

**Maankäytön ja luonnollisten tekijöiden vaikutus putkilokasvien  
vegetatiiviseen korkeuteen Pohjois-Suomen lehtometsissä**

Philippe Parisot

Pro gradu -tutkielma  
Maantieteen tutkimusyksikkö  
Oulun yliopisto  
28.05.2021

Yksikkö:	Pääaine:		
<b>Maantieteen tutkimusyksikkö</b>	<b>Maantiede</b>		
Tekijä (Sukunimi ja etunimet, myös entinen sukunimi):	Opiskelija-numero:	2467094	Tutkielman sivumäärä: <b>65 + IV liit.</b>
<b>Parisot Philippe Christian</b>			
Tutkielman nimi (suomeksi; muun kielinen nimi ilmoitetaan vain, jos se on tutkielman kieli):			
<b>Maankäytön ja luonnollisten tekijöiden vaikutus putkilokasvien vegetatiiviseen korkeuteen Pohjois-Suomen lehtometsissä</b>			
Asiasanat:	<b>Putkilokasvi, kasviyhteisö, toiminnallinen ominaisuus, ympäristömuuttujat, maankäyttö</b>		
Tiivistelmä (kirjoitetaan vapaamuotoisesti, selväsanaisesti ja lyhyin lauserakentein, ks. ohje seuraavalla sivulla):			
<p>Lehtometsät ovat kasvillisuuden monimuotoisuuskeskuksia ja ainutlaatuisia ekosysteemejä borealisella metsävyöhykkeellä. Lehtokasvillisuuden elinvoima on riippuvainen monista ympäristötekijöistä ja niiden tasapainosta. Muutokset maankäytössä- ja luonnollisissa tekijöissä aiheuttavat häiriöitä lehtokasvillisuuden tilassa. Häiriöt muuttavat lehtokasviyhteisöjen rakennetta ja toimintaa. Tilan muutoksia voidaan tutkia toiminnallisilla ominaisuuksilla kuten putkilokasvien vegetatiivisella korkeudella. Kasvien korkeus muuttuu ympäristöhäiriöiden mukaan, ja korkeuden muutoksen avulla saadaan arvokasta tietoa elinympäristön tilasta ja sen muutoksista.</p> <p>Tutkielman tavoitteena oli tarkastella, millainen kokonaisvaikutus ympäristötekijöillä on putkilokasvien vegetatiiviseen korkeuteen Pohjois-Suomen lehtokasvillisuusalueilla. Erityisesti tavoitteena oli tutkia lehtokasvillisuuden kannalta keskeisiä ympäristötekijöiden yhteyksiä putkilokasvien vegetatiiviseen korkeuteen. Tutkielmassa on käytetty Pohjois-Suomen lehtokasvillisuusalueilta kerättyä havaintoaineistoa vuosilta 2013–2019. Havaintoaineisto koostuu 235 lehtokasvillisuusalueelta, ja yhden alan pinta-ala on 5 m x 5 m. Havaintoaineistoa on täydennetty muilla aineistoilla, joita on ladattu tietokannoista. Tutkielmassa on käytetty lisäksi erilaisia aineistoja, kuten ilmasto-, porotiheys- ja kosteusaineistoja.</p> <p>Tutkimusaineistoa on analysoitu Spearmanin järjestyskorrelaatiokertoimien ja yleistetyn additiivisen mallinnusmenetelmän avulla. Spatiaalista autokorrelaatiota on testattu monimuuttujamallin jäännöstermien avulla ja monimuuttujamallin luotettavuutta on tarkasteltu monipuolisesti. Tutkielman keskeisimmät tulokset olivat, että ympäristötekijöistä putkilokasvien vegetatiivista korkeutta kasvattavat porotiheys, sadanta ja maaperän pH-arvo. Puuston latvustopeittävyyden kasvu puolestaan laskee putkilokasvien vegetatiivista korkeutta. Kosteusindeksi ja lehtokasvillisuuden tilaa kuvastava rakenne ja toiminta osoittautuivat epävarmoiksi selittäviksi tekijöiksi. Niiden yhteyttä putkilokasvien korkeuteen on vaikea havaita.</p> <p>Tutkielman tulosten mukaan putkilokasvien korkeuteen vaikuttaa selvimmin latvustopeittävyys, joka indikoi metsänhoidon intensiteettiä. Latvustopeittävyys vaikuttaa epäsuorasti putkilokasvien korkeuteen ja on avaintekijä määrittämään vegetatiivisen korkeuden. Metsänhoidon intensiteetti tulee ottaa huomioon, jotta voidaan turvata elinvoimainen lehtokasvillisuus esimerkiksi Pohjois-Suomessa.</p>			
Muita tietoja:			
Päiväys:	28.05.2021		

## Sisällys

1 Johdanto .....	4
2 Putkilokasviyhteisön toiminnalliset ominaisuudet.....	7
2.1 Putkilokasviyhteisöjen vegetatiivinen korkeus toiminallisuuden mittarina.....	9
3 Putkilokasviyhteisön korkeuteen vaikuttavat luonnolliset tekijät.....	10
3.1 Maantieteellinen sijainti .....	11
3.2 Topografia .....	12
3.3 Lämpötila ja sadanta.....	13
3.4 Maaperän ravinteet ja pH-arvo.....	14
3.5 Auringonvalo.....	15
3.5.1 Varjo vaikuttaa aluskasvillisuusyhteisöön .....	15
3.5.2 Puustolatvusto on eräänlainen puskuri.....	16
4 Maankäytön vaikutukset putkilokasvien vegetatiiviseen korkeuteen .....	17
4.1 Metsänhoito aiheuttaa uhkia putkilokasviyhteisölle .....	17
4.1.1 Metsänhoidon vaikutus putkilokasviyhteisöön .....	18
4.1.2 Hakkuualueen elpyminen.....	19
4.2 Porojen laidunnus Pohjois-Suomessa.....	20
4.2.1 Porot aiheuttavat häiriöitä kenttäkerrokseen .....	20
4.2.2 Porojen laidunnus on valikoivaa .....	21
5 Pohjois-Suomen lehtokasvillisuusalueet keski- ja pohjoisborealisella vyöhykkeellä.....	22
5.1 Lehtometsän rakenne.....	23
6 Tutkimusalue.....	24
6.1 Geologia .....	26
6.2 Ilmasto .....	26
6.3 Maankäyttö ja kasvillisuus .....	27

7 Aineisto .....	29
7.1 Kasvillisuusaineisto.....	29
7.2 Poro- ja ilmastoaineistot.....	30
7.3 DTW-kosteusindeksi.....	30
7.4 Laatu- ja kasvillisuusaineistot.....	32
7.5 Ympäristö- ja maankäyttömuuttujien valinta.....	33
8 Menetelmät.....	34
8.1 Muuttujamuunnokset.....	34
8.2 Mallinnusmenetelmä .....	35
8.3 Spatiaalinen autokorrelaatio .....	36
9 Tulokset.....	36
9.1 Yleistetty additiivinen malli .....	38
9.1.1 Luonnollisten tekijöiden vaikutus putkilokasvien korkeuteen.....	38
9.1.2 Maankäyttötekijöiden vaikutus putkilokasvien korkeuteen .....	39
9.1.3 Monimuuttujamallin hyvyyden testaus .....	41
9.2 Spatiaalisen autokorrelaation testaus .....	42
10 Tulosten tarkastelu ja pohdinta .....	43
10.1 Luonnolliset selittävät tekijät .....	43
10.2 Maankäytön vaikutus putkilokasvien korkeuteen .....	45
10.3 Putkilokasvien korkeuden avulla tietoja elinympäristöstä.....	47
10.4 Ilmastollinen epävarmuus putkilokasviyhteisöissä .....	47
10.5 Suojelulla vaalitaan elollisen luonnon monimuotoisuutta .....	48
10.6 Virhelähteet .....	50
11 Johtopäätökset .....	51
12 Lähdeluettelo .....	53
Liitteet .....	66

## 1 Johdanto

Lehdot ovat kasvillisuuden monimuotoisuuskeskuksia ja ainutlaatuisia ekosysteemejä borealisella metsävyöhykkeellä (Hokkanen 2006: 39). Erityisesti putkilokasvien monimuotoisuus on lehdossa suurta. Lehtojen putkilokasviyhteisöjä uhkaavat kuitenkin monet ympäristötekijät, kuten maankäytön -ja luonnollisten tekijöiden muutokset (Kouki ym. 2018: 377). Lehtojen tilasta saadaan tietoja tarkastelemalla esimerkiksi lajiston toiminnallisia ominaisuuksia ja- mittareita kuten putkilokasvien vegetatiivista korkeutta (Hedwall ym. 2019; Maes ym. 2020).

Toiminnalliset ominaisuudet vaikuttavat epäsuorasti putkilokasvien kelpoisuuteen, mikä näkyy niiden selviytymisessä, lisääntymisessä ja kasvussa (Violle ym. 2007). Putkilokasviyhteisön toiminnalliset ominaisuudet vaihtelevat kahdella eri akselilla, jotka eivät ole riippuvaisia toisistaan. Ensimmäinen akseli on putkilokasvien koko, joka määrittää kyvyn kilpailla auringonvalosta, kun taas toinen akseli kuvastaa lehtiekonomian kirjoa, mikä liittyy muun muassa kasvien selviytymiseen ja kasvuun (Díaz ym. 2016; Bruelheide ym. 2018). Toiminnallisilla ominaisuuksilla pystytään selvittämään elinympäristön tilaa, ekosysteemin prosesseja ja- palveluita, sekä kasviyhteisön toiminnallista monimuotoisuutta (Kattge ym. 2011; Garnier ym. 2016a: 11).

Suomen metsälaissa todetaan, että rehevät lehtolaikut ovat monimuotoisuuden säilyttämisen kannalta erityisen tärkeitä elinympäristöjä (ML = Metsälaki 3:10.3 §). Uhanalaisuudeltaan lehdot ovat joko vaarantuneita (40 % lehdoista) tai silmällä pidettäviä (60 %). Lehtokasvillisuuden suojeleminen onkin erityisen tärkeää, sillä lehtometsät ovat ensisijainen elinympäristö noin puolelle Suomen uhanalaisista metsälajeista (Kouki ym. 2018a: 189, 194; Hyvärinen ym. 2019). Lehdon putkilokasviyhteisön elinvoima on riippuvainen monista luonnollisista tekijöistä, muun muassa riittävästä kosteudesta, lämpötilasta (Bruelheide ym. 2018), oikeasta maaperän pH-arvosta (Maes ym. 2020), ravinteisuudesta (Anderson 2014: 96) ja auringonvalosta (Gilliam 2014b: 499; Hotanen ym. 2018: 65).

Putkilokasviyhteisöjen kohtaamat häiriöt kuten yllättäen lisääntynyt valonmäärä kenttäkerroksessa metsähakkuun yhteydessä, voivat aiheuttaa muutoksia luonnollisten tekijöiden laadussa ja määrässä. Tällainen häiriö aiheuttaa suuria muutoksia sekä luonnollisten tekijöiden suhteissa että latvuston peittävyudessa. Erityisesti valo-olosuhteiden muutokset näkyvät putkilokasviyhteisössä metsänpohjalla (Tonteri ym. 2016). Metsähakkuista epäedullisin vaihtoehto on yleensä avohakkuu (Vanha-Majamaa ym. 2017).

Puustolatvuston puuttuessa sen puskuroiva vaikutus lämpötiloihin ja auringonvaloon häviää (De Frenne ym.

2019), mikä muuttaa kasvuolosuhteita entisestään. Varjoisuus on avaintekijä metsän kenttäkerroksen monimuotoisuuden kannalta (Valladares ym. 2016). Ilmaston lämpenemisen vaikutukset pääsevät muokkaamaan aluskasvillisuusyhteisöä (De Frenne ym. 2013 & 2019) ja esimerkiksi valosta hyötyvät kasvilajit voivat runsastua, mikä muuttaa koko yhteisön koostumusta ja rakennetta (Tonteri ym. 2016).

Pohjois-Suomessa kenttäkerrokseen aiheuttaa häiriötä myös poronhoito. Porot (*Ragifer tarandus tarandus*) ovat ainoita suuria kasvinsyöjiä poronhoitoalueella (Bernes ym. 2015). Porot kuluttavat kenttäkerrosta syömällä ja tallomalla, ja aiheuttavat häiriötä aluskasvillisuudelle ja puustolle. Pääsääntöisesti niillä on negatiivinen vaikutus luonnontilaiselle putkilokasviyhteisölle, mikä on huomattu useissa tutkimuksissa. Porot esimerkiksi muuttavat putkilokasviyhteisön rakennetta ja toimintaa (Olofsson & Oksanen 2002; Kitti ym. 2009; Olofsson ym. 2010; Maliniemi ym. 2019; Happonen ym. 2020a). Vaikutus on riippuvainen erityisesti porojen tiheydestä (Niemelä 2015: 204; Kumpula & Turunen 2019: 283). Porojen laidunnus on selektiivistä eli valikoivaa, jolloin putkilokasviyhteisön tietyt lajit kärsivät eniten (Olofsson ym. 2010; Waller 2014: 370, 378), kuten nurmirölli (*Agrostis capillaris*) ja metsälauha (*Deschampsia flexuosa*) (Bråthen & Oksanen 2001).

Putkilokasviyhteisöjen monimuotoisuutta vähentävät enemmän maankäyttökijät kuin luonnolliset tekijät (Depauw ym. 2020). Maankäyttö ja sen muutokset ovat yhteydessä merkittävästi putkilokasviyhteisöihin, kun taas ilmastonmuutoksen yhteys ei ole niin merkittävä. Maankäyttö ja sen muutokset näkyvät kasviyhteisöjen koostumuksessa, toiminnallisissa ominaisuuksissa ja ne muuttavat putkilokasvien korkeutta (Danneyrolles ym. 2019; Maes ym. 2020). Toiminnallisilla mittareilla voidaan mitata ympäristötekijöiden häiriöiden suuruutta ja näin ollen saada arvokasta tietoa kasviyhteisön tilasta ja ymmärtää mahdollisia tulevaisuuden seurauksia, joita putkilokasviyhteisö kohtaa (Díaz ym. 2016; Garnier ym. 2016a: 11). Vielä ei tiedetä tarpeeksi lehtojen tilasta, eikä siitä miten metsänhoidon intensiteetti, porojen laidunnuspaine sekä luonnolliset tekijät vaikuttavat lehtojen putkilokasviyhteisöihin (Happonen ym. 2020a). Tarvitaan lisää tutkimusta siitä, miten maankäyttökijät vaikuttavat aluskasvillisuusyhteisöihin (Maes ym. 2020).

Tämän tutkielman tarkoituksena on tilastollisen mallinnuksen keinoin selvittää, millainen kokonaisvaikutus ympäristötekijöillä on putkilokasvien vegetatiiviseen korkeuteen Pohjois-Suomen lehtokasvillisuusalueilla. Työssä tutkitaan, onko putkilokasvien korkeudessa alueellisia trendejä ja mitkä muuttujista selittävät parhaiten vastetta. Monimuuttujamallissa on

lehtokasvillisuuden kannalta keskeisiä ympäristötekijöitä, jotka jakautuvat luonnollisiin ja maankäyttömuuttujiin. Luonnollisia muuttujia ovat muun muassa lämpötila, sadanta ja DTW-kosteusindeksi (*depth-to-water*) (Murphy ym. 2009), joiden sopivuutta testataan. Maankäyttömuuttujia ovat metsänhoito, joka kuvastaa metsänhoidon ja -talouden intensiteettiä ja poronhoito, joka on poronhoitoalueella oleva porojen tiheys. Lopuksi testataan toisiaan olevien alueiden samankaltaisuutta ja onko läheisten alueiden arvot samanlaisia (Legendre 1993).

**Tutkimuskysymykset ovat:**

- 1. Miten maankäyttökijät (porolaidunnus ja metsänhoito) vaikuttavat putkilokasvien vegetatiiviseen korkeuteen Pohjois-Suomen lehtometsissä?**
- 2. Miten luonnolliset tekijät (sadanta, lämpötila, maaperän pH-arvo ja kosteus) vaikuttavat putkilokasvien vegetatiiviseen korkeuteen Pohjois-Suomen lehtometsissä?**

## 2 Putkilokasviyhteisön toiminnalliset ominaisuudet

Putkilokasvit (*Tracheophyta*) erotetaan muista pääjaksoista putkilosolukon avulla, joihin kuuluvat nila ja jälsi. Niloissa kulkevat sokerit ja muut orgaaniset yhdisteet, ja jälsissä kulkevat vesi ja mineraalit. Putkilosolukkoa esiintyy esimerkiksi kasvien varressa ja juurissa kaikilla paljas- (*Pinopsida*) ja koppisiemenisillä (*Magnoliopsida*) kasveilla (Mauseth 2016: 778, 787–788; Lajitietokeskus 2020). Putkilokasvien toiminnalliset ominaisuudet vaikuttavat epäsuorasti kasviyksilöiden kelpoisuuteen, mikä näkyy kasvien kasvussa, lisääntymisessä ja selviytymisessä. Toiminnalliset ominaisuudet ovat kasvien morfologiaa tai fysiologiaa piirteitä, jotka kuvastavat ekologisia strategioita ja ominaisuuksien avulla voidaan tarkastella, kuinka kasviyksilöt reagoivat ympäristötekijöihin (Violle ym. 2007). Kasvien selviytyminen, lisääntymistulos ja kasvillisuuden biomassa ovat suorituskykyominaisuuksia, jotka muodostuvat toiminnallisista ominaisuuksista. Lopulta yhdessä suorituskykyominaisuudet saavat aikaan kasvin esiintymisen ja kelpoisuuden (Violle ym. 2007: 886).

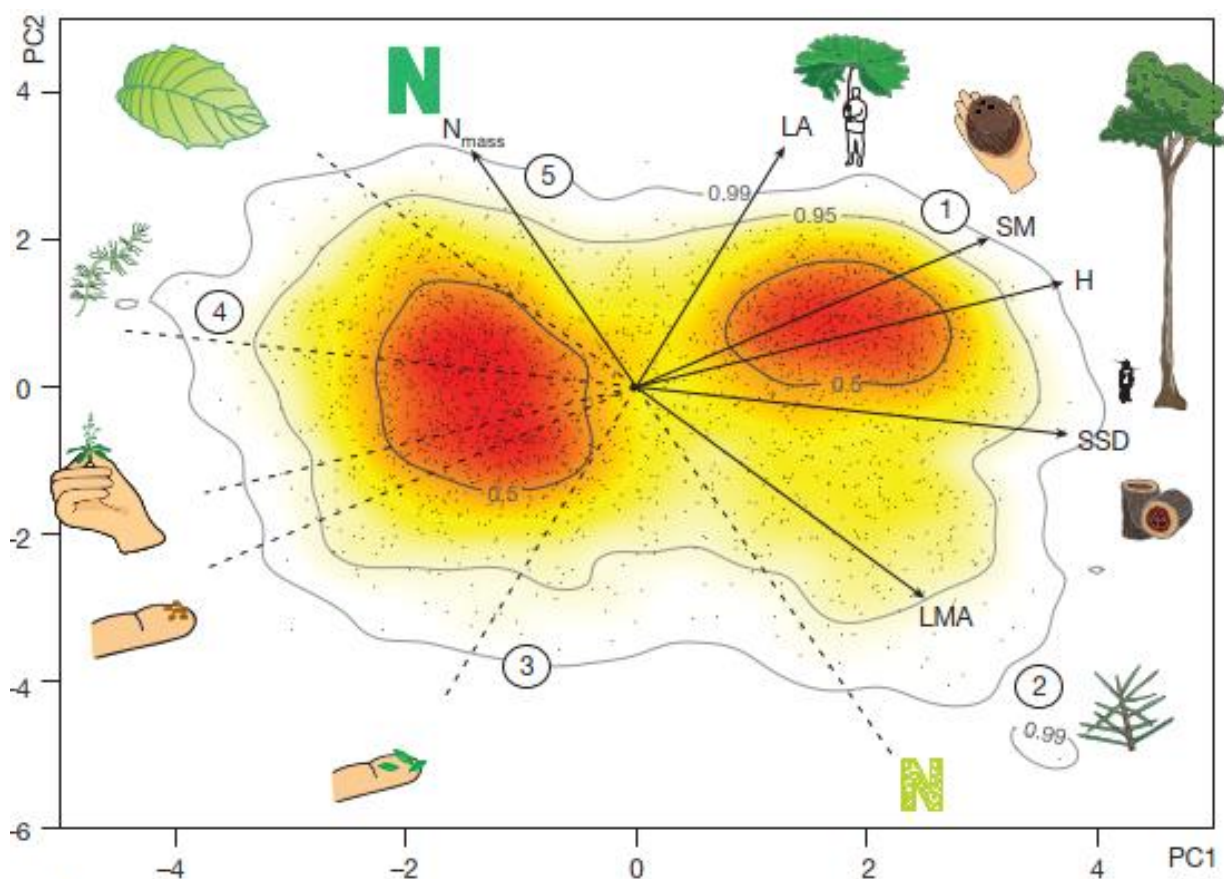
Toiminnalliset ominaisuudet jaotellaan jatkuviin tai kategorioihin. Jatkuvia ominaisuuksia ovat esimerkiksi kasvin korkeus ja siemenmassa, ja kategorioita ovat esimerkiksi yksivuotinen, kesäainavihanta tai ainavihanta (Violle ym. 2007; Garnier ym. 2016a: 10). Toisaalta toiminnalliset ominaisuudet voidaan jakaa kasvin osien mukaan, kuten koko kasvia käsittävät ominaisuudet, lehti- tai varsiominaisuudet (Pérez–Harguindeguy ym. 2013: 168). Ominaisuudet muuttuvat ajassa ja tilassa, ja niiden vaihtelu vaikuttaa erilaisten kasviyhteisöjen syntyyn ja rakenteeseen (Díaz ym. 2016). Kasviyhteisöt ovat vuorovaikutteisia kokoonpanoja, jotka muodostuvat erilaisista kasvilajeista. Yhteisön koostumukseen ja sen muutoksiin vaikuttavat hyvin monet tekijät kuten lajien leviäminen ja maankäytön tapaiset häiriöt (Hansen ym. 2001). Toiminnallisten ominaisuuksien avulla on ymmärretty paremmin ekologisia ilmiöitä kuten putkilokasvilajien leviämisen strategioita (Westoby ym. 2002). Kasviekologisiin kysymyksiin vastauksia etsiessä ominaisuudet ovat osoittautuneet käyttökelpoisiksi työkaluiksi ja niitä käytetäänkin maailmanlaajuisesti paljon (Pérez–Harguindeguy ym. 2013: 172, 186, 207).

Toiminnallisten ominaisuuksien avulla tutkitaan putkilokasviyhteisön häiriöiden suuruutta, tilaa ja vaikutuksia. Ominaisuuksien välillä on kuitenkin kilpailua siitä, mikä ominaisuus tuottaa suurimman hyödyn putkilokasviyksilölle. Tutkittaessa ekologisia ilmiöitä monen ominaisuuden kohdalla on syytä huomioda, että ominaisuuksien välillä on suoria ja epäsuoria vaikutuksia toisiinsa. Esimerkiksi ruohovartisilla putkilokasveilla siemenmassa ja



lehtipinta-ala kasvavat samassa suhteessa korkeuden kanssa, ja muilla putkilokasveilla varren erityinen tiheys ja siemenmassa kasvavat korkeuden kanssa samassa suhteessa (Díaz ym. 2016).

Putkilokasviyhteisön toiminnalliset ominaisuudet vaihtelevat kahdessa eri akselissa, jotka eivät ole riippuvaisia toisistaan. Ensimmäinen akseli on putkilokasvien koko, joka määrittää kyvyn kilpailla auringonvalosta. Toinen akseli kuvastaa lehtiekonomian kirjoa, mikä liittyy kasvien selviytymisen ja kasvun kompromisseihin, esimerkiksi mitä kasvinosaa kannattaa kasvattaa tietyssä tilanteessa (Díaz ym. 2016; Bruelheide ym. 2018). Kuvasta 1 selviää ominaisuuksien korrelaatio-suhteet toisiinsa ja esimerkiksi putkilokasvien korkeus korreloi siemenmassan kanssa vahvasti. Toiminnallisessa ekologiassa on monia erilaisia mittareita, joilla etsitään vastauksia ja ymmärrystä vallitsevasta elinympäristöstä, esimerkiksi putkilokasvien siemenen koolla tutkitaan putkilokasvien hedelmällisyyttä. Näitä mittareita ovat lisäksi putkilokasvien vegetatiivinen korkeus ja siemenkoko (Díaz ym. 2016).



**Kuva 1.** Kuuden keskeisen toiminnallisen ominaisuuden tila ja korrelaatio-suhteet. Ominaisuuksia ovat täysikasvuisten kasvien korkeus (*Height*), varren erityinen tiheys (*SSD = Stem specific density*), lehtipinta-ala (*LA = leaf area*), lehtimassa per pinta-ala (*LMA = Leaf mass per area*), kasvien tyyden määrä per massayksikkö (*N<sub>mass</sub> = N content per unit leaf mass*) ja siemenen massa (*SM = Diaspore mass*). PC1 ja PC2 ovat pääkomponentteja. Kiinteät nuolet kuvastavat ominaisuusvektoreita ja punaiset alueet ovat lajesiintymisien monimuotoisuuskeskuksia (*hotspots*). Esimerkiksi putkilokasvien korkeudella saadaan tietoja monista kasvilajeista (Díaz ym. 2016).

## 2.1 Putkilokasviyhteisöjen vegetatiivinen korkeus toiminallisuuden mittarina

Toiminnallisessa kasviekologiassa on monia erilaisia mittareita, joilla etsitään vastauksia ja ymmärrystä vallitsevasta elinympäristöstä. Putkilokasvien kasvullinen eli vegetatiivinen korkeus on yksi avainmittareista ja keskeinen tekijä, mikä määrittää kasvilajien kyvyn saavuttaa auringonvalon, kasvien välisen kilpailukyvyn ja siementen levityksen (Garnier ym. 2016b: 10; Garnier ym. 2016a: 11). Korkeammilla kasveilla on parempi dispersaali- eli leviämiskyky, ja kasvien korkeustiedolla voidaan ennustaa kasviyhteisön reaktiokykyä valoresurssiin tai siementen levitykseen, sekä tarkastella elinympäristön tilaa (Moles ym. 2009; De Frenne ym. 2010; Garnier ym. 2016b: 10; Díaz ym. 2016).

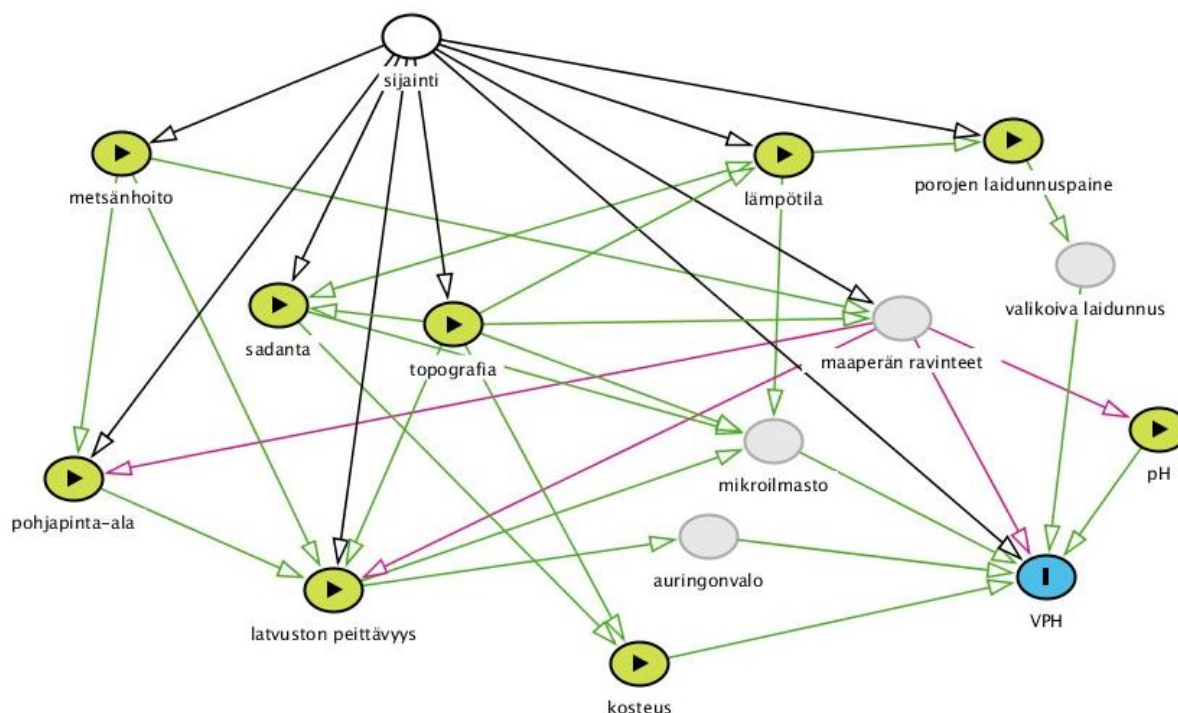
Putkilokasviyhteisöjen korkeudet vaihtelevat maailmanlaajuisesti vähän (Moles ym. 2009) ja luonnolliset tekijät kuten lämpötila ja sadanta ovat huonoja selittämään korkeutta (Danneyrolles ym. 2019). Blondeel ym. (2020) kuitenkin toteavat, että putkilokasviyhteisön korkeuden keskiarvo ja peittävyys kasvavat suhteessa lämpötilan nousuun, valonsaantiin ja maankäytön perintöön, sekä erityisesti nopeasti kolonisoivilla putkilokasveilla kasvu on nopeaa. Molesin ym. (2009) mukaan kasvien korkeuden korrelaatio on vahvempi nettoalkutuotannon kanssa, mikä käsittää maaperän hedelmällisyyden, lämpötilan, auringonvalon ja sadannan. Toisin sanoen kasvien korkeuteen vaikuttavat epäsuorasti ilman lämpötila ja sadanta.

Toiminnallisia ominaisuuksia käyttäessä on huomioitava mittakaava. Kasviyhteisön tilan muutoksia havaitaan sekä laji- ja yhteisötasolla että ekosysteemitasolla (Kattge ym. 2011). Paikallisella mittakaavalla putkilokasviyhteisön korkeuden arvon vaihtelu on riippuvainen ensisijaisesti paikallisista ympäristötekijöistä, kuten topografiasta, ravinteiden hankinnasta ja maankäytöstä. Maankäyttötekijät vaikuttavat sekä paikallisella -että alueellisella mittakaavalla. Alueellisella ja globaalilla mittakaavalla korkeus on riippuvainen enemmän ilmasto- ja maaperän olosuhteista (Bruehl ym. 2018). Moles ym. (2009) kertovat, että kasvien korkeuden ja ympäristötekijöiden suhde voi olla kolmikantainen. Kosteilta, lämpimiltä ja tuottavilta alueilta puuttuvat lähes kokonaan lyhyet putkilokasvilajit, kun taas kuivilta, kylmiltä ja ravinneköyhiltä alueilta ei välttämättä löydy korkeita kasveja. Toisaalta matalien kasvien vähäinen määrä tuottavilla, lämpimillä ja kosteilla alueilla voi johtua pääsääntöisesti valaistusolosuhteista.

Putkilokasviyhteisössä tarkka lehtipinta-ala (SLA = *specific leaf area*) saattaa olla pienentynyt, jos kasviyhteisössä on korkeita kasveja. Tapahtumaketjuun on johtanut lämpötilan viimeaikainen nousu, minkä takia kasvien lehdet ovat pienentyneet ja kasviyhteisöstä ei haihdu

niin paljoa vettä (Maes ym. 2020). Toisen tutkimuksen mukaan puu- ja ruohokasviyhteisöissä korkeammilla kasveilla ovat isommat siemenet, mutta ruohovartisilla kasveilla tämä yhteys on epäselvä (Díaz ym. 2016). Vielä ei tiedetä tarkasti, miten eri lajeilla toiminnalliset ominaisuudet esiintyvät eri kasviyhteisöissä. Paikallisen tason ominaisuuksien variaatiot eivät vaihtele maailmanlaajuisesti järjestelmällisesti makroympäristön mukaan (Bruelheide ym. 2018).

Kuvassa 2 esitetään kirjallisuuden pohjalta luotu käsitelmä, jolla pyritään hahmottamaan ympäristötekijöiden välisiä yhteyksiä.



**Kuva 2.** DAGitty 3.0 -ohjelmalla luotu käsitelmä (Textor 2020), joka kuvastaa kokonaisvaikutusta putkilokasvien vegetatiiviseen eli kasvulliseen korkeuteen, sekä muuttujien välisiä suhteita. Vastemuuttuja on putkilokasvien vegetatiivinen korkeus eli VPH (*Vegetative plant height*), joka on kuvattu sinisellä ja selittävät muuttujat ovat kuvattu vihreällä. Selittäviä muuttujia ovat metsänhoitoa, porojen laidunnuspaine, maksimilämpötilojen keskiarvot ja sadanta kesä-, heinä- ja elokuulta, DTW-kosteusindeksi ja maaperän pH-arvo. Jotkin selittävät muuttujat vaikuttavat vastemuuttujaan välillisesti harmaiden ellipsien kautta. Nuolen eri värit kuvastavat tapahtumaparin välistä yhteyksiä. Valkoista ellipsiä eli sijaintia ei ole otettu malliin mukaan. Harmaat ellipsit voivat olla tärkeitä, mutta niistä ei ole tietoa ja niiden kautta selittävät muuttujat vaikuttavat vastemuuttujaan. Nuolten väri kuvastaa muuttujien suhdetta vasteeseen ja muihin muuttujiin.

### 3 Putkilokasviyhteisön korkeuteen vaikuttavat luonnolliset tekijät

Metsän aluskasvillisuus on riippuvainen muun muassa valosta, sadannasta, maaperän ravinteista ja luonnollisista häiriöistä, kuten puun kaatumisesta (Muller 2014: 13; Kouki ym. 2018a: 178). Häiriöt tarkoittavat erillisiä tapahtumia tai tapahtumasarjoja, mitkä vaikuttavat putkilokasviyhteisöön ajallisesti ja tilallisesti. Ne muuttavat ekosysteemin, yhteisön tai

populaation rakennetta ja kenttäkerroksen resurssien saatavuutta tai fysikaalista elinympäristöä (Gilliam & Robert 2014: 321).

Luonnollisia häiriöitä ovat esimerkiksi puiden kaatumiset, myrskytuhot ja tuhohyönteisten massaesiintymät. Ne muuttavat kasviyhteisön sukkessiokehitystä ja mikrotopografiaa. Karkean mittakaavan häiriöt lisäävät alueellista vaihtelua, mikä vaikuttaa pienellä mittakaavalla kasviyhteisödynamiikkaan (Beatty 2014: 231; Kouki ym. 2018a: 178). Metsäpalot uudistavat boreaalista metsäkasviyhteisöä ja muuttavat valaistusolosuhteita, sekä maaperän ravinteiden saantia. Pioneerilajit ilmestyvät ensimmäisenä paloalueelle, mutta ne ovat huonoja kilpailemaan ja häviävät nopeasti kasvillisuuden sulkeutuessa. Tilalle vakiintuu vähitellen vaateliaampia ja monivuotisia putkilokasvilajeja maaperän siemenpankista (Grandpré ym. 2014: 311).

Putkilokasviyhteisön häiriöt ja alueellisesti vaihtelevat ympäristömuuttajat antavat vihjeitä tulevaisuuden toiminnallisten ominaisuuksien muutoksista (Gilliam & Roberts 2014: 254; Maes ym. 2020). Esimerkiksi putkilokasviyhteisöjen tiheys ja tuottavuus ovat kasvussa boreaalisella metsävyöhykkeellä, minkä taustalla on ilmastonmuutos ja muuttunut hiilenkierto (Hedwall ym. 2019). Ihmisperäisen ilmastonmuutoksen seurauksena keskilämpötilat nousevat ja kuivuus lisääntyy, mikä todennäköisesti lisää muita maankäytön häiriöitä. Vielä on epävarmaa, miten ilmastonmuutos vaikuttaa luontaisiin häiriöihin (Kouki ym. 2018a: 178).

### 3.1 Maantieteellinen sijainti

Maantieteellinen sijainti vaikuttaa ympäristömuuttujiin usein epäsuorasti, kuten pilvisyyden, tuulen tai lämpötilan kautta. Toisaalta sijainnilla on suoria vaikutuksia muuttujiin, kuten auringonsäteilyn määrään (Guisan & Zimmermann 2000: 152). Maantieteellinen sijainti määrittelee pitkälti alueella vallitsevan ilmaston ja topografian. Kasvukauden pituus ja kertyvän hiilen määrä ovat riippuvaisia kasviyhteisön sijainnista (Hansen ym. 2001; Brandt ym. 2013; Fridley ym. 2016). Leveyspiiri on yhteydessä ilmastomuuttujiin kuten keski- ja maksimilämpötiloihin metsänpohjalla (De Frenne ym. 2019), mikä näkyy putkilokasvien keskimääräisen maksimikorkeuden kasvuna siirryttäessä kohti päiväntasaajaa. Pohjoisella pallonpuoliskolla kasvien korkeudella ja leveyspiirillä on havaittu olevan selkeämpi yhteys, mikä näkyy putkilokasvien korkeuksien madaltumisena siirryttäessä leveyspiirillä pohjoista kohti (Moles ym. 2009).

Ravinteisuus kasvaa tropiikista kohti viileämpiä ja kuivempia seutuja, mutta nuorilla trooppisilla ja lauhkeilla alueilla typpi on yleensä tärkein rajoittava kasviyhteisön ravintoaine (Reich & Oleksyn 2004). Toisaalta typpi ei ole aina rajoittava tekijä kasviyhteisöissä, sillä

ilmakehän tyyppi voi saturoitua kasviyhteisöihin riippuen kasvilajiston koostumuksesta. Kasviyhteisössä voi olla typensitajakasveja, joiden avulla tyyppipitoisuus kasvaa (De Frenne ym. 2015). Mao ym. (2019) mukaan korkeuden ja leveyspiirin välillä huomattiin yhteys. Kasviyhteisöjen korkeus kasvaa siirryttäessä pituuspiirillä idästä länteen, mutta vaikutus ei ollut kuitenkaan merkittävä.

### 3.2 Topografia

Topografialla on merkittävä suora ja epäsuora vaikutus hydrologisiin -, geomorfologisiin -ja biologisiin prosesseihin, esimerkiksi rinteiden ja aspektin kautta (Moore 1991: 5, 11). Topografia määrittää pitkälti alueelliset kosteusolosuhteet, mikä näkyy putkilokasvien kasvussa, leviämässä ja yhteisön koostumuksessa (Kemppinen ym. 2019), sekä maaperän pH-arvossa (Giesler ym. 1998).

Topografialla on selvä yhteys metsätyypin muodostumiseen ja aluskasviyhteisöjen monimuotoisuuteen. Se aiheuttaa eroja paikallisiin lämpötiloihin; notkoissa on tavallisesti kylmempää ja pohjoisella pallonpuoliskolla etelärinne on yleensä lämpimämpi kuin pohjoisrinne. Pohjois-Amerikassa sijaitsevilla Appalakeilla huomattiin selvä topografinen ero kenttäkerroksen yhteisöjen lajikoostumuksissa. Eron taustalla on lähinnä rinteiden suunta (McCarthy 2014: 208; Muller 2014: 43). Rinteiden suunnalla on suuri merkitys valaistusolosuhteisiin ja valoisuus määrittelee pitkälti aluskasvillisuuden kasvun. Valoisuuteen vaikuttavat topografian lisäksi kausittainen auringonvalo, puustolatvuston rakenne ja koostumus. Mikroympäristön rakenne ja toiminta vaikuttavat merkittävästi valaistusolosuhteisiin, esimerkiksi puustolatvusterroksen alla saattaa olla tiheä saniaisaluskerros, joka ei päästä valoa läpi ja vaikeuttaa putkilokasvien kasvua (George & Bazzaz 2014: 342).

Mikrotopografia luo vaihtelua luonnollisiin ympäristötekijöihin ja niiden voimakkuuksiin metsänpohjalla. Kummut metsänpohjalla ovat yleensä elinympäristöolosuhteiltaan suotuisampia putkilokasveille, koska niillä on yleensä enemmän ravinteita, korkeampi maaperän pH-arvo ja lämpötila. Esimerkiksi raviteiden saatavuutta lisää kummuilla oleva karikkeen suurempi määrä, mikä kasvattaa lajirunsausta. Toisaalta erityisesti vanhoissa metsäyhteisöissä voi olla vieraskasvilajeja enemmän metsänpohjan mikroaloilla, jotka ovat syntyneet häiriöistä. Vieraslajit kilpailevat luontaisten putkilokasvien kanssa samoista resursseista ja vähentävät luontaisten kasvien lajimäärää (Beatty 2014: 220–221, 223).

### 3.3 Lämpötila ja sadanta

Maailmanlaajuisesti lämpötila ja sadanta ovat tekijöitä, jotka muuttavat kasvillisuutta biomien välillä (Bruehlheide ym. 2018). Sadanta lisää putkilokasvien korkeutta, mikä kasvattaa maaperän hedelmällisyyttä (Perring ym. 2018). Vuoden keskilämpötila on yhteydessä kasvien resurssien hankkimisen ominaisuuksiin, kuten putkilokasvien korkeuteen. Kasvillisuuden koostumusta ja toiminnallisia ominaisuuksia mitattaessa lämpötila on avaintekijä. Tutkimuksissa on nähtävissä positiivinen vaikutus lämpötilan ja sadannan ja kasvien keskimääräisen korkeuden välillä (Fridley ym. 2016; Mao ym. 2019; Maes ym. 2020).

Lämpenevä ilmasto vaikuttaa laajasti moniin hydrologisiin tapahtumiin ja voi vaikeuttaa kasvien kasvua huomattavasti. Kylmillä ilmastoalueilla järvien ja jokien virtaamien ennustetaan lisääntyvän muuttuneiden jäätymisaikojen takia. Näin ollen häiriöitä voi esiintyä laajasti ekosysteemeissä esimerkiksi ravinteiden kierrossa. Borealisissa ekosysteemeissä äärisääliöt vaikuttavat lajien levinneisyyteen ja kilpailuasetelmaan (Kivinen ym. 2017).

Vuoden keskilämpötila on tärkein yksittäinen ilmastollinen tekijä, joka vaikuttaa kasvien korkeuteen, mutta toisaalta veden saatavuus rajoittaa kasvien korkeutta merkittävästi. Jos lämpötila ja sadanta kasvavat, ja vuodenaikaiset erot ilmastotekijöissä ovat pieniä, niin kasviyhteisön keskimääräinen korkeus kasvaa (Mao ym. 2019; Maes ym. 2020). Maes ym. (2020) muistuttavat, että mikroilmastot voivat hidastaa lämpenemisen ja sadannan vaikutuksia puustolatvuston alla. Fridley ym. (2016) ja Danneyrolles ym. (2019) toteavat, että lämpötilojen ja putkilokasvien toiminnallisten ominaisuuksien välillä on maailmanlaajuisesti heikko korrelaatio.

Ilmaston lämpenemisen vaikutukset riippuvat lämpötilojen suuruudesta ja kausiluonteisuudesta. Talvilämpeneminen vähäisempiä pakkaspäiviä ja vaikuttaa ensisijaisesti juuriin, sipuleihin ja juurimukuloiden puhkeamiseen. Kesälämpeneminen aiheuttaa muutoksia putkilokasvien lisääntymisessä, vanhenemisen nopeudessa ja syksyn lepotilan aloituksen ajankohdassa (Muller 2014: 84). Pidempi kasvukausi voi edistää vaateliaampien putkilokasvilajien kasvua. Toisaalta putkilokasviyhteisö voi siirtyä, kohti nopeasti kasvavia - tai lämpöä kestäviä kasvilajeja, kun tuottavuus ja lämpötila ovat kasvaneet yhteisöissä muuttuneiden valaistuosuhteiden ansiosta. Ilmastomuuttujien vaikutusten tulkinta voi olla haasteellista yhteisötasolla lukuisten erilaisten epäsuorien ja suorien vaikutuksien takia (De Frenne ym. 2013; Fridley ym. 2016).

Ilmankosteus on yksi avaintekijöistä määrittämään aluskasvillisuutta, mutta sen vaihtelu on vähäisempiä puuston latvustokerroksen alla. Ilmankosteuden muutokset saattavat

laskea aluskasvikerroksen biomassaa ja monet aluskasvit vaativat suuren ilmankosteuden maksimaalisen kasvun saavuttamiseksi. Suuren aukkomuodostuman kuten metsähakkuun jälkeen ilmankosteus laskee äkillisesti, mikä uhkaa metsän putkilokasvien elinvoimaa ja selviytymistä (Lendzion & Leuschner 2009; Leuschner & Lendzion 2009). Tiheä puustolatvusto lisää suhteellista ilmankosteutta. Korkea ilmankosteus tiheissä metsissä suojaa aluskasvillisuutta ja puiden taimia kesän kuivuudelta, vähentää kuolleisuutta ja siten voi puskuroida ilmastonmuutoksen vaikutuksia (De Frenne ym. 2013).

### 3.4 Maaperän ravinteet ja pH-arvo

Maaperän ravinteet ovat tärkeitä putkilokasviyhteisölle ja mikrotopografia vaikuttaa ravinteiden esiintyvyyteen, mikä näkyy niiden saatavuuden alueellisina eroavaisuuksina (Anderson 2014: 96; Beatty 2014: 220). On huomattu, että maaperän ravinneolosuhteiden ja kosteuden lisääntyminen kasvattavat putkilokasvien korkeutta (Fridley ym. 2016; Maes ym. 2020). Maaperän ylimmän kerroksen eli karikkekerroksen paksuus ja laatu vaikuttavat putkilokasvien korkeuteen. Lehtikarikkeen korvautuminen neulaskarikkeella laskee putkilokasvien korkeutta merkittävästi ja voi johtaa ravinteisen maaperän putkilokasvilajien katoamiseen alueelta (Niemi 2015: 206).

Vanhat metsät ovat ravinneolosuhteiltaan parempia kuin hakatut metsät. Iäkkäissä metsissä on enemmän kariketta ja makroravinteita fosforia ja typpeä, ja mikroravinteita rautaa, natriumia, sinkkiä (Wyatt & Silman 2014: 432–433, 436). Ylimääräinen typpi lisää putkilokasvilajien sisäistä kilpailua, mikä voi lisätä alueellista herbivoriaa ja haitallisia vieraslajeja. Tämän kaltainen kehityskaari laskee maaperän typen alueellista esiintymistä ja lopulta laskee biodiversiteettiä (Gilliam 2014b: 449).

Ruotsissa huomattiin, että pitkään jatkuneella typen ihmisperäisellä lisäyksellä metsäyhteisöihin on negatiivisia vaikutuksia aluskasvillisuusyhteisöön. Typpi laskee yhteisön monimuotoisuutta, mutta toisaalta aluskasvillisuuden peittävyys voi kasvaa (Strengbom & Nordin 2008). Tatarkon & Knopsin (2018) mukaan typen lisäys nostaa putkilokasvien korkeutta enemmän kuin fosforin. Fosforin määrän kasvu maaperässä vaikuttaa suoraan putkilokasvien esiintyvyyteen, mutta kaikki kasvit eivät reagoi samalla tavalla. Esimerkiksi vahvan kolonisaatiokyvyn omaavat kasvit voivat hyötyä lisääntyneestä fosforista, kun taas vaateliaimmat lajit tavanomaisesti kärsivät siitä. Kasvien uusiutumiskykyyn vaikuttaa valon saatavuus, eikä niin paljoa fosforin lisäys. Tällainen tilanne voi syntyä, kun otetaan entinen maatalousala metsätalouden käyttöön. On kuitenkin vaikea sanoa, miten kasviyhteisö jäsentyy, jos fosforista ei ole pulaa (Baeten ym. 2010).

Ravinneköyhillä maaperillä kasviyhteisöt eivät ole niin herkkiä ilmastollisille muutoksille, kuten lämpötilan nousulle tai sademäärän vähenemiselle. Ravinteisilla maaperillä kasvavat kasviyhteisöt ovat herkempiä kosteuden muutoksille ja niitä voi entisestään lisätä harva puuston latvustopeittävyys (Harrison ym. 2015). Maaperän pH-arvo kuvastaa ravinteiden saatavuutta maaperässä. Happamoituminen on suurempaa avoimessa kuin suljetussa latvustossa, koska latvustopeittävyys on vähäistä ja esimerkiksi hapan laskeuma saavuttaa maaperän helpommin. Happamoituminen laskee putkilokasvien lajirunsautta ja korkeutta (Simkin ym. 2016; Maes ym. 2020).

### 3.5 Auringonvalo

Borealisissa metsissä kausittainen valon määrä vaihtelee paljon. Auringonvalo on tilallisesti ja ajallisesti muuttuva tekijä, jonka voimakkuuden muutos on avaintekijä aluskasvillisuusyhteisöissä (Prevost & Raymond 2012; Gilliam 2014b: 499; Maes ym. 2020). Yhtenäinen puustolatvusto estää valon pääsyä kenttäkerrokseen ja laskee putkilokasvien korkeutta (Happonen ym. 2020a). Mitä korkeampi kasvi on, sitä paremmin se kilpailee valosta. Enimmäiskorkeuden saavuttamiseksi kasvien pitää tehdä kompromisseja eri tukirakenteiden kuten lehtipinta-alan ja varren paksuuden välillä. Näin kasvit sopeutuvat ympäristön muutoksiin. Auringonsäteilyn voimakkuuden alueellinen vaihtelu luo muutoksia mikroilmastollisissa tekijöissä, kuten lämpötilassa ja kosteudessa (Muller 2014: 56, 91).

Noin 20–40 prosenttia auringonvalosta säteilee metsänpohjalle pystysuoraan ja esimerkiksi sekametsissä valo jakautuu epätasaisesti metsänpohjalle. Puustokatoksen aukoista säteilee metsänpohjalle hajasäteilyä ja putkilokasvien lehdet suuntautuvat auringonvaloa kohti (Muller 2014: 44, 58). Puustolatvuston peittävyys on merkittävämpi tekijä putkilokasviyhteisöissä kuin maaperän tekstuuri tai makroilmasto. Latvusto antaa monenlaista suojaa metsänpohjan putkilokasviyhteisöille, kuten varjoa (Harrison ym. 2015; Valladares ym. 2016).

#### 3.5.1 Varjo vaikuttaa aluskasvillisuusyhteisöön

Putkilokasvien varjotoleranssi vaikuttaa merkittävästi siihen, miten kasvit reagoivat globaaleihin muutoksiin, kuten ilmastonmuutokseen. Kohonnut ilmakehän hiilidioksidi voi lisätä varjoa sietävien lajien leviämistä. Toisaalta ilmaston lämpeneminen voi aiheuttaa ekosysteemien pirstoutumista ja hajoamista, mikä vaikuttaa negatiivisesti varjoa sietävien lajien selviytymiseen, kuten lehtokasvilajeihin (Valladare & Niinemets 2008; Hotanen ym. 2018: 65). Kasvien valon tarve voi lisääntyä monien stressitekijöiden takia, kuten kuivuuden



tai tulvan myötä. Kuitenkin kasvien sietämä vähimmäisvalon tarve vaihtelee eri ekosysteemeissä ja koeolosuhteissa. Varjoa sietävien lajien joustavuus on yleensä heikkoa, mutta lajeilla voi olla valon sieppaukseen optimoituja morfologisia ominaisuuksia, jotka helpottavat valon saantia (Valladare & Niinemets 2008).

De Frenne ym. (2013, 2015) mukaan puiden varjostuksen häiriöt kuten aukot metsissä, lisäävät korkeiden ja kilpailullisten kasvien määrää putkilokasviyhteisöissä lisääntyneen valon ja lämpötilan takia. Kasviyhteisöön voi siirtyä kuumuutta kestäviä kasvilajeja, jotka eivät pysty lisääntymään tai vakiintumaan alueelle ilman samanaikaista typen lisäystä. Von Arx ym. (2013) mukaan puustolatvuston poistaminen aiheuttaa pitkällä aikavälillä ekosysteemeissä monia suoria ja epäsuoria vaikutuksia. Suora ilmastollinen vaikutus on kuivuuden lisääntyminen ja epäsuoria ovat hyönteisten ja taudinaiheuttajien määrien kasvu, mitkä vähentävät metsän latvuston peittävyttä. Suora ilmastollinen vaikutus voi muokata puulajiston rakennetta ja toimintaa.

### *3.5.2 Puustolatvusto on eräänlainen puskuri*

Vuodenaikaisuus vaikuttaa puustolatvustoon tulevan auringonsäteilyn määrään ja latvuston peittävyteen (von Arx ym. 2013). Puustolatvuston peittävyden muutokset näkyvät aluskasvillisuuden säteily-, lämpötila- ja kosteusolosuhteiden muutoksina kaikilla mittakaavoilla (Valladares ym. 2016). Aluskasvillisuus on riippuvainen puustolatvuston koostumuksesta ja rakenteesta (Maes ym. 2020). Puustolatvusto toimii puskurina ja luo mikroilmaston aluskasvillisuuden ympärille. Lämpötilan muutokset ovat pieniä tiheän latvuston alla, jolloin ilmaston lämpenemisen vaikutukset jäävät vähäisiksi, eikä putkilokasvien toiminnallisuudessa esiinny suuria muutoksia (Harrison ym. 2015; Valladares ym. 2016; De Frenne ym. 2013 & 2019; Zellweger ym. 2019; Maes ym. 2020).

Peitteinen puustolatvusto vähentää ajallista aluskasvillisuusyhteisöjen muutosta (De Frenne ym. 2015). Tiheä latvustollinen metsä haihduttaa enemmän vettä ja kuluttaa maaperän kosteutta nopeammin kuin metsät, joilla on harva latvusto. Toisaalta peitteinen metsä kasvaa yleensä alueilla, joilla ei ole kosteudesta pulaa. Metsän mikroilmasto on tärkeässä roolissa aluskasvillisuuden kasvun ja selviytymisen näkökulmasta. Harva latvusto kasvattaa putkilokasvien peittävyttä kenttäkerroksessa, mikä lisää kilpailua kasvien välillä (von Arx ym. 2013).

#### 4 Maankäytön vaikutukset putkilokasvien vegetatiiviseen korkeuteen

Menneiden aikojen maankäyttö ja ympäristömuutokset ovat vaikuttaneet osaltaan siihen, millaisia putkilokasviyhteisöt ovat nykyään ja tätä kautta putkilokasviyhteisöjen korkeuteen (Perring ym. 2018). Maankäyttö tulee ottaa huomioon, jotta kasviyhteisöjen muutos voidaan ymmärtää paremmin. Suuret maankäytön muutokset vaikuttavat kasviyhteisöihin ja toiminnallisiin ominaisuuksiin merkittävästi (Beatty 2014: 231; Depauw ym. 2020). Erityisesti alueellisella mittakaavalla maankäyttökijät vaikuttavat putkilokasviyhteisöihin (Bruelheide ym. 2018). Vesistöjen säännöstely ja rakentaminen sekä maaperän kulumisen ovat uhkia lehtometsien rakenteelle ja lajistolle. Uhkia ovat myös metsähakkuut ja metsän uudistamistoimet, sekä biottiset uhat kuten taudit, tuholaiset ja vieraslajit. Toisaalta luontaiset tai maankäyttövaikutteiset häiriöt, kuten lahopuusuknessio ja luonnonhoito lisäävät lehtometsän elinvoimaa (Kouki ym. 2018a: 178).

Maankäytön yhteydet putkilokasviyhteisöihin ovat monimutkaisia (Happonen ym. 2020a). Maankäytön kannalta merkittävimpiä tekijöitä on poronhoito Pohjois-Suomessa. Poronhoitoalue käsittää Lapin maakunnan lukuun ottamatta Kemiä, Torniota ja Keminmaata, ja alueeseen kuuluvat Pohjois-Pohjanmaan ja Kainuun maakuntien pohjoisosia (PoroL 2 §). Viime vuosikymmenten aikana poronhoito on keskittynyt yhä pienemmille alueille ja tehostunut esimerkiksi Kuusamon havumetsäalueilla (Kumpula & Turunen 2018: 283).

Danneyrolles ym. (2019) toteavat, että putkilokasvilajien reagointi maankäytön häiriöihin on suurta ja korrelaatio selkeää, kun taas ilmastonmuutoksen vaikutukset ovat epäselvempiä. On suuri tarve saada lisätietoja ilmastonmuutoksen ja maankäytön luomien häiriöiden vaikutuksista kasviyhteisöihin laajalla ajallisella ja alueellisella otteella (Bruelheide ym. 2018).

##### 4.1 Metsänhoito aiheuttaa uhkia putkilokasviyhteisölle

Metsänhoitoa ohjaavat metsä-, luonnonsuojelu- ja muinaismuistolaki (ML = Metsälaki 1:2 §). Metsänhoidon tavoitteina on ollut tuottaa tasalaatuista ja -paksua puuta, jota on helppo käsitellä. Tämän kaltainen toiminta on homogenisoinut Suomen metsien puuston rakennetta (Rouvinen & Kuuluvainen 2005; Gauthier ym. 2015). Saksan (2015: 39–40) mukaan metsänhoidon toinen tavoite on pitää korkeaa puuston kasvua ja hyvää taloudellista tulosta. Metsänhoidon tapoja on eri hakkuumuodot, kuten päätehakkuut, metsänviljely ja taimikonhoito, ja metsänhoitotoimet ovat lähes kaikki koneellistuneet. Tosin metsien monikäyttö on lisääntynyt ja kasvanut suurempaan rooliin. Ekosysteemipalvelut, kuten metsästys, marjastus ja luontomatkailu on

otettu huomioon metsänhoidossa enenevissä määrin. Metsänhoidon piirissä on noin 86 prosenttia Suomen pinta-alasta ja Pohjois-Suomen pinta-alasta 95 prosenttia on metsänhoitomaata (Ruoka- ja luonnonvaratilasto 2020: 43, 46). Lisäksi Pohjois-Suomessa lahopuun määrä on laskenut, mikä aiheuttaa ongelmia vaateliaille lehtolajeille (Kouki ym. 2018b: 481).

#### *4.1.1 Metsänhoidon vaikutus putkilokasviyhteisöön*

Metsänhoitoon kuuluvat metsähakkuut, jotka muuttavat metsän rakennetta huomattavasti. Hoitotoimet vaikuttavat suoraan puustolatvuston peittävyYTEEN ja sitä kautta kasvattavat putkilokasviyhteisön korkeutta sekä muuttavat metsäkasvilajiston rakennetta ja toimintaa (Tonteri ym. 2016; Happonen ym. 2020a). Metsänhoito vaikuttaa merkittävästi sekä putkilokasvien fysikaalisiin ominaisuuksiin että kasviyhteisön dynamiikkaan. Hakkuut vaikuttavat kasviyhteisöön monella tavalla, kuten maaperän ravinteiden ehtymiseen ja sekoittumiseen, pienentyneeseen biomassaan ja parantuneeseen typpitilanteeseen (De Frenne ym. 2013; Anderson 2014: 104). Metsänhoidon vaikutukset riippuvat monesta tekijästä, kuten hakkuutyypistä, käytetyistä välineistä, vuodenajasta, alueen kunnosta, maaperätyypistä ja hakkuukierrosta. Boreaalisten talousmetsien hakkuuväli on noin 60–100 vuotta (De Frenne ym. 2013; Hedwall ym. 2013; Robert & Gilliam 2014: 329; Tonteri ym. 2016).

Uudistushakkuut sisältävät erilaisia tapoja, joista intensiivisin on avohakkuu. Avohakkuut aiheuttavat monia muutoksia aluskasviyhteisön ympäristöolosuhteissa, kuten valaistus- ja kosteusolosuhteissa. Ero aluskasvillisuudessa ennen ja jälkeen hakkuun on huomattava, mutta vaikutuksen taso on yleensä paikallinen. Avohakkuulla on selkeä vaikutus putkilokasvilajistoon: esimerkiksi käenkaalin (*Oxalis acetosella*) peittävyys voi tipahtaa noin 70 prosentilla, mutta lajin esiintyminen voi lisääntyä huomattavasti harvennushakkuun seurauksena (Grandpré ym. 2014: 313; Tonteri ym. 2016).

Avohakkuun negatiiviset vaikutukset lisääntyvät, jos puunkannot ja muu biologinen materiaali viedään pois hakkuualalta (Vanha-Majamaa ym. 2017). Avohakkuilla on pitkäaikainen ja yhtämittainen vaikutus kenttäkerrokseen: esimerkiksi vanhan metsän palautuminen voi kestää noin 100–150 vuotta boreaalisella metsävyöhykkeellä (Ahti ym. 1968; Wyatt & Silman 2014: 438). Kun hakkuuintensiteetti on suurta havumetsäaloilla, voi putkilokasviyhteisön lajit muuttua enemmän valoa vaativaksi ja sietävät happamaa maaperää (De Frenne ym. 2013; Verstraeten ym. 2013).

Metsänhoitomenetelmistä jatkuva kasvatus on parempi vaihtoehto avohakkuulle. Voimakkaasti hoidetuissa metsissä suositellaan hoitotavaksi poimintahakkuuta, koska

aluskasvillisuuden monimuotoisuus säilyy paremmin (Vanha-Majamaa ym. 2017; Valkonen 2020). Jatkuva kasvatus pitää yllä paremmin elollisen luonnon monimuotoisuustasoa sekundaarimetsissä, eikä laske ekosysteemipalveluita niin paljoa kuin avohakkuut. Jatkuvakasvatus on osa kestävästä metsänhoitoa (Peura ym. 2017).

#### 4.1.2 Hakkuualueen elpyminen

Hakkuun jälkeen valoa on enemmän aluskasvillisuuden käytössä, sekä maaperän lämpötila nousee ja mikrobitoiminta lisääntyy, mikä kasvattaa ravinteiden kiertoa ja vapautumista. Tämän kaltainen tapahtumaketju voi lisätä putkilokasvien kasvua. Hakkuiden vaikutukset näkyvät maaperän fysikaalisissa ominaisuuksissa, kuten rakenteessa, maaperän mineraalien paljastumisessa ja humuskerroksen madaltumisessa (Grandpré ym. 2014: 311–312).

Tiheä hakkuupaine edistää heinäkasvien (*Poaceae*) yleistymistä ja ne ovat yksi kestävimmistä ja joustavimmista putkilokasvirhymistä. Hyvät kolonisoijasuvut ja -lajit voivat yleistyä ja vakiintua nopeasti hakkuualueella, kuten kastikkaat (*Calamagrostis sp.*) ja sarat (*Carex sp.*), sekä ruohovartisista putkilokasvilajeista esimerkiksi maitohorsma (*Chamaenerion angustifolium*). Hakkuualueella putkilokasvit voivat levitä nopeasti, mikä vaikuttaa kasviyhteisön lajiston monimuotoisuuteen (De Frenne ym. 2010; Hedwall ym. 2013; Vanha-Majamaa ym. 2017). Toistuvien häiriöiden takia lehdon aluskasvillisuuden tyypilliset lajit eivät pysty lisääntymään ja voivat hävitä. Lehtolajien selviytymistä vähentävät monivuotisuus ja hidaskasvuisuus, ja ne ovat huonoja kilpailemaan muuttuvissa ympäristöolosuhteissa (Wyatt & Silman 2014: 413; Tonteri ym. 2016).

Noin 15 vuoden kuluttua metsähakkuualueella putkilokasvilajien runsaus ja monimuotoisuus voi olla hetkellisesti suurempaa kuin vanhoissa metsissä. Vanhat metsät muuttuvat vähemmän kuin nuoret metsät, koska ne ovat olleet pitkään luonnontilaisina ja niille on ehtinyt kehittyä esimerkiksi runsas putkilokasvilajisto. Lämpötilalla on suurempi vaikutus putkilokasvien korkeuteen nuoremmista metsistä, sillä latvustopeittavuus on vähäisempää (Robert & Gilliam 2014: 329; Depauw ym. 2020).

Tonteri ym. (2016) ja Maes ym. (2020) toteavat, että ilmaston lämpenemisellä ei ole niin suurta roolia aluskasvillisuuden muutoksessa kuin maankäytöllä. Maankäytön historia ei välttämättä vaikuta aluskasvillisuusyhteisöihin, vaikka maaperässä on tapahtunut koostumuksellisia muutoksia. Bruelheiden ym. (2018) mukaan on tärkeää ymmärtää muuttuvan ilmaston ja paikallisten luonnollisten tekijöiden ja maankäyttötekijöiden yhteisvaikutus, jotta ymmärretään aluskasvillisuutta ja sen dynamiikkaan tarkemmin ja voidaan rakentaa luotettavampia ennusteita ja monimuuttujamalleja.

## 4.2 Porojen laidunnus Pohjois-Suomessa

Suomessa metsänhoidon perintö ja tavat ovat luoneet hirvieläimille (*Cervidae*) elinympäristöjä, joissa on paljon ravintoa (Matala 2015: 248). Porot (*Ragifer tarandus tarandus*) ovat merkittävimpiä kasvinsyöjänisäkkäitä, jotka vaikuttavat tunturi- ja metsäluontoon Pohjois-Suomessa. Villistä tunturipeurasta (*Ragifer tarandus tarandus*) on kesytetty poro (Kumpula & Turunen 2018: 283; Lajitietokeskus 2020). Poroilla voi olla sekä positiivisia että negatiivisia vaikutuksia metsän kenttäkerroksen kasvien monimuotoisuuteen ja runsauteen. Vaikutus on riippuvainen erityisesti porojen tiheydestä. Boreaalisten lehtometsien varjoisassa elinympäristössä kasvu on suhteellisen hidasta, ja kasvit voivat jäädä raskaan laidunnuksen jälkeen pitkään pienikasvuisiksi ja niiden lisääntymiskyky voi laskea (Waller 2014: 370–371 & 374; Robert & Gilliam 2014: 327; Niemelä 2015: 204).

Porojen luonnollinen laidunnusalue käsittää suurelta osin Euraasian ja Pohjois-Amerikan alueita, kuten arktisia-, alpiinisia- ja boreaalisia ympäristöjä. Porot ovat näillä alueilla käytännössä ainoita suuria kasvissyöjiä. Suomessa porokanta oli 184 934 tuhatta yksilöä vuonna 2019. Keväällä tapahtuvan lisääntymisen takia poromäärä on kesällä selvästi suurempia kuin talvella (Bernes ym. 2015; Ruoka- ja luonnonvaratilasto 2020: 35).

### 4.2.1 Porot aiheuttavat häiriötä kenttäkerrokseen

Porot ovat yhteydessä koko leviämisalueellaan kasvillisuuteen ja aiheuttavat kenttäkerrokseen häiriötä sekä laskevat putkilokasviyhteisön korkeutta (Olofsson ym. 2010; Happonen ym. 2020a). Porot kuluttavat syömällä ja tallomalla kenttäkerrosta, ja näin häiritsevät aluskasvillisuuden ja puuston kasvua. Porojen ravintokäyttäytymisen voi jakaa kesä- ja talviaikaan. Kesäinen ravinto sisältää noin kymmenkunta putkilokasvilajia, kuten metsälauhan (*Avenella fluxuosa*), kevätpiipon (*Luzula pilosa*) ja pihlajan (*Sorbus aucuparia*). Kesällä laidunnusalueet käsittävät soita, sekä ruohoisia ja heinäisiä luontotyyppisiä. Porot käyttävät talvella ja kevättalvella ravinnokseen erilaisia jäkäliä, kuten torvijäkälää (*Cladonia sp.*) (Stenroos & Ahti 2011: 110–114), pensasmaisia loppoja (*Alectoria sp.* & *Bryoria sp.*) (Halonen 2011: 53–55; Myllys & Velmala 2011: 69–81) ja naavoja (*Usnea sp.*) (Halonen 2011: 474–485) (Kumpula & Turunen ym. 2018: 284, 286).

Porojen aiheuttamaa laidunnuspainetta on ollut tundralla ja taigalla sen olemassaolon alusta asti. Porot ovat liikalaidunnuksella aiheuttaneet pitkäaikaista vaikutusta pohjoisilla alueilla, kuten laskeneet metsänpeittoa ja kasvilajien monimuotoisuutta. Lämpenevän ilmaston ja leudompien talvien myötä poroille voi aiheutua vaikeuksia sopeutua muutokseen (Crawford 2008: 39, 394, 426). Lämpimien ja kosteampien talvien on raportoitu alentavan porojen

elinolosuhteita ja tuottavuutta sekä lisäävän kuolleisuutta. Syitä ovat äärisääilmiöt, lämpimät jaksot kylmällä kaudella ja rankkasateet, mitkä aiheuttavat esimerkiksi jääkerroksien lisääntymistä lumikerrokseen. Lämpimät olosuhteet lopputalvella voivat häiritä porojen laidunnusta, koska lumi on märkää lauhtumisen takia ja se vaikeuttaa porojen liikkumista ja ruokailua (Kivinen ym. 2017).

Kasvillisuuden muutosta voi olla haastavaa määrittää, koska laiduneläimet ovat olleet alueella runsaana jo kauan (Carson ym. 2014: 401). Jos kasviyhteisöön kohdistuu pitkää intensiivistä laidunnusta, vaikuttaa se kasvipopulaatioiden selviytymiseen ja lisääntymiseen, sekä putkilokasvien hiilen ja ravinteiden kiertoon kasvukaudella. Maaperän siemenpankki ja olosuhteet muuttuvat pitkään jatkuneen laidunnuspaineen seurauksena (Anderson 2014: 103–104; Waller 2014: 395). Porolaidunnuksella on vaikutuksia maaperään, mutta vaikutuksien suuntaa on vaikea yleistää. Kehityskaareen vaikuttavat maaperän ravinteisuus, laidunnuksen kesto, ajallinen ja paikallinen vaihtelu (Niemelä 2015: 206).

Laiduntaminen suosii yksivuotisia kasveja enemmän kuin monivuotisia kasveja, mutta laiduntamisella ei ollut johdonmukaista vaikutusta kasvumuotoon (Díaz ym. 2007). Toisaalta laiduntaminen ja vähäinen tuottavuus voivat puskuroida ilmaston lämpenemisen vaikutuksia (Fridley ym. 2016). Erityisesti lyhytkasvuiset lajit hyötyvät kasvinsyöjistä lisääntyneen valon takia (Kaarlejärvi ym. 2015, 2017). Korkeilla leveyksillä on havaittu pensaiden kasvun ja vihertymisen lisääntyneen (Sundqvist ym. 2019). Porot harventavat putkilokasveja tundra-alueita syömällä ja tallomalla niitä. Ne laskevat alueen kasvillisuuden peitteisyyttä, mikä vähentää lumen sulamista keväisin, koska kasvillisuus imee itseensä auringon säteilyenergiaa tehokkaammin kuin lumi. Porot voivat estää ilmaston lämpenemisen vaikutuksia ja ylläpitämällä elollisen luonnon monimuotoisuutta (Niemelä 2015: 205).

Ravinneköyhillä mailla jäkälien ja lehtensä pudottavien pensaiden lajirunsaus ovat laskeneet ja typen määrä on lisääntynyt, jos porotiheydet ovat suuria. Lehtialaindeksin (*LAI = leaf area index*) ja normalisoidun kasvillisuusindeksin (*NDVI = Normalized Difference Vegetation Index*) mukaan kasvillisuuden peittävyys on vähentynyt porojen takia, ja indeksien muutokseen eivät vaikuttaneet ilmasto tai maaperän ravinteisuus. Kun mallinnetaan kasviyhteisöjen muutoksia, niin on syytä huomioida porojen kokonaisvaikutus (Sundqvist ym. 2019).

#### 4.2.2 Porojen laidunnus on valikoivaa

Porojen laiduntaminen on selektiivistä eli valikoivaa, mikä voi romahduttaa kasviyhteisön tiettyjä osia. Metsänkasviyhteisön koostumus muuttuu laidunnuksen takia, koska kasvit eroavat

toisistaan maun, vastustuskyvyn tai laidunnuskestävyyden suhteen. Kasvit käyttävät, joko fyysikaalista tai kemiallista tai molempia puolustusmekanismeja suuria kasvinsyöjiä vastaan. Herkät putkilokasvilajit voivat tulla harvinaisiksi, eikä niillä ole yleensä torjuntamenetelmiä kasvinsyöjiä vastaan. Runsaan herbivorian jälkeen kenttäkerroksessa voi runsastua yksi tai muutama kasvilaji, jotka kestävät herbivoriaa hyvin (Waller 2014: 370, 378). Porojen laidunnuksen vaikutus on yleensä paikallinen ja laikullinen, erityisesti silloin kuin metsä ei ole ollut suuren laidunnuspaineen alla. Laidunnuseläimien vaikutukset riippuvat niiden tiheydestä (Waller 2014: 392–394).

Bräthenin & Oksasen (2001) mukaan porot vähensivät putkilokasvien määrää kesälaitumilla, mutta yleensä vain suosituimpien kasvien määriä, kuten nurmiröllin (*Agrostis capillaris*) ja metsälauhan (*Deschampsia flexuosa*). Lisäksi metsätähti (*Trientalis europaea*) ei koealoilla pystynyt tuottamaan kukintoa, vaikka ne olivat runsaimpia kasveja. Mahdollisesti kasvien talloutuminen on vaikuttanut kasvin kykyyn tuottaa lisääntymisyksiköitä. Olofssonin & Oksasen (2002) mukaan tunturialueilla ruohokasvit vähentyvät selvästi, jos alueen porotiheys on suurta. Toisaalta muiden putkilokasvien lajirunsaus kasvoi kaikilla tutkimusaloilla.

Porot ovat vähentäneet pensaiden kuten vaivaiskoivujen (*Betula nana*) ja pajujen (*Salix sp.*) määriä, erityisesti porotiheyksien ollessa suuria. Putkilokasvien kasvu voi vähentyä porolaidunnuksen takia ja ruohot hyötyvät lämpimästä maaperästä enemmän kuin muut putkilokasvit. Voimakas laidunnus vähentää selvästi putkilokasvien biomassaa ja ravinteisilla mailla vaikutus on suurempaa kuin ravinneköyhillä mailla (Olofsson ym. 2010). Lisäksi porojen intensiivinen laiduntaminen ja tallominen lisäävät ravinteiden kiertoa ja alkutuotantoa tundran ruohomailla (Eskelinen & Oksanen 2006).

## **5 Pohjois-Suomen lehtokasvillisuusalueet keski- ja pohjoisborealisella vyöhykkeellä**

Boreaalinen metsä jakautuu viiteen vyöhykkeeseen, kuten keski- ja pohjoisboreaaliseen (Ahti ym. 1968; Lindholm & Heikkilä 2011). Keski- ja pohjoisborealisella vyöhykkeellä lehtokasvillisuuden pinta-ala on ollut kasvussa, esimerkiksi peltomaiden metsityksen takia. Suomen alueella eri lähteistä saatujen tietojen perusteella lehtometsien pinta-ala on noin 3 776 km<sup>2</sup>. Metsälajien elinympäristölle lehtojen merkitys on tärkeä, sillä noin 40 prosenttia punaisen listan metsälajeista elää pääasiallisesti lehtometsissä (Kontula & Rautio 2018: 42; Kouki ym. 2018a: 179). Lajistoltaan lehdot ovat Suomen runsain metsätyyppi, jossa on erityiset maaperäolosuhteet, kuten ravinteiden ja vesitalouden osalta. Suomessa on luokiteltu 15 erilaista lehtotyyppiä (Hokkanen ym. 2006: 9; Kouki ym. 2018a: 173). Lehdot erotellaan toisistaan

kosteuden ja ravinteisuuden perusteella, ja lehtoluokkia on kuusi erilaista. Tärkein jako muodostuu kosteuden mukaan: lehdot ovat joko kuivia, tuoreita tai kosteita. Lopuksi ne jaetaan ravinteisuuden perusteella keski- tai runsasravinteisiin lehtometsiin (Hotanen ym. 2018: 65; Kouki ym. 2018a: 173). Luontaiset häiriöt, kuten puun kaatuminen ja ravinteikas multa lisäävät lehtorakenteen ja -lajiston hyvinvointia. Toisaalta kuusettuminen häiritsee lehtometsän luontaista rakennetta, esimerkiksi vähentämällä valoisuutta (Kouki ym. 2018a: 178; Niemelä 2015: 204).

Yleisesti lehtojen aluskasvillisuus on riippuvainen lämpötilasta ja sadannasta, jotka vaikuttavat ravinteiden saatavuuteen. Mikrotopografia määrittää pitkälti alueet, joilla vesi- ja ravinneolosuhteet ovat suotuisat lehtokasvillisuudelle kasvulle. Hydrologisetolosuhteet vaikuttavat suuresti kasvien mahdollisuuksiin levittäytyä uusille alueille (Moore 1991; Muller 2014: 13). Kasvupaikaltaan lehdot ovat kangasmaita viljavampia ja maalajiltaan hienojakoista, kuten hiesua tai savea. Lehtometsän maannos on ruskomaannos, jonka pH-arvo vaihtelee 4–7 välillä. Karikerroksen alla on multakerros, kun taas kangasmetsässä karikkeen alla on kangashumuskerros (Hokkanen 2006: 9; Hotanen ym. 2018: 65; Kouki ym. 2018a: 173). Erityisesti Pohjois-Suomen lehdot ovat keskittyneet lehtokeskuksiin (Valta & Routio 1990).

Pohjois-Suomen lehdot ovat niiden levinneisyysalueen äärirajoilla ja selviytymiseen vaikuttavat tietynlaiset ympäristöolosuhteet. On oltava riittävästi kosteutta ja maaperä tulee olla ravinteikasta (Ahti ym. 1968; Valta & Rautio 1990; Hotanen ym. 2018: 65). Pohjois-Suomessa lehdot esiintyvät pienialaisina kalkkialueilla ja niiden sijainti on riippuvainen kalkkipitoisista maalajeista. Lehtokasvillisuutta löytää yleensä laaksonpohjalta ja notkelmista, jossa mikroympäristölliset olosuhteet ovat suotuisat (Sepponen ym. 1982; Hotanen ym. 2018: 65). Pohjois-Suomen lehtokasvillisuusalueiden alueellinen jakautuminen korreloi vahvasti kalkkipitoisen peruskallion ja maaperän kanssa (Maliniemi ym. 2019). Pohjois-Suomessa lehtojen pinta-ala on noin 36 neliökilometriä. Lehtometsän tilaa voidaan arvioida monien luonnollisten tekijöiden ja maankäyttökäytöiden suhteen (Kouki ym. 2018b: 481, 483).

## 5.1 Lehtometsän rakenne

Lehdot jakautuvat pohja-, kenttä-, pensas-, ja puustokerroksiin. Toisinaan kaikkia kerroksia ei välttämättä esiinny. Lehtometsät ovat suksession pääteasteellakin runsasruohoisia ja sammallajistoltaan monilajisia (Hotanen ym. 2018: 65). Lehtojen pohjakerroksella elää tyypillisesti monilajinen sammalkerros ja havupuuvaltaisen lehtometsän sammalpeite on yleensä yhtenäinen (Gilliam 2014a: 5). Tyypillisiä sammalsukuja lehdoissa ovat esimerkiksi



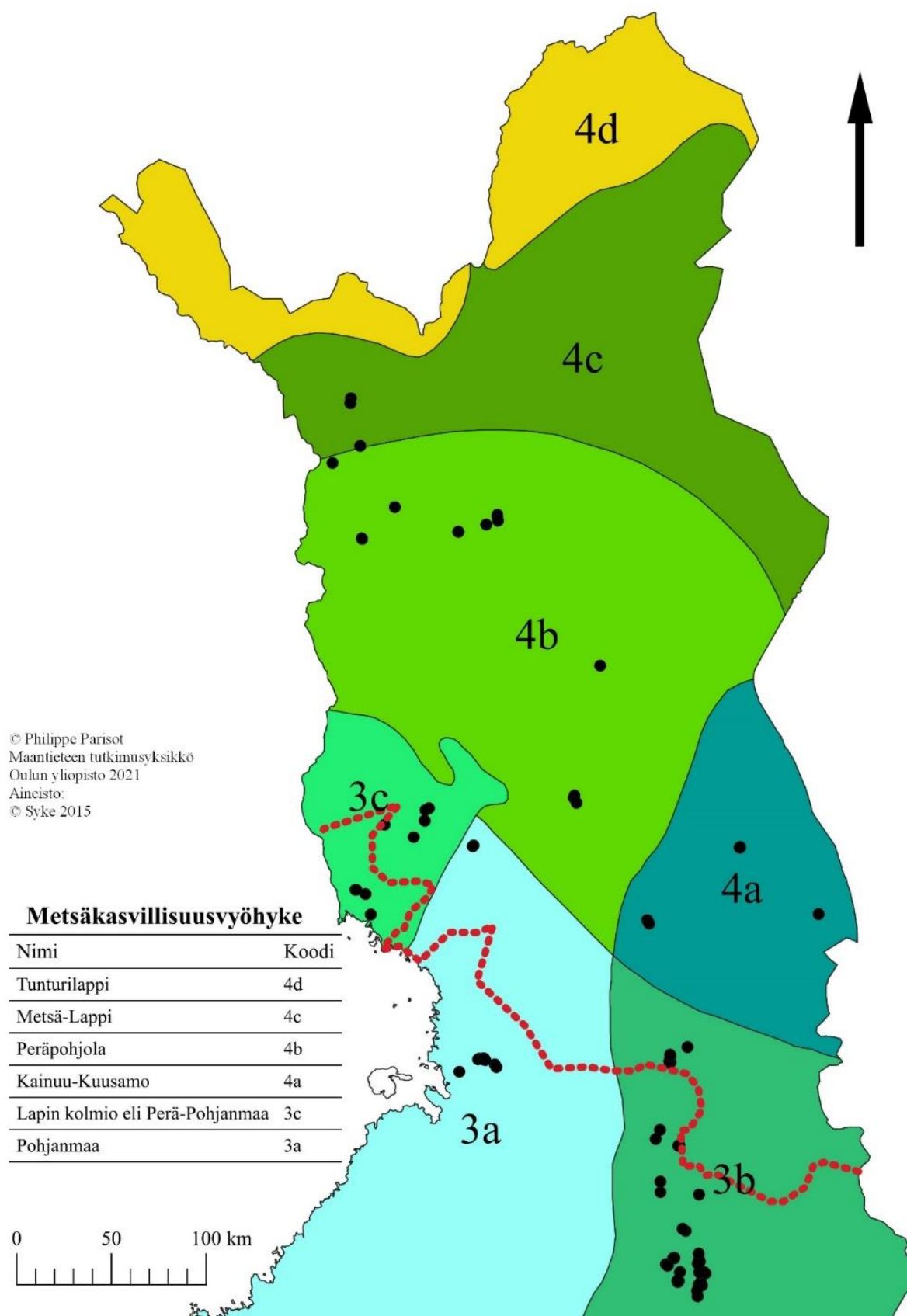
suikero- (*Brachythecium sp.*), lieko- (*Rhytidiadelphus sp.*) ja sulkasammaleet (*Ptilium sp.*) (Kouki ym. 2018b: 480–481).

Kenttäkerroksen lajistoa voi olla vaikea määrittää, koska se on runsas ja voi vaihdella suuresti. Kerroksen putkilokasvilajien tyypillinen korkeus on 0,5–1,0 metrin välillä (Gilliam 2014a: 5) ja kenttäkerroksen kasvilajeja ovat muun muassa sudenmarja (*Paris quadrifolia*) ja metsäkurjenpolvi (*Geranium sylvaticum*). Pensaskerros on monilajinen ja siihen voi kuulua näsiä (*Daphne mezereum*) ja pihlaja (*Sorbus aucuparia*). Puulajeiltaan lehto voi olla runsas, ja siellä voi esiintyä sekalajipuustoa, kuten metsälehmusta (*Tilia cordata*), harmaaleppää (*Alnus incana*) ja metsähaapaa (*Populus tremula*). Toisaalta puusto voi olla kuusivaltainen (*Picea abies*) tai mäntyvaltainen (*Pinus sylvestris*) ja erityisesti Pohjois-Suomessa lehdot ovat kuusivaltaisia (Hokkanen 2006: 9; Kouki ym. 2018b: 480–481).

Lehtoihin voi liittyä kulttuurivaikutusta ja maankäyttöä. Maankäytön muutos saattaa näkyä lehtokasvillisuuden koostumuksessa ja rakenteessa, esimerkiksi asteittaisena kuusettumisena. Tämän kaltaista kehitystä pyritään estämään etenkin luonnonsuojelualueilla, jotta lehdot säilyisivät mahdollisimman luonnontilaisena. Kulttuurilajit, kuten nurmilauha (*Deschampsia cespitosa*), niittyhumala (*Prunella vulgaris*) ja juolavehna (*Elymys repens*) (Hotanen ym. 2018: 66), voivat esiintyä lehdoissa runsaina vieden elintilaa lehdon muilta kasvilajeilta.

## 6 Tutkimusalue

Tutkimusalue sijaitsee maailman laajimmalla ja vähiten häiriintyneellä yhtenäisellä biomilla, boreaalisella metsävyöhykkeellä. Biomi kiertää maapallon ympäri ja on yli 1000 kilometriä leveä (Ahti ym. 1968; Heikkinen 2005: 185; Gauthier ym. 2015; Hedwall ym. 2019). Tutkimusalue sisältää 235 lehtokasvillisuusalaa ja se rajautuu 64.0–68.2° N ja 23.8–29.7° E väliselle alueelle kuuden eri metsäkasvillisuusvyöhykkeen alueelle (kuva 3).



**Kuva 3.** Kartoitetut lehtoalueet, metsäkasvillisuus vyöhykkeet Kalelan (1961) mukaan. Punaisen katkoviivan pohjoispuolinen osa kuuluu poronhoitoalueeseen.

## 6.1 Geologia

Pohjois-Pohjanmaa, Kainuu ja Lappi kuuluvat suurimmalta osin Fennoskandian kilpeen ja alueen kallioperässä esiintyy arkeoisia ja proterotsooisia kivilajeja, kuten kvartsiittia ja migmatiittia (Korsman ym. 1997; Nironen 2017: 13, 16, 42–43). Mannerjäätikön ja jäätikköjokien synnyttämiä geomorfologisia muodostumia on laajalti tutkimusalueella, kuten drumliineja ja harjuja (Hakku 2020a). Lehtojen esiintymisalueilla pääkivilaji on yleensä joko kalsiittinen kalkkikivi, dolomiitti tai jokin emäksinen kivilaji, mikä saa aikaan lehtomullan emäksisyyden ja ravinteisuuden (Hotanen ym. 2018: 65; Kouki ym. 2018b: 480–481). Tutkimusalueen lehdot on keskittyneet notkelmien ja puronvarsien läheisyyteen (Hotanen ym. 2018: 65).

## 6.2 Ilmasto

Tutkimusalueen ilmastoon vaikuttavat idästä mantereiset Euraasian ilmamassat, jotka tuovat yleensä kuivaa ja kylmää tai lämmintä ilmaa, sekä Golfvirta, joka tuo lämpöä ja kosteutta alueelle. Tutkimusalueen lounaisosan lämpötiloja ja sadantaa kasvattavat ja tasaavat Perämeren läheisyys. Suomen valaistusolosuhteet ja säteilyenergian määrä vaihtelevat paljon vuodenaikaisuuden mukaan: kesällä päivät ovat pitkiä ja valoisia, ja toisaalta talvella tilanne on päinvastainen (Tikkanen 2005: 97–98).

Köppen-Geigerin ilmastoluokituksen mukaan tutkimusalue sijaitsee subarktisella ilmastoalueella, mutta ilmastomallit ennustavat alueen olevan vuonna 2071 kostealla mannerilmastoalueella. Muutokset näkyvät muun muassa sateisuuden ja lämpötilojen kasvuna (Köppen 1936; Beck ym. 2018). Alue on laaja ja eroja muodostuu lämpötiloihin ja sadantaan riippuen esimerkiksi koalan sijainnin topografiasta. Heinäkuun keskimääräiset lämpötilat ja sadanta vaihtelevat hiukan tutkimusalueella, esimerkiksi vuosien 1981–2010 välillä Oulussa keskilämpötila ja sadanta ovat 16,3 °C ja 74 millimetriä, sekä Kittilässä keskilämpötila ja sadanta ovat 14,1 °C ja 74 millimetriä (Muller 2014: 13; Ilmatieteenlaitos 2020). Boreaalisella vyöhykkeellä sataa suhteellisen vähän ja keskilämpötilat ovat alhaisia. Yli puolet vuoden kuukausista ovat kylmiä ja lämpötila laskee alle 0 °C (Gauthier ym. 2015; Díaz ym. 2016). Pohjoisboreaalisella vyöhykkeellä sadanta ja sään ääri-ilmiöt ovat lisääntyneet, mitkä voivat tulevaisuudessa muuttaa tutkimusalueen ilmasto-olosuhteita.

### 6.3 Maankäyttö ja kasvillisuus

Suurin osa tutkimusalueesta sijaitsee sekä Suomen metsätalousalueella (Ruoka- ja luonnonvaratilasto 2020: 43), että poronhoitoalueella (PoroL 2 §). Tutkimusalueella on suojeltuja metsiä suhteellisen paljon (Ruoka- ja luonnonvaratilaston 2020: 45). Tutkimusaluetta hallitsevat ravinneköyhät havupuuvaltaiset metsät ja pohjoisosissa alueella ovat tyypillisiä hieskoivumetsät (*Betula pubescense*). Tutkimusalueen lehtometsät esiintyvät laikuittain havupuumetsäalueilla ja aluskasvillisuus lehdoissa on yleensä runsas ja monilajinen (Sepponen ym. 1982; Maliniemi ym. 2019). Tutkimusalueen lehdoissa kasvavat putkilokasveista tyypillisesti metsäkurjenpolvi (*Geranium sylvaticum*), mesiangervo (*Filipendula ulmaria*) ja soreahiirenporras (*Athyrium filix-femina*) ja runsain puulaji on tavallisesti metsäkuusi (*Picea abies*) (Happonen ym. 2020a). Kuvassa 4 on runsas lehtokasvillisuusosalasta keskiborealiselta vyöhykkeeltä (Ahti ym. 1968).



**Kuva 4.** Rehevä lehtokasvillisuusala Pisavaaran luonnonpuiston (Valokuva Philippe Parisot 2019).

## 7 Aineisto

Tutkielmassa käytetään useita eri aineistoja, jotka näkyvät taulukosta 1. Olen ollut mukana määrittämässä lehtokasvillisuusaineistoa kesällä 2019 yhdessä tutkimusryhmän kanssa.

**Taulukko 1.** Tutkielmassa käytetyt aineistot ja lähteet.

Aineisto	Lähde
Putkilokasvilajikohtaiset vegetatiiviset korkeudet	Kasvien korkeustiedoista on 24 tutkimusryhmä kerännyt (2013–2019) ja 155 ladattu TRY ja LEDA-tietokannoista (Kleyer ym. 2008; Kattge ym. 2011)
Puuston latvustopeittävyystieto ja relaskooppiluvut	Tutkimusryhmä kerännyt (2013–2019)
Sadannan ja maksimilämpötilojen keskiarvot (2005–2015) kesäkuukausilta (kesä-, heinä-, elokuu)	Ladattu TerraClimate -tietokannasta (Abatzoglou ym. 2018)
Maaperän pH-arvo	Tutkimusryhmä kerännyt (2013–2019)
Lehtoalan rakenne ja toiminta	Tutkimusryhmä kerännyt (2013–2019)
DTW ( <i>depth-to-water</i> ) kosteusindeksi (2014–2019)	Ladattu Paitulista (Salmivaara 2020)
Porotiheys, kahdenkymmenen vuoden keskiarvo (2000–2020)	Ladattu Elinympäristötietopalvelu Liiteristä (2021)

### 7.1 Kasvillisuusaineisto

Tutkielman kasvillisuusaineisto koostuu 235 lehtokasvillisuusosalasta, jotka on määritetty vuosina 2013–2019 samoilta Pohjois-Suomen ja Kainuun lehtokasvillisuusaloilta, joilta Eero Kaakinen määrittäi kasvillisuuden vuosina 1968–1975 (Kaakinen 1974, 1971 & julkaisematon aineisto; Happonen ym. 2020a; 2020b). Aineiston määrittäminen tapahtui heinä- ja elokuussa yleensä kahden tutkijan voimin. Yhden kasvillisuusalan koko on 5 m x 5 m ja alalta määritettiin kaikki putkilokasvit ja sammallajit, putkilokasvilajien- ja puustolatvuston peittävyys, puustopinta-ala ja puulajisuhteet. Jokaiselle putkilokasvilajille annettiin prosenttipeittävyys asteikolla 0,5, 1, 2, 3, 5, 10, 15, 20, ... 90, 95, 100. Puustolatvuston ja pensaiden prosentuaalinen peitto määritettiin 10 x 10 m alalta kasvillisuusalan (5 x 5 m) keskipisteestä nähden. Lisäksi jokaiselta alalta otettiin sijaintitieto ja maaperänäytteet, joista määritettiin maaperän pH-arvo myöhemmin laboratorioissa.

Putkilokasvien vegetatiivinen korkeus mitattiin terveistä kasviyksilöistä tutkimusalalta. Korkeus selvitettiin mittaamalla mittanauhalla maanpinnasta korkeampaan yhteyttävään kasvinosaan. Mitat otettiin muutamista saman kasvilajin yksilöistä (Pérez-Harguindeguy ym. 175). Puuston pohjapinta-alaa arvioitiin relaskoopin avulla. Relaskoopiluvat ovat suoraan verrannollisia puuston pohjapinta-alaan (Larocque 2019: 83). Relaskooppi koostui 69 senttimetrin mittaisesta narusta, jonka päässä oli 1,5 senttimetrin levyinen hahlo eli rako. Mittaus tapahtui niin, että tutkija katsoi hahlon läpi ja arvioi, noin rinnan korkeudelta, oliko puun runko yli hahlon vai alle, oliko puu kuollut vai elävä, ja lopuksi määritettiin elävän puuyksilöiden lajit (Larocque 2019: 83).

## 7.2 Poro- ja ilmastoaineistot

Porojen tiheysaineisto on ladattu Elinympäristötietopalvelu Liiteristä, joka on Suomen Ympäristökeskuksen ylläpitämä avoimien aineistojen palvelu. Poromuuttuja on laskettu vuosittaisista eloporomääristä. Jotta saataisiin vertailukelpoinen muuttuja, porotiheys on laskettu jakamalla eloporomäärä paliskunnan pinta-alalla. Muuttuja sisältää porojen tiheystietoa tutkimusalueelta ja muuttujat ovat porotiheys (yksilöä/km<sup>2</sup>) tutkimusvuonna 2020 ja keskiarvo kahdeltakymmeneltä edeltävältä vuodelta 2000–2020 (Tietopalvelu Liiteri 2021). Metsänhoidon intensiteettiä kuvastavat kolme eri aineistoa. Puustolatvuston peittävyystietoa (1–3), relaskoopitietoa (ha/m<sup>2</sup>) ja lehtometsän tilaa kuvastava aineisto (0–4) (Kouki ym. 2018a: 180–181). Putkilokasvilajikohtaisista ominaisuustiedoista (cm) 24 on kerätty lajin osalta maastosta vuosina 2013–2019 ja loput 155 lajien ominaisuustiedoista on ladattu TRY ja LEDA-tietokannoista (Kleyer ym. 2008; Kattge ym. 2011; taulukko 1).

Ilmastoaineisto koostuu vuosien 2005–2015 kesäkuukausilta (kesä-, heinä-, elokuu) ja lämpötilojen ja sadannan keskiarvoista. Lämpötilalla tarkoitetaan tässä tutkimuksessa maksimilämpötilojen keskiarvoja ja lämpötilayksikkönä on celsius (°C). Sadannan yksikkönä on millimetri (mm). Aineisto on ladattu TerraClimate -tietokannasta (Abatzoglou ym. 2018; taulukko 1).

## 7.3 DTW-kosteusindeksi

DTW-kosteusindeksi (*depth-to-water*) kuvaa maiseman todennäköisen uomaverkoston ja kosteusolosuhteet. Indeksillä on määritetty korkeusmallin (DEM = *Digital elevation model*) perusteella ja apuna on käytetty hydrologista aineistoa. DTW-indeksi perustuu etäisyyksiin pintavesistä ja rinteiden kaltevuuteen. Rasterimuotoisen indeksikartan pikselit saavat eri arvoja riippuen pintavesitasojen korkeudesta (Murphy ym. 2007, 2008, 2009).

Murphy ym. (2009) mukaan DTW-kosteusindeksi tarkoittaa lyhintä korkeusreittiä maiseman solujen ja lähimmän pintaveden välillä, jolla on todennäköisin hydrologinen yhteys soluun. Yhtälö on muotoa,

$$DTW[m] = \left[ \sum \left( \frac{d_{z_j}}{d_{x_i}} \right) * a \right] x_c,$$

missä  $d_z/d_x$  on solun kaltevuus pienimmän korkeuden reittiä pitkin,  $i$  edustaa solua pitkin kulkevaa reittiä ja  $a$  on vakioparametri, joka säätelee solusta soluun tapahtuvan liikkeen suuntaa. Parametrin arvo on 1, kun se on yhdensuuntainen solun reunan kanssa ja 1,414214, kun reitti kulkee vinosti solun läpi.  $X_c$  on ruudukon solukoko (m).

DTW-kosteusindeksin yksikkö on metri ja nolla-arvo tarkoittaa pintavettä. Indeksien arvot, jotka ovat alle yhden edustavat kosteaa ympäristöä (Murphy ym. 2009). Indeksit ovat riippuvainen ajasta (Murphy ym. 2006), joten on ollut tarve määrittää erilaisia kynnysarvoja indeksille (Ågren ym. 2014). Kynnysarvolla tarkoitetaan sitä vesimäärää, joka pystyy synnyttämään alueelle maanpinnassa näkyvän vesiuoman. Kynnysarvoja käytettäessä saadaan tarkempia indeksikarttoja ja maaperätyyppi huomioidaan paremmin. Esimerkiksi yhden hehtaarin kynnysarvo kuvastaa kevättä ja syksyä. Kymmenen hehtaarin kynnysarvo tarkoittaa kuivia kesäkuukausia (Ågren ym. 2014, 2015).

DTW-kosteusindeksi kertoo tarkemmin kosteudesta kuin yleisesti käytetty topografinen kosteusindeksi eli TWI-indeksi (*topographic wetness index*) (Ågren ym. 2014). Suuret mittakaavat haittaavat DTW-indeksin luotettavuutta, sillä ne tuovat epävarmuutta karttojen tulkintaan (Lidberg ym. 2020). Jos alueella on paljon peruskalliota, niin kosteusolosuhteiden havainnollistaminen on vaikeaa ja indeksiä tulee käyttää rajoitetummin. Indeksiiin voivat vaikuttaa myös kasvillisuuden ja maaperän olosuhteet (Murphy ym. 2009), esimerkiksi laajoilla avohakkuualueilla, harjuilla, savimailla ja moreenikerrostumilla DTW-indeksi ei toimi hyvin (Ågren ym. 2014, 2015).

Salmivaara (2020) on koostanut DTW (*depth-to-water*) kosteusindeksiaineiston, jota käytetään tutkielmassa (taulukko 1). DTW-Indeksi on valittu tutkielmaan kuvastamaan kosteutta, koska se kuvastaa paremmin kosteutta kuin topografinen kosteusindeksi (Ågren ym. 2014). DTW-indeksiä ei ole käytetty vastaavassa tutkielma-asetelmassa ennen. Aineisto on vuosilta 2014–2019, sen resoluutio on 2 m x 2 m ja indeksikarttojen kynnysarvoksi on valittu neljä hehtaaria, mikä on sopiva kesä-, heinä- ja elokuulle (Ågren ym. 2014).



#### 7.4 Laatutaulukolla arvioidaan lehtokasvillisuuden tilaa

Tutkielmassa käytetään lehtojen uhanalaisuusarviointeja varten kehitettyä laatutaulukkoa. Taulukon avulla pyritään arvioimaan lehtoalueen laatua ja tilaa. Arvioinnissa on huomioitu muun muassa elävän puuston tilajärjestys, puulajien runsaussuhteet ja ihmisvaikutuksen määrä. Arvioinnissa kiinnitetään huomiota aukkodynamiikkaan, kuolleen puuston rakenteeseen kuten kokoon, määrään, lajistoon ja lahopuujatkumoon (Kouki ym. 2018a: 180).

Metsänhoidon intensiteettiä ilmennetään lehtojen luokitteluaineistolla, jota on kerätty lehtoaloilta. Lehtometsäaineisto on luokiteltu 0–4 asteikolla, joka indikoi metsän hallintaa ja käyttöä. Arvioinnissa huomioitiin lehtometsän rakennetta ja toimintaa. Neljä tarkoittaa luontaisesti syntynyttä lehtometsää ja nolla romahtanutta lehtometsää (taulukko 2, Kouki & ym. 2018a: 180–181).

**Taulukko 2.** Lehtometsien luokitteluun ja laadun arvioimiseen käytetty laatutaulukko (Kouki ym. 2018a: 180–181).

Lehdon rakenne ja toiminta	Metsän häiriöiden määrä	Maaperän muokkaus	Metsän kerroksellisuus	Puuston tilajärjestys ja puulajien tilarakenne	Lahopuu
Luonnollinen metsä	On vain luontaisia häiriöitä	Ei ole muokkaustoimia	On kerroksellista	Tilajärjestys ja -rakenne on monipuolinen	On runsaasti ja monipuolista
Melko luonnollinen metsä	Ihmishäiriöitä on vähän	On vähäistä, mutta kevyttä	Kerroksellisuus on yksipuolistunut	Tilajärjestys ja -rakenne on yksipuolistunut	On runsaasti, mutta yksipuolistunutta
Muokattu metsä, kuten talousmetsä	Ihmishäiriöitä on selvästi	Selviä muokkaustoimia, mutta ei esim. ojitusta ja maannos sekoittunut	Kerroksellisuudesta on jäljellä rippeitä	Tilajärjestyksensä ja -rakenteessa on tapahtunut suuria muutoksia	Voi olla, mutta niukasti tai yksipuolista
Yksipuolinen metsä	Ihmishäiriöitä runsaasti	Ojitus, lannoitus ja maanmuokkaukset mahdollisia	Kasvillisuus kerroksia voi puuttua	Puistomainen tai yksipuolisen talousmetsän kaltainen	On alle 5 m <sup>3</sup> /ha
Romahtanut metsä	Ihmishäiriöt romahduttaneet metsän	Lehtomaannosta ei ole	Kerroksellisuutta ei ole	-	-

## 7.5 Ympäristö- ja maankäyttömuuttujien valinta

Ympäristö- ja maankäyttömuuttujien valinnassa on hyödynnetty teoreettista viitekehystä ja tarkasteltu ilmiöön suoraan ja epäsuoraan vaikuttavien muuttujien yhteyksiä (kuva 2). Mallinnuksessa otetaan huomioon ilmaston suora vaikutus maksimilämpötila- ja sadantamuuttujien avulla (Bruehlheide ym. 2018; Mao ym. 2019). Monimuuttujamallissa käytetään spatiaalista klusterimuuttujaa poistamaan havaintoaineistosta johtuvaa harhaa, sillä kaikkia ympäristötekijöitä ei ole mitattu (Murtagh & Legendre 2014). Metsänhoidon intensiteettiä kuvaavat kaksi luokiteltua muuttujaa ja yksi jatkuva muuttuja: lehtoalojen tilaa ja metsänhoidon käyttöastetta kuvaavat rakenne ja toiminta sekä puustolatvustopeittävyys- ja relaskooppilukumuuttuja. Puuston latvustopeittävyysmuuttuja on luokiteltu siten, että 1 on 0–33 %, 2 on 33–66 % ja 3 on 66–100 % (Larocque 2019: 83; Happonen ym. 2020a). Porojen laidunnuspainetta indikoi porotiheyden keskiarvot kahdeltakymmeneltä vuodelta (Tietopalvelu Liiteri 2021; taulukko 3).

**Taulukko 3.** Tutkielman mallinnusvaiheessa mukana olevat selittävät muuttujat ja vastemuuttuja, sekä muuttujien vaihteluväli tai yksikkö.

Vastemuuttuja	Selittävä muuttuja	Vaihteluväli tai yksikkö
Painotettu putkilokasvien vegetatiivinen korkeus		(cm)
	Sadanta	(mm)
	Maksimilämpötila	(°C)
	Maaperän pH-arvo	(0–14)
	Puuston latvustopeittävyys	(%)
	Relaskooppiluku	(m <sup>2</sup> /ha)
	Spatiaalinen klusteri	(1–30)
	Lehtoalan rakenne ja toiminta	(0–4)
	Kosteus	(m)
	Porotiheys	(yksilöä/km <sup>2</sup> )

## 8 Menetelmät

DAGitty-ohjelmalla on rakennettu tutkielman käsitelmä, joka helpottaa muuttujien yhteyksien arvioimista ja ymmärtämistä (Textor 2020). R-ohjelma ja DAGitty toimivat toistensa kanssa ja käsitelmän voi siirtää R-ohjelmaan. Aineiston koko on 216 havaintoyksikköä. Muuttujien välisiä korrelaatioita tarkastellaan Spearmanin järjestyskorrelaatiokertoimien avulla. Korrelaatioilla voidaan havaita multikollinearisuutta, joka vaikuttaa tuloksien tarkkuuteen ja tulkintaan (Heikkinen ym. 2006). Mallinnusmenetelmänä käytetään yleistettyä additiivista mallia (GAM = *Generalized additive model*) (Hastie & Tibshirani 1990: 136). Tutkielmassa on käytetty seuraavia ohjelmistoja: Microsoft Excel, DAGitty (versio 3.0), R-tilasto-ohjelma (versio 4.0.3) ja QGIS (versio 3.18.0).

### 8.1 Muuttujamuunnokset

Putkilokasvien vegetatiiviselle korkeudelle on tehty logaritimuunnos (Bjorkman ym. 2018b). Tämän jälkeen jokaiselle lehtokasvillisuusalueelle on laskettu putkilokasvien korkeus painotettuna keskiarvona. Painoarvona käytettiin lajien peittävyksiä (%). Painotettu keskiarvo (*WM = weight mean*) kuvastaa todennäköisintä ominaisuuksien arvoa, joka yksilöillä olisi, kun se otetaan satunnaisesti putkilokasviyhteisöstä. Painotettu keskiarvo on vakaa tilastollisesti ja käy moniin menetelmiin (Lavorel ym. 2008; Garnier ym. 2016c: 99). Monissa tutkimuksissa on käytetty toiminnallisten ominaisuuksien painotettuja keskiarvoja (Díaz ym. 2016; Bruelheide ym. 2019; Maes ym. 2020; Happonen ym. 2020a).

Klusteroinnin avulla vähennetään satunnaisvirhettä, sillä otanta ei ole systemaattista. Monimuuttujamallin spatiaalinen klusterimuuttuja on eräänlainen tekninen osa, joka tuo malliin vakautta. Klusterin avulla poistetaan havaintoaineiston tuomaa satunnaisvirhettä, joka on peräisin muun muassa tutkimusalueen alojen erilaisuudesta ja laajuudesta. Kun satunnaisuutta saadaan vähennettyä, niin aineiston tausta kohina laskee samalla. Hierarkkisen klusteroinnin tarkoituksena on muodostaa lähekkäisistä alueista suurempia kokonaisuuksia esimerkiksi etäisyyden perusteella ja koordinaattitiedosta muodostetaan dendrogrammi (Burn 1990). Hierarkkiseen klusterointiin käytetään Wardin klusterijakoa. Menetelmää on käytetty laajasti tutkimuksissa ja ohjelmistoissa (Ward 1963; Murtagh & Legendre 2014). Spatiaalisen klusterimuuttujan muodostamiseen on hyödynnetty tutkimusalojen koordinaattitietoja ja menetelmänä on käytetty Wardin minimivarianssialgoritmia. Hierarkkinen klusterointi suoritettiin etäisyyden perusteella. Ensin tehdään klusteriobjekti, joka sisältää tutkimusalueen

koordinaattitietoa. Lopulta klusterointitulokset luokitellaan etäisyyden perusteella ryhmiin (0–30) (Ward 1963).

## 8.2 Mallinnusmenetelmä

Tutkielman mallinnusmenetelmänä on yleistetty additiivinen malli (GAM = *Generalized additive model*). GAM:it ovat puoliparametrisiä laajennuksia tai yleistyksiä GLM-malleista (*General linear model*), missä muuttujien tarkkaa parametrimuotoa ei tunneta (Hastie & Tibshirani 1990: 136). Matemaattisesti GAM-mallit ovat muodostettu seuraavasti,

$$g(\mu) = \alpha + \sum_{j=1}^p f_j(x_j),$$

missä  $g$  on linkkifunktio,  $\alpha$  on vakio ja  $f_j$  on määrittelemätön pehmennysfunktio ja  $x_j$  on pehmennysfunktion kovarianssi (Hastie & Tibshirani 1990: 140, Wood 2017: 161).

GAM:eissa ei ole lineaarisuusoletusta niin kuin GLM:issä, eikä vasteen ja selittävien muuttujien välillä tarvitse olla monotonista yhteyttä (Guisan 2002: 90; Yee 2015: 81; Fall ym. 2021). Additiivisia malleja on paljon ja saadaan esiin kompleksisia yhteyksiä muuttujien välillä. Ne tarjoavat joustavan ja suhteellisen helppokäyttöisen tilastollisen työkalun aineistolähtöiseen analysointiin (Guisan ym. 2002: 91; Hjort & Luoto 2013; Yee 2015: 81). GAM:n erinomainen puoli on, että sillä pystytään löytämään selittävien muuttujien ja vasteen väliltä suhteita, vaikka muuttujan ja vasteen välinen suhde on tuntematon (Guisan ym. 2002; Hjort & Luoto 2013).

GAM:t voivat ylisovittaa ja tällöin mallin opettamiseen käytetty aineisto ei edusta tarpeeksi kattavasti laajempaa havaintopopulaatiota. Malliin jää rakenteita, jotka eivät ole yleistettävissä muuhun dataan. Ylisovittuneen mallin käytettävyyden huono. Ylisovittaminen voi aiheutua aineiston epämääräisestä kohinasta (Hjort & Luoto 2013). Mallin sovitus tehtiin ”mgcv” paketin avulla (Wood 2021). Rajoitusmenetelminä käytetään REML-metodia, joka arvioi tasoitusparametrit ja jäykistää niitä. Pehmennysfunktioiden taipuisuuden rajoittamista (*min.sp*), joiden ansiosta mallin ylisovituksen riski pienenee (Cheung 2013, Wood 2021: 64). Mallin hyvyyden arvioimiseen käytetään residuaalien eli jäännöstermien tarkastelua (*gam.check*) -toiminnolla R-ohjelmassa (Hjort & Luoto 2013; Wood 2021: 58–59). Akaiken informaatiokriteerillä (AIC = *Akaike information criterion*) tarkastellaan mallien eroja ja sovitusta (Sakamoto ym. 1986, Heikkinen ym. 2006).

Selittävien muuttujien tilastollista merkitsevyyttä tarkastellaan tavanomaisesti  $p$ -arvojen avulla. Niiden käytössä on kuitenkin ongelmia esimerkiksi tutkimuksen toistettavuuden kannalta. Vaikka otos on suuri, voi tutkimuksen luotettavuus ja toistettavuus heikentyä, jos

käytetään vain p-arvoja. P-arvojen tieteellinen merkitsevyys on vähentynyt huomattavasti viime vuosikymmenellä. P-arvot antavat kuitenkin vihjeitä tilastollisesta merkitsevyydestä (Halsey ym. 2015).

### 8.3 Spatiaalinen autokorrelaatio

Spatiaalisen autokorrelaation ydin on toisiaan olevien alueiden samankaltaisuus. Mallin residuaalien pitää olla alueellisesti riippumattomia toisistaan, jotta vältetään spatiaaliselta autokorrelaatiolta (Legendre 1993; Getis 2007; Hawkins ym. 2007). Autokorrelaatio aiheuttaa vaikeuksia tunnistettaessa vasteen ja selittävien muuttujien välisiä suhteita. Se haittaa ennusteita ja sitä havaitaan muun muassa biogeografisissa tutkimuksissa (Legendre 1993; Heikkinen ym. 2006). Spatiaalisen autokorrelaation esiintyvyyttä tarkistetaan yleensä mallin residuaalien avulla ja esimerkiksi Moran I -testillä, missä -1 tarkoittaa negatiivista korrelaatiota ja +1 positiivista. Spatiaalista autokorrelaatiota ei ole, kun arvot ovat lähellä nollaa (Heikkinen ym. 2006; Giraudoux 2017; Kosicki 2020).

## 9 Tulokset

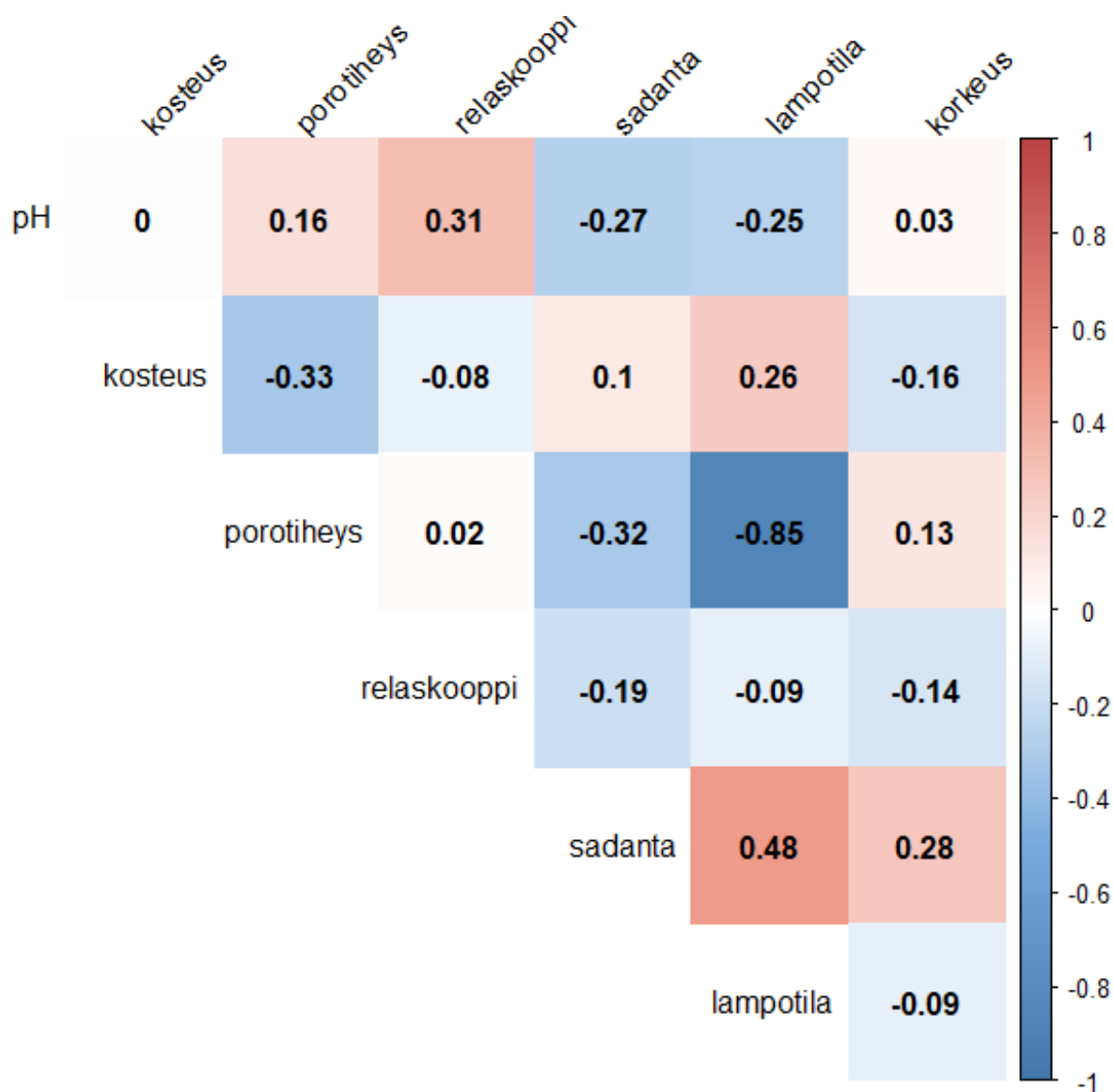
Taulukossa 4 on esitetty vastemuuttujan ja selittävien muuttujien yleisimpiä tunnuslukuja.

**Taulukko 4.** Aineiston yleisiä tunnuslukuja (minimi-, maksimi, keskiarvo, keskihajonta) tutkielmassa käytetyille muuttujille. Putkilokasvien korkeus on vastemuuttuja ja tarkoittaa putkilokasvien vegetatiivista korkeutta (cm). Selittäviä muuttujia ovat maaperän pH-arvo, porotiheys (poroja/km<sup>2</sup>) 20 vuoden keskiarvona koko poronhoitoalueelta, kosteusindeksi, relaskooppiluku (puuston pohjapinta-ala, joka kuvastaa puustolatvuksen peittävyyttä), ja sadannan (mm) ja maksimilämpötilojen (°C) keskiarvot kesäkuukausilta (kesä-, heinä-, elokuu).

Muuttuja	Minimi	Maksimi	Keskiarvo	Keskihajonta
Putkilokasvien korkeus	2,62	4,65	3,51	0,43
pH-arvo	3,81	7,06	5,28	0,61
Porotiheys	0,00	0,55	0,58	0,83
Kosteusindeksi	0,00	2,39	19,1	3,60
Sadanta	54,9	78,0	71,6	5,88
Lämpötila	16,3	19,8	18,8	0,99
Relaskooppiluku	0,00	55,0	24,0	9,92

Korrelaatiomatriisista ilmenee muuttujien väliset Spearmanin järjestyskorrelaatiokertoimet. Porotiheyden ja lämpötilan välillä on vahvaa negatiivista korrelaatiota (-0.85) (kuva 5). Lämpötila korreloi suhteellisen vahvasti sadannan kanssa. Multikollinearisuuden takia

lämpötila jätetään pois malleista. Porotiheys otetaan mallinnusvaiheeseen mukaan, koska se on tutkimusongelman kannalta keskeisempi ja kiinnostavampi selittävä muuttuja.



**Kuva 5.** Korrelaatiomatriisissa on jatkuvien muuttujien Spearmanin järjestyskorrelaatiokertoimet ( $p < 0,05$ ) merkitsevyydellä, mikä näkyy ruudun punaisena tai sinisenä värinä. Putkilokasvien korkeus on vastemuuttuja ja tarkoittaa putkilokasvien vegetatiivista korkeutta (cm). Selittäviä muuttujia ovat maaperän pH-arvo, porotiheys (poroja/km<sup>2</sup>) 20 vuoden keskiarvona koko poronhoitoalueelta, kosteusindeksi, relaskooppiluku (puuston pohjapinta-ala, joka kuvastaa puustolatituksen peittävyttä), ja sadannan (mm) ja maksimilämpötilojen (°C) keskiarvot kesäkuukausilta (kesä-, heinä-, elokuu).

Spatiaalinen klusterimuuttuja on onnistunut, kun sen virheet jakautuvat melko lineaarisesti normaalijakauman kanssa. Klusteri on tilastollisesti merkitsevä ( $p < 0,05$ ) (liite 2).

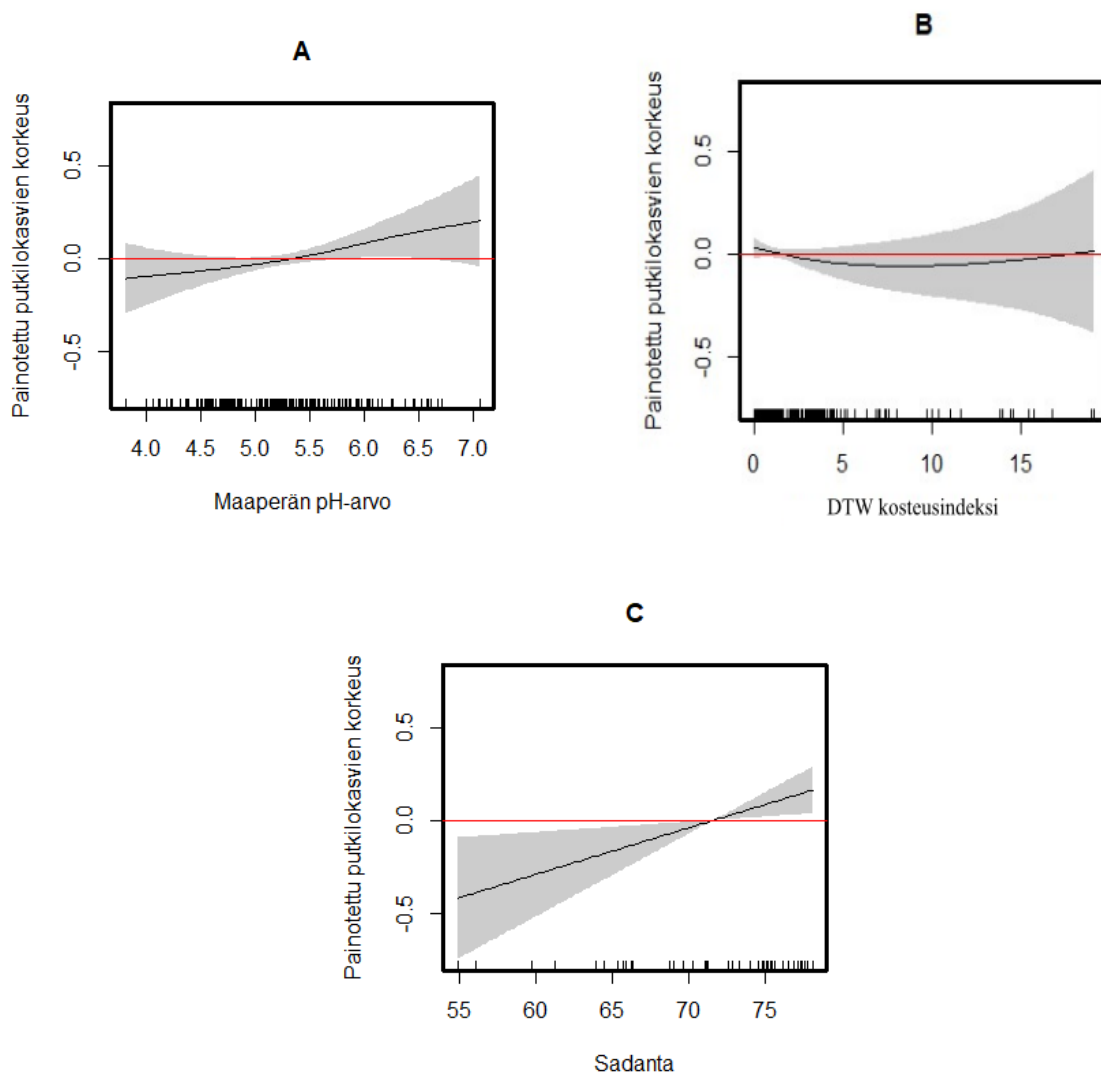
## 9.1 Yleistetty additiivinen malli

Monimuuttujamalliin otetaan kaikki muut selittävät muuttujat paitsi lämpötila, joka korreloi vahvasti porotiheyden ja sadannan kanssa (kuva 5). Monimuuttujamallin selitysaste on 44,9 prosenttia (liite 3). Maankäyttömuuttujia ovat porotiheys-, relaskooppiluku-, latvustopeittävyys- ja rakenne- ja toimintamuuttujat. Luonnollisia muuttujia ovat maaperän pH-arvo, kesäkuukausien sadanta, DTW-kosteusindeksi eli kosteus.

### *9.1.1 Luonnollisten tekijöiden vaikutus putkilokasvien korkeuteen*

Maaperän pH-arvon suhde putkilokasvien korkeuteen on melko epävarma luottamusrajojen ja p-arvon perusteella ( $p > 0,05$ ; liite 2). Todennäköinen, positiivinen ja lineaarinen suhde löytyy kuvan 5a:n perusteella. Maaperän pH-arvon kasvaessa putkilokasvien korkeus kasvaa todennäköisesti välillä 5–7, mutta  $pH < 5$  todennäköisesti laskee korkeutta. Putkilokasvien korkeus kasvaa ainakin 6,0 ja 6,5 välillä vaihteluvälillä 0,01–0,25 cm.

DTW-muuttuja ei vaikuttanut putkilokasvien korkeuteen ja suhde on todella epävarma (kuva 5b). Luottamusvälit vaihtelevat nolla-arvon molemmin puolin ja suhde ei ole tilastollisesti merkitsevä (0,49). Kuvan 5b perusteella on vaikea muodostaa muuttujien välille yhteyttä. Kuvan 5c mukaan sadannan suhde putkilokasvien korkeuteen on positiivinen ( $p = 0,011$ ), ja korkeus kasvaa sadannan ollessa todennäköisesti välillä 55–73 (mm). Epävarmuus kasvaa, kun lähestytään sadannan ääriarvoja.

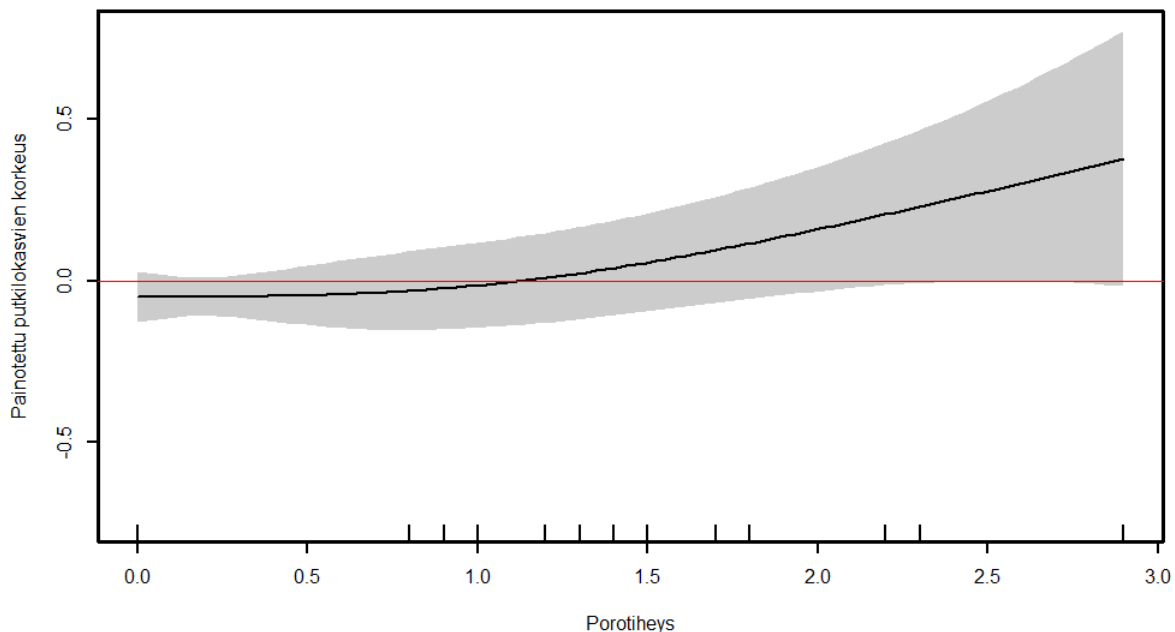


**Kuva 6.** GAM-vastekäyrät, missä A: maaperän pH-arvon vaikutus korkeuteen, B: kosteuden vaikutus putkilokasvien korkeuteen ja C: sadannan vaikutus putkilokasvien korkeuteen. Punainen apuviiva on nollakohta, katkoviivat ovat luottamusvälit ja kiinteä viiva on todennäköisin vaikutuksen kohta.

### 9.1.2 Maankäyttökijöiden vaikutus putkilokasvien korkeuteen

Porotiheyden suhde putkilokasvien korkeuteen on melko epävarma (kuva 7). Vastekäyrän perusteella havaitaan, että porotiheyden kasvaessa putkilokasvien korkeus kasvaa suurella todennäköisyydellä ja tilastollinen merkitsevyys on pientä ( $p > 0,05$ ) (liite 2). Korkeuden vaihteluväli on suuri ja porotiheyden vaikutusta kasvien korkeuteen on vaikea määrittää. Kun porotiheys on 2,5 poroa neliökilometrillä niin putkilokasvien korkeuden mahdollinen kasvu on 0,0–0,5 cm välillä.

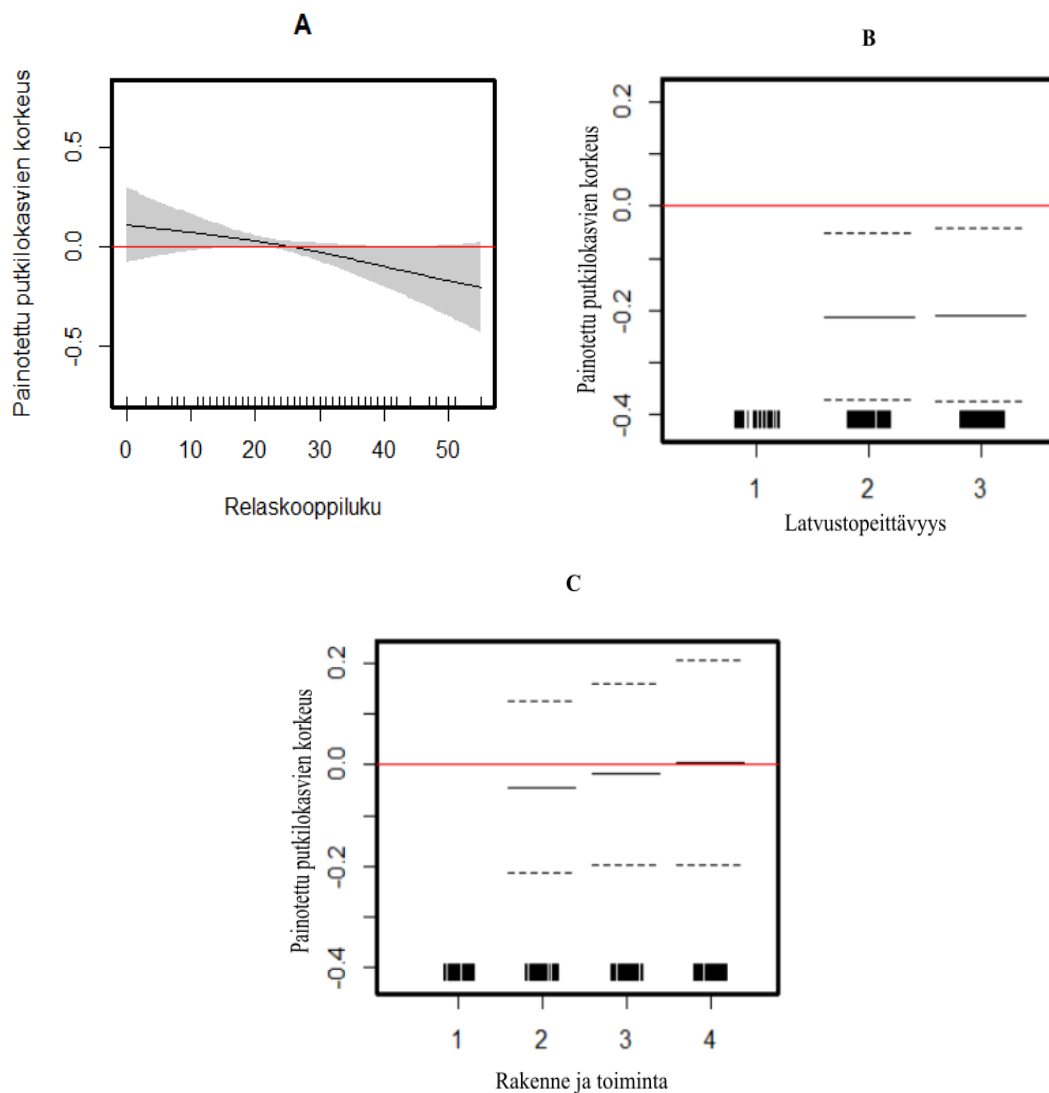




**Kuva 7.** GAM-vastekäyrä putkilokasvien korkeuden ja porotiheyden suhteen. Punainen apuviiva on nollakohta, katkoviivat ovat luottamusvälit ja kiinteä viiva on todennäköisin vaikutuksen kohta.

Kuvan 8a mukaan putkilokasvien korkeuden ja relaskooppiluvun suhde on negatiivinen ja lineaarinen. Tämä suhde on epävarma, koska luottamusvälit ovat suuret (kuva 8a). Esimerkiksi kun relaskooppiluku on 40 (m<sup>2</sup>/ha), niin putkilokasvien korkeus vaihtelee välillä 0 ja -0.2 cm. Tilastollista merkitsevyyttä ei ole ( $p > 0,05$ ) (liite 2). Kuvan 8b mukaan puuston latvustopeittävyuden kasvulla on selvä negatiivinen vaikutus putkilokasvien korkeuteen, kun latvustopeittävyys on 2 eli yli 33 %. Muuttujan luokkien ero kohdissa 2 ja 3 on pieni. Tulokset ovat tilastollisesti merkitseviä kohdissa 2 ( $p = 0,009$ ) ja 3 ( $p = 0,012$ ) (liite 2). Puustolatvuston tiheyttä indikoivien relaskooppiluku -ja latvuspeittävyysmuuttujien kasvaessa putkilokasvien korkeus laskee, eli on havaittavissa negatiivinen korrelaatio korkeuden suhteen (kuva 8a, b). Latvuspeittävyysmuuttuja on tilastollisesti merkittävämpi ja GAM-vastekäyrien mukaan luotettavampi (liite 2; kuva 8b).

Lehtokasvillisuuden tilaa kuvastavalla luokitellulla rakenne- ja toimintamuuttujalla ei ole selvää negatiivista tai positiivista yhteyttä putkilokasvien korkeuteen. Luottamusvälit ovat suuret, molemmilla puolilla nollakohtaa ja merkitsevyys on pientä (kuva 8c, liite 2). Muuttujan avulla ei voi tulkita yhteyttä vastemuuttujaan.



**Kuva 8.** GAM-vastekäyrät, missä A: relaskooppiluvun vaikutus putkilokasvien korkeuteen, B: latvuspeittävyysvaikutus putkilokasvien korkeuteen ja C: rakenteen ja toiminnan vaikutus putkilokasvien korkeuteen. Punainen apuviiva on nollakohta, katkoviivat ovat luottamusvälit ja kiinteä viiva on todennäköisin vaikutuksen kohta.

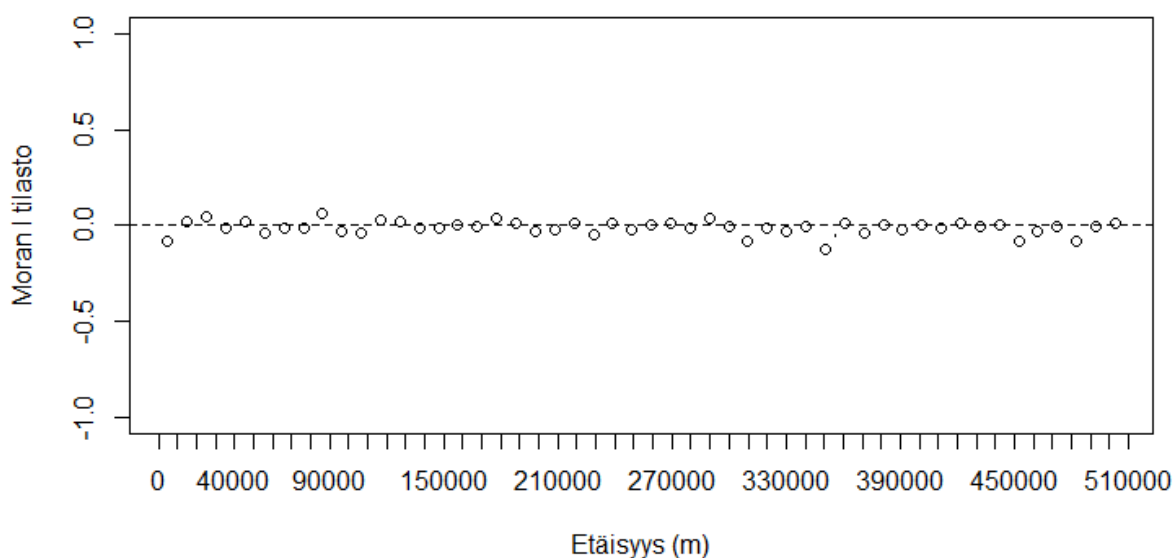
### 9.1.3 Monimuuttujamallin hyvyyden testaus

Monimuuttujamallin hyvyyden diagnoosin apuna on käytetty mallin residuaaleja eli jäännöstermejä. Residuaalien mukaan malli on tilastollisesti vakaa ja residuaalit ovat riippumattomia sekä toisistaan että selittävistä tekijöistä. Mallin residuaalit noudattavat melko hyvin normaalijakaumaa, sekä residuaalit ja odotetut arvot ovat melko tasan nollakohdan molemmin puolin (liitteet 4–7). GAM-mallin kantafunktioiden määrien muutoksilla ei ollut merkittävää vaikutusta muuttujien merkitsevyyksiin. Mallin vasteen ja selittävien muuttujien sovitusta on hyvä rajoitusmenetelmien *REML* ja pehmennysfunktioiden taipuisuuden rajoituksen avulla (*min.sp*).

Ennustuskykyyn ei tule suurta muutosta, kun mallia tarkastellaan GAM-mallien Akaiken informaatiokriteerillä eli AIC:llä. Kriteerin mukaan keskimääräinen maksimilämpötila ei tuo monimuuttujamalliin merkittävää lisäarvoa. Lopullinen malli selittää noin 45 prosenttia putkilokasvien korkeudesta (liite 3).

## 9.2 Spatiaalisen autokorrelaation testaus

Monimuuttujamallista on tarkasteltu spatiaalista autokorrelaatiota Moran I -indeksin kertoimien ja korrelogrammin avulla. Tarkastelun kohteena ovat monimuuttujamallin residuaalit ja putkilokasvien korkeustietojen koordinaattitieto. Spatiaalista autokorrelaatiota ei löytynyt Moran I-testillä.



**Kuva 9.** Moran I korrelogrammin avulla on tarkasteltu monimuuttujamallin residuaalien ja putkilokasvien korkeuden koordinaattitiedon ei ollut tilastollisesti merkitsevä spatiaalista autokorrelaatiota  $p=0,05$  rajalla.

## 10 Tulosten tarkastelu ja pohdinta

Tutkielman vasteen ja selittävien tekijöiden yhteydet osoittautuvat melko yhteneviksi teoreettisen viitekehyksen pohjalta tehdyn käsitemallin kanssa (kuva 2). Ekologisten ilmiöiden mallintaminen on haasteellista monimutkaisten yhteyksien takia (Guisan & Zimmermann 2000: 175–176). Vasteen ja selittävien muuttujien välisen yhteyden tarkastelu on mahdollista ilman suurempia vaikeuksia ja spatiaalisen autokorrelaation vaara on pieni. Residuaaleista ei löytynyt spatiaalista autokorrelaatiota, joten residuaalit ovat alueellisesti erilaisia. Näin ollen putkilokasvien korkeus ei ole alueellisesti korreloitunut eikä monimuuttujamalliin tule ylimääräistä kohinaa (kuva 9; Legendre 1993; Getis 2007; Hawkins ym. 2007). Putkilokasvien korkeuteen vaikuttavista ympäristötekijöistä osoittautuivat tärkeiksi latvustopeittavuus ja sadanta. Epävarmoiksi tekijöiksi osoittautuivat relaskooppiluku, porotiheys, lämpötila, rakenne ja toiminta, ja DTW kosteusindeksi.

### 10.1 Luonnolliset selittävät tekijät

Mallin luonnollisista selittävästä tekijöistä suurin osa vaikuttaa vasteeseen positiivisesti, mutta muuttujien vaikutuksen suunnassa ja merkitsevyydessä on epävarmuutta. Ilmastomuuttujista sadanta on mukana GAM-mallissa. Kesäkuukausien sadanta osoittautuu tilastollisesti merkittäväksi ja vaikutuksen suunta on positiivinen. Sadannan lisääntyessä putkilokasvien korkeus kasvaa ja suora vaikutus korkeuteen on nähtävissä (kuva 6c; liite 2). Samanlaisia tuloksia ovat saaneet muun muassa Perring ym. (2018). Sadanta ja lämpötila korreloivat suhteellisen vahvasti toistensa kanssa (kuva 5), ja lämpötila on yhteydessä putkilokasvien korkeuteen epäsuorasti sadannan kautta (Moles ym. 2014). Voidaan olettaa, että mitä etelämmäksi mennään, sitä korkeampia putkilokasveja esiintyy, sillä sadanta kasvaa ja lämpötila nousee.

Lämpötilan suoraa vaikutusta vastemuuttujaan ei huomioida, sillä lämpötila korreloi vahvasti porotiheyden kanssa. Lämpötilan epäsuora vaikutus kuitenkin huomioidaan vasteeseen ja muihin selittäviin muuttujiin. Vastoin aikaisempaa kirjallisuutta, poronhoito ei vaikuttanut putkilokasvien korkeuteen selvästi. Tämä voi johtua siitä, että sillä on korkea korrelaatio lämpötilan kanssa ja lämpötilalla on yleensä voimakas positiivinen korrelaatio kasvillisuuden korkeuteen (Moles ym. 2009; Fridley ym. 2016; Mao ym. 2019; Happonen ym. 2020b). Poistettaessa toinen katoaa myös korrelaatio, kuten voidaan huomata porotiheyden tapauksessa (kuva 7). Lisäksi lämpötilan yhteys putkilokasvien korkeuteen on epävarma, sillä puustolatvustopeittavuus puskuroi sitä tehokkaasti. Lämpötilalla on kuitenkin yhteyksiä moniin

muihin ympäristömuuttujiin (Moles ym. 2014; De Frenne ym. 2013). Lämpötila on voinut korreloitua leveyspiiriin mukaan, mikä aiheuttaa ongelmia tuloksien tarkastelussa ja voi aiheuttaa monimuuttujamalliin epämääräistä kohinaa (De Frenne ym. 2013; 2019). Maankäytön muutoksien vaikutukset putkilokasvien korkeuteen ovat selvempiä ja merkittävimpiä kuin lämpötilan (Tonteri ym. 2016; Danneyrolles ym. 2019).

Kosteusindeksi on epävarma selittävä muuttuja ja tilastollista merkitsevyyttä ei ole (kuva 6b; liite 2; Salmivaara 2020). DTW-muuttuja saattaa vaikuttaa suorasti tai epäsuorasti muihin muuttujiin, sillä topografia vaikuttaa epäsuorasti lukuisiin ympäristömuuttujiin kosteusolosuhteiden kautta (Kemppinen ym. 2019). Tulos on yllättävä tutkimusongelman kannalta, sillä teorian mukaan kosteus on tärkeä muuttuja ja vaikuttaa putkilokasvien korkeuteen (Moore 1991: 5, 11; Bruelheide ym. 2018; Kemppinen ym. 2019). DTW-aineiston keräyksessä on käytetty kaukokartoitusmenetelmiä, jotka lisäävät epävarmuutta ja sijaintivirheitä (Murphy ym. 2006, 2009). Esimerkiksi jotkin lehtokasvillisuusalat osuivat peruskallion päälle ja saivat todella vähäisiä kosteusarvoja, vaikka todellisuudessa lehtokasvillisuusala ei ollut samoissa koordinaateissa kuin DTW-kosteusindeksi.

DTW:tä ei ole käytetty aiemmin monimuuttujamallissa selittämään putkilokasvien korkeutta. Näin ollen tutkielman tulos on yllättävä, sillä DTW on osoittautunut monissa muissa kokoonpanoissa ja tutkimusongelmissa varteenotettavaksi kosteuden indikaattoriksi (Murphy ym. 2009; Ågren ym. 2014, 2015; Bartels ym. 2018; Lidberg ym. 2020). DTW-kosteusindeksin (2 m x 2 m) ja lehtokasvillisuusalan (5 m x 5 m) resoluutio ero selittää osittain virhettä, käytetyn resoluution ollessa liian tarkkaa. Lehtokasvillisuusaloille olisi pitänyt laskea oma DTW-kosteusindeksi käyttäen naapurisolujen keskiarvoja. Lisäksi DTW-indeksille ei olisi tarvinnut käyttää tiukkoja rajoitusmenetelmiä, jolloin indeksin arvot olisivat soveltuneet vastekäyrälle paremmin, ja olisi saatu varmempia tuloksia. Lisäksi kynnyсарvo on saattanut olla väärä ja kesäkuukaudet ovat voineet olla kuivempia kuin keskimäärin. Kynnyсарvoksi olisi voitu valita neljän hehtaarin sijaan 10 hehtaaria (Ågren ym. 2014, 2015). Kynnyсарvo 10 hehtaaria kuvastaa kuitenkin todella kuivia olosuhteita, ja optimaalisin kynnyсарvo saattaa olla jotain 4–10 hehtaarin väliltä. Tältä väliltä ei löydy valmiina kynnyсарvoa (Salmivaara 2020). DTW-indeksin taustalla voi olla joku muu merkittävä tekijä, joka määrittää muuttujan yhteyttä putkilokasvien korkeuteen. Tätä tekijää ei tutkimuskirjallisuuden tai tulosten perusteella löydy.

Ravinteiden saatavuutta monimuuttujamallissa kuvastaa maaperän pH-arvo. Sen kasvaessa putkilokasvien korkeus todennäköisesti kasvaa (kuva 6a). Monimuuttujamallin mukaan emäksisemmissä maaperissä on korkeampia kasveja ja aiemmissä tutkimuksissa on saatu samankaltaisia tuloksia (Maliniemi ym. 2019; Maes 2020). Mitä emäksisempi maaperä

on sitä suurempia ja korkeampia kasveja siellä kasvaa. Mielenkiintoinen ero löytyy eri biomien välillä. Tundra-alueilla maaperän pH-arvon vaikutus on ollut päinvastainen. Putkilokasvien vegetatiivinen korkeus laskee, kun maaperän pH-arvo nousee (Happonen 2020b: 32). Biomeja ei voi suoraa verrata toisiinsa, sillä ne ovat todella erilaisia ja ympäristötekijöillä on erilaisia yhteyksiä toisiinsa boreaalisella metsävyöhykkeellä. Maaperän pH-arvo vaikuttaa putkilokasvien korkeuteen riippuen siitä, millä biomilla koeala sijaitsee. Lisäksi valaistusolosuhteet ovat todella erilaiset biomien välillä esimerkiksi säteilyn määrä vaihtelee (Bjorkman 2018a; De Frenne ym. 2019; Happonen 2020b: 31).

## 10.2 Maankäytön vaikutus putkilokasvien korkeuteen

Maankäyttömuuttujia on monimuuttujamallissa neljä, joista suurimmalla osalla on epäsuora vaikutus putkilokasvien korkeuteen. Happonen ym. (2020a) mukaan porotiheydellä on todennäköinen negatiivinen yhteys putkilokasvien korkeuteen. Oli yllättävää, että tässä tutkielmassa ei havaittu selvää porotiheyden vaikutusta kasvien korkeuteen. Teoreettisen viitekehysten mukaan porotiheyden kasvu laskee putkilokasvien korkeutta ja biomassaa (Olofsson ym. 2010; Happonen ym. 2020a), mutta tämän tutkielman tulokset ovat toisenlaisia, joskin epävarmoja. Yleensä porot syövät korkeat putkilokasvit, mikä laskee putkilokasvien korkeutta (Bråthenin & Oksasen 2001; Kaarlejärvi ym. 2017; Sundqvist ym. 2019). Havaintoaineiston keräyksen yhteydessä huomattiin saman suuntaisia tuloksia, sillä monilta aloilta oli syöty korkeat ravintokasvit. Esimerkiksi pohjansinivaltti (*Cicerbita alpina*) oli maistunut hyvin poroille. Porolaidunnus on voinut olla valikoivaa, mikä vaikuttaa tulosten luotettavuuteen. Porot syövät yleensä valikoiden putkilokasveja, mikä voi haitata tulosten tulkintaa.

Tutkielman lehtokasvillisuusaineisto on kerätty maantieteellisesti laajalta alueelta. Alat ovat sijainniltaan sekä poronhoitoalueelta että sen ulkopuolelta, mikä aiheuttaa tuloksiin virhettä. Lisäksi porotiheysmuuttuja saa paljon nolla-arvoja niillä alueilla, jotka eivät ole poronhoitoaluetta. Tämä tuo virhettä porotiheyden ja putkilokasvien korkeuden yhteyden tulkintaan. Jos porotiheys on suurta ja samoilla kesälaitumilla, vaikuttaa tämä koko ekosysteemiin muuttaen sen rakennetta. Esimerkiksi latvustopeittävyyden muutoksia voi esiintyä, kuten kuusettumista, kun porot estävät lehtipuiden taimien kasvua (Hotanen ym. 2018: 66). Tämä johtaa maaperän ravinteiden ja valaistusolosuhteiden muutoksiin (Niemelä 2015: 206; De Frenne 2019), ja lopulta lehtokasvillisuus voi hävitä alueelta.

Puuston latvustopeittävyyttä indikoiva relaskooppilukumuuttuja on objektiivisempi kuin latvustopeittävyydsmuuttuja, sillä relaskooppilukumuuttuja on suuremmalta pinta-alalta.

Latvusteittävyysmuuttujan pinta-ala on 10 m x 10 m. Teoria tukee analyysien tuloksia metsänhoidon intensiteetistä. Intensiteetin kasvaessa putkilokasvien korkeus kasvaa, sillä esimerkiksi auringonvalo lisääntyy kenttäkerroksessa. Auringonvalo on yleensä vähäistä luonnontilaisissa lehtometsissä ja se onkin avaintekijä putkilokasvien korkeuden määrittäjänä (Tonteri ym. 2016; Valladares ym. 2016; Happonen ym. 2020a). Lehtometsän aluskasvillisuus on riippuvainen puustolatvuston koostumuksesta ja rakenteesta (Maes ym. 2020). Puustolatvuston poistaminen kasvattaa putkilokasvien korkeutta erityisesti ruohovartisten kasvien keskuudessa, kun valon määrä lisääntyy (Blondeel ym. 2020). Tutkielman tuloksista ei selviä, mitkä kasviyhteisön lajiryhmistä muuttuvat auringonvalon suhteen ja siihen tarvitaan erilaista tutkimusasetelmaa.

Metsänhoidolla on tulosten ja teoreettisen viitekehyksen mukaan selviä vaikutuksia putkilokasvien korkeuteen. Avohakkuun yhteydessä valaistusolosuhteet lisääntyvät ja puustolatvuston puskuroiva vaikutus lämpötilaan ja auringonvaloon häviää (Vanha-Majamaa ym. 2017; De Frenne ym. 2019), mikä kasvattaa putkilokasvien korkeutta ja muuttaa lajistoa (Tonteri ym. 2016; Happonen ym. 2020a). Lisäksi talousmetsät voivat olla varjoisampia kuin luonnontilaiset metsät, esimerkiksi hakkuukierron aikana luonnollista aukkodynamiikkaa ei ole. Vasta päätehakkuun yhteydessä suurin osa latvustopeitosta häviää ja metsään muodostuu suuria aukkoja.

Hakkuun yhteydessä latvusteittävyys pienentyy, mikä vaikuttaa ilmankosteuden määrään. Sen häiriintyminen aiheuttaa kosteusolosuhteissa muutoksia ja lopulta voi vaikuttaa putkilokasviyhteisön selviytymiseen ja korkeuteen (De Frenne ym. 2013; George & Bazzaz 2014: 342). Kun hakkuuintensiteetti on suurta havumetsäaloilla, niin putkilokasviyhteisö muuttuu enemmän valoa vaativaksi ja matalaa maaperän pH-arvoa kestäväksi. Ilmaston lämpenemisen vaikutukset pääsevät muokkaamaan aluskasvillisuutta ja lehdolle epätyypilliset lajit pääsevät runsastumaan, mitkä voivat olla korkeampia kuin tyypilliset vaateliaat lehtolajit (De Frenne ym. 2013; Verstraeten ym. 2013). Tämän kaltaista kehitystä oli nähtävissä havaintoaineiston keruun yhteydessä. Esimerkiksi jotkin lehtoalat olivat todella heinittyneitä. Heinittyminen voi olla seurausta pitkään jatkuneesta karjanhoidosta, joka kyseisillä aloilla oli kuitenkin jo loppunut.

Lehtokasvillisuuden tilaa kuvastavan rakenne- ja toimintamuuttujan yhteyttä ei havaita. Toisaalta teoreettisen viitekehyksen pohjalta lehtokasvillisuuden laatu vaikuttaa epäsuorasti aluskasvillisuuskerrokseen ja putkilokasvien korkeuteen, kuten latvusteittävyuden tai maaperän maannoksen ja pH-arvon kautta. Lehdolle tyypillinen

rakenne ja toiminta ovat tärkeitä vaateliaan lehtoyhteisön selviytymiselle ja elinvoimalle (Kouki ym. 2018a: 180, De Frenne ym. 2019, Maes ym. 2020).

### 10.3 Putkilokasvien korkeuden avulla tietoja elinympäristöstä

Toiminnallisilla ominaisuuksilla tutkitaan esimerkiksi putkilokasviyhteisön häiriöiden suuruutta, tilaa ja vaikutuksia. Niillä saa tietoja vallitsevasta elinympäristöstä ja tutkielman tulokset ovat samansuuntaisia aikaisemman kirjallisuuden kanssa. Putkilokasvien korkeus määrittää kyvyn kilpailla auringonvalosta. Se on käyttökelpoinen toiminnallinen ominaisuus, joka muuttuu nopeasti muuttuvien ympäristöolosuhteiden mukaan (Violle ym. 2007; Díaz ym. 2016). Putkilokasvien vegetatiiviseen korkeuteen vaikuttavat monet luonnolliset ja maankäytölliset tekijät, joiden kautta saadaan selvyyttä elinympäristön mahdollisista häiriöistä. Putkilokasvien korkeuden avulla voidaan saada ymmärrystä globaaleista muutoksista kuten ilmaston lämpenemistä (Perring ym. 2018; Happonen 2020b). Ihmisten hyvinvointi pohjautuuakin pitkälti toimiviin ekosysteemeihin ja niissä tapahtuvien häiriöiden havaitseminen on välttämätöntä.

Tutkielmassa ei ole huomioitu aikaa, jonka avulla saadaan vertailukelpoisempia tuloksia. Yhtenä paradigmana voidaan pitää ajallista vertailua ja tätä kenttää on alettu tutkia yhä enemmän (esimerkiksi Díaz ym. 2016; Happonen ym. 2020a). Tutkielman tavoitteiden täyttämiseksi aika ei ole kuitenkaan välttämätön ja muuttujien välille löydetään yhteyksiä tutkielman aineiston ja menetelmien avulla.

### 10.4 Ilmastollinen epävarmuus putkilokasviyhteisöissä

Maailmanlaajuisen ilmastonmuutoksen vaikutuksia on havaittavissa Pohjois-Suomessa. Boreaalisen metsävyöhykkeen lämpötilojen ja sadannan uskotaan kasvavan myös tulevaisuudessa (IPCC 2019). Tutkielman tulosten mukaan sadannan lisääntyminen kasvattaa putkilokasvien korkeutta, ja näin ollen voidaan olettaa putkilokasvien korkeuden kasvua tulevaisuudessa (kuva 6c). Jossain vaiheessa putkilokasvien fysiologiset ja morfologiset rajoitteet ovat korkeuskasvun esteenä. Kivisen ym. (2017) mukaan sääilmiöiden poikkeukselliset ajankohdat ovat lisääntyneet Suomessa: esimerkiksi sateisuus lisääntyy keväällä ja syksyllä, ja talvet ovat leudompia. Nämä tekijät voivat kasvattaa putkilokasvien korkeutta ja muuttaa yhteisöjen rakennetta ja toimintaa arvaamattomaan suuntaan. Toisaalta makroilmaston ympäristötekijät eivät välttämättä vaikuta toiminnallisiin ominaisuuksiin niin kuin on odotettu. Sen sijaan paikallisen tason häiriöt kuten maaperän olosuhteet ja maankäyttötekijät ovat merkittäviä (Bruelheide ym. 2018; Danneyrolles ym. 2019; Maes ym.



2020). Ilmaston lämpenemisen vaikutukset pidentävät kasvukautta ja edistävät vaateliaampien putkilokasvilajien kasvua (Fridley ym. 2016).

Lehtokasvillisuuden olemassaolo on riippuvaista sille suotuisista ympäristötekijöistä. Tällainen mikroympäristötekijä on esimerkiksi latvustopeittavuus, joka saa aikaan optimaalisen ilmankosteuden ja lämpötilan (De Frenne ym. 2013; 2019). Ilman tiheää puustolatvustoa ilmaston lämpeneminen nopeuttaa putkilokasvien kasvua ja lämpöä kestävätkasvilajit voivat yleistyä putkilokasviyhteisöissä. Ilmiö alkaa, kun tuottavuus ja lämpötila ovat kasvaneet kasviyhteisössä muuttuneiden valaistusolosuhteiden ansiosta (De Frenne ym. 2013; Fridley ym. 2016).

Entä pilvisyyden mahdollinen lisääntyminen Pohjois-Suomessa, miten se vaikuttaa putkilokasvien korkeuteen? Pilvisuus vaikuttaa auringonsäteilyn määrään ja muuttaa ilman lämpötiloja (Guisan & Zimmermann 2000: 152; Seddon ym. 2016; Happonen ym. 2020b: 36). Pilvisyyden mahdollinen lisääntyminen saattaa laskea putkilokasvien korkeutta tai ainakin hidastaa kasvua, kun auringonvalon määrä muuttuu. Tarvitaan pitkäaikaistutkimusta siitä, miten pilvisyyden muutokset vaikuttavat ekosysteemeihin.

Monien putkilokasvilajien leviämisalueiden on osoitettu siirtyvän pohjoisemmaksi (Crawford 2008; McKenney ym. 2011). Lehtokasvillisuusalojen siirtyminen uusille alueille on kuitenkin epätodennäköistä, sillä Pohjois-Suomen lehtokasvillisuus korreloi vahvasti emäksisen peruskallion ja ravinteikkaan maaperän kanssa (Maliniemi ym. 2019). Näin ollen vaateliass lehtokasvillisuus ei kykene levittäytymään uusille alueille, jos alueilla ei ole lehtokasvillisuudelle tyypillisiä ympäristöolosuhteita. Toisaalta ravinteikkaalla maaperällä sijaitsevien vanhojen peltojen metsittäminen avaa uusia elinympäristöjä lehtokasvillisuudelle, mikä voi helpottaa kasvillisuuden leviämistä.

### 10.5 Suojelulla vaalitaan elollisen luonnon monimuotoisuutta

Pohjois-Suomen lehdot ovat saarina kangasmetsissä. Lehtometsissä elää noin puolet Suomen uhanalaisia metsäkasvilajeista (Kouki & ym. 2018a: 189, 194; Hyvärinen ym. 2019). Monien tutkimusten mukaan maankäyttökijät kuten metsänhoito häiritsevät ja voivat lopulta estää luontaisen lehtokasvillisuuden selviytymisen (Tonteri ym. 2016; Bruelheide ym. 2018). Esimerkiksi avohakkuiden lisääntyminen lisää lehtokasvillisuuden häviämistä, kun tyypillinen lehdon rakenne ja toiminta häiriintyy (Vanha-Majamaa ym. 2017; Kouki ym. 2018a: 173, 180–181). Lehtokasviyhteisöissä elää laaja joukko spesialisteja ja vaateliaita kasvilajeja, jotka reagoivat ympäristön häiriöihin herkästi. Näin ollen muutokset latvustopeitteessä aiheuttavat kasviyhteisön rakenteen muuntumista (Valta & Rautio 1990; Hotanen ym. 2018: 65). Toisaalta,

jos siirrytään avohakkuista kohti jatkuvan kasvatuksen metodeja, voidaan ylläpitää suurempaa lajien monimuotoisuutta (Valkonen 2020). Jatkuvan kasvatuksen avulla lehdot toipuvat häiriöistä paremmin ja monimuotoisuus säilyy.

Metsänhoitotyylin muutos on ensiaskel kohti kestävä metsähoitoa, mutta tutkimusta tarvitaan vielä tältä saralta. Suomen metsälaissa on säädetty ja määritelty lehtometsien suojelun tarve, joka on korkea. Eräs tärkein tavoite on luonnon monimuotoisuuden ylläpitäminen (ML = Metsälaki 3:10.3 §). Lehtometsiä harvemmin on metsänhoidon piirissä ja hakkuupaineen alla. Toisaalta metsänhoidon piirissä on Pohjois-Suomen pinta-alasta 95 prosenttia (Ruoka- ja luonnonvaratilasto 2020: 43, 46). Suojelun piiriin mahtuu varmasti lisää arvokkaita lehtokasvillisuusalueita. Havaintoaineiston keruun yhteydessä huomattiin, että arvokkaita lehtometsiä ei ollut suojelun piirissä ja alueella oli nähtävissä selviä metsänhoidon toimenpiteitä ja kasviyhteisön rakenteen muutoksia, kuten puuston latvustopeittävyyden vähentymistä ja heinittymistä.

Boreaalisten lehtometsien varjoisissa elinympäristöissä putkilokasvien kasvu on suhteellisen hidasta, ja kasvit voivat jäädä raskaan laidunnuksen jälkeen pitkään pienikasvuisiksi ja niiden lisääntymiskyky laskee (Waller 2014: 370–371 & 374; Robert & Gilliam 2014: 327; Niemelä 2015: 204). Poroahoitoalueella porot tuovat toisen uhan arvokkaalle lehtokasvillisuudelle, jota tulee tarkastella suojelun näkökulmasta. Porojen pääsyä lehtokasvillisuusaloille on vaikea rajoittaa, sillä ne liikkuvat vapaasti luonnossa ja niiden kesälaitumet voivat olla lehtometsien alueella, mistä löytyy arvokkaita ravintokasveja. Porolaidunnuksen vaikutus on riippuvainen erityisesti niiden tiheydestä ja tutkielman tulosten perusteella porotiheyden kasvaessa putkilokasvien korkeus kasvaa, mikä voi antaa viitteitä ravinteiden kierron lisääntymisestä ja lajistollisesta muuntumisesta kohti heinävaltaisempaa yhteisöä (Eskelinen & Oksanen 2006; Olofsson ym. 2010; Waller 2014: 370, 378). Toisaalta toisten tutkimuksen mukaan porojen laidunnus laskee kasviyhteisöjen tai putkilokasvilajien (kuten nurmiröllin, *Agrostis capillaris*) korkeutta kesälaitumilla (Bråthen & Oksanen 2001; Kaarlejärvi 2015, 2017; Happonen ym. 2020a). Porotiheyden suhdetta putkilokasvien vegetatiiviseen korkeuteen on vaikea määrittää tulosten perusteella, koska ei ole tehty ajallista tarkastelua, minkä takia ei nähdä esimerkiksi lehtokasvillisuuden rakenteen ja lajiston pitkäaikaismuutoksia.

Maankäyttökijät vaikuttavat sekä paikallisella että alueellisella mittakaavalla enemmän kuin ilmastolliset tekijät (Bruehlheide ym. 2018). Tämän ilmiön ymmärtäminen auttaa suojelemaan arvokkaita lehtokasviyhteisöjä ja lukuisia putkilokasvilajeja, sekä samalla turvaa ja lisää ihmisten hyvinvointia. Tutkielman tulosten perusteella luonnolliset tekijät vaikuttavat

putkilokasviyhteisöihin, mutta niitä on vaikeampi ottaa suojelussa huomioon kuin maankäyttökäytöitä. Maankäytöllä ja poliittisella päätöksenteolla on kauaskantoiset vaikutukset lehtometsien suojelussa ja elollisen luonnon monimuotoisuuden lisääntymisessä (De Frenne ym. 2019). Tutkielman tuloksien mukaan lehtokasvillisuuteen vaikuttavat epäsuorasti maankäyttökäytäjät, joten lehtoihin liittyvä lainsäädäntö on tarpeen, mikä edesauttaa monimuotoisuuden lisääntymistä ja vaalimista, sekä estää esimerkiksi luontokatoa.

## 10.6 Virhelähteet

Havaintoaineiston keräämisen yhteydessä on saatettu tehdä määritys- ja arviointivirheitä, esimerkiksi kasvilajien ja relaskooppilukujen suhteen. Lehtokasvillisuusaloilla putkilokasvien määrät ovat paikoin suuria, joten jotkin lajit ovat jääneet huomioitta. Virheet ovat systemaattisia, sillä alkuun aineistoa kerättiin kaikkien tutkijoiden kesken, jolloin esimerkiksi lehtokasvillisuusalan prosentuaaliset peittävyudet ovat mahdollisimman yhteneviä. Kukaan tutkijoista ei määrittänyt aloja yksin, vaan aina vähintään kahden hengen ryhmässä. Määritysvirhettä laskivat tutkijoiden vankka putkilokasviosaaminen ja huolellisuus, mutta kaikkia virheitä on vaikea poistaa.

Multikollinearisuutta esiintyy aineistossa, mikä on yleinen ongelma, kun käytetään havaintoaineistoja. Multikollinearisuuden tiedostaminen on ensiarvoisen tärkeää, ettei monimuuttujamalleihin tule turhaan virhettä ja epämääräistä kohinaa (Graham 2003; Heikkinen ym. 2006: 764). Havaintoaineiston ja monimuuttujamallin avulla ei pääsääntöisesti voida tarkastella syy-seuraussuhdetta, sillä ekologiset systeemit ovat todella monimutkaisia ja yhteyksiä muuttujien välillä on paljon ja niitä voi olla vaikea havaita. Analyysistä puuttuu joitakin tekijöitä, joiden poissaolo aiheuttaa tuloksiin harhaa ja kaikkia aineistoja ei mitattu täydellisesti (Shipley 1999; Guisan & Zimmermann 2000: 176). Spatiaalinen klusteri kuitenkin korjaa tuloksista tätä harhaa ja tuo vakautta malliin (Murtagh & Legendre 2014). Teoriakirjallisuuden avulla on tehty käsitteellinen malli, jolla pystytään havainnoimaan paremmin monimutkaisia yhteyksiä. Esimerkiksi DAGitty 3.0 v -ohjelman avulla pystytään helposti luomaan käsitteellisen mallin (Graham 2003; Textor 2020).

Ääriarvot tuovat virhettä tuloksiin, mutta virhe on vähäistä riittävän havaintoaineiston koon ansiosta (Heikkinen ym. 2006: 764). Poikkeamien poistaminen on suotavaa ja näin voidaan parantaa mallin sovitusta (Guisan & Zimmermann 2000: 169). Residuaalien mukaan monimuuttujamalli on kuitenkin hyvin sovittunut aineistoon ja rajoitusmenetelmät ovat toimineet hyvin (Wood 2021: 58–59). DTW-kosteusindeksiaineiston ja lehtokasvillisuuden GPS-koordinaattitieto ei kohdannut aina. DTW-kosteusindeksin arvot ovat välillä todella

suuria. Ilmakuvien tarkastelun avulla pisteet osuvat välillä keskelle paljasta kallionpintaa. Tämä aiheuttaa suuria ääriarvoja esimerkiksi ja virhettä DTW-aineistoon. Toisaalta ääriarvoja on vähän ja aineiston koko on riittävä löytämään muuttujien välille yhteyksiä (Shipley 1999).

## 11 Johtopäätökset

Tutkielman keskeisimpänä tavoitteena on: tutkia ympäristötekijöiden yhteyksiä putkilokasvien vegetatiiviseen korkeuteen Pohjois-Suomen lehtokasvillisuusalueilla, ja onko maankäyttökijöillä ja luonnollisilla tekijöillä epäsuoraa ja/tai suoraa vaikutusta putkilokasvien korkeuteen. Ympäristötekijöillä kuten sadannalla tai latvustopeittävyydellä on selviä vaikutuksia putkilokasvien vegetatiiviseen korkeuteen. Tulosten perusteella on osoitettu, että ympäristön tilasta saadaan tietoja toiminnallisen ominaisuuden avulla. Putkilokasvien korkeuden avulla pystytään seuraamaan elollisen luonnon monimuotoisuuden tilaa. Tilan seuraaminen on tarkempaa, kun on kerätty havaintoaineistoa, jolloin saadaan paikallisen tason vaihtelu esille helpommin kuin kaukokartoitusmenetelmillä.

Ensimmäisenä tutkimuskysymyksenä on *Miten maankäyttökijöiden (porolaidunnus ja metsänhoito) vaikuttavat putkilokasvien vegetatiiviseen korkeuteen Pohjois-Suomen lehtometsissä?* Tulosten perusteella maankäyttökijöillä on sekä positiivista että negatiivista vaikutusta putkilokasvien korkeuteen. Puustolatvuston tiheyden kasvu laskee putkilokasvien korkeutta. Latvustotiheyttä indikoivista muuttujista latvustopeittävyydsmuuttuja on tulosten perusteella tilastollisesti merkitsevämpi ja tuloksellisesti selkeämpi kuin relaskoopilukumuuttuja. Lehtokasvillisuuden tilaa kuvastava rakenne- ja toimintamuuttuja on epävarma muuttuja, eikä sen yhteyttä putkilokasvien korkeuteen voi määrittää tulosten perusteella. Poroahoitoa indikoivan porotiheyden yhteys putkilokasvien korkeuteen on epävarma.

Toinen tutkimuskysymys on: *Miten luonnolliset tekijät (sadanta, lämpötila, maaperän pH-arvo ja kosteus) vaikuttavat putkilokasvien vegetatiiviseen korkeuteen Pohjois-Suomen lehtometsissä?* Luonnollisilla tekijöillä on epäselvä yhteys putkilokasvien korkeuteen. Ilmastollisista tekijöistä sadanta on hyvä korkeuden selittäjä, kun taas lämpötilaa jätettiin mallinnuksesta pois, koska se korreloi vahvasti muiden muuttujien kanssa. Lämpötilalla on sadantaan kuitenkin vahva korrelaatio. Kosteutta kuvastava DTW-kosteusindeksi osoittautuu sopimattomaksi muuttujaksi monimuuttujamalliin. Maaperän pH-arvon vaikutus korkeuteen on epävarma.

Putkilokasvien vegetatiivisen korkeuden avulla saadaan tietoja ympäristön tilasta. Mielenkiintoinen mahdollisuus on lisätä monimuuttujamalliin geologista monimuotoisuutta

kuvastava geodiversiteetti. Geodiversiteetin huomioimisen avulla saadaan lisätietoa esimerkiksi maa- ja kallioperästä sekä vesistöistä. GAM-monimuuttujamalleihin voidaan ottaa mukaan muita putkilokasvien toiminnallisia ominaisuuksia, kuten lehtien kuiva-ainepitoisuus (LMDC = *leaf dry matter content*) ja erityinen lehtien pinta-ala (SLA = *specific leaf area*), joilla saadaan laajemmin tietoja ympäristön tilasta ja monimuotoisuudesta. Tutkimalla lisää toiminnallisia ominaisuuksia voidaan saada arvokkaita tietoja globaaleista ilmiöistä kuten ekosysteemien muutoksista. Alueellisella ja paikallisella tasolla tutkimusta tarvitaan lajinsisäisen vaihtelun seurantaan, sillä lajinsisäinen vaihtelu on merkittävässä roolissa ekosysteemeissä ja ympäristön tilan arvioimisessa.

## 12 Lähdeluettelo

- Abatzoglou, J., Dobrowski, S., Parks, S. & Hegewisch, K. (2018). TerraClimate, a high-resolution global dataset of monthly climate and climatic water balance from 1958–2015. *Scientific Data* 5, 170191. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.191>
- Ahti, T., Hämet -Ahti, L. & Jalas, J. (1968). Vegetation zones and their sections in northwestern Europe. *Annales Botanici Fennici* 5: 169–211.
- Anderson, W. (2014). Interactions of Nutrient Effects with Other Biotic Factors in the Herbaceous Layer. Teoksessa: Gilliam, F. (toim.) *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*. 2. p. Oxford University Press, New York
- Baeten L., Vanhellemont M., De Frenne P., De Schrijver A., Hermy M. & Verheyen, K. (2010) Plasticity in response to phosphorus and light availability in four forest herbs. *Oecologia* 163, 1021–1032. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1599-z>
- Bartels, S. F., Caners, R. T., Ogilvie, J., White, B. & Macdonald, S. E. (2018). Relating Bryophyte Assemblages to a Remotely Sensed Depth-to-Water Index in Boreal Forests. *Frontiers in Plant Science* 9, 1–11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00858>
- Beatty, S. (2014). Habitat Heterogeneity and Maintenance of Species in Understory Communities. Teoksessa: Gilliam, F. (toim.) *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*. 2. p. Oxford University Press, New York
- Beck, H., Zimmermann, N., McVicar, T., Vergopolan, N., Berg, A. & Wood, E. (2018). Present and future Köppen-Geiger climate classification maps at 1-km resolution. *Scientific Data* 5, 180214. <https://doi.org/10.1038/sdata.2018.214>
- Bernes, C., Bråthen, K. A., Forbes, B. C., Speed, J. D. M. & Moen, J. (2015). What are the impacts of reindeer/caribou (*Rangifer tarandus* L.) on arctic and alpine vegetation? A systematic review. *Environmental Evidence* 4: 4. DOI 10.1186/s13750-014-0030-3
- Bjorkman, A., Myers-Smith, I., Elmendorf, S., Normand, S., Rüger, N., Beck, P., ... Forbes, C. (2018a). Plant functional trait change across a warming tundra biome. *Nature* 562, 57–62. doi:10.1038/s41586-018-0563-7
- Bjorkman, A., Myers-Smith, I., Elmendorf, S., Normand, S., Haydn, J., Alatalo, J.,... & Zamin, T. (2018b). Tundra Trait Team: A database of plant traits spanning the tundra biome. *Global Ecology and Biogeography* 27, 1402–1411. <https://doi.org/10.1111/geb.12821>
- Blondeel, H., Perring, MP., Depauw, L, Lombaerde, E., Landuyt, D., De Frenne, P. & Verheyen, K. (2020). Light and warming drive forest understorey community development in different environments. *Global Change Biology* 26: 1681– 1696. <https://doi.org/10.1111/gcb.14955>

- Brandt, J.P., Flannigan, M.D., Maynard, D.G., Thompson, I.D. & Volney, W.J.A. (2013). An introduction to Canada's boreal zone: Ecosystem processes, health, sustainability, and environmental issues. *Environmental Reviews* 21 (4), 207–226. [dx.doi.org/10.1139/er-2013-0040](https://doi.org/10.1139/er-2013-0040)
- Bruehlheide, H., Dengler, J., Purschke, O., Lenoir, J., Jiménez-Alfaro, B., Hennekens, S. M.,... & Jandt, U. (2018). Global trait-environment relationships of plant communities. *Nature Ecology & Evolution* 2(12), 1906–1917. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0699-8>
- Bråthen, K. A. & Oksanen, J. (2001). Reindeer reduce biomass of preferred plant species. *Journal of Vegetation Science* 12(4): 473–480. <https://doi.org/10.2307/3236999>
- Burn, D. (1990). Evaluation of regional flood frequency analysis with a Region of Influence approach. *Water Resource Research* 26 (10), 2257–2265. <https://doi.org/10.1029/WR026i010p02257>.
- Carson, W., Royo, A. & Peterson, C. (2014). A Pox on Our Land: A Case Study of Chronic Deer Overbrowsing throughout the Allegheny National Forest Region of Pennsylvania. Teoksessa: Gilliam, F. (toim.) *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*. 2. p. Oxford University Press, New York
- Cheung, M. W.-L. (2013). Implementing restricted maximum likelihood estimation in structural equation models. *Structural Equation Modeling* 20(1), 157–167. <https://doi.org/10.1080/10705511.2013.742404>
- Crawford, R. M. M. (2008). *Plants at the margin, ecological limit and climate change*. Cambridge university press, Cambridge.
- Danneyrolles, V., Dupuis, S., Fortin, G., Leroyer, M., de Römer, A., Terrail, R.,... & Arseneault, D. (2019). Stronger influence of anthropogenic disturbance than climate change on century-scale compositional changes in northern forests. *Nature Communications* 10 (1), 1265. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-09265-z>
- De Frenne, P., Baeten, L., Graae, B., Brunet, J., Wulf, M., Orczewska, A.,... & Verheyen, K. (2010). Interregional variation in the floristic recovery of post-agricultural forests. *Journal Ecology* 99(2):600–609. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01768.x>
- De Frenne, P., Rodriguez-Sanchez, F., Coomes, D. A., Baeten, L., Verstraeten, G., Vellend, M.,... & Verheyen, K. (2013). Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110(46), 18561–18565. <https://doi.org/10.1073/pnas.1311190110>
- De Frenne P., Rodriguez-sanchez F., De Schrijver A., Coomes D.A., Hermy M., Vangansbeke P. & Verheyen K. (2015). Light accelerates plant responses to warming. *Nature Plants* 1, 15110. <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.110>.

- De Frenne, P., Zellweger, F., Rodríguez-Sánchez, F., Scheffers, B. R., Hylander, K., Luoto, M.,... & Lenoir, J. (2019). Global buffering of temperatures under forest canopies. *Nature Ecology & Evolution* 3 (5), 744–749. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0842-1>
- Depauw, L., Perring, M., Landuyt, D., Maes, S., Blondeel, H., Lombaerde, E.,... & Verheyen, K. (2020). Light availability and land-use history drive biodiversity and functional changes in forest herb layer communities. *Journal of Ecology* 108, 4, 1411–1425. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13339>
- Díaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S. U. E., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D. G.,... & Campbell, B. D. (2007). Plant trait responses to grazing — a global synthesis. *Global Change Biology* 13(2), 313–341. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01288.x>
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H. C., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S.,... & Gorné, L. D. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529, 167–171. <https://doi.org/10.1038/nature16489>
- Eskelinen, A. & Oksanen, J. (2006). Changes in the abundance, composition and species richness of mountain vegetation in relation to summer grazing by reindeer. *Journal of Vegetation Science* 17(2): 245–254. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2006.tb02443.x
- Fridley, J. D., Lynn, J. S., Grime, J. P. & Askew, A. P. (2016). Longer growing seasons shift grassland vegetation towards more-productive species. *Nature Climate Change* 6, 865–868. 10.1038/nclimate3032
- Garnier, E., Navas, M.–L. & Grigulis, K. (2016b). *Plant Functional Diversity. Organism Traits, Community Structure, and Ecosystem Properties*. Oxford University Press, Oxford
- Garnier, E., Navas, M.–L. & Grigulis, K. (2016a). Trait-based ecology: definitions, methods, and a conceptual framework. Teoksessa: Garnier, E., Navas, M-L. & Grigulis, K. (2016). (toim.) *Plant Functional Diversity. Organism Traits, Community Structure, and Ecosystem Properties*. Oxford University Press, Oxford
- Garnier, E., Navas, M.–L. & Grigulis, K. (2016c). A functional approach to plant community structure. Teoksessa: Garnier, E., Navas, M-L. & Grigulis, K. (2016). (toim.) *Plant Functional Diversity. Organism Traits, Community Structure, and Ecosystem Properties*. Oxford University Press, Oxford
- Gauthier, S., Bernier, P., Kuuluvainen, T., Shvidenko, A. Z. & Schepaschenko, D. G. (2015). Boreal forest health and global change. *Science*, 349(6250), 819–822. DOI: 10.1126/science.aaa9092



- George, L. & Bazzaz, F. (2014). The Herbaceous Layer as a Filter Determining Spatial Pattern in Forest Tree Regeneration. Teoksessa: Gilliam, F. (toim.) *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*. 2. p. Oxford University Press, New York
- Getis, A. (2007). Reflections on spatial autocorrelation. *Regional Science and Urban Economics*, 37(4), 491–496. doi:10.1016/j.regsciurbeco.2007.04.005
- Giesler, R., Högberg, M. & Högberg, P. (1998). Soil chemistry and plants in Fennoscandian boreal forest as exemplified by a local gradient, *Ecology*, 79, 119–137. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[0119:SCAPIF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[0119:SCAPIF]2.0.CO;2)
- Gilliam, F. (2014a). Introduction, The Herbaceous Layer – The Forest between the Trees. Teoksessa: Gilliam, F. (toim.) *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*. 2. p. Oxford University Press, New York
- Gilliam, F. & Robert, M. (2014). Interactions between the Herbaceous Layer and Overstory Canopy of Eastern Forests: A Mechanism for Linkage. Teoksessa: Gilliam, F. (toim.) *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*. 2. p. Oxford University Press, New York
- Gilliam, F. (2014b). The Dynamic Nature of the Herbaceous Layer: A Brief Synthesis. Teoksessa: Gilliam, F. (toim.) *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*. 2. p. Oxford University Press, New York
- Giraudeau, P. (2017). pgirmess: data analysis in ecology. R package version 1.6.7. <https://CRAN.R-project.org/package=pgirmess>.
- Graham, M. H. (2003). Confronting Multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* 84, 2809–2815.
- Grandpré, L., Bergeron, Y., Fenton, N., Nguyen, T., Boudreault, C. & Grondin, P. (2014). Composition and Dynamics of the Understory Vegetation in the Boreal Forests of Quebec. Teoksessa: Gilliam, F. (toim.) *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*. 2. p. Oxford University Press, New York
- Guisan, A. & Zimmermann, N. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135(2–3), 147–186. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00354-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9)
- Guisan, A., Edwards Jr. T. C. & Hastie, T. (2002). Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling* 57, 89–100. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00204-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00204-1)
- Hakku (2020a). Jäätikkösyntyiset maaperän muodostumat. Geologinen tutkimuskeskus <https://hakku.gtk.fi/fi/locations/search>

- Hakku (2020b). Kalliopinnan korkeustaso. Geologinen tutkimuskeskus.  
<https://hakku.gtk.fi/locations/search>
- Halonen, P. (2011). Naavat. Teoksessa Stenroos, S., Ahti, T., Lohtander, K. & Mylly, L. (toim.) *Suomen jäkäläopas*, 474–485. Kasvimuseo, Luonnontieteellinen keskusmuseo, Helsinki.
- Halonen, P. (2011). Viherlupot. Teoksessa Stenroos, S., Ahti, T., Lohtander, K. & Mylly, L. (toim.) *Suomen jäkäläopas*, 53–55. Kasvimuseo, Luonnontieteellinen keskusmuseo, Helsinki.
- Halsey, L., Curran-Everett, D., Vowler, S. & Drummond, G. (2015). The fickle P value generates irreproducible results. *Nature Methods*, 12, 179–185. <https://doi.org/10.1038/nmeth.3288>
- Hansen A.J., Neilson R.P., Dale V.H., Flather C.H., Iverson L.R., Currie D.J.,... & Bartlein P.J. (2001). Global change in forests: responses of species, communities, and biomes. interactions between climate change and land use are projected to cause large shifts in biodiversity. *BioScience*, 51, 765–779.
- Happonen, K., Muurinen, L., Virtainen, R., Kaakinen, E., Grytnes, J.-A., Kaarlejärvi, E.,... & Maliniemi, T. (2020a). Trait-based responses to forestry and grazing modify long-term changes in biodiversity hot-spots of boreal forests. <https://doi.org/10.1101/2020.04.30.069708>.
- Happonen, K. (2020b). *Trait-based selection and plant communities in high-latitude ecosystems*. Doctoral thesis. University of Helsinki, Faculty of Science, Department of Geosciences and Geography. <http://urn.fi/URN:ISBN:978-951-51-6530-5>
- Harrison, S., Damschen, E., Fernandez-Going, B., Eskelinen, A. & Copeland, S. (2015). Plant communities on infertile soils are less sensitive to climate change. *Annals of Botany* 116(6), 1017– 1022. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu230>
- Hastie, T. & Tibshirani, R. (1990). *Generalized Additive Models*. Chapman & Hall.
- Hawkins, B. A., Diniz-filho, A. F., Bini, L. M., Marco, P. D. & Blackburn, T. M. (2007). Red herrings revisited: Spatial autocorrelation and parameter estimation in geographical ecology. *Ecography*, 30, 375–384. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2007.05117.x>
- Hedwall, P.-O., Brunet, J., Nordin, A. & Bergh, J. (2013). Changes in the abundance of keystone forest floor species in response to changes of forest structure. *Journal Vegetation Science* 24, 296–306. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01457.x>
- Hedwall P.-O., Gustafsson, L., Brunet, J., Lindbladh, M., Axelsson, A.-L. & Strengbom, J. (2019). Half a century of multiple anthropogenic stressors has altered northern forest understory plant communities. *Ecological Application* 29 (4). <https://doi.org/10.1002/eap.1874>

- Heikkinen, O. (2005). Boreal Forest and Northern and Upper Timberlines. Teoksessa Seppälä, M. (Toim.). *The Physical Geography of Fennoscandia*, 185–200. Oxford University Press, New York.
- Heikkinen, R. K., Luoto, M., Araújo, M. B., Virkkala, R., Thuiller, W. & Sykes, M. T. (2006). Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography*, 30(6), 751–777. doi:10.1177/0309133306071957
- Hjort, J. & Luoto, M. (2013). Statistical methods for geomorphic distribution modeling. *Treatise on Geomorphology: Quantitative Modeling of Geomorphology*, 53–73.  
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374739-6.00028-2>
- Hokkanen, P. (2006). Vegetation patterns of boreal herb-rich forests in the Koli region, eastern Finland: classification, environmental factors and conservation aspects. <https://doi.org/10.14214/df.27>
- Hotanen, J.-P., Nousiainen, H., Mäkipää, R., Reinikainen, A. & Tonteri, T. (2018). *Metsätyypit – kasvupaikkopas*. Luke, Metsäkustannus Oy, Latvia
- Ilmatieteenlaitos (2020). Lämpötila- ja sadetilastoja vuodesta 1961. Ilmatieteenlaitos, Helsinki.  
<https://www.ilmatieteenlaitos.fi/tilastoja-vuodesta-1961>
- Hyvärinen, E., Juslén, A., Kemppainen, E., Uddström, A. & Liukko, U.-M. (2019). *Suomen lajien uhanalaisuus 2019*, Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus, Helsinki.  
<http://hdl.handle.net/10138/299501>
- IPCC (2019). *Climate Change and Land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems*. P.R. Shukla, J. Skea, E. Calvo Buendia, V. Masson-Delmotte, H.-O. Pörtner, D. C. Roberts, P. Zhai, R. Slade, S. Connors, R. van Diemen, M. Ferrat, E. Haughey, S. Luz, S. Neogi, M. Pathak, J. Petzold, J. Portugal Pereira, P. Vyas, E. Huntley, K. Kissick, M. Belkacemi, J. Malley (toim.). <https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2019/11/SRCCL-Full-Report-Compiled-191128.pdf>
- Kaakinen, E. (1971). *Tutkimuksia Kainuun lehtokasvillisuudesta*. Master's Thesis, Department of Botany, University of Oulu, Oulu, Finland.
- Kaakinen, E. (1974). *Kainuun ja Kuusamon lehtokasvillisuudesta*. Licentiate Thesis, Department of Botany, University of Oulu, Oulu, Finland.
- Kaarlejärvi, E., Hoset, K. S. & Olofsson, J. (2015). Mammalian herbivores confer resilience of Arctic shrub-dominated ecosystems to changing climate. *Global Change Biology* 21(9): 3379–3388. DOI: 10.1111/gcb.12970

- Kaarlejärvi, E., Eskelinen, A. & Olofsson, J. (2017). Herbivores rescue diversity in warming tundra by modulating trait-dependent species losses and gains. *Nature Communications* 8(1), 419. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-00554-z>
- Kalela, A. (1961). Waldvegetationszonen Finnlands und ihre klimatischen Paralleltypen. Archivum Societatis zoologicae botanicae Fennicae 'Vanamo', *Supplementum* 16: 65–83.
- Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönsch, G.,... & Wirth, C. (2011) TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17: 2905–2935. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x>
- Kemppinen, J., Niittynen, P., Aalto, J., le Roux, P.C. & Luoto, M. (2019). Water as a resource, stress and disturbance shaping tundra vegetation. *Oikos*, 128: 811–822. <https://doi.org/10.1111/oik.05764>
- Kivinen, S., Rasmus, S., Jylhä, K. & Laapas, M. (2017). Long -term climate trends and extreme events in northern Fennoscandia (1914–2013). *Climate* 5(1): 16, <https://doi.org/10.3390/cli5010016>
- Kitti, H., Forbes, B. C. & Oksanen, J. 2009. Long- and short-term effects of reindeer grazing on tundra wetland vegetation. *Polar Biology* 32(2): 253–261. DOI: 10.1007/s00300-008-0526-9
- Kouki, J., Junninen, K., Mäkelä, K., Hokkanen, M., Aakala, T. & Virkkala, R. (2018a). Metsät. Teoksessa: Kontula, T. & Raunio, A. (toim.). *Suomen luontotyyppien uhanalaisuus 2018*. Luontotyyppien punainen kirja – Osa I: Tulokset ja arvioinnin perusteet. Suomen Ympäristökeskus ja Ympäristöministeriö, Helsinki.
- Kouki, J., Junninen, K., Mäkelä, K., Hokkanen, M., Aakala, T. & Virkkala, R. (2018b). Metsät. Teoksessa: Kontula, T. & Raunio, A. (toim.). *Suomen luontotyyppien uhanalaisuus 2018*. Luontotyyppien punainen kirja – Osa 2: Luontotyyppien kuvaukset. Suomen Ympäristökeskus ja Ympäristöministeriö, Helsinki.
- Kontula, T. & Raunio, A. (toim.). (2018). Suomen luontotyyppien uhanalaisuus 2018. Luontotyyppien punainen kirja – Osa 1: Tulokset ja arvioinnin perusteet. Suomen ympäristökeskus ja ympäristöministeriö, Helsinki.
- Korsman, K., Koistinen, T., Kohonen, J., Wennerström, M., Ekdahl, E., Honkamo, M., Idman, H. & Pekkala, Y. (1997). Suomen kallioperäkartta – Berggrundskarta över land – Bedrock map of Finland 1:1 000 000. Espoo, Geologian tutkimuskeskus.
- Kosicki, J.Z. (2020). Generalised Additive Models and Random Forest Approach as effective methods for predictive species density and functional species richness. *Environmental Ecology Statistics*, 27, 273–292. <https://doi.org/10.1007/s10651-020-00445-5>

- Kleyer, M., Bekker, R., Knevel, I., Bakker, J., Thompson, K., Sonnenschein, M.,... & Peco, B. (2008). The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology* 96: 1266–1274. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01430.x>
- Kumpula, J. & Turunen, M. (2018). Poronhoidon kehitys. Teoksessa: Kontula, T. & Raunio, A. (toim.). *Suomen luontotyyppien uhanalaisuus 2018*, 283–303. Luontotyyppien punainen kirja – Osa I: Tulokset ja arvioinnin perusteet. Suomen Ympäristökeskus ja Ympäristöministeriö, Helsinki.
- Köppen, W. (1936). *Das geographische System der Klimate*, 1–44 (Gebrüder Borntraeger: Berlin, Germany).
- Lajitietokeskus (2020). Luonnontieteellinen keskusmuseo, Helsinki. 27.11.2020. <https://laji.fi/>
- Larocque, G. (2019). Forest models. Teoksessa Fath, B. (toim.) *Encyclopedia of ecology*. Elsevier, 83–92. doi:10.1016/B978-0-12-409548-9.11164-9
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N. S. G., Garden, D., Dorrough, J.,... & Bonis, A. (2008). Assessing functional diversity in the field—methodology matters! *Functional Ecology* 22, 134–147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01339.x>
- Legendre, P. (1993). Spatial Autocorrelation: Trouble or New Paradigm? *Ecology*, 74(6), 1659–1673. doi:10.2307/1939924
- Lenzion, J. & Leuschner, C. (2009). Temperate forest herbs are adapted to high air humidity –evidence from climate chamber and humidity manipulation experiments in the field. *Canadian Journal of Forest Research* 39(12): 2332–2342. <https://doi.org/10.1139/X09-143>
- Leuschner, C. & Lenzion, J. (2009). Air humidity, soil moisture and soil chemistry as determinants of the herb layer composition in European beech forests. *Journal of Vegetation Science* 20: 288–298. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.05641.x>
- Lindholm, T. & Heikkilä, R. (2011). The finnish concept of vegetation and zones of natural forest and mires. Suomen ympäristö keskus – Syke. <https://www.researchgate.net/publication/261324570>
- Lidberg, W., Nilsson, M. & Ågren, A. (2020). Using machine learning to generate high-resolution wet area maps for planning forest management: A study in a boreal forest landscape. *Ambio* 49, 475–486. <https://doi.org/10.1007/s13280-019-01196-9>
- Maes, S. L., Perring, M. P., Depauw, L., Bernhardt-Römermann, M., Blondeel, H., Brūmelis, G.,... & Verheyen, K. (2020). Plant functional trait response to environmental drivers across European temperate forest understorey communities. *Plant Biology* 22(3), 410–424. <https://doi.org/10.1111/plb.13082>
- Maliniemi, T., Happonen, K. & Virtanen, R. (2019). Site fertility drives temporal turnover of vegetation at high latitudes. *Ecology Evolution* 9, 13255–13266. <https://doi.org/10.1002/ece3.5778>

- Mao, L., Swenson, N. G., Sui, X., Zhang, J., Chen, S., Li, P. P.,... & Zhang, X. (2019). The geographic and climatic distribution of plant height diversity for 19,000 angiosperms in China. *Biodiversity and Conservation* 29, 487–5002 (2020). <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01895-5>
- Matala, J. (2015). Hirvi metsätalouden säätelijänä. Teoksessa Salo, K. (toim.) *Metsä. Monikäyttö ja ekosysteemipalvelut*. 247–251. Luonnonvarakeskus, Helsinki.
- Mauseth, J. (2017). Botany An introduction to plant biology. 6. p. Jone & Bartlett Learning, Burlington
- McCarthy, B. (2014). The Herbaceous Layer of Eastern Old-Growth Deciduous Forests. Teoksessa: Gilliam, F. (toim.) *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*. 2. p. Oxford University Press, New York
- ML=Metsälaki 1:2 § 20.12.2013/1085
- McKenney, D., Pedlar, J., Rood, R. & Price, D. (2011). Revisiting projected shifts in the climate envelopes of North American trees using updated general circulation models. *Global Change Biology* 17 :2720–2730. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02413.x>
- Mikkonen, S., Laine, M., Mäkelä, H.M., Gregow, H., Tuomenvirta, H., Lahtinen, M. & Laaksonen, A. (2015). Trends in the average temperature in Finland, 1847–2013. *Stochastic Environmental Research and Risk Assessment* 29, 1521–1529. <https://doi.org/10.1007/s00477-014-0992-2>
- Moles, A.T., Warton, D.I., Warman, L., Swenson, N.G., Laffan, S.W., Zanne, A.E. & Leishman, M.R. (2009). Global patterns in plant height. *Journal of Ecology* 97, 923–932. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01526.x>
- Moore, I. D., Grayson, R. B. & Ladson, A. R. (1991). Digital terrain modelling: A review of hydrological, geomorphological, and biological applications. *Hydrological Processes*, 5(1), 3–30. doi:10.1002/hyp.3360050103
- Muller, R. (2014). Nutrient Relations of the Herbaceous Layer in Deciduous Forest Ecosystems Teoksessa: Gilliam, F. (toim.) *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*. 2. p. Oxford University Press, New York
- Murphy, P.N.C., Castonguay, M., Ogilvie, J., Connors, T. & Arp, P.A. (2006). Forest operations planning based on high resolution wet areas mapping: verifications. *International Precision Forestry Symposium*, 477–488. <https://pubs.cif-ifc.org/doi/pdf/10.5558/tfc84568-4>
- Murphy, P.N.C., Ogilvie, J., Connor, K. & Arp, P.A. (2007). Mapping wetlands: A comparison of two different approaches for New Brunswick, Canada. *Wetlands*, 27, 846–854. [https://doi.org/10.1672/0277-5212\(2007\)27\[846:MWACOT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1672/0277-5212(2007)27[846:MWACOT]2.0.CO;2)

- Murphy, P.N.C., Ogilvie, J., Castonguay, M., Zhang, C., Meng, F.R. & Arp, P.A. (2008). Improving forest operations planning through high-resolution flow-channel and wet-areas mapping. *Forestry Chronicle* 84: 568–574. <https://doi.org/10.5558/tfc84568-4>
- Murphy, P.N.C., Ogilvie, J. & Arp, P. (2009). Topographic modelling of soil moisture conditions: a comparison and verification of two models. *European Journal of Soil Science*, 60: 94–109. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2008.01094.x>
- Murtagh, F. & Legendre, P. (2014). Ward's Hierarchical Agglomerative Clustering Method: Which Algorithms Implement Ward's Criterion? *Journal of Classification*, 31, 274–295. <https://doi.org/10.1007/s00357-014-9161-z>
- Myllys, L. & Velmala, S. (2011). Tummalupot. Teoksessa Stenroos, S., Ahti, T., Lohtander, K. & Myllys, L. (toim.) *Suomen jäkäläopas*, 69–81. Kasvimuseo, Luonnontieteellinen keskusmuseo, Helsinki.
- Niemelä, P. (2015). Hirvieläimet ja metsien monimuotoisuus. Teoksessa Salo, K. (toim.) *Metsä. Monikäyttö ja ekosysteemipalvelut*, 203–208. Luonnonvarakeskus, Helsinki.
- Nironen, M. (2017). Guide to the Geological Map of Finland – Bedrock 1:1 000 000. Teoksessa Nironen, M. (Toim.) *Bedrock of Finland at the scale 1:1 000 000 – Major stratigraphic units, metamorphism and tectonic evolution*. Geological Survey of Finland, Special Paper 60, 41–76. [http://tupa.gtk.fi/julkaisu/specialpaper/sp\\_060.pdf](http://tupa.gtk.fi/julkaisu/specialpaper/sp_060.pdf)
- Olofsson, J. & Oksanen, L. (2002). Role of litter decomposition for the increased primary production in areas heavily grazed by reindeer: a litterbag experiment. *Oikos* 96(3): 507–515. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2002.960312.x
- Olofsson, J., Moen, J. & Östlund, L. (2010). Effects of reindeer on boreal forest floor vegetation: Does grazing cause vegetation state transitions? *Basic and Applied Ecology* 11: 550–557. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.03.004>
- Peura, M., Burgas Riera, D., Eyvindson, K., Repo, A. & Mönkkönen, M. (2017). Continuous cover forestry is a cost-efficient tool to increase multifunctionality of boreal production forests in Fennoscandia. *Biological Conservation* 217, 104–112. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.10.018>
- Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E., Lavorel S., Poorter H., Jaureguiberry P.,... & Cornelissen J. H. C. (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61, 167–234
- Perring, M.P., Bernhardt-Römermann, M., Baeten, L., Midolo, G., Blondeel, H., Depauw, L.,... & Verheyen, K. (2018) .Global environmental change effects on plant community composition

trajectories depend upon management legacies. *Global Change Biology* 24 1722–1740.

<https://doi.org/10.1111/gcb.14030>

Prevost, M. & Raymond, P. (2012). Effect of gap size, aspect and slope on available light and soil temperature after patch-selection cutting in yellow birch-conifer stands. *Ecology Management* 274, 210–221. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.02.020>

PoroL 2 §. Poronhoitolaki 14.9.1990/848

Reich, P., B. & Oleksyn, J. (2004). Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *PNAS = Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101, 11001–11006.

[www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0403588101](http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0403588101)

Robert, M. & Gilliam, F. (2014). Response of the Herbaceous Layer to Disturbance in Eastern Forests. Teoksessa: Gilliam, F. (toim.) *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*. 2. p. Oxford University Press, New York

Rouvinen, S. & Kuuluvainen, T. (2005). Tree diameter distributions in natural and managed old *Pinus sylvestris*-dominated forests. *Forest Ecology Management* 208, 45–61. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.11.021>.

Ruoka- ja luonnonvaratilastojen e-vuosikirja 2020: Tilastoja maataloudesta, metsäsektorilta sekä kala- ja riistataloudesta. Luonnonvarakeskus, Helsinki. <http://urn.fi/URN:ISBN:978-952-380-130-1>

Sakamoto, Y., Ishiguro, M., & Kitagawa G. (1986). *Akaike Information Criterion Statistics*. D. Reidel Publishing Company.

Saksa, T. (2015). Tulevaisuuden metsät ja metsänhoito. Teoksessa Salo, K. (toim.) *Metsä. Monikäyttö ja ekosysteemipalvelut*. 39–43. Luonnonvarakeskus, Helsinki.

Salmivaara, A. (2020). *DTW-kosteusindeksikartta*, 2m, CSC – Tieteen tietotekniikan keskus Oy, [urn:nbn:fi:att:3403a010-b9d0-4948-8f9f-2bc4ca763897](http://urn:nbn:fi:att:3403a010-b9d0-4948-8f9f-2bc4ca763897)

Seddon, A., Macias-Fauria, M., Long, P., Benz, D. & Willis, K. (2016). Sensitivity of global terrestrial ecosystems to climate variability. *Nature* 531(7593), 229–232. doi:10.1038/nature16986

Sepponen, P., Laine, L., Linnilä, K., Lähde, E. & Roiko-Jokela, P. (1982). The forest site types of North Finland and their floristic composition. *Folia Forestalia* 517, 1–32.

Simkin, S. M., Allen, E. B., Bowman, W. D., Clark, C. M., Belnap, J., Brooks, M. L.,... & Waller, D. M. (2016). Conditional vulnerability of plant diversity to atmospheric nitrogen deposition across the United States. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113(15), 4086–4091.

<https://doi.org/10.1073/pnas.151524111>

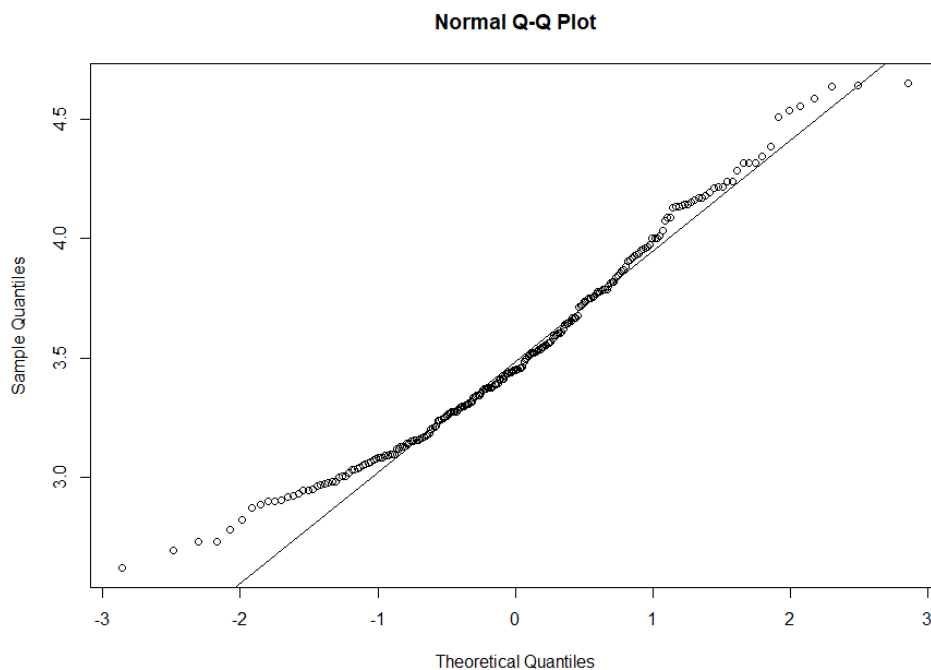


- Shipley, B. (1999). Testing Causal Explanations in Organismal Biology: Causation, Correlation and Structural Equation Modelling. *Oikos* 86, 374–382.
- Strengbom, J. & Nordin, A. (2008). Commercial forest fertilization causes long-term residual effects in ground vegetation of boreal forests. *Forest Ecology and Management* 256 2175–2181.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.08.009>
- Sundqvist, M. K., Moen, J., Björk, R. G., Vowles, T., Kytöviita, M., Parsons, M. A. & Olofsson, J. (2019). Experimental evidence of the long-term effects of reindeer on Arctic vegetation greenness and species richness at a larger landscape scale. *The Journal of Ecology* 107(6), 2724–2736. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13201>
- Tatarko A.R. & Knops J.M.H. (2018). Nitrogen addition and ecosystem functioning: Both species abundances and traits alter community structure and function. *Ecosphere* 9, e02087.  
Doi:10.1002/ecs2.2087
- Textor, J. (2020). Drawing and Analyzing Causal DAGs with DAGitty. <http://www.dagitty.net/manual-3.x.pdf>, <http://www.dagitty.net/dags.html>.
- Tietopalvelu Liiteri (2020). Liiteri, Suomen Ympäristökeskus. <https://liiteri.ymparisto.fi/>
- Tikkanen, M. (2005). Climate. Teoksessa Seppälä, M. (Toim.). *The Physical Geography of Fennoscandia*, 97–113. Oxford University Press, New York.
- Tonteri, T., Salemaa, M., Rautio, P., Hallikainen, V., Korpela, L. & Merilä, P. (2016). Forest management regulates temporal change in the cover of boreal plant species. *Forest Ecology and Management* 381: 115–124. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.09.015>
- Valkonen, S. (2020). Metsän jatkuvasta kasvatuksesta. Metsäkustannus, Helsinki.
- Valladares, F., Laanisto, L., Niinemets, Ü. & Zavala, M.A. (2016). Shedding light on shade: ecological perspectives of understorey plant life. *Plant Ecology and Diversity* 9, 237–251.  
<http://dx.doi.org/10.1080/17550874.2016.1210262>
- Valta, M. & Routio, I. (1990). *Suomen lehdot*. Kustannusosakeyhtiö Otava, Helsinki.
- Vanha-Majamaa, I., Shorohova, E., Kushnevskaia, H. & Jalonen, J. (2017). Resilience of understorey vegetation after variable retention felling in boreal Norway spruce forests – a ten-year perspective. *Forest Ecology Manage* 393, 12–28. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.02.040>
- Verstraeten, G., Baeten, L., De Frenne, P., Vanhellefont, M., Thomaes, A., Boonen, W.,... & Verheyen, K., (2013). Understorey vegetation shifts following the conversion of temperate deciduous forest to spruce plantation. *Forest Ecology Management* 289, 363–370.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.10.049>

- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892. doi:10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x
- Waller, D. M. (2014). Effects of Deer on Forest Herb Layers. Teoksessa: Gilliam, F. (toim.) *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*. 2. p. Oxford University Press, New York
- Ward, J. (1963). Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function. *Journal of the American Statistical Association*, 58:301, 236–244, DOI: 10.1080/01621459.1963.10500845
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A. & Wright, I. J. (2002). Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125–159. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452>
- von Arx, G., Graf Pannatier, E., Thimonier, A. & Rebetez, M. (2013). Microclimate in forests with varying leaf area index and soil moisture: Potential implications for seedling establishment in a changing climate. *Journal Ecology* 101(5): 1201–1213 <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12121>
- Wyatt, J. & Silman, M. (2014). Introduction, The Herbaceous Layer – The Forest between the Trees. Teoksessa: Gilliam, F. (toim.) *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*. 2. p. Oxford University Press, New York
- Wood, S. (2021). mgcv: Mixed GAM Computation Vehicle with Automatic Smoothness Estimation in R. package version 1.8–34. <https://cran.r-project.org/web/packages/mgcv/mgcv.pdf>
- Wood, S. N. (2017). *Generalized additive models, An introduction with R second edition*. A Chapman & Hall book, Boca Raton.
- Zellweger, F., Coomes, D., Lenoir, J., Depauw, L., Maes, S. L., Wulf, M.,... & De Frenne, P. (2019). Seasonal drivers of understorey temperature buffering in temperate deciduous forests across Europe. *Global Ecology and Biogeography* 28 (12) <https://doi.org/10.1111/geb.12991>
- Yee, T.W. (2015). *Vector Generalized Linear and Additive Models: With an Implementation in R*. New York, USA: Springer.
- Ågren, A.M., Lidberg, W., Strömberg, M., Ogilvie, J. & Arp, P.A. (2014). Evaluating digital terrain indices for soil wetness mapping – a Swedish case study. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*, 11(4): 4103–4129. <https://doi.org/10.5194/hessd-11-4103-2014>.
- Ågren, A.M., Lidberg, W. & Ring, E. (2015). Mapping temporal dynamics in a forest stream network – implications for riparian forest management. *Forests*, 6(9): 2982–3001. <https://doi.org/10.3390/f6092982>.

## Liitteet

**Liite 1.** Painotetun putkilokasvien korkeuden eli vasteen normaalisuuden tarkastelu Q-Q-kuvion avulla.



**Liite 2.** R-ohjelman tulostus lopullisesta monimuuttujamallista ja selittävien muuttujien suhteesta vasteeseen.

Family: gaussian

Link function: identity

Formula:

korkeus ~ s(ph, k = 10) + s(porotiheys, k = 10) + s(kosteus, k = 10) + s(relaskooppi, k = 10) + s(sadanta, k = 10) + rakennejatoiminta + latvuspeittavyys + s(klusteri, bs = "re")

Parametric coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )
(Intercept)	3.723532	0.105132	35.418	< 2e-16 ***
rakennejatoiminta2	-0.044146	0.084427	-0.523	0.60167
rakennejatoiminta3	-0.018367	0.089869	-0.204	0.83829
rakennejatoiminta4	0.005074	0.101537	0.050	0.96020
latvuspeittavyys2	-0.213258	0.080485	-2.650	0.00875 **
latvuspeittavyys3	-0.210008	0.083185	-2.525	0.01242 *

---  
Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Approximate significance of smooth terms:

	edf	Ref.df	F	p-value
s(ph)	1.492	1.824	2.575	0.1077
s(porotiheys)	1.602	1.749	2.796	0.1583
s(kosteus)	1.591	1.899	0.587	0.4942
s(relaskooppi)	1.342	1.608	3.025	0.1121
s(sadanta)	1.000	1.000	6.616	0.0109 *
s(klusteri)	17.038	27.000	2.044	3.03e-06 ***

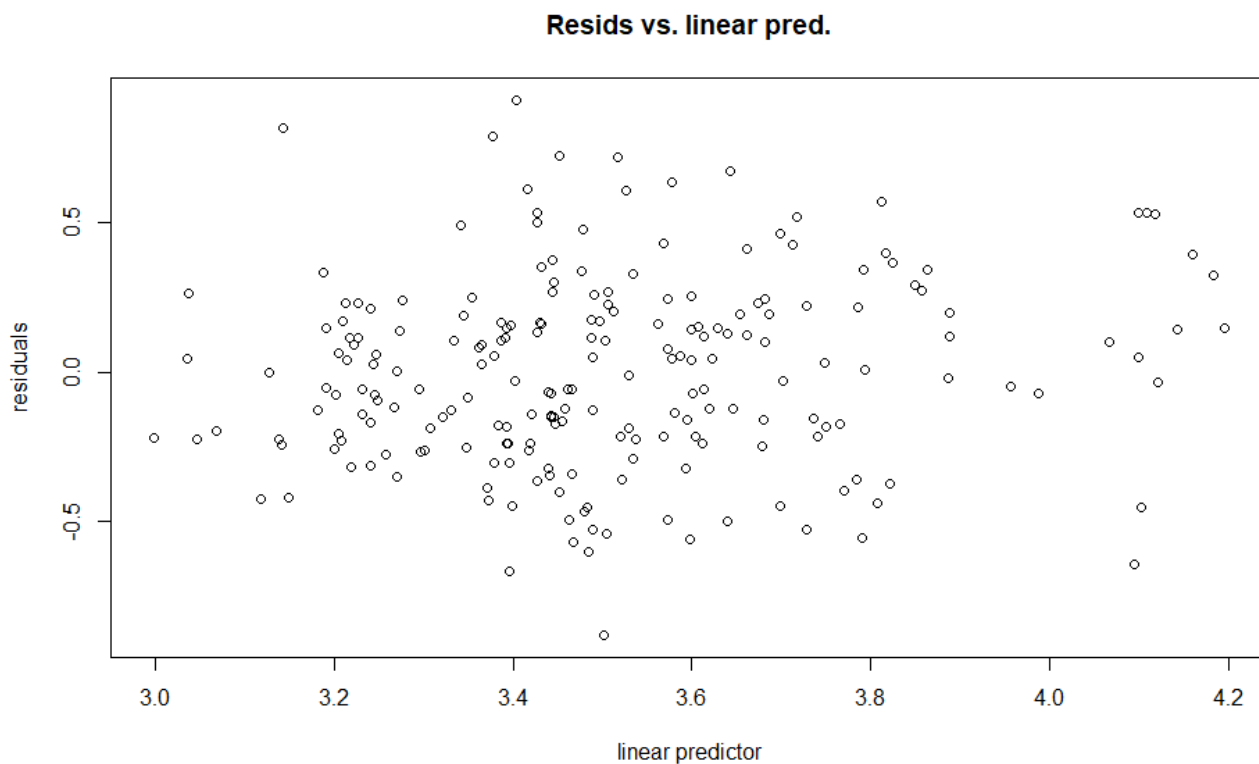
---  
Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

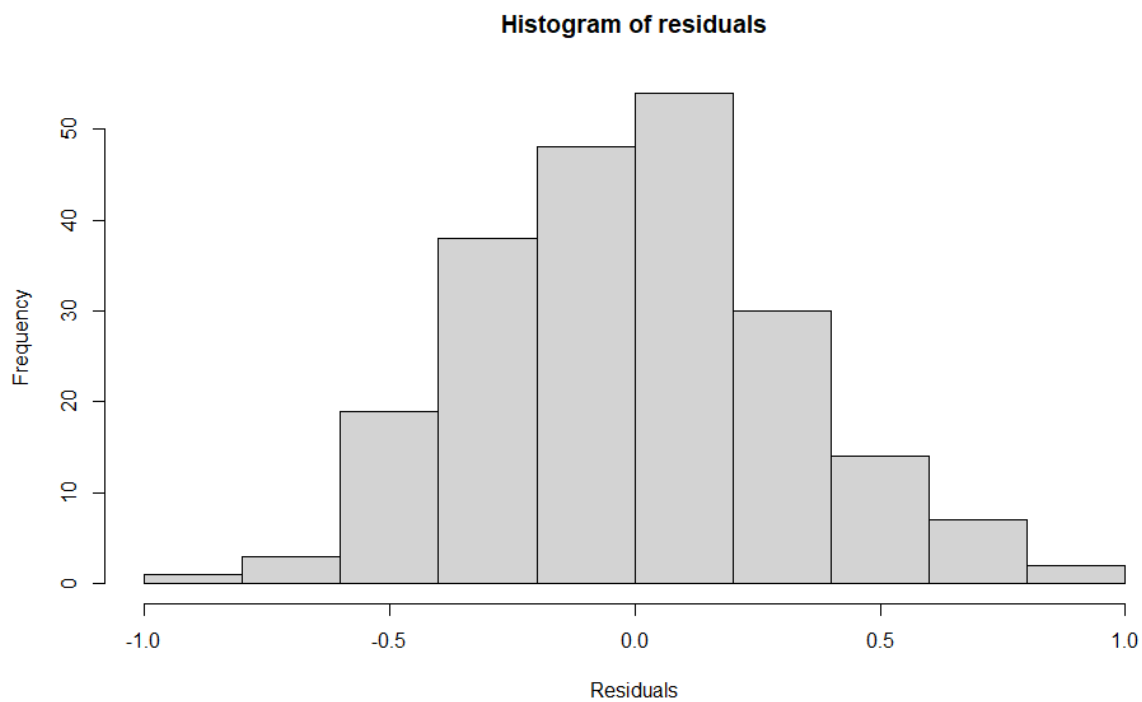
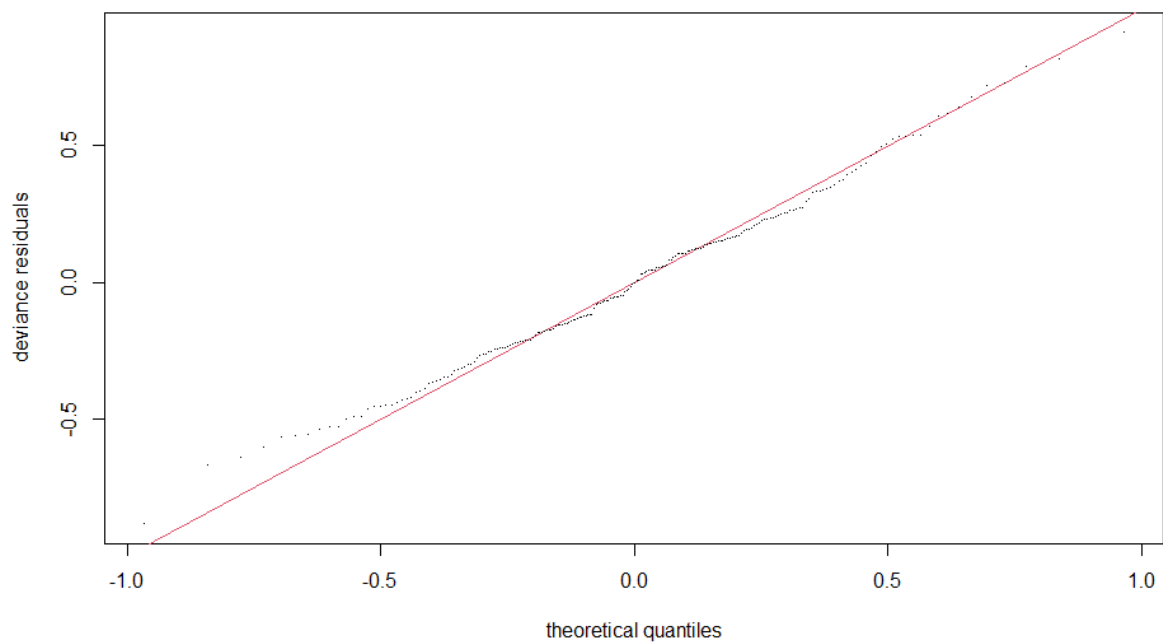
R-sq.(adj) = 0.363 Deviance explained = 44.9%  
-REML = 112.96 Scale est. = 0.11651 n = 216

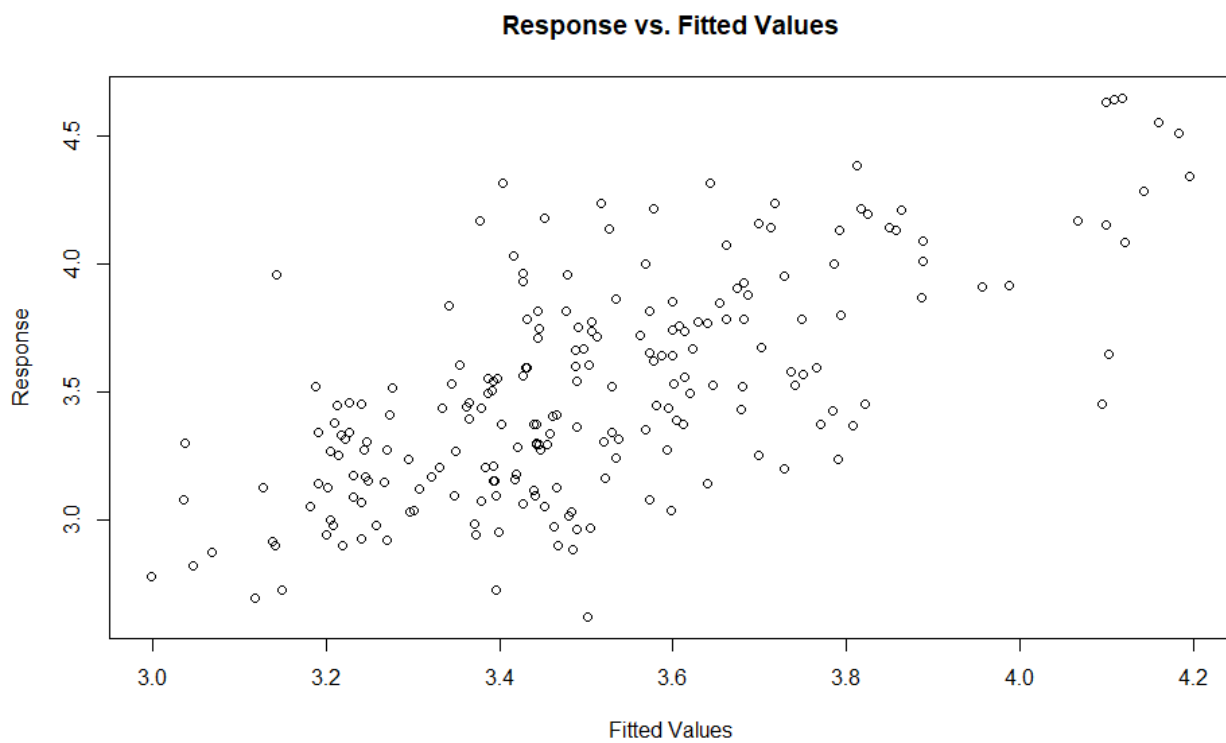
**Liite 3.** Yleistettyjen additiivisten mallien vertailua Akaiken informaatiokriteerin avulla (Sakamoto ym. 1986). M1 mallissa on kaikki muuttujat mukana ja lämpötila mukana ja m2 mallissa on kaikki muut muuttujat paitsi lämpötila.

	vapausasteet	AIC-arvo
m1	38.73	189.53
m2	36.62	189.5

**Liite 4.** GAM-mallin residuaalien eli jäännöstermien ja sovituksen tarkastelua.



**Liite 5.** GAM-mallin residuaalien normaalisuuden tarkastelua.**Liite 6.** GAM-mallin residuaalien normaalisuuden tarkastelua.

**Liite 7.** GAM-mallin residuaalien ja sovitteen tarkastelua.**Liite 8.** Spatiaalisen klusterin virhearvojen jakautuminen normaalijakaumalle.