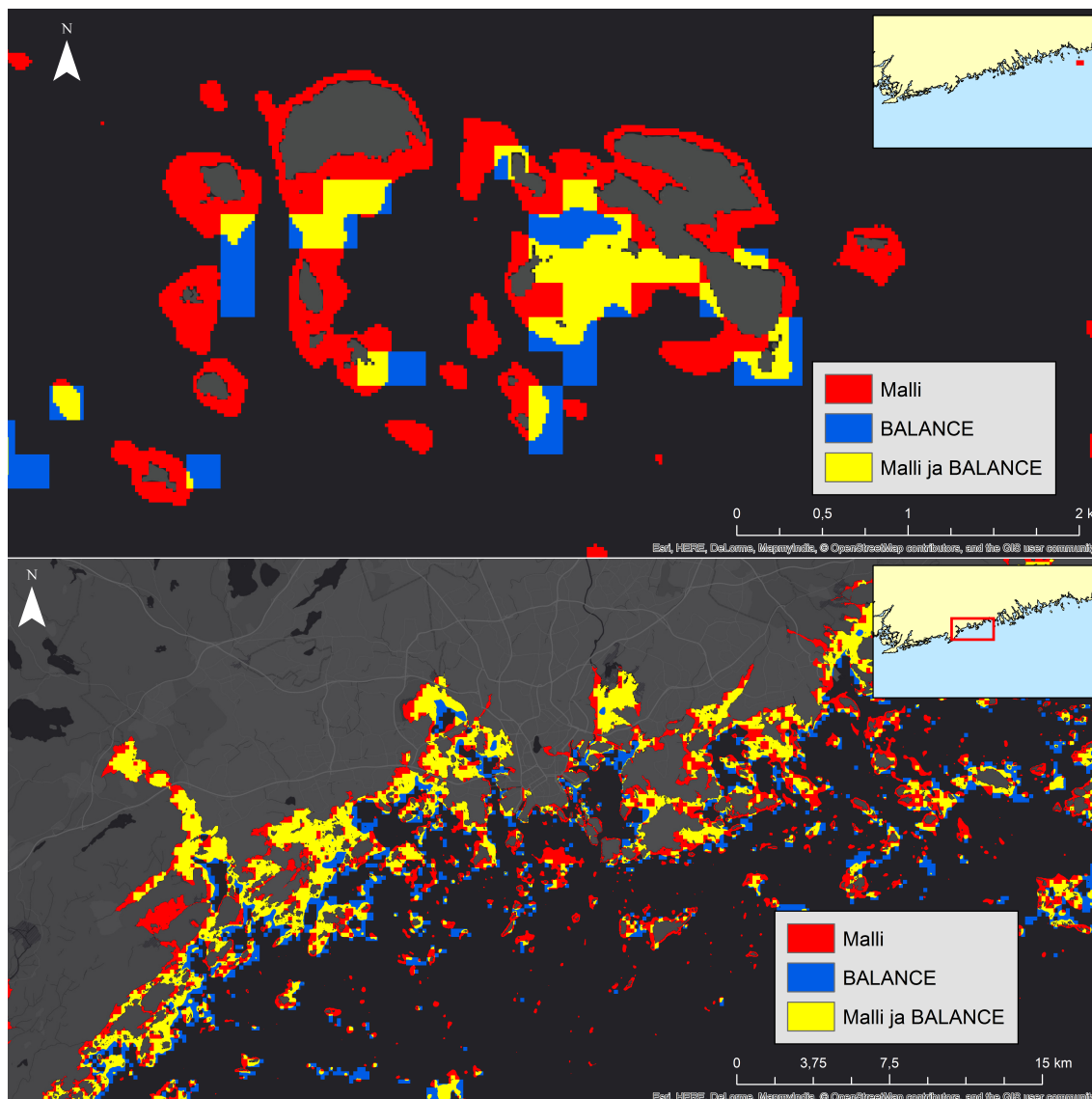
EU-hanke BALANCE tuotti koko Itämeren kattavan eufoottisessa vyöhykkeessä olevien pohjien rasterin, jonka resoluutio on 300 m. BALANCE:n malli pohjautuu vuosien 1980–1998 aikana mitatuille secchi-syvyyksille. Verrattuna tämän tutkimuksen aina ja osittain eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien malliin (luokat yhdistetty vastaamaan BALANCE-mallin luokittelua eufoottinen / ei eufoottinen) BALANCE-hankkeen tuote on spatiaaliselta laajuudeltaan suppeahko ja resoluutioltaan karkea pikselin pinta-alan ollessa 225-kertainen (kuvat 30 ja 31). BALANCE:n malli on monin paikoin huomattavasti optimistisempi kuin tutkimuksen malli, joskin eroavaisuuksia löytyy myös toiseen suuntaan tutkimuksen mallin ennustaessa eufoot-

tisia pohjia tehokkaammin ja pienemmällä resoluutiolla saarten ympäristöön ja seurataessa syvyyskäyrää esimerkiksi saarten tai matalikkojen ympärillä BALANCE:n mallia tarkemmin. Ekologisen tutkimuksen kannalta tämän tutkimuksen tuottama parannus malliin on tärkeä, sillä biologisten ilmiöiden sitomiseen taustamuuttujaineistoon tarvitaan mahdollisimman tarkkaa paikkatietoon sidottua aineistoa. Uusi malli mahdollistaa entistä tarkempien spatiaalisten analyysien hyödyntämisen ekologisessa tutkimuksessa.



**Kuva 30.** Eufototisten pohjien mallin ja BALANCE-hankkeen eufototisten pohjien mallin eroavaisuudet.





**Kuva 31.** Eufoottisten pohjien mallin ja BALANCE-hankkeen eufoottisten pohjien mallin eroavaisuudet saaritasolla itäisellä Suomenlahdella ja Helsingin edustalla.

## 5.2 Eufoottisen syvyyden muutoskenaariot

Pohjan suuremmasta kaltevuudesta ja topografiasta johtuen ulkosaariston eufoottisten pohjien pinta-alojen muutokset ovat pienempiä kuin sisäsaaristossa suhteessa tiettyyn eufoottisen syvyyden muutokseen. Fleming-Lehtinen ja Laamanen (2012) määrittivät Suomenlahden keskimääräiseksi secchi-syvyydeksi 7,9 m vuosina 1905–1909 ja 4,4 m vuosina 2005–2009. Eufoottisina syvyyksinä nämä vastaavat arvoja

18 m ja 11 m, kun käytetään Luhtalan ja Tolvasen (2013) esittelemää muunnosfunktiota  $Z_{eu} = 3,7489 * Z_{SD}^{0,7506}$ , missä  $Z_{SD}$  on secchi-syvyys. Eufoottinen syvyys on siis ollut Suomenlahdella keskimäärin noin 64 % suurempi vuosina 1905–1909 kuin vuosina 2005–2009. Tämän perusteella voidaan arvioida eufoottisessa vyöhykkeessä sijainneiden pohjien pinta-alan olleen 1900-luvun alussa läntisessä sisäsaaristossa 40 %, itäisessä sisäsaaristossa 50 %, läntisessä ulkosaaristossa 120 % ja itäisessä ulkosaaristossa 170 % suurempi kuin tutkimusajanjaksona 2003–2011 (ks. kuva 16), jos oletetaan että eri tutkimusten ja eri ajanjaksojen (2005–2009 ja 2003–2011) eufoottiset syvyydet vastaavat toisiaan. Muutos on ollut huomattava etenkin ulkosaaristossa. Toisaalta suurin muutos pinta-aloissa tapahtuu niin ulko- kuin sisäsaaristossakin, kun eufoottinen syvyys kasvaa tutkimusajanjakson tasosta 0–50 %. Mikäli eufoottinen syvyys tulevaisuudessa laskisi suhteessa yhtä paljon kuin 1900-luvun aikana, eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien pinta-ala laskisi sisäsaaristossa hieman yli 40 % ja ulkosaaristossa noin 70 %.

Secchi-syvyys on yksi HELCOM:n meren tilaa kuvaavista indekseistä, ja hyvän tilan tavoitteena Suomenlahdella on  $Z_{sd} = 5,5$ m. Indikaattorin tavoitetila muunnettuna eufoottiseksi syvyydeksi on  $Z_{eu} = 13,5$ m, mikä on 18 % suurempi kuin vuosien 2005–2009 tila. Näin ollen tavoitetilassa eufoottisten pohjien pinta-ala olisi sisäsaaristossa noin 15 % suurempi ja ulkosaaristossa noin 40 % suurempi kuin keskimäärin vuosien 2003–2011 aikana.

### 5.3 Pohjanlaadun vaikutus rakkolevän levinneisyyteen

Pohjanlaatu vaikuttaa makrolevien levinneisyyteen (Rinne 2014; Rinne ym. 2014), ja pohjanlaadun vaikutus korostuu nykyisestä, mikäli eufoottinen syvyys kasvaa. Tutkimuksessa tarkasteltiin rakkolevän levinneisyysalueiden pohjanlaadun muuttumista eufoottisen syvyyden kasvaessa vuosien 2003–2011 tasosta. Rakkolevän levinneisyysalueilla pehmeiden pohjien osuus kasvaa, kun eufoottinen syvyys kasvaa.

On siis oletettavissa, että rakkolevä ei kykene levittäytymään kaikille uusille, valon määrän puolesta suotuisille alueille pohjanlaadun ollessa rakkolevän kiinnittymiselle soveltumaton. Rakkolevän levinneisyyden todellinen pinta-alan lisäys eufoottisen vyöhykkeen kasvaessa ei ole oletuksen perusteella yhtä suuri kuin levinneisyyskenaarioiden eufoottisten pohjien pinta-alan lisäys.

Rakkolevän esiintymiselle suotuisaa kovaa pohjaa on nykyisellä CEM-mallin kuvaamalla potentiaalisella levinneisyysalueella 46,4 % ja kovan pohjan osuus vähenee levinneisyysalueen laajentuessa eufoottisen syvyyden kasvamisen myötä. Sisäsaaristossa kovaa pohjaa on nykytilanteen CEM-mallin pinta-alasta alle neljännes. Kovan pohjan osuus skenaarioiden levinneisyyspinta-aloihin voidaan huomioida laajalla alueella, mutta tällöin kadotetaan tarkka levinneisyystieto.

Rakkolevälle soveltuvien kovien pohjien pinta-ala ei kasva Suomenlahden tutkimusalueella kuin 28 km<sup>2</sup> eli 21 % eufoottisen syvyyden kasvaessa 10 %, kun pinta-alan kasvu on 87 km<sup>2</sup> eli 30 %, kun kovien pohjien osuutta levinneisyyteen vaikuttavana tekijänä ei huomioida. Vastaavasti 50 % kasvu eufoottisessa syvyydessä lisää rakkolevälle soveltuvien kovien pohjien osuutta 94 km<sup>2</sup> eli 69 %, kun taas CEM-mallin pohjanlaadun huomiotta jättävä pinta-alan lisäys on 303 km<sup>2</sup> eli 104 %. Pohjanlaadun muuttuminen pehmeäksi ja kiinnittymiselle sopimattomaksi on siis makrolevien levinneisyyteen selvästi vaikuttava tekijä.

Ekologiselta merkitykseltään 10 % parannus eufoottiseen syvyyteen on suhteellisen merkittävä, sillä rakkolevän todellinen levinneisyysalue voi kasvaa 21 %. Vielä suurempi kasvu vaikuttaa myös lähes yhtä paljon rakkoleväalueiden laajuuteen; 25 % kasvu eufoottisessa syvyydessä laajentaa levinneisyysaluetta 44 %. Tutkimus ei kuitenkaan ota suoraa kantaa siihen, millä tutkimusalueilla kasvu tulisi tapahtumaan. Läntisessä sisä- ja ulkosaaristossa kovien pohjien osuus rakkolevän mallinnetulla levinneisyysalueella kuitenkin kasvaa nykytilan ja  $Z_{eu} +10\%$  -skenaariion välillä ja itäisessä ulkosaaristossa pohjanlaatu on kovempaa  $Z_{eu} +50\%$  -skenaariossa verrat-

tuna muihin positiivisiin skenaarioihin. Nämä ovat mahdollisia alueita, joilta rakkolevä voi vallata lisää elintilaa valo-olosuhteiden parantuessa.

Makroleville kasvualustaksi soveltuvan kovan pohjan osuus CEM-mallin uusilla alueilla vähenee tilastollisesti merkitsevästi, kun eufoottinen syvyys kasvaa 10 %. Tätä suurempi muutos ei näytä kuitenkaan vähentävän kasvualustaksi soveltuvien kovien pohjien osuutta huomattavasti, vaan näyttäisi siltä, että rakkolevämallin kovan pohjan osuus pysyy noin 30 % tuntumassa kun eufoottinen syvyys paranee 10–50 %. Tutkimushypoteesin 4 mukaan valo ei ole makrolevien kasvua rajoittava tekijä, vaan epäsopeva pohjatyyppejä estää makrolevien kasvun monilla alueilla. Ääritapauksessa olisi löydettävissä taso, jonka jälkeen valon määrän kasvaminen kaikilla pohjilla ei vaikuttaisi alueita lisäävästi makrolevien levinneisyyteen, sillä kaikki uudet potentiaaliset esiintymisalueet olisivat pehmeitä sedimenttipohjia. Näin ei kuitenkaan voida tulosten perusteella päätellä olevan alle 50 % eufoottisen syvyyden muutoksilla, vaan uudet rakkoleväalueet vaikuttaisivat olevan Suomenlahdella keskimäärin noin 30 % kovia. Alueelliset erot ovat kuitenkin hyvin suuret sisä- ja ulkosaariston välillä. Sisäsaaristossa pehmeiden pohjien osuus on hyvin suuri, mikä johtunee alueen mataluudesta ja suuresta sedimentaatiosta.

Koko Suomenlahden kattavien pohjanlaatutulosten tulkinnassa täytyy huomioida CEM-menetelmän vaikutus skenaarioiden rakkolevän levinneisyysalueisiin. Eufoottisen syvyyden kasvaminen laajentaa alueita niin paikallisesti syvemmälle ja ulommas rannasta tai matalikosta, minkä lisäksi levinneisyysalue laajenee kohti sameita alueita eli pääasiassa kohti sisäsaaristoa. Kovien pohjien väheneminen levinneisyysalueella eufoottisen syvyyden kasvaessa johtuu siis myös alueen laajenemisesta sisäsaaristoon, jossa kovan pohjan osuus on joka tapauksessa ulkosaaristoa pienempi. Paikallistason muutos ulkosaariston pohjanlaadussa ei välttämättä ole niin suuri, kuin mitä tutkimustulokset antavat ymmärtää. Lisätutkimusten avulla olisi mahdollista selvittää käytössä olevalla aineistolla, kuinka pohjanlaatu muuttuu alueellisesti

syvyyden tai esimerkiksi eufoottisen syvyyden funktiona.

Rinne ym. (2014) havaitsivat kovan pohjan olevan tärkeä tekijä rakkolevän levinneisyysmalleissa. Pohjan substraatin perusteella rakkolevämallissa alle puolet potentiaalisista esiintymisalueista koko tutkimusalueella on rakkolevän kiinnittymiselle suotuisia. Tutkimuksen rakkolevämallien merkittävin puute onkin se, etteivät mallit kykene huomioimaan pohjanlaatua ollenkaan, ja ne voivat siis ennustaa rakkolevää pehmeälle sedimenttipohjalle. Riutta- ja pohjanlaatumallien huono resoluutio ja epätarkkuus ovat tällä hetkellä merkittävimpiä makroleväyhteisöjen levinneisyyden mallintamista rajoittavia tekijöitä. Geologian tutkimuskeskus on kartoittanut merenpohjan geologiaa varsin kattavasti, mutta tarpeeksi laajaa ja resoluutioltaan tarkkaa aineistoa ei ole toistaiseksi julkaistu. Pohjanlaatu vaikuttaa makrolevien esiintymiseen lähes ainoastaan aivan pintakerroksen osalta; pienikin sedimenttikerros kivien ja kallion päällä voi estää levän kiinnittymisen alustaan. Rinne (2014) huomautti, että voimakkaimmin rehevöityneillä alueilla, esimerkiksi sisäsaaristossa, suuri sedimentaatio on muuttanut aikojen kuluessa pohjanlaadun kalliosta pehmeäksi pohjaksi, minkä vuoksi makrolevien syvyydsvyöhykkeisyyden monitorointiin sopivien alueiden löytäminen on haastavaa. Näillä alueilla usein pohjanlaatu on makrolevien syvyyslevittäytymistä rajoittava tekijä, eikä valon määrä pohjalla ole makrolevien esiintymistä rajoittava ympäristömuuttuja.

Sisäsaaristossa aina eufoottisen pohjan kattavuus oli suuri (kuva 15), mutta levinneisyysmallit eivät pääsääntöisesti kuitenkaan ennustaneet rakkolevää näille alueille (kuva 19). Todennäköisesti osa sisäsaariston pohjista kuuluu aina tai ajoittain eufoottisiin alueisiin, mutta valon määrä jää kuitenkin liian alhaiseksi rakkolevälle. CEM-mallissa eufoottinen syvyys on ympäristötekijä, joka rajoittaa rakkolevän levinneisyyttä sisäsaaristossa. Tämä johtuu luultavasti suojaisten sisäsaariston alueiden suuresta sameudesta ja suuresta sedimentaatiosta, joka pitkällä aikavälillä johtaa pohjanlaadun muuttumiseen makroleville sopimattomaksi. Myös tämän tutki-

muksen tarkastelu CEM-mallin alueen pohjanlaadusta tukee tätä havaintoa, sillä sisäsaaristossa pehmeää pohjaa oli huomattavasti enemmän rakkolevän levinneisyyssaluelalla ja tulevaisuusskenaarioiden alueilla kuin ulkosaaristossa.

Huomion arvoista on myös se, että CEM-malli sulkee pois laajat alueet sisälahtia ja suojaisia merialueita, joilla eufoottinen syvyys on pieni. Näiden alueiden sedimentaatio on suurta, ja ne ovat laajalti pohjanlaadultaan pehmeitä. On siis syytä olettaa, että jos skenaariotarkastelu pohjanlaadulle olisi tehty käyttämällä BRT- tai GAM-mallien, jotka kattavat CEM-mallia laajempia alueita sisäsaaristossa, ennustamia alueita pohjanlaatuanalyysissä, rakkolevälle soveltumattoman pohjan osuus olisi ollut CEM-mallin tarkasteluun verrattuna suurempi. Absoluuttisia pinta-aloja laskettaessa ero kuitenkin todennäköisesti tasaantuisi.

#### **5.4 Rakkolevän levinneisyyden mallintaminen**

Lajimallinnuksessa lukuisat asiat vaikuttavat lopulliseen mallinnustulokseen. Mallinnusmenetelmän, mallin parametrien ja selittävien taustamuuttujien valinta vaikuttavat suoraan lopulliseen malliin. Mikäli tutkimuksessa käytetään vain yhtä mallinnustekniikkaa, ei ole mahdollista selvittää, onko käytetty malli ennustuskyvyltään paras mahdollinen hyödynnetylle aineistolle (Araújo & New 2007).

Mallinnettaessa lajin levinneisyyttä on kiinnitettävä huomiota siihen, onko aineisto presence- vai presence-absence-pohjaista. VELMU-ohjelman kartoitusaineisto koostuu paikkatietoon sidotusta runsaus- tai presence-tiedosta. Kartoitusmenetelmät perustuvat siihen, että kaikki kartoituksen kohteena olevalla pisteellä tai linjalla esiintyvät lajit kirjataan ylös. Kyseessä ei kuitenkaan ole puhdas presence-absence-aineisto, sillä erikseen ei lajien kohdalla varmistuta täysin siitä, ettei kyseistä lajia pisteellä ole. Pienillä ja vaikeasti kentällä tunnistettavilla tai muihin lajeihin sekoitettavissa olevilla lajeilla tämä aiheuttaa suuren virheen mahdollisuuden, mikä-

li aineistoa käsitellään presence-absence-luokiteltuna. Laji saattaa esiintyä alueella, mutta sitä ei ehkä ole kartoitettaessa löydetty. Toisaalta suurikokoisia ja helposti tunnistettavien lajien kartoitushavaintoja voidaan käsitellä melko huoletta presence-absence-aineistona, kunhan huomioidaan havaintojen alueellinen pistemäisyys. Mikäli kartoitetulla pisteellä tai linjan ruudulla ei lajia ole havaittu, melko todennäköistä on, että lajia ei kyseisellä pisteellä tai ruudulla esiinny. On kuitenkin huomattava, että vaikka lajia ei ole pisteeltä tai arviointiruudulta löydetty, laji saattaa esiintyä kartoitetun alueen välittömässä läheisyydessä. Mallinnettaessa lajin levinneisyyttä on huomioitava, että presence-tiedon puuttuminen pisteestä ei tarkoita, ettei laji esiinny mallin resoluution mukaisella pikselillä. Esimerkiksi tutkimuksen rakkolevämallien resoluutio on 20 m, ja luotettavan absence-tiedon saaminen vaatisi koko pikselin alueen kartoittamisen. Presence-absence-tiedon, johon BRT ja GAM perustuvat, epävarmuuden vuoksi yhdeksi mallinnusmenetelmäksi oli luontevaa valita tehtyjen presence-havaintojen ympäristömuuttujamatriisin ja siitä laskettujen sietoisuusrajojen perusteella rakkolevän levinneisyyttä arvioiva CEM-tekniikka, jolloin mahdolliset väärät absence-havainnot eivät häiritse mallin suoriutuvuutta.

Lajimallinnuksessa lajien oletetaan myös olevan staattisessa tasapainossa ympäristömuuttujien suhteen (Pearson & Dawson 2003), mikä ei aina pidä paikkaansa mutta yleensä oletuksen voidaan katsoa pätevän makroskooppisella tasolla. Staattisuusoletus tuo mukanaan haasteita etenkin, jos lajin levinneisyyttä projisoidaan, kun lajin vaste biologisiin muuttujiin ei ole tiedossa (Davis ym. 1998) ja lajin ympäristömuuttujavasteita ei ole mitattu koko ympäristögradientilta (Van Horne 2002). Mallien evaluointi on myös hankalaa tai mahdotonta, sillä saatavilla ei ole tietoa lajin vasteesta muuttuneisiin ympäristöolosuhteisiin, ellei kyseessä ole esimerkiksi retrospektiivinen tutkimus (Araújo ym. 2005). Tässä tutkimuksessa sukelluslinjoilta tehtyjä rakkolevähavaintoja oli vuosilta 2007–2014, mikä on varsin pitkä ajanjakso. Tutkimusajanjakson 2003–2011 välillä eufoottinen syvyys ei kuitenkaan vaihdellut huomattavasti, minkä vuoksi voidaan olettaa pohjan pitkän aikavälin keskimääräiset

valo-olosuhteet stabiileiksi ja käyttää kaikkia havaintoja mallinnuksessa.

Rakkolevän levinneisyyden mallintamisessa käytetyt menetelmät erosivat toisistaan melko paljon niin mallinnustekniikan kuin lopputuotteenkin osalta. BRT-malli suoriutui koko Suomenlahden tutkimusalueella tyydyttävästi, mutta läntisessä ulkosaa-ristossa mallin ennustuskyky oli huono. GAM suoriutui huonosti läntisellä Suomenlahdella, jossa mallin herkkyys oli matala. Malli ei siis kyennyt löytämään hyvin todellisia rakkoleväalueita. Malli oli myös ylioptimistinen ja mallissa oli mukana paljon presence-alueita, joilla rakkolevää ei esiintynyt. CEM oli suoriutuvuudeltaan huonon ja kohtalaisen rajalla läntisessä sisäsaaristossa, mutta muuten malli suoriutui kohtalaisesti tai hyvin.

Negatiivinen ennustuskyky kaikilla malleilla oli lähes kaikilla tutkimusalueilla suuri, monesti jopa yli 0,9. Hyvä negatiivinen ennustuskyky ei kuitenkaan ole ekologisessa mielessä kiinnostava, sillä triviaalia on, että reilusti yli eufoottisen kerroksen syvemmälle puolelle, esimerkiksi syvänteisiin, osuvat testipisteet saavat mallissa negatiivisen arvon ja ovat myös lähestulkoon aina aivan erilaisia ympäristöltään rakkolevävyöhykkeeseen verrattuna. Mallin negatiivinen ennustuskyky vahvistuu silloin, kun testipisteitä sijoittuu suurin määrin alueille, joilta tarkasteltavaa lajia ei edes kuvitella löytyvän.

GAM on menetelmänä heikko mallinnettaessa laajoja alueita suhteellisen epätarkalla taustamuuttuja-aineistolla. GAM myös alisovittaa mallit herkästi ja levinneisyysalueet mallintuvat usein liian optimistisiksi. Mikäli malli sovitetaan käyttäen suuria vapausasteita, mallin yleistettävyyden ja ennustuskyky kärsivät. GAM-mallin vapausasteiden valinta on kuitenkin aina haastava tehtävä. Liian pieni vapausaste ei anna sovittaa mallia tarpeeksi ja lisää virheen määrää, mutta liian suuri vapausasteiden määrä lisää puolestaan mallin harhaisuutta. GAM-malli toteutettiin ensin rajaamalla vapausasteiden maksimimääräksi 4, mutta spatiaalimalli osoittautui todella heikoksi, minkä vuoksi vapausasteiden määrää jouduttiin nostamaan. Tämä ei



kuitenkaan parantanut mallia merkittävästi. GAM tuotti selvästi malleista laajimpia levinneisyyksiä, ja osa mallintuneista alueista on nykyisellään mitä todennäköisimmin rakkolevän elinpiirin ulkopuolella. Rakkolevää mallintui runsaasti 6–10 m syvyysvyöhykkeelle, vaikka sukelluslinja-aineiston suurin havaittu rakkolevän kasvusyvyys on 5,9 m itäisestä ulkosaaristosta. Tämä todennäköisesti johtuu siitä, että selittävien muuttujien selityskyvyn ulkopuolelle jäi 65,1 % vaihtelusta. Selittämättömään vaihteluun kuuluvat muun muassa rakkolevään vaikuttavat biologiset tekijät (Kangas ym. 1982; Vogt & Schramm 1991), jään mekaaninen kulutus (Kiirikki & Ruuskanen 1996), sedimentaatio ja irtosedimentti (Eriksson & Johansson 2003; 2005) ja pohjan rinteiden kaltevuus (Rinne ym. 2011).

Snickars ym. (2014) listasivat Itämeren alueella tehdyissä lajimalleissa käytettyjä selittäviä muuttujia, ja rakkolevämalleissa käytettyjen ja edellä mainittujen muuttujien, pois lukien jään mekaaninen kulutus, lisäksi lajimalleissa on käytetty myös syvyyttä, secchi-syvyyttä, rihmamaisten levien peittävyttä, pH-arvoa, happipitoisuutta, sedimentin tyyppiä ja pohjasubstraattia sekä paikkaa ja aikaa. Syvyyttä ei epäsuorana muuttujana haluttu käyttää mallinnuksessa, vaan se korvattiin optisella syvyydellä ja syvyyden huomioivalla avoimuudella. Secchi-syvyyttä lähes vastaava muuttuja on eufoottinen syvyys, jota käytettiin mallissa. Kirjallisuus ei korosta pH:n tai happipitoisuuden vaikutusta rakkolevän levinneisyydessä, joten ne päätettiin jättää taustamuuttujajoukon ulkopuolelle. Sedimentin määrästä ja laadusta tai tarkasta pohjanlaadusta ei ole olemassa kattavia spatiaalisia aineistoja, joten nämä muuttujat jouduttiin jättämään pois malleista, vaikka sedimentaation ja pohjanlaadun vaikutus rakkolevään on merkittävä (Eriksson & Johansson 2003; 2005; Rinne ym. 2014).

Mikäli tarkastelussa ei päästä tarpeeksi pieneen resoluutioon, on varottava käyttämästä mikrohabitaatit kadottavia taustamuuttujia mallinnuksessa. Rinteiden kaltevuus olisi voinut olla mielekäs taustamuuttuja malleihin, mutta se olisi joudut-

tu laskemaan VELMU:n syvyysmallin avulla, ja kaltevuuskulmat olisivat todennäköisesti olleet melko harhaisia syvyysmallin epätarkkuuden ja suuren resoluution vuoksi. Kuten myös muiden muuttujien kohdalla, pohjan kaltevuuskulma olisi ollut vain suuripiirteinen yleistys alueesta, ja jokaisen pikselin sisään olisi todennäköisesti jäänyt rakkolevälle suotuisia mikrohabitaatteja. On kuitenkin oletettavissa, että vesipatsaan ominaisuuksiin perustuvat muuttujat, kuten ravinteisuus ja eufoottinen syvyys, muuttuvat tasaisemmin tarkastellulla resoluutiolla kuin esimerkiksi pohjan topografia tai pohjanlaatu.

Vaikka CEM-malleja on kritisoitu paljon (Davis ym. 1998), hyvillä ympäristömuuttujavalinnoilla on mahdollista tuottaa päteviä malleja (Huntley ym. 2004). Monet tutkimukset ovat päätyneet valitsemaan mallin selittävät muuttujat etukäteen mutta menettelyn heikkoutena on se, että muuttujien valinnassa on tehtävä päätöksiä etukäteen käytettävissä olevan tiedon perusteella, jolloin huonojen muuttujien valinta on mahdollista. Toisaalta sopivan taustamuuttujakombinaation valinta voi olla jopa hyödyllistä, kun tunnetaan lajin levinneisyyteen vaikuttavat fysiologiset ympäristötekijät (Huntley ym. 2004).

Alkuperäinen BIOCLIM-malli koostuu 35 ilmastomuuttujasta, joiden perusteella lajin potentiaalista levinneisyyttä mallinnetaan (Busby 1991). Eliöiden välisten vuorovaikutussuhteiden, kuten esimerkiksi laidunnuksen, puuttuminen mallista rajoittaa sen soveltuvuutta lajeilla, joilla on voimakkaita interaktioita muiden lajien kanssa. BIOCLIM-mallia on kritisoitu siitä, että ympäristömuuttujavalinnat vaikuttavat lajin mallinnettuun levinneisyyteen (Williams ym. 2003). Turhien muuttujien lisääminen malliin kaventaa lajin potentiaalista levinneisyyttä ja saattaa aiheuttaa sen, että laji esiintyy elinvoimaisena myös alueilla, jotka ovat mallintuneet lajille epäsuotuisiksi. Toisaalta tärkeän taustamuuttujan jättäminen mallista pois aiheuttaa sen, että lajin ennustetaan esiintyvän myös alueilla, joilla se ei esiinny. Näin ollen on syytä varmistua siitä, että mallissa käytetyt taustamuuttujat ovat tarpeellisia.

Tutkimuksen rakkolevämallin taustamuuttujien valinnassa käytettiin GAM-malleja, mutta lopullisten muuttujien valinnassa jouduttiin käyttämään myös kirjallisuuteen ja kenttäkokemukseen perustuvia asiantuntija-arvioita ja huomioimaan käytettävissä olevien taustamuuttujarasterien luotettavuutta ja tarkkuutta tutkimusalueella. CEM-mallin aineistona käytettiin mallin tehokkuuden vuoksi ainoastaan havaintopisteitä, joilta rakkolevää oli havaittu vähintään 30 %. Tämän peittävyys ei ole havaittu korreloivan lajiin vaikuttavien ympäristötekijöiden kanssa, mutta se päätettiin silti valita aineistoa rajaavaksi arvoksi, sillä CEM-mallin ei haluttu olevan liian optimistinen. Peittävyysprosenttiraja oli siis mallin parametrien sovittamiseen käytetty menetelmällinen keino, mikä jokseenkin vastaa BRT- ja GAM-mallien luokittelua todennäköisyysjakaumasta presence-absence-malliksi.

Rakkolevämallien heikko suoriutuminen läntisen ulkosaariston alueella voi johtua monesta syystä. On mahdollista, että vähäinen rakkolevähavaintojen määrä johtuu osaltaan siitä, että satunnaistetut drop-videot eivät ole osuneet aivan rantaviivan tuntumaan matalille alueille, jolloin havainnot eivät ole osuneet rakkolevän esiintymisvyöhykkeelle. Toisaalta myös sukeltaen tehdyt havainnot ovat läntisen Suomenlahden ulkosaaristossa suhteellisen harvalukuisia verrattuna itäisen Suomenlahden rakkolevähavaintoihin. Tutkijayhteisössä on puhuttu rakkolevän silminnähtävästä vähenemisestä läntisellä Suomenlahdella 2010-luvun aikana, mutta tieteellisiä artikkeleita aiheesta ei ole toistaiseksi julkaistu. Rakkolevämallien evaluointitulokset tukevat havaintoa siitä, että rakkolevää esiintyy läntisellä Suomenlahdella vähemmän kuin mitä olisi odotettavissa. Malli ei kuitenkaan ota kantaa siihen, onko rakkolevän levinneisyydessä tai elinvoimaisuudessa tapahtunut muutoksia menneisyydessä. Rakkolevän maksimikasvusyvyys on kuitenkin pienentynyt läntisellä Suomenlahdella Tvärminnen edustalla 1980-luvulta noin 10 metristä noin 5 metriin 1990-luvun puoliväliin tultaessa (Törn ym. 2006).

Evaluointipisteinä käytettiin sekä sattumanvaraisesti eri ympäristögradienttien vä-

liin sijoiteltuja random-videopisteitä sekä säännölliseen ruudukkoon sijoitettuja grid-videopisteitä. Mallin evaluointitulokset saattavat osaltaan riippua siitä, missä suhteessa alueella oli random- ja grid-videopisteitä, sillä random-pisteitä on sijoitettu eri syvyysvyöhykkeille tarkoituksella, mutta grid-pisteet sijaitsevat säännöllisin välimatkoin, jolloin niiden syvyys- ja ympäristömuuttujajakauma riippuu pitkälti alueen pohjan topografiasta. On myös mahdollista, että kaikissa videopisteissä rakkolevän kasvussyvyyksillä sijaitsevat pisteet ovat aliedustettuina, sillä usein matalille ja kivikkoisille alueille pääseminen moottoriveneellä on hankalaa ja turvallisuuden kannalta riskialttiit pisteet on jätetty videoimatta tai siirretty lähimpään mahdolliseen paikkaan, yleensä hieman syvempään veteen. Lisäksi käsi-GPS-laitteiden mahdollinen muutaman metrin epätarkkuus ja veneen ajelehtiminen tai aktiivinen pitäminen pois rannasta ovat saattaneet aiheuttaa etenkin jyrkillä rannoilla harhaisuutta aineistoon.

Valon vaikutusta rakkolevän esiintymiseen Suomenlahdella on mahdollista tarkastella karkeasti vertaamalla optisen syvyyden kynnyksarvoa kirjallisuuteen. CEM-mallin optisen syvyyden suhdetta muiden tutkimusten määrittämiin rakkolevän tai muiden makrofytytien alakasvurajoihin on mahdollista verrata, kun muuttuja muunnetaan suhteelliseksi osuudeksi pinnalle saapuvan säteilyn määrästä. CEM-mallissa optisen syvyyden kynnyksarvona käytettiin  $\zeta = 2, 19$ , mikä vastaa Lambert-Beerin lain perusteella 11 % pinnalle saapuvasta säteilystä. Raja on melko lähellä eufoottisen vyöhykkeen puoliväliä, minkä Kirk (1994) määritteli 10 % säteilyosuuden avulla. Mikäli CEM-malli olisi luotu rakkolevän presence-havaintojen avulla 30 % peittävyuden sijaan, optisen syvyyden kynnyksarvo olisi ollut  $\zeta = 2, 654$ , mikä vastaa 7,0 % pinnalle saapuvasta säteilystä. Bäck ja Ruuskanen (2000) havaitsivat rakkolevän kompensatiopisteen 25–35  $\text{mmol m}^2 \text{s}^{-1}$  sijaitsevan hieman 5 m alapuolella tutkimusajankohdanaan ja syvimmällä eläneiden yksilöiden ulottuneen noin 5–6 m syvyyteen Suomenlahdella. Bäckin ja Ruuskasen (2000) mukaan syvyydessä 5 m vallinnut valo oli 4–6 % pinnanpäällisestä säteilystä, mikä sopii varsin hyvin tämän tutkimuksen

havaintoon rakkolevän alakasvurajasta, joka on 7 % pinnalle saapuvasta säteilystä. CEM-mallissa päädyttiin kuitenkin hyödyntämään mallin paremman sovituksen vuoksi rakkolevän 30 % peittävyyttä kasvualustalla, minkä perusteella rakkolevän alakasvuraja on 11 % pinnalle saapuvasta säteilystä. Tämä vastaa hyvin Bäckin ja Ruuskasen (2000) havaitsemaa rakkolevän tehokkaimman fotosynteesin syvyysvyöhykettä 2–3 m, kun 3–4 m syvyydessä pinnalle saapuvasta valosta oli jäljellä 10 % eli hieman vähemmän kuin CEM-mallin kynnyksisarvo 11 %, joka saavutettaisiin hieman matalammassa kuin 3–4 m.

## 5.5 Rakkolevän levinneisyyskenaariot

Davis ym. (1998) kritisoi CEM-mallien käyttöä tulevaisuusskenaarioiden mallintamisessa ja varoitti mallien olevan herkkiä virheille. Pearson ja Dawson (2003) kuitenkin totesivat CEM-mallien toimivan käyttökelpoisina mutta karkeina ennusteina ilmastonmuutoksen vaikutuksista biodiversiteettiin, kun lajiin vaikuttavat tekijät tunnetaan ja rajoitteet huomioidaan. Vaikka malli olisi karkea ja ylisovitettu, se voi olla hyödyllinen joissain tilanteissa (Fielding 2002; Araújo ym. 2005). Esimerkiksi lajin levinneisyyden muutosta tulevaisuuden muuttuneessa ympäristössä voidaan mallintaa karkealla mallilla ja saada suuntaa antava ennuste lajin tulevasta levinneisyydestä.

Rakennettaessa levinneisyysmallista tulevaisuusskenaariota tehtyjen havaintojen ja niihin sidottujen ympäristömuuttujien avulla riskinä on, että aineiston laajuus ei kata riittävän laajoja ympäristömuuttujagradientteja jokaisesta mallinnuksessa käytetystä muuttujasta. Mikäli kaikki havainnot on tehty lajille tietyn ympäristötekijän suhteen suotuisissa oloissa eikä sietoisuuden rajaa ole ylitetty, lajin esiintymisen reuna-arvoksi tämän ympäristötekijän suhteen määräytyy virheellisesti tila, jossa laji kykenee vielä hyvin selviytymään (Pearson & Dawson 2003). Näin ollen on tärkeää varmistua siitä, että aineisto ylittää lajin sietokyvyn rajat jokaisen taustamuuttujan

kohdalla. Mikäli lajia on havainnoitu ainoastaan toteutuneessa ekologisessa lokeros-  
sa, jossa sietokyvyn rajoja kaikkien ympäristömuuttujien suhteen ei ole välttämättä  
saavutettu, tulevaisuuden levinneisyys saattaa erota huomattavasti mallinnetusta  
(Pearson & Dawson 2003). Van Horn (2002) puolestaan huomauttaa, että tutki-  
musalueen rajaaminen esimerkiksi poliittisesti mutta ei ekologisesti tärkeän rajan  
mukaan voi aiheuttaa sen, että lajia havainnoidaan vain suppealla alueella tärkeää  
ympäristögradienttia, mikä vaikuttaa lajimallinnuksen lopputulokseen.

Tutkimuksen BRT- ja GAM-mallit kärsivät todennäköisesti edellä mainitusta on-  
gelmasta, minkä lisäksi ongelmia on luultavasti aiheuttanut tärkeiden ympäristöte-  
kijöiden ja bioottisten interaktioiden jättäminen mallin ulkopuolelle. Malleista pois  
jääneet selittävät tekijät ovat saattaneet vaikuttaa rakkolevän todelliseen yläkasvu-  
rajaan, minkä vuoksi esimerkiksi syvyyden kanssa korreloivat muuttujat korreloivat  
todennäköisesti voimakkaasti optisen syvyyden kanssa, joka riippuu syvyydestä li-  
nearisesti. Valon vaikutus on BRT-mallissa voimakkaasti yksihuippuinen, vaikka  
on oletettavissa, että liika valon määrä ei ole rakkolevän levinneisyyteen vaikutta-  
va tekijä Suomenlahdella. Mikäli liian pieni optinen syvyys rajoittaa mallinnettuja  
levinneisyyksiä, ei tulevaisuusskenaarioissa, joissa eufoottisen syvyyden muutos vai-  
kuttaa optiseen syvyyteen, rakkolevän fysiologinen reagointi valon määrän muutok-  
siin mallinnu oikein. Tämä aiheuttaa vääristyneitä levinneisyysmalleja ja mallintaa  
rakkolevän mahdollisesti väärille syvyydyshyökkäyksille.

VELMU:n sukelluslinja-aineistosta nousee esille vastaavanlainen ongelma myös sali-  
niteettigradientin kanssa, kun tarkastellaan rakkolevän saliniteetinsietokykyä. Rak-  
kolevän levinneisyyttä Suomenlahdella rajoittaa matala saliniteetti (Serrão ym. 1996),  
mutta vastaavaa sietoisuuden ylärajaa rakkolevä ei Suomenlahden olosuhteissa saa-  
vuta. Rakkolevä kykenee elämään Atlantilla vallitsevassa saliniteetissa, eikä Suo-  
menlahden suolapitoisuus yllä suurimmillaankaan lähelle valtamerten saliniteettia,  
minkä vuoksi rakkolevän levinneisyyden mallintamisessa CEM-malleilla riittää, että

huomioidaan ainoastaan saliniteetin minimipitoisuusvaatimus. BRT- ja GAM-mallit puolestaan mallintaisivat virheellisiä alueita tutkimusalueen ulkopuolelle, jossa saliniteetti eroaa havaintopisteiden saliniteetin vaihteluvälistä.

HELCOM:n vedenkirkkausindeksinä sovelletun secchi-syvyyden tavoitetaso Suomenlahdella on 5,5 m, mikä on eufoottiseksi syvyydeksi muunnettuna 18 % suurempi kuin Fleming-Lehtisen ja Laamasen (2012) määrittämä vuosien 2005–2009 secchi-syvyyden taso eufoottisena syvyytenä (ks. kappale 5.2). Tavoitetason toteutuminen mahdollistaisi rakkolevän levinneisyysalueen kasvamisen Suomenlahdella yli 22 % mutta alle 41 % ( $Z_{eu}$  parannus 10 % ja 25 %). Muutoksen ei voida olettaa olevan lineaarinen, joten tarkkaa pinta-alan muutosta ei tutkimustuloksista kyetä laskemaan.

Kun ottaa huomioon, että veden optiset olosuhteet secchi-syvyyden perusteella ovat olleet 1900-luvun alussa paremmat kuin 2000-luvulla (Fleming-Lehtinen & Laamanen 2012) ja että rakkolevää on esiintynyt aiemmin nykyistä syvemmällä (Törn ym. 2006), voidaan olettaa rakkolevän kykenevän levittäytymään syvemmälle vedenlaadun parantuessa. Oletus toisaalta kuitenkin myös vaatii muiden rehevöitymiskierteen aiheuttamien, pääasiassa biologisten, lieveilmiöiden palautumista aiemmalle tasolle.

## **5.6 Spatiaalimallinnuksen virhelähteet**

### **5.6.1 Syvyysmallin rajoitteet**

VELMU-ohjelman syvyysmalli lienee parasta mahdollista julkista syvyyden paikatiietoaineistoa, sillä Puolustusvoimien ja Liikenneviraston keräämä täyspeittoinen syvyysaineisto on Suomen lain mukaan salassa pidettävää. Tutkimuksessa käytettävän syvyystiedon epätarkkuus ja resoluution karkeus vaikuttavat suoraan tutkimus-

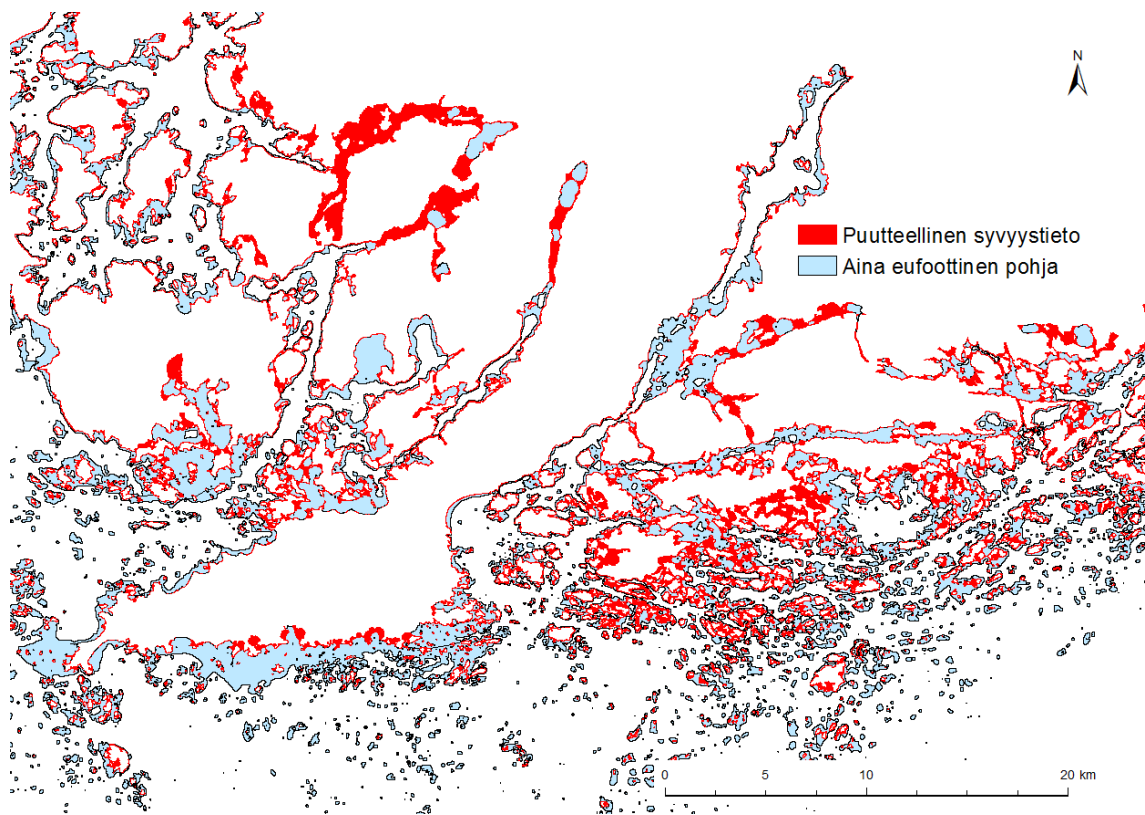
tuloksien tarkkuuteen. Syvyysmallin virheellisyys korostuu etenkin saarten ja rannikon välittömässä läheisyydessä, kun merikorttiaineiston pisteet keskittyvät väylien läheisyyteen ja avoimille merialueille. Ekologisen, ja varsinkin makrofyytteihin keskittyvän, tarkastelun näkökulmasta matalat litoraalivyöhykkeen läheisyydessä sijaitsevat alueet ovat mielenkiintoisia.

Eufoottinen vyöhyke ulottuu pohjaan saakka matalilla alueilla, ja virheellinen syvyystieto vaikuttaa suoraan arvioon valoisassa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien pinta-alasta. Virhemarginaalin selvittämiseksi laskettiin syvyysmallin epätarkkojen alueiden peittävyys tutkimusalueiden aina eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevista pohjista (taulukko 10). Virheen mahdollisuus pinta-ala-arviossa on sisäsaaristossa selkeästi suurempi kuin ulkosaaristossa, mikä johtuu sisäsaariston mataluudesta ja merikartta-aineiston katvealueiden suuremmasta määrästä. Virheen suuruutta arvioitaessa on kuitenkin myös huomattava, että alueet, joilta syvyystieto puuttuu kokonaan, ovat yleensä niin matalia, että niiden pohjat yltävät eufoottiseen kerrokseen. Pääasiassa myös kaikkia virheellisiä syvyystietoalueita, joille on analysoitu aina eufoottisia pohjia, ympäröi pohja-alueita, joiden syvyysarvio on luotettava ja jotka sijaitsevat myös eufoottisessa vyöhykkeessä (kuva 32). Mikäli pohjan topografia ei ole erittäin jyrkkäpiirteistä, voidaan olettaa ainakin osan myös puutteellisen syvyystiedon alueesta kuuluvan aina eufoottisten pohjien kategoriaan. Sillä virheellistä syvyystietoa esiintyi käytännössä ainoastaan aina valoisien pohjien alueella eikä osan vuodesta eufoottisessa kerroksessa sijaitsevilla pohjilla ollut havaittavissa kuin pieniä yksittäisiä raja-alueita, joilta syvyystietoa ei ole saatavilla, päätettiin tarkastella ongelmakohtia visuaalisesti kartalta. Asiantuntija-arvioon perustuen päätettiin todeta valtaosan puutteellisen syvyystiedon alueista olevan niin matalilla alueilla, että eufoottisen kerroksen vaikutus ulottuu niillä pohjaan saakka. Pieniä poikkeuksia tähän kuitenkin saattoi olla.



**Taulukko 10.** Syvyysmallin aiheuttama virhemarginaali aina eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevan pohjan pinta-alaan.

	Läntinen sisäsaaristo	Läntinen ulkosaaristo	Itäinen sisäsaaristo	Itäinen ulkosaaristo
Syvyysmallin virheellisellä alueella sijaitseva aina eufoottinen pohja (km <sup>2</sup> )	84,7	10,9	77,4	7,81
Aina eufoottinen pohja (km <sup>2</sup> )	393,1	183,5	448,9	158,5
Virheellinen aina eufoottinen pohja (%)	21,6	5,94	17,2	4,93



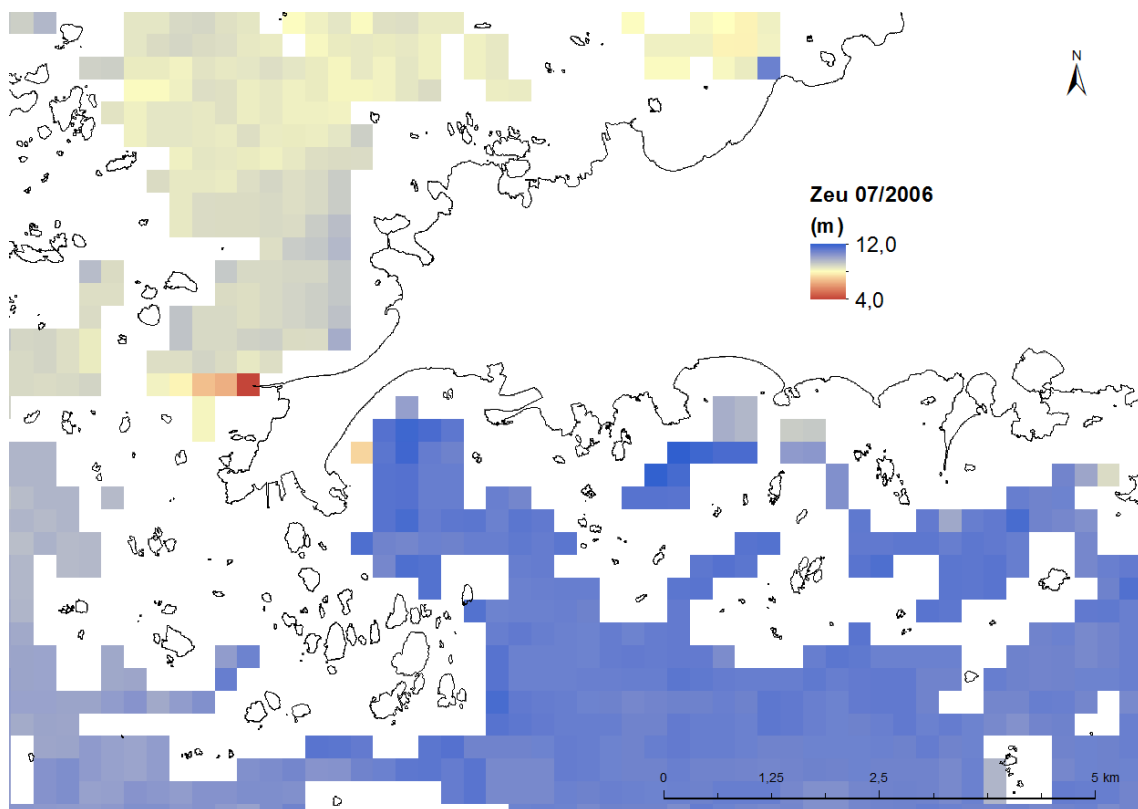
**Kuva 32.** Puutteellisen syvyystiedon ja aina eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien peittävyys. Puutteellisen syvyystiedon alueet kuuluvat myös aina valoisien pohjien vyöhykkeeseen.

### 5.6.2 Eufoottinen syvyys -tuotteet MERIS-kuvista

Tutkimuksen spatiaaliansalyysin perustan luovat syvyysmallin ohella eufoottisen vyöhykkeen alueellisen ja ajallisen jakautumisen ilmaisevat MERIS-satelliittikuvien avulla määritetyt eufoottinen syvyys -tuotteet. Niiden tarkkuus on parhaimmillaan avoi-

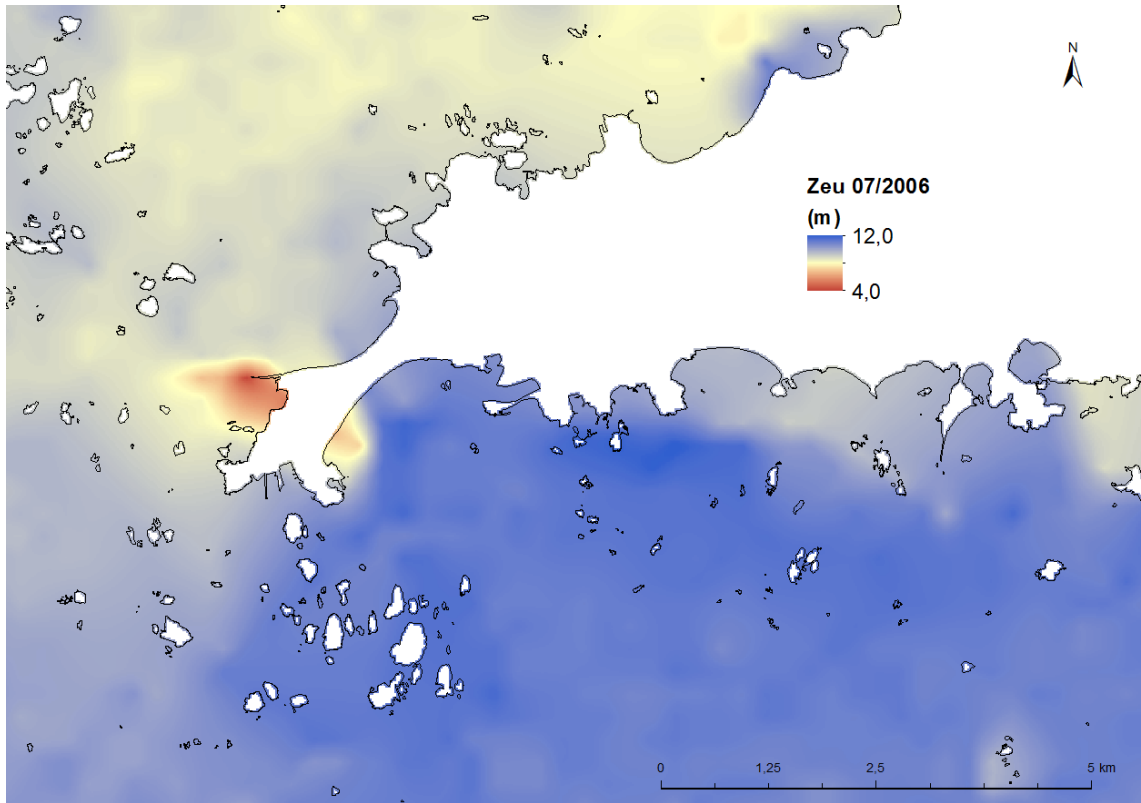
milla merialueilla. Saaristossa ja etenkin saarten lähellä ja sisäsaaristossa satelliittikuvissa on kuitenkin yksittäisiä mahdollisesti virheellisiä pikseleitä, joiden arvot eroavat suuresti ympäröivien pikseleiden arvoista (kuva 33) ja rasteria ekstra- ja interpoloituessa virheelliset pikselit vaikuttavat myös ympäristöönsä (kuva 34). Vaikka laajentaminen oli tehty TIN-verkoilla käyttäen maa-aluerajoja, osa ekstra- ja interpoloiduista arvoista maa-alueiden lähellä näyttää saaneen mahdollisesti virheellisiä arvoja käytetystä menetelmästä huolimatta.

Eufoottisen syvyyden virhemarginaalin suuruutta satelliittikuvissa ei voitu laskea vertaamalla arvoja *in situ* -mittauksiin, sillä kattavaa vedenalaista valomittausdataa ei ollut saatavilla. Kallio (2006) testasi kaukokartoitukseen perustuvaa diffuusia vaihemismiskerointia järviolosuhteissa ja määrittäi menetelmän keskivirheeksi 10–19 %.



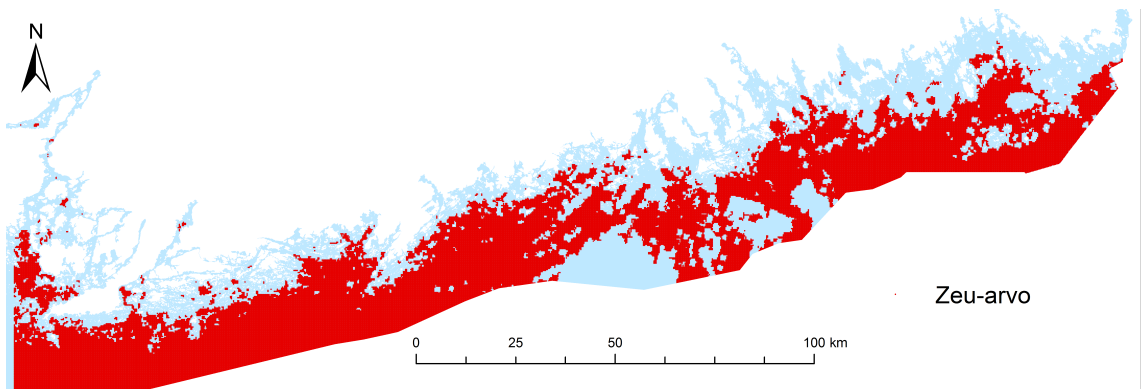
**Kuva 33.** Eufoottisen syvyyden raakarasteri Hankoniemen alueelta heinäkuulta 2006. Kuvasta on havaittavissa potentiaalisesti virheellinen pikseli Hankoniemen länsipuolella.

Tutkimuksessa virhelähteen aiheutti käytettyjen MERIS-satelliittikuvien peittävyys-



**Kuva 34.** Eufoottisen syvyyden TIN-verkolla laajennettu rasteri Hankonien alueelta heinäkuulta 2006. Kuvasta on havaittavissa potentiaalisesti virheellisen pikselin aiheuttama vaikutus eufoottiseen syvyyteen virheellisen pikselin ympäristössä.

den vaihtelu. Etenkin matalat alueet sisäsaaristossa ovat satelliittikuvien katvealueissa (kuva 35), sillä matalien pohjien aiheuttama virhe heijastuksessa rajoittaa satelliittikuvien käyttökelpoisuutta. Myös esimerkiksi pilvet voivat aiheuttaa aukkoja satelliittikuvien peittävyteen.



**Kuva 35.** MERIS-satelliittikuvien yhteiset pikselit aikasarjasta toukokuusta 2003–2011.

### 5.6.3 MERIS-satelliittikuvien laajentaminen

Ekstrapolointimenetelmäksi valittu maa-alueilla rajattu TIN tuotti kokeiluista laajennusmenetelmistä parhaan tuloksen. Joka tapauksessa etenkin sisäsaaristoon ekstrapoloidut eufoottisen kerroksen syvyydet ovat melko karkeita arvioita, sillä satelliittikuvien käyttämän menetelmän vuoksi aikasarjan kaikilta kuukausilta ei ollut kattavaa dataa matalilta ja suojaisilta alueilta. Tämän vuoksi sisälahtien ja sisäsaariston alueiden analyyseihin tulee suhtautua varauksella. Esimerkiksi monien suojaisten sisälahtien alueella satelliittikuvien peitto on vain muutama pikseliä tai pienimpien sisälahtien kohdalla ei yhtään pikseliä. Näille alueille jouduttiin ekstrapoloimaan eufoottisen syvyyden arvo laajentamalla lähimmistä olemassa olevista pikseleistä. On huomattava, että veden fysikaalis-kemialliset olosuhteet saattavat vaihdella huomattavastikin alueellisesti ja ajallisesti (Luhtala ym. 2013). Esimerkiksi valo-ominaisuuksiltaan erilaista vettä mukanaan tuova laskeva joki voi vaikuttaa eufoottiseen syvyyteen alueellisesti niin, että lähimmistä olemassa olevista pikseleistä ekstrapoloimalla saatu arvio eufoottisesta syvyydestä poikkeaa huomattavasti todellisesta.

Aina ja osittain valoisien pohjien analyysissä käytettyjen vuosien 2003–2011 kuukausittaisten mediaanien arvot on laskettu Syken Tietokeskuksessa aikasarjan kuukausiarvoista. Kaikilta vuosilta ei kuitenkaan ole dataa aivan kaikilta alueilta, joten mediaaniarvot on laskettu rasterin pikseleihin niiden vuosien, joilta dataa on saatavilla, avulla. Tämä osaltaan saattaa vaikuttaa etenkin sisäsaariston eufoottisen kerroksen analyyseihin.

### 5.6.4 Rantaviivaparadoksi

Tutkimuksessa päätettiin suhteuttaa eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien pinta-alat tutkimusalueiden rantaviivojen pituuksiin, sillä sisäsaaristossa rantaviivaa

on huomattavasti enemmän kuin ulkosaaristossa. Topografialtaan tasaisesti ulkomerelle päin syvenevän saaren tapauksessa rantaviivan pituuteen suhteutettu eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevan pohjan ala ilmaisee etäisyyden, jolle valoisien pohjien vyöhyke ulottuu rantaviivasta merelle päin katsottuna.

Rantaviivan pituuden mittaaminen on itsessään kuitenkin varsin kyseenalaista, sillä mitattu rantaviiva kasvaa sitä suuremmaksi, mitä suuremmaksi mittaustarkkuutta kasvatetaan (Mandelbrot 1967). Näin ollen arvio rantaviivan pituudesta on suuresti riippuvainen käytetystä menetelmästä ja saatavilla olevasta rantaviiva-aineistosta, eikä eri mittaustarkkuuksilla tai aineistoilla toteutettuja pituusarvioita voi verrata toisiinsa.

Vaikka rantaviivan mittaaminen on kyseenalaista, rantaviivan pituuden käyttäminen tutkimusalueiden suhteuttamisessa on perusteltua, sillä rantaviiva määritettiin kaikille tutkimusalueille samasta rantaviiva-aineistosta samalla mittaustarkkuudella. Näin ollen tutkimusalueiden rantaviivat ovat keskenään riittävän vertailukelpoisia ja ne kuvaavat tutkimusalueiden saariston sirpaleisuutta soveltuen tutkimuksessa määritettyjen valoisassa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien pinta-alojen normalisointiin.

## 6 Johtopäätökset

Eufoottisessa vyöhykkeessä sijaitsevien pohjien pinta-alojen kehitys on alueellista ja ajallista. Pinta-alat vaihtelevat niin kuukausittain kuin vuosittainkin ja alueelliset erot ovat selkeitä etenkin sisä- ja ulkosaariston välillä. Valon tunkeutuminen pohjalle vaikuttaa tutkimuslajina olleen rakkolevän vyöhykkeisyyteen ja spatiaaliseen levinneisyyteen, ja valon määrää tietyssä syvyydessä heijastava ja veden optisia ominaisuuksia kuvaava optinen syvyys on lajimalleissa tärkeä taustamuuttuja.

Merien optisten ominaisuuksien muuttuminen vaikuttaa valon määrän muuttumisen seurauksena niin eufoottisten pohjien pinta-aloihin kuin makrolevien spatiaaliseen levinneisyyteenkin. Tutkimusajanjakson 2003–2011 aikana pohjanlaatu on kuitenkin monin paikoin makrolevien esiintymistä etenkin sisäsaaristossa rajoittava tekijä.

Veden optisten ominaisuuksien paraneminen ei mahdollista makrolevien leviämistä kaikille uusille potentiaalisille alueille, sillä makroleville soveltumattomien pehmeiden pohjien osuus kasvaa potentiaalisilla levinneisyysalueilla vedenlaadun parantuessa. Etenkin läntisellä Suomenlahdella pehmeiden pohjien osuus rakkolevän levinneisyysalueesta on suuri.

Tutkielma esittää uudenlaisen näkökulman valon vaikutuksesta makrolevien spatiaaliseen levinneisyyteen. Saadut tulokset koskevat kuitenkin makrolevistä suoraan vain rakkolevää, joskin tulosten voidaan olettaa olevan muillekin makroleville samansuuntaisia. Tutkielman menetelmiä voidaan soveltaa suoraan myös muille lajeille, ja useiden eri taksonien kohdalla tarkastelu olisikin perusteltua.

Tutkielman virhelähteiden suuruus on kuitenkin huomattava, minkä vuoksi tulevaisuudessa olisi syytä keskittyä tarkaan, täysipeittoisen syvyysmallin hyödyntämiseen ja pohjanlaatumallien kehittämiseen. Satelliittikuviin perustuvan kaukokartoituksen hyödyntäminen spatiaalimallinnuksessa tuo hyötyjä laajojen alueiden kattami-

sen ja ajallisen ulottuvuuden myötä. Toisaalta nykyisillä kaukokartoitusmenetelmillä ei päästä tarpeeksi pieneen resoluutioon veden optisten ominaisuuksien vaihdellussa alueellisesti ja ajallisesti hyvin paljon, minkä vuoksi *in situ* -mittauksista ei ole järkevää luopua. Tulevaisuuden kartoitusohjelmien olisikin hyvä harkita kattavien näkösyvyysmittausten ja mahdollisesti myös *in situ* -valomittausten sekä myös muiden ympäristömuuttujamittausten sisällyttämistä jokaisen kartoituspisteen lajien havainnoinnin yhteyteen.

## 7 Kiitokset

Suuret kiitokset työn avuliaasta ja osaavasta ohjaamisesta Markku Viitalolle! Ohjaus oli mitä mainiota! Kiitos myös työn toiselle ohjaalle, Ari Ruuskaselle!

Erityisesti haluan myös kiittää Syken VELMU-tiimiä, joka auttoi avuliaasti kaikissa esille tulleissa ongelmissa. Elina Virtanen tuki ja ohjasti minua lajimallinnuksessa ja R:n koodiviidakossa. Marco Nurmi auttoi minua etenkin ArcGIS-pulmien kanssa ja Meri Koskelainen VELMU-kartoitusdataan liittyvissä haasteissa. Merikeskuksen Laura Uusitalo auttoi alkuun tilastollisessa testaamisessa.

## Viitteet

- Aarup, T. (2002), "Transparency of the North Sea and Baltic Sea—a Secchi depth data mining study", *Oceanologia*, 44, 323–337.
- Alenius, P., Myrberg, K. & Nekrasov, A. (1998), "The physical oceanography of the Gulf of Finland: a review", *Boreal Environment Research*, 3, 97–125.
- Alexandridis, N., Oshlies, A. & Wahl, M. (2012), "Modeling the effects of abiotic and biotic factors on the depth distribution of *Fucus vesiculosus* in the Baltic Sea", *Marine Ecology Progress Series*, 463, 59–72.
- Allouche, O., Tsoar, A. & Kadmon, R. (2006), "Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS)", *Journal of applied ecology*, 43, 1223–1232.
- Araújo, M. B. & Guisan, A. (2006), "Five (or so) challenges for species distribution modelling", *Journal of biogeography*, 33, 1677–1688.
- Araújo, M. B. & New, M. (2007), "Ensemble forecasting of species distributions", *Trends in ecology & evolution*, 22, 42–47.
- Araújo, M. B., Pearson, R. G., Thuiller, W. & Erhard, M. (2005), "Validation of species-climate impact models under climate change", *Global Change Biology*, 11, 1504–1513.
- Araújo, M. B. & Peterson, A. T. (2012), "Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling", *Ecology*, 93, 1527–1539.
- Austin, M. (1980), "Searching for a model for use in vegetation analysis", *Vegetatio*, 42, 11–21.
- (2002), "Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling", *Ecological modelling*, 157, 101–118.
- Austin, M., Cunningham, R. & Fleming, P. (1985), *Plant community ecology: Papers in honor of Robert H. Whittaker*, Springer, luku New approaches to di-



- rect gradient analysis using environmental scalars and statistical curve-fitting procedures, s. 31–47.
- Austin, M. & Smith, T. (1990), *Progress in theoretical vegetation science*, Springer, luku A new model for the continuum concept, s. 35–47.
- Beaumont, L. J., Hughes, L. & Poulsen, M. (2005), "Predicting species distributions: use of climatic parameters in BIOCLIM and its impact on predictions of species' current and future distributions", *Ecological modelling*, 186, 251–270.
- Behrenfeld, M. J. & Falkowski, P. G. (1997), "Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration", *Limnology and oceanography*, 42, 1–20.
- Bekkby, T., Isachsen, P. E., Isæus, M. & Bakkestuen, V. (2008), "GIS modeling of wave exposure at the seabed: a depth-attenuated wave exposure model", *Marine Geodesy*, 31, 117–127.
- Berger, R., Henriksson, E., Kautsky, L. & Malm, T. (2003), "Effects of filamentous algae and deposited matter on the survival of *Fucus vesiculosus* L. germlings in the Baltic Sea", *Aquatic ecology*, 37, 1–11.
- Bergström, L., Bruno, E., Eklund, B. & Kautsky, L. (2003), "Reproductive strategies of *Ceramium tenuicorne* near its inner limit in the brackish Baltic Sea", *Botanica Marina*, 46, 125–131.
- Bergström, L., Tatarenkov, A., Johannesson, K., Jonsson, R. & Kautsky, L. (2005), "Genetic and morphological identification of *Fucus radicans* sp. Nov. (Fucales, Phaeophyceae) in the brackish Baltic Sea", *Journal of Phycology*, 41, 1025–1038.
- Binzer, T. & Middelboe, A. L. (2005), "From thallus to communities: scale effects and photosynthetic performance in macroalgae communities", *Marine Ecology Progress Series*, 287, 65–75.

- Binzer, T. & Sand-Jensen, K. (2002), "Importance of structure and density of macroalgae communities (*Fucus serratus*) for photosynthetic production and light utilisation", *Marine Ecology Progress Series*, 235, 53–62.
- Burrows, E. M. & Lodge, S. (1951), "Autecology and the species problem in *Fucus*", *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 30, 161–176.
- Busby, J. R. (1991), *Nature Conservation: Cost Effective Biological Surveys and Data Analysis*, luku BIOCLIM – a bioclimatic analysis and prediction system, s. 64–68.
- Bäck, S. & Ruuskanen, A. (2000), "Distribution and maximum growth depth of *Fucus vesiculosus* along the Gulf of Finland", *Marine Biology*, 136, 303–307.
- Cloern, J. E. (2001), "Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem", *Marine ecology progress series*, 210, 223–253.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R. G., Sutton, P. & van den Belt, M. (1997), "The value of the world's ecosystem services and natural capital", *Nature*, 387, 253–260.
- Crain, C. M., Halpern, B. S., Beck, M. W. & Kappel, C. V. (2009), "Understanding and managing human threats to the coastal marine environment", *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1162, 39–62.
- Creed, J. C., Norton, T. & Kain, J. M. (1996), "Are neighbours harmful or helpful in *Fucus vesiculosus* populations?", *Marine Ecology Progress Series*, 133, 191–201.
- Darecki, M. & Stramski, D. (2004), "An evaluation of MODIS and SeaWiFS bio-optical algorithms in the Baltic Sea", *Remote Sensing of Environment*, 89, 326–350.
- Davis, A. J., Jenkinson, L. S., Lawton, J. H., Shorrocks, B. & Wood, S. (1998),

- "Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming", *Nature*, 391, 783–786.
- Dera, J. & Wozniak, B. (2010), "Solar radiation in the Baltic Sea", *Oceanologia*, 52, 533–582.
- Dethier, M. N. & Williams, S. L. (2009), "Seasonal stresses shift optimal intertidal algal habitats", *Marine biology*, 156, 555–567.
- Doerffer, R. & Schiller, H. (2007), "The MERIS Case 2 water algorithm", *International Journal of Remote Sensing*, 28, 517–535.
- Domin, A., Schubert, H., Krause, J. C. & Schiewer, U. (2004), *Biology of the Baltic Sea*, Springer, luku Modelling of pristine depth limits for macrophyte growth in the southern Baltic Sea, s. 29–39.
- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J. R. G., Gruber, B., Lafourcade, B. & Leitão, P. J. (2013), "Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance", *Ecography*, 36, 27–46.
- Duarte, C. M. (1995), "Submerged aquatic vegetation in relation to different nutrient regimes", *Ophelia*, 41, 87–112.
- Elith, J., Leathwick, J. R. & Hastie, T. (2008), "A working guide to boosted regression trees", *Journal of Animal Ecology*, 77, 802–813.
- Engkvist, R., Malm, T. & Tobiasson, S. (2000), "Density dependent grazing effects of the isopod *Idotea baltica* Pallas on *Fucus vesiculosus* L in the Baltic Sea", *Aquatic Ecology*, 34, 253–260.
- Eriksson, B. K. & Bergström, L. (2005a), "Local distribution patterns of macroalgae in relation to environmental variables in the northern Baltic Proper", *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 62, 109–117.
- (2005b), "Local distribution patterns of macroalgae in relation to environ-

- mental variables in the northern Baltic Proper”, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 62, 109–117.
- Eriksson, B. K. & Johansson, G. (2003), ”Sedimentation reduces recruitment success of *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae) in the Baltic Sea”, *European Journal of Phycology*, 38, 217–222.
- (2005), ”Effects of sedimentation on macroalgae: species-specific responses are related to reproductive traits”, *Oecologia*, 143, 438–448.
- Eriksson, B. K., Johansson, G. & Snoeijs, P. (1998), ”Long-term changes in the sublittoral zonation of brown algae in the southern Bothnian Sea”, *European Journal of Phycology*, 33, 241–249.
- Eriksson, B. K., Rubach, A. & Hillebrand, H. (2006), ”Community dominance by a canopy species controls the relationship between macroalgal production and species richness”, *Limnology and oceanography*, 51, 1813–1818.
- Fielding, A. H. (2002), *Predicting species occurrences: issues of accuracy and scale*, Island Press, luku What are the appropriate characteristics of an accuracy measure, s. 271–280.
- Fielding, A. H. & Bell, J. F. (1997), ”A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models”, *Environmental conservation*, 24, 38–49.
- Fleming-Lehtinen, V. & Laamanen, M. (2012), ”Long-term changes in Secchi depth and the role of phytoplankton in explaining light attenuation in the Baltic Sea”, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 102, 1–10.
- Franklin, J. (2010), *Mapping species distributions: spatial inference and prediction*, Cambridge University Press.
- Freeman, E. A. & Moisen, G. G. (2008), ”A comparison of the performance of threshold criteria for binary classification in terms of predicted prevalence and kappa”, *Ecological Modelling*, 217, 48–58.

- Geider, R. J., Osborne, B. A. & Raven, J. A. (1986), "Growth, photosynthesis and maintenance metabolic cost in the diatom *Phaeodactylum tricornutum* at very low light levels", *Journal of phycology*, 22, 39–48.
- Guisan, A., Edwards, T. C. & Hastie, T. (2002), "Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene", *Ecological modelling*, 157, 89–100.
- Guisan, A. & Zimmermann, N. E. (2000), "Predictive habitat distribution models in ecology", *Ecological modelling*, 135, 147–186.
- Hanelt, D., Melchersmann, B., Wiencke, C. & Nultsch, W. (1997a), "Effects of high light stress on photosynthesis of polar macroalgae in relation to depth distribution", *Oceanographic Literature Review*, 9, 1005.
- Hanelt, D. & Nultsch, W. (1990), "Daily changes of the phaeoplast arrangement in the brown alga *Dictyota dichotoma* as studied in field experiments", *Marine Ecology Progress Series*, 61, 273–279.
- Hanelt, D., Wiencke, C. & Nultsch, W. (1997b), "Influence of UV radiation on the photosynthesis of Arctic macroalgae in the field", *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 38, 40–47.
- Haxo, F. T. & Blinks, L. (1950), "Photosynthetic action spectra of marine algae", *The Journal of general physiology*, 33, 389–422.
- HELCOM (2014), *Eutrophication status of the Baltic Sea 2007-2011. A concise thematic assessment* (143), Baltic Sea Environment Proceedings.
- Hemmi, A. & Jormalainen, V. (2002), "Nutrient enhancement increases performance of a marine herbivore via quality of its food alga", *Ecology*, 83, 1052–1064.
- Hijmans, R. J. (2012), "Cross-validation of species distribution models: removing spatial sorting bias and calibration with a null model", *Ecology*, 93, 679–688.
- Hulburt, E. O. (1945), "Optics of distilled and natural water", *Josa*, 35, 698–705.
- Huntley, B., Green, R. E., Collingham, Y. C., Hill, J. K., Willis, S. G., Bartlein, P. J.,

- Cramer, W., Hagemeijer, W. J. & Thomas, C. J. (2004), "The performance of models relating species geographical distributions to climate is independent of trophic level", *Ecology Letters*, 7, 417–426.
- Huppertz, K., Hanelt, D. & Nultsch, W. (1990), "Photoinhibition of photosynthesis in the marine brown alga *Fucus serratus* as studied in field experiments", *Marine Ecology Progress Series*, 66, 175–182.
- Hällfors, G., Kangas, P. & Niemi, Å. (1984), "Recent changes in the phytal at the south coast of Finland", *Ophelia*, 3, 51–59.
- Håkanson, L. & Eckh ell, J. (2005), "Suspended particulate matter (SPM) in the Baltic Sea – new empirical data and models", *Ecological modelling*, 189, 130–150.
- Is eus, M. (2004), "Factors structuring *Fucus* communities at open and complex coastlines in the Baltic Sea", v ait oskirja.
- Jerlov, N. G. (1951), "Optical studies of ocean waters. Reports of the Swedish Deep Sea Expedition, 3, No. I . - 1951: Optical measurement of particle distribution in the sea.", *Tellus*, 3, 122.
- (1968), *Optical oceanography*, Elsevier Oceanography Series.
- (1976), *Marine optics*, Elsevier.
- (1978), *The optical classification of sea water in the euphotic zone*, K obenhavns universitet, Institut for fysisk oceanografi.
- Jones, C. C., Acker, S. A. & Halpern, C. B. (2010), "Combining local and large-scale models to predict the distributions of invasive plant species", *Ecological Applications*, 20, 311–326.
- Jonsson, P. & Carman, R. (1994), "Changes in deposition of organic matter and nutrients in the Baltic Sea during the twentieth century", *Marine pollution bulletin*, 28, 417–426.

- Kahru, M., Aitsam, A. & Elken, J. (1982), "Spatio-temporal dynamics of chlorophyll in the open Baltic Sea", *Journal of Plankton Research*, 4, 779–790.
- Kallio, K. (2006), "Optical properties of Finnish lakes estimated with simple bio-optical models and water quality monitoring data", *Nordic hydrology*, 37, 183–204.
- Kangas, P., Autio, H., Hällfors, G., Luther, H., Niemi, A. & Salemaa, H. (1982), "A general model of the decline of *Fucus vesiculosus* at Tvärminne, south coast of Finland in 1977-81", *Acta Botanica Fennica*.
- Kanwisher, J. (1957), "Freezing and drying in intertidal algae", *Biological Bulletin*, pp. 275–285.
- Karez, R. (2003a), "Competitive ranks of three *Fucus* spp.(Phaeophyta) in laboratory experiments – testing of Keddy's competitive hierarchy model", *Helgoland Marine Research*, 57, 83–90.
- (2003b), "Do monospecific stands of three *Fucus* species (Phaeophyta) comply with the self-thinning rule?", *European Journal of Phycology*, 38, 171–180.
- Kautsky, H. (1997), "Quantitative distribution of sublittoral plant and animal communities along the Baltic Sea gradient", *Oceanographic Literature Review*, 2, 130.
- Kautsky, H., Martin, G., Mäkinen, A., Borgiel, M., Vahteri, P. & Rissanen, J. (1999), "Structure of phytobenthic and associated animal communities in the Gulf of Riga", *Hydrobiologia*, 393, 191–200.
- Kautsky, H. & Van der Maarel, E. (1990), "Multivariate approaches to the variation in phytobenthic communities and environmental vectors in the Baltic Sea", *Marine ecology progress series*, 60, 169–184.
- Kautsky, L. & Kautsky, N. (2000), *Seas at the millennium: an environmental evaluation: 1. Regional chapters: Europe, The Americas and West Africa*, luku The Baltic Sea, including Bothnian Sea and Bothnian Bay, s. 121–133.

- Kautsky, N., Kautsky, H., Kautsky, U. & Wærn, M. (1986), "Decreased depth penetration of *Fucus vesiculosus* (L.) since the 1940's indicates eutrophication of the Baltic Sea", *Marine Ecology Progress Series*, 28, 1–8.
- Kiirikki, M. (1996), "Mechanisms affecting macroalgal zonation in the northern Baltic Sea", *European Journal of Phycology*, 31, 225–232.
- Kiirikki, M. & Ruuskanen, A. (1996), "How does *Fucus vesiculosus* survive ice scraping?", *Botanica Marina*, 39, 133–140.
- King, R. & Schramm, W. (1976), "Photosynthetic rates of benthic marine algae in relation to light intensity and seasonal variations", *Marine Biology*, 37, 215–222.
- Kirk, J. (1984), "Dependence of relationship between inherent and apparent optical properties of water on solar altitude", *Limnology and Oceanography*, 29, 350–356.
- Kirk, J. T. (1994), *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*, Cambridge university press.
- Kirst, G. (1990), "Salinity tolerance of eukaryotic marine algae", *Annual review of plant biology*, 41, 21–53.
- Kirst, G. O. & Wiencke, C. (1995), "Ecophysiology of polar algae", *Journal of Phycology*, 31, 181–199.
- Korpinen, S. & Jormalainen, V. (2008), "Grazing effects in macroalgal communities depend on timing of patch colonization", *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 360, 39–46.
- Korpinen, S., Jormalainen, V. & Honkanen, T. (2007), "Effects of nutrients, herbivory, and depth on the macroalgal community in the rocky sublittoral", *Ecology*, 88, 839–852.
- Korpinen, S., Jormalainen, V. & Pettay, E. (2010), "Nutrient availability modifies



- species abundance and community structure of Fucus-associated littoral benthic fauna”, *Marine environmental research*, 70, 283–292.
- Kostamo, K. & Mäkinen, A. (2006), ”Observations on the mode and seasonality of reproduction in *Furcellaria lumbricalis* (Gigartinales, Rhodophyta) populations in the northern Baltic Sea”, *Botanica Marina*, 49, 304–309.
- Kotta, J., Orav-Kotta, H., Paalme, T., Kotta, I. & Kukk, H. (2006), ”Seasonal changes grazing of the mesoherbivores and on the brown algae and in the central Gulf of Finland, Baltic Sea”, *Hydrobiologia*, 1, 507–507.
- Kowalczyk, P., Stedmon, C. A. & Markager, S. (2006), ”Modeling absorption by CDOM in the Baltic Sea from season, salinity and chlorophyll”, *Marine Chemistry*, 101, 1–11.
- Kratzer, S., Brockmann, C. & Moore, G. (2008), ”Using MERIS full resolution data to monitor coastal waters – A case study from Himmerfjärden, a fjord-like bay in the northwestern Baltic Sea”, *Remote Sensing of Environment*, 112, 2284–2300.
- Kratzer, S., Håkansson, B. & Sahlin, C. (2003), ”Assessing Secchi and photic zone depth in the Baltic Sea from satellite data”, *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 32, 577–585.
- Krause-Jensen, D., Carstensen, J., Dahl, K., Bäck, S. & Neuvonen, S. (2009), ”Testing relationships between macroalgal cover and Secchi depth in the Baltic Sea”, *Ecological Indicators*, 9, 1284–1287.
- Ladah, L., Bermudez, R., Pearson, G. & Serrão, E. (2003), ”Fertilization success and recruitment of dioecious and hermaphroditic furoid seaweeds with contrasting distributions near their southern limit”, *Marine Ecology Progress Series*, 262, 173–183.
- Ladah, L., Feddersen, F., Pearson, G. & Serrão, E. (2008), ”Egg release and settlement patterns of dioecious and hermaphroditic furoid algae during the tidal

- cycle”, *Marine biology*, 155, 583–591.
- Lee, Z., Weidemann, A., Kindle, J., Arnone, R., Carder, K. L. & Davis, C. (2007), ”Euphotic zone depth: Its derivation and implication to ocean-color remote sensing”, *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 112, 2156–2202.
- Lehvo, A., Bäck, S. & Kiirikki, M. (2001), ”Growth of *Fucus vesiculosus* L.(Phaeophyta) in the northern Baltic proper: energy and nitrogen storage in seasonal environment”, *Botanica Marina*, 44, 345–350.
- Leskinen, E., Mäkinen, A., Fortelius, W., Lindström, M. & Salemaa, H. (1992), ”Primary production of macroalgae in relation to the spectral range and sublittoral light conditions in the Tvarminne archipelago, northern Baltic Sea”, *Acta Phytogeographica Suecica*, 78, 85–93.
- Leukart, P. & Lüning, K. (1994), ”Minimum spectral light requirements and maximum light levels for long-term germling growth of several red algae from different water depths and a green alga”, *European Journal of Phycology*, 29, 103–112.
- Levins, R. (1966), ”The strategy of model building in population biology”, *American scientist*, 54, 421–431.
- Lobban, C. S. & Harrison, P. J. (1994), *Seaweed Ecology and Physiology*, Cambridge University Press.
- Long, J. D., Hamilton, R. S. & Mitchell, J. L. (2007), ”Asymmetric competition via induced resistance: specialist herbivores indirectly suppress generalist preference and populations”, *Ecology*, 88, 1232–1240.
- Lotze, H., Worm, B. & Sommer, U. (2001), ”Strong bottom-up and top-down control of early life stages of macroalgae”, *Limnology and Oceanography*, 46, 749–757.
- Lotze, H. K. & Worm, B. (2000), ”Variable and complementary effects of herbivores on different life stages of bloom-forming macroalgae”, *Marine Ecology Progress Series*, 200, 167–175.

- Luhtala, H. & Tolvanen, H. (2013), "Optimizing the use of Secchi depth as a proxy for euphotic depth in coastal waters: An empirical study from the Baltic Sea", *ISPRS International Journal of Geo-Information*, 2, 1153–1168.
- Luhtala, H., Tolvanen, H. & Kalliola, R. (2013), "Annual spatio-temporal variation of the euphotic depth in the SW-Finnish archipelago, Baltic Sea", *Oceanologia*, 55, 359–373.
- Lundberg, C., Jakobsson, B.-M. & Bonsdorff, E. (2009), "The spreading of eutrophication in the eastern coast of the Gulf of Bothnia, northern Baltic Sea – An analysis in time and space", *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 82, 152–160.
- Lüning, K. & Dring, M. (1979), "Continuous underwater light measurement near Helgoland (North Sea) and its significance for characteristic light limits in the sublittoral region", *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 32, 403–424.
- Lüning, K., Yarish, C. & Kirkman, H. (1990), *Seaweeds. Their environment, biogeography, and ecophysiology*, John Wiley & Sons.
- Maczassek, K. & Wahl, M. (2011), "The meaning of genetic diversity on the example of the bladder wrack *Fucus vesiculosus* L", p. 22.
- Malm, T., Engkvist, R. & Kautsky, L. (1999), "Grazing effects of two freshwater snails on juvenile *Fucus vesiculosus* in the Baltic Sea", *Marine Ecology Progress Series*, 188, 63–71.
- Malm, T. & Kautsky, L. (2003), "Differences in life-history characteristics are consistent with the vertical distribution pattern of *Fucus serratus* and *Fucus vesiculosus* (Fucales, Phaeophyceae) in the Central Baltic Sea", *Journal of phycology*, 39, 880–887.
- Mandelbrot, B. B. (1967), "How long is the coast of Britain", *Science*, 156, 636–638.
- Mann, K. H. (1973), "Seaweeds: Their Productivity and Strategy for Growth: The role of large marine algae in coastal productivity is far more important than

- has been suspected”, *Science*, 182, 975–981.
- Markager, S. & Sand-Jensen, K. (1992), ”Light requirements and depth zonation of marine macroalgae”, *Marine Ecology Progress Series*, pp. 83–92.
- Michler, T., Aguilera, J., Hanelt, D., Bischof, K. & Wiencke, C. (2002), ”Long-term effects of ultraviolet radiation on growth and photosynthetic performance of polar and cold-temperate macroalgae”, *Marine Biology*, 140, 1117–1127.
- Middelboe, A. & Binzer, T. (2004), ”Importance of canopy structure on photosynthesis in single- and multi-species assemblages of marine macroalgae”, *Oikos*, 107, 422–432.
- Middelboe, A. L., Sand-Jensen, K. & Binzer, T. (2006), ”Highly predictable photosynthetic production in natural macroalgal communities from incoming and absorbed light”, *Oecologia*, 150, 464–476.
- Middelboe, A. L., Sand-Jensen, K. & Brodersen, K. (1997), ”Patterns of macroalgal distribution in the Kattegat-Baltic region”, *Phycologia*, 36, 208–219.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005), *Ecosystems and human well-being*, World Resources institute. Island Press Washington, DC.
- Morel, A. & Prieur, L. (1977), ”Analysis of variations in ocean color<sup>1</sup>”, *Limnology and Oceanography*, 22, 709–722.
- Morel, A. & Smith, R. C. (1974), *Relation between total quanta and total energy for aquatic photosynthesis*, American Society of Limnology and Oceanography.
- Mäkinen, A. (2007), ”Consequences of Eutrophication in the Baltic Sea: Can Structure and Functions of the Phytobenthos Persist?”, väitöskirja.
- Nielsen, R., Kristiansen, A. & Mathiesen, L. (1995), ”Distributional index of the benthic macroalgae of the Baltic Sea area”, *Acta botanica Fennica*, 155, 1–51.
- Nietsch, B. (2009), ”Messung der Zähigkeit der Makroalge *Fucus vesiculosus* an verschiedenen Standorten und Untersuchung der Auswirkungen auf die tropische Interaktion. University of Kiel, Kiel”, väitöskirja.

- Nix, H. A. (1986), "A biogeographic analysis of Australian elapid snakes", *Atlas of elapid snakes of Australia*, 7, 4–15.
- Nygård, C. A. & Dring, M. J. (2008), "Influence of salinity, temperature, dissolved inorganic carbon and nutrient concentration on the photosynthesis and growth of *Fucus vesiculosus* from the Baltic and Irish Seas", *European Journal of Phycology*, 43, 253–262.
- Palmer, J. D., Soltis, D. E. & Chase, M. W. (2004), "The plant tree of life: an overview and some points of view", *American Journal of Botany*, 91, 1437–1445.
- Parker, J. (1960), "Seasonal changes in cold-hardiness of *Fucus vesiculosus*", *The Biological Bulletin*, 119, 474–478.
- Pearson, R. G. & Dawson, T. P. (2003), "Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful?", *Global ecology and biogeography*, 12, 361–371.
- Pflugmacher, S., Olin, M. & Kankaanpää, H. (2007), "Nodularin induces oxidative stress in the Baltic Sea brown alga *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae)", *Marine environmental research*, 64, 149–159.
- Pianka, E. R. (1970), "On r-and K-selection", *American naturalist*, 104, 592–597.
- Pierson, D. C., Kratzer, S., Strömbeck, N. & Håkansson, B. (2008), "Relationship between the attenuation of downwelling irradiance at 490 nm with the attenuation of PAR (400 nm – 700 nm) in the Baltic Sea", *Remote Sensing of Environment*, 112, 668–680.
- R Core Team (2015), *R: A Language and Environment for Statistical Computing*, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Saatavilla Internetistä: <http://www.R-project.org/>.
- Ramus, J. (1981), "The capture and transduction of light energy", *The biology of seaweeds*, pp. 458–492.

- (1983), "A physiological test of the theory of complementary chromatic adaptation. II. Brown, green and red seaweeds", *Journal of Phycology*, 19, 173–178.
- Ramus, J. & Van der Meer, J. (1983), "A physiological test of the theory of complementary chromatic adaptation. I. Color mutants of a red seaweed [*Gracilaria tikvahiae*, Algae]", *Journal of Phycology*, 19, 86–91.
- Raven, J. A. (1999), "Constraints on marine algal invasion of low-salinity environments: Sex in the Baltic", *Journal of Phycology*, 35, 210–212.
- Reinart, A., Arst, H., Nõges, P. & Nõges, T. (2000), "Comparison of euphotic layer criteria in lakes", *Geophysica*, 36, 141–159.
- Rinne, H. (2014), "Macroalgae across environmental gradients: tools for managing rocky coastal areas of the northern Baltic Sea", väitöskirja.
- Rinne, H., Kaskela, A., Downie, A.-L., Tolvanen, H., von Numers, M. & Mattila, J. (2014), "Predicting the occurrence of rocky reefs in a heterogeneous archipelago area with limited data", *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 138, 90–100.
- Rinne, H., Salovius-Laurén, S. & Mattila, J. (2011), "The occurrence and depth penetration of macroalgae along environmental gradients in the northern Baltic Sea", *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 94, 182–191.
- Rohde, S., Hiebenthal, C., Wahl, M., Karez, R. & Bischof, K. (2008), "Decreased depth distribution of *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae) in the Western Baltic: effects of light deficiency and epibionts on growth and photosynthesis", *European Journal of Phycology*, 43, 143–150.
- Russell, G. (1985), "Recent evolutionary changes in the algae of the Baltic Sea", *British Phycological Journal*, 20, 87–104.
- Sand-Jensen, K. (1997), "Broad-scale comparison of photosynthesis in terrestrial and aquatic plant communities", *Oikos*, 80, 203–208.
- Sand-Jensen, K., Binzer, T. & Middelboe, A. L. (2007), "Scaling of photosynthetic

- production of aquatic macrophytes – a review”, *Oikos*, 116, 280–294.
- Sanden, P. & Håkansson, B. (1996), ”Long-term trends in Secchi depth in the Baltic Sea”, *Limnology and Oceanography*, 41, 346–351.
- Schroeder, T., Schaale, M. & Fischer, J. (2007), ”Retrieval of atmospheric and oceanic properties from MERIS measurements: A new Case-2 water processor for BEAM”, *International Journal of Remote Sensing*, 28, 5627–5632.
- Sears, J. R. & Wilce, R. T. (1975), ”Sublittoral, benthic marine algae of Southern Cape Cod and adjacent island: seasonal periodicity, associations, diversity, and floristic composition”, *Ecological Monographs*, pp. 337–365.
- Segerstråle, S. G. (1969), ”Biological fluctuations in the Baltic Sea”, *Progress in Oceanography*, 5, 169–184.
- Segurado, P., Araújo, M. B. & Kunin, W. (2006), ”Consequences of spatial autocorrelation for niche-based models”, *Journal of Applied Ecology*, 43, 433–444.
- Serrão, E. A., Brawley, S. H., Hedman, J., Kautsky, L. & Samuelsson, G. (1999), ”Reproductive success of *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae) in the Baltic Sea”, *Journal of Phycology*, 35, 254–269.
- Serrão, E. A., Kautsky, L. & Brawley, S. H. (1996), ”Distributional success of the marine seaweed *Fucus vesiculosus* L. in the brackish Baltic Sea correlates with osmotic capabilities of Baltic gametes”, *Oecologia*, 107, 1–12.
- Smale, D. A., Burrows, M. T., Moore, P., O’Connor, N. & Hawkins, S. J. (2013), ”Threats and knowledge gaps for ecosystem services provided by kelp forests: a northeast Atlantic perspective”, *Ecology and Evolution*, 3, 4016–4038.
- Smith, V. H. (2003), ”Eutrophication of freshwater and coastal marine ecosystems a global problem”, *Environmental Science and Pollution Research*, 10, 126–139.
- Snickars, M., Gullström, M., Sundblad, G., Bergström, U., Downie, A.-L., Lindgarth, M. & Mattila, J. (2014), ”Species-environment relationships and poten-

- tial for distribution modelling in coastal waters”, *Journal of Sea Research*, 85, 116–125.
- Snøeijls, P. (1999), ”Marine and brackish waters”, *Swedish plant geography. Acta Phytogeographica Suecica*, 84, 187–212.
- Steen, H. (2004), ”Effects of reduced salinity on reproduction and germling development in *Sargassum muticum* (Phaeophyceae, Fucales)”, *European Journal of Phycology*, 39, 293–299.
- Suominen, T., Tolvanen, H. & Kalliola, R. (2010), ”Geographical persistence of surface-layer water properties in the Archipelago Sea, SW Finland”, *Fennia-International Journal of Geography*, 188, 179–196.
- Tolvanen, H., Suominen, T. & Kalliola, R. (2013), ”Annual and long-term water transparency variations and the consequent seafloor illumination dynamics in the Baltic Sea archipelago coast of SW Finland”, *Boreal Environment Research*, 18, 446–458.
- Torn, K., Krause-Jensen, D. & Martin, G. (2006), ”Present and past depth distribution of bladderwrack (*Fucus vesiculosus*) in the Baltic Sea”, *Aquatic Botany*, 84, 53–62.
- Tupper, M. (2007), ”Identification of nursery habitats for commercially valuable humphead wrasse *Cheilinus undulatus* and large groupers (Pisces: Serranidae) in Palau”, *Marine Ecology Progress Series*, 332, 189–199.
- Tyler, J. E. (1959), ”Natural Water as a Monochromator”, *Limnology and Oceanography*, 4, 102–105.
- Van Horne, B. (2002), ”Approaches to habitat modeling: the tensions between pattern and process and between specificity and generality”, *Predicting species occurrences: issues of accuracy and scale*, pp. 63–72.
- VELMU (2011), *Vedenalaisen meriluonnon monimuotoisuuden inventointiohjelma VELMU – Menetelmäohjeistus 2011*.

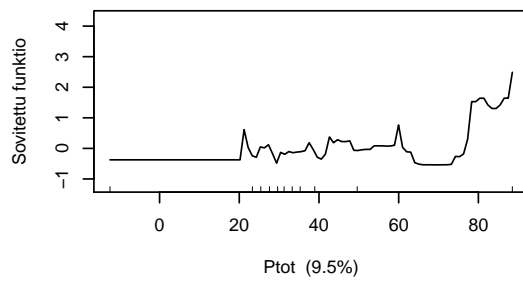
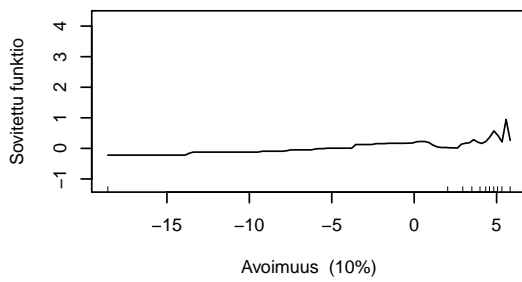
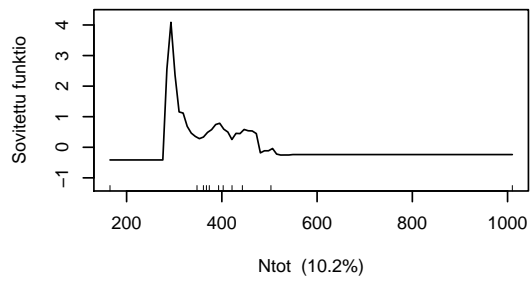
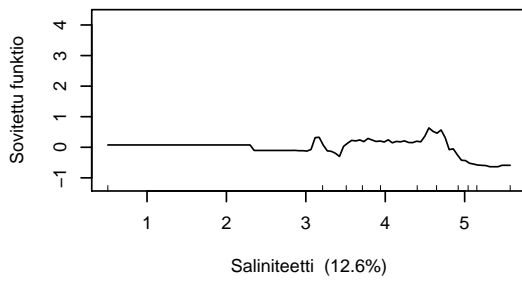
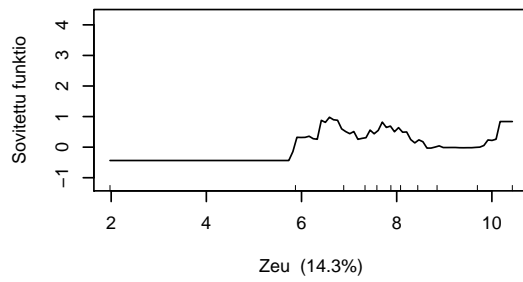
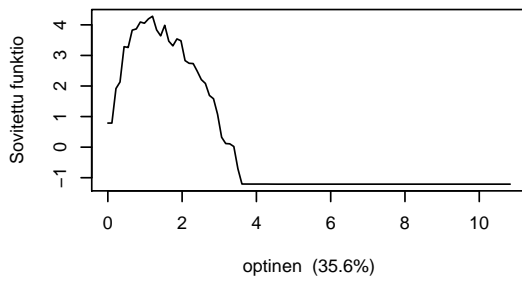


- (2012), *Vedenalaisen meriluonnon monimuotoisuuden inventointiohjelma VELMU – Menetelmäohjeistus 2012*.
- (2014), *Vedenalaisen meriluonnon monimuotoisuuden inventointiohjelma VELMU – Menetelmäohjeistus 2014*.
- (2015), *Vedenalaisen meriluonnon monimuotoisuuden inventointiohjelma VELMU – Menetelmäohjeistus 2015*.
- Veloz, S. D. (2009), "Spatially autocorrelated sampling falsely inflates measures of accuracy for presence-only niche models", *Journal of Biogeography*, 36, 2290–2299.
- Vogt, H. & Schramm, W. (1991), "Conspicuous Decline of *Fucus* in Kiel Bay (Western Baltic): What Are the Causes", *Marine Ecology Progress Series MESED*, 69, 189–194.
- Wahl, M., Jormalainen, V., Eriksson, B. K., Coyer, J. A., Molis, M., Schubert, H., Dethier, M., Karez, R., Kruse, I. & Lenz, M. (2011), "Stress Ecology in *Fucus*: Abiotic, Biotic and Genetic Interactions", *Advances in Marine Biology*, 59, 37–105.
- Wahl, M., Shahnaz, L., Dobretsov, S., Saha, M., Symanowski, F., David, K., Lachnit, T., Vassel, M. & Weinberger, F. (2010), "Ecology of antifouling resistance in the bladder wrack *Fucus vesiculosus*: patterns of microfouling and antimicrobial protection", *Marine Ecology Progress Series*, 411, 33–48.
- Weinberger, F., Rohde, S., Oschmann, Y., Shahnaz, L., Dobretsov, S. & Wahl, M. (2011), "Effects of limitation stress and disruptive stress on induced antigrazing defense in the bladder wrack *Fucus vesiculosus*", *Marine Ecology Progress Series*, 427, 83–94.
- Williams, S. E., Bolitho, E. E. & Fox, S. (2003), "Climate change in Australian tropical rainforests: an impending environmental catastrophe", *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270, 1887–1892.

- Worm, B., Lotze, H., Boström, C., Engkvist, R., Labanauskas, V. & Sommer, U. (1999), "Marine diversity shift linked to interactions among grazers, nutrients and propagule banks", *Marine Ecology Progress Series*, 185, 309–314.
- Worm, B., Lotze, H. K. & Sommer, U. (2001), "Algal propagule banks modify competition, consumer and resource control on Baltic rocky shores", *Oecologia*, 128, 281–293.
- Wozniak, S. B., Meler, J., Lednicka, B., Zdun, A. & Ston-Egiert, J. (2011), "Inherent optical properties of suspended particulate matter in the southern Baltic Sea", *Oceanologia*, 53, 691–729.
- Wright, P. & Reed, R. (1990), "Effects of osmotic stress on gamete size, rhizoid initiation and germling growth in fucoid algae", *British Phycological Journal*, 25, 149–155.
- Wærn, M. (1952), "Rocky-shore algae in the Öregrund archipelago", väitöskirja.
- Yee, T. W. & Mitchell, N. D. (1991), "Generalized additive models in plant ecology", *Journal of vegetation science*, pp. 587–602.

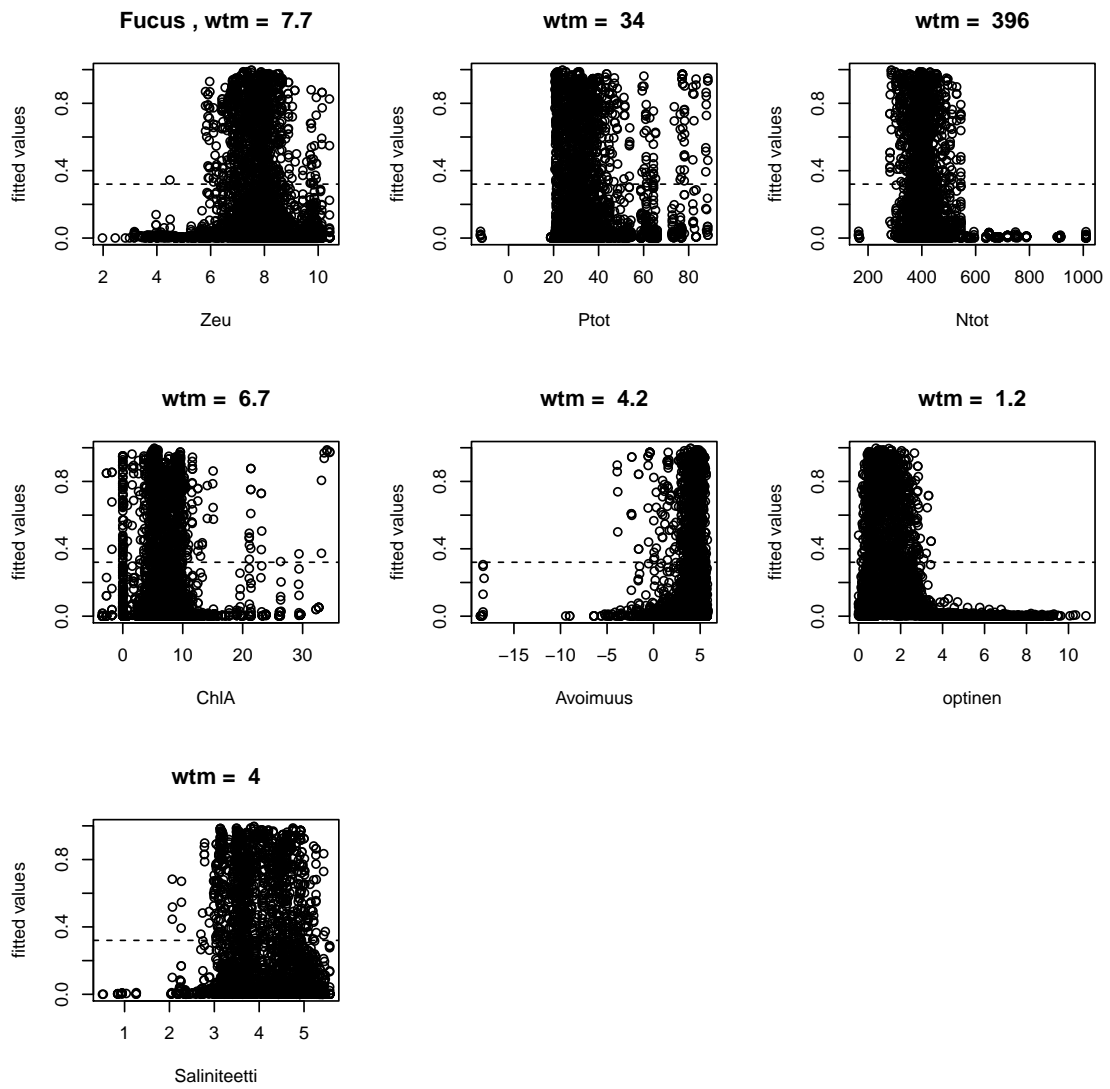


## B BRT-mallin selittävien muuttujien merkitys mallissa



BRT-mallin selittävien muuttujien suhteellinen merkitys mallissa.

## C BRT-mallin sovitetut arvot



BRT-mallin selittävien muuttujien sovitetut arvot. Muuttujien keskimääräistä arvoa mallissa kuvaa wtm.

## D BRT-mallin evaluointi videoaineistolla

Suomenlahti	Videohavainto positiivinen	Videohavainto negatiivinen	
Malli positiivinen	967	1607	Positiivinen ennustuskyky
Malli negatiivinen	207	5450	<b>0,376</b>
	Herkkyys	Tarkkuus	Negatiivinen ennustuskyky
	<b>0,623</b>	<b>0,917</b>	<b>0,963</b>
		TSS	<b>0,540</b>
Läntinen sisäsaaristo	Videohavainto positiivinen	Videohavainto negatiivinen	
Malli positiivinen	21	25	Positiivinen ennustuskyky
Malli negatiivinen	15	49	<b>0,457</b>
	Herkkyys	Tarkkuus	Negatiivinen ennustuskyky
	<b>0,583</b>	<b>0,662</b>	<b>0,766</b>
		TSS	<b>0,245</b>
Läntinen ulkosaaristo	Videohavainto positiivinen	Videohavainto negatiivinen	
Malli positiivinen	29	161	Positiivinen ennustuskyky
Malli negatiivinen	174	4249	<b>0,153</b>
	Herkkyys	Tarkkuus	Negatiivinen ennustuskyky
	<b>0,143</b>	<b>0,963</b>	<b>0,961</b>
		TSS	<b>0,106</b>
Itäinen sisäsaaristo	Videohavainto positiivinen	Videohavainto negatiivinen	
Malli positiivinen	59	41	Positiivinen ennustuskyky
Malli negatiivinen	41	315	<b>0,590</b>
	Herkkyys	Tarkkuus	Negatiivinen ennustuskyky
	<b>0,590</b>	<b>0,885</b>	<b>0,885</b>
		TSS	<b>0,475</b>
Itäinen ulkosaaristo	Videohavainto positiivinen	Videohavainto negatiivinen	
Malli positiivinen	623	361	Positiivinen ennustuskyky
Malli negatiivinen	212	1856	<b>0,633</b>
	Herkkyys	Tarkkuus	Negatiivinen ennustuskyky
	<b>0,746</b>	<b>0,837</b>	<b>0,897</b>
		TSS	<b>0,583</b>

## E GAM-mallin evaluointi videoaineistolla

Suomenlahti			
	Videohavainto positiivinen	Videohavainto negatiivinen	
Malli positiivinen	730	566	Positiivinen ennustuskyky
Malli negatiivinen	443	6480	<b>0,563</b>
	Herkkyys	Tarkkuus	Negatiivinen ennustuskyky
	<b>0,622</b>	<b>0,920</b>	<b>0,936</b>
		TSS	<b>0,542</b>
Läntinen sisäsaaristo			
	Videohavainto positiivinen	Videohavainto negatiivinen	
Malli positiivinen	11	23	Positiivinen ennustuskyky
Malli negatiivinen	25	51	<b>0,324</b>
	Herkkyys	Tarkkuus	Negatiivinen ennustuskyky
	<b>0,306</b>	<b>0,689</b>	<b>0,671</b>
		TSS	<b>-0,005</b>
Läntinen ulkosaaristo			
	Videohavainto positiivinen	Videohavainto negatiivinen	
Malli positiivinen	24	153	Positiivinen ennustuskyky
Malli negatiivinen	178	4253	<b>0,136</b>
	Herkkyys	Tarkkuus	Negatiivinen ennustuskyky
	<b>0,119</b>	<b>0,965</b>	<b>0,960</b>
		TSS	<b>0,084</b>
Itäinen sisäsaaristo			
	Videohavainto positiivinen	Videohavainto negatiivinen	
Malli positiivinen	62	26	Positiivinen ennustuskyky
Malli negatiivinen	38	329	<b>0,705</b>
	Herkkyys	Tarkkuus	Negatiivinen ennustuskyky
	<b>0,620</b>	<b>0,927</b>	<b>0,896</b>
		TSS	<b>0,547</b>
Itäinen ulkosaaristo			
	Videohavainto positiivinen	Videohavainto negatiivinen	
Malli positiivinen	633	364	Positiivinen ennustuskyky
Malli negatiivinen	202	1847	<b>0,635</b>
	Herkkyys	Tarkkuus	Negatiivinen ennustuskyky
	<b>0,758</b>	<b>0,835</b>	<b>0,901</b>
		TSS	<b>0,593</b>

## F CEM-mallin evaluointi videoaineistolla

Suomenlahti	Videohavainto positiivinen	Videohavainto negatiivinen	
Malli positiivinen	825	797	Positiivinen ennustuskyky
Malli negatiivinen	348	6249	<b>0,509</b>
	Herkkyys	Tarkkuus	Negatiivinen ennustuskyky
	<b>0,703</b>	<b>0,887</b>	<b>0,947</b>
		TSS	<b>0,590</b>
<hr/>			
Läntinen sisäsaaristo	Videohavainto positiivinen	Videohavainto negatiivinen	
Malli positiivinen	16	18	Positiivinen ennustuskyky
Malli negatiivinen	20	56	<b>0,471</b>
	Herkkyys	Tarkkuus	Negatiivinen ennustuskyky
	<b>0,444</b>	<b>0,757</b>	<b>0,737</b>
		TSS	<b>0,201</b>
<hr/>			
Läntinen ulkosaaristo	Videohavainto positiivinen	Videohavainto negatiivinen	
Malli positiivinen	123	485	Positiivinen ennustuskyky
Malli negatiivinen	79	3921	<b>0,202</b>
	Herkkyys	Tarkkuus	Negatiivinen ennustuskyky
	<b>0,609</b>	<b>0,890</b>	<b>0,980</b>
		TSS	<b>0,499</b>
<hr/>			
Itäinen sisäsaaristo	Videohavainto positiivinen	Videohavainto negatiivinen	
Malli positiivinen	59	25	Positiivinen ennustuskyky
Malli negatiivinen	41	330	<b>0,702</b>
	Herkkyys	Tarkkuus	Negatiivinen ennustuskyky
	<b>0,590</b>	<b>0,930</b>	<b>0,889</b>
		TSS	<b>0,520</b>
<hr/>			
Itäinen ulkosaaristo	Videohavainto positiivinen	Videohavainto negatiivinen	
Malli positiivinen	627	269	Positiivinen ennustuskyky
Malli negatiivinen	208	1942	<b>0,700</b>
	Herkkyys	Tarkkuus	Negatiivinen ennustuskyky
	<b>0,751</b>	<b>0,878</b>	<b>0,903</b>
		TSS	<b>0,629</b>