



**TURUN  
YLIOPISTO**

Matemaattis-luonnontieteellinen  
tiedekunta

# **Saaristomeren uhanalaiset hiippasammalet ja epifyyttisammalyhteisöt**

Liisa Maanpää

Ekologia ja evoluutiobiologia

Pro gradu -tutkielma

Laajuus: 30 op

Ohjaajat:

Sanna Huttunen

Terhi Korvenpää

Hanna Tuomisto

03.2022

Turku

Turun yliopiston laatujärjestelmän mukaisesti tämän julkaisun alkuperäisyys on tarkastettu

Turnitin OriginalityCheck -järjestelmällä.

Pro gradu -tutkielma

**Pääaine:** Biologia

**Tekijä:** Liisa Maanpää

**Otsikko:** Saaristomeren uhanalaiset hiippasammalet ja epifyyttisammalyhteisöt

**Ohjaajat:** Sanna Huttunen, Terhi Korvenpää, Hanna Tuomisto

**Sivumäärä:** 46 sivua

**Päivämäärä:** 27.3.2022

---

Epifyyttisammalet ovat sopeutuneet kasvamaan puiden rungoilla. Rungon kasvuoloihin vaikuttavat sen fyysiset ja kemialliset ominaisuudet sekä sitä ympäröivä kasvillisuus. Hiippasammalet ovat monimuotoinen ryhmä epifyyttisammalia ja Saaristomeri on usean uhanalaisen lajin, aarni-, haka-, silo-, ja kertunhiippasammalen, esiintymisen ydinaluetta. Vaikka hiippasammalista tiedetään paljon, tuoretta tutkimustietoa näiden lajien ekologiasta ei löydy. Tutkielman tavoitteena onkin tutkia niiden kasvupaikkavaatimuksia, jotta ne pystytään ottamaan huomioon hoitotoimissa. Lisäksi tutkielmassa pyritään selvittämään, mitkä tekijät Saaristomerellä määrittävät epifyyttisammalyhteisöjen koostumusta. Aineisto kerättiin 49 saarelta ja otosrunkoja, joilta on mitattu ympäristömuuttujia ja joiden epifyyttisammalet on listattu, kertyi 260.

Kasvupaikkavaatimuksia tutkittiin HOF-mallien sekä mallinvalinnan avulla. Tavoitteena oli löytää lajien esiintymistä selittävät mallit. Aarnihiippasammalella mallinvalinnassa korostuivat isäntäpuun ominaisuudet kuten korkeus ja sammalten peittävyys. Hakahiippasammalen parhaassa mallissa oli näiden lisäksi potentiaalisten runkojen määrä sekä puuston pohjapinta-ala. Silohiippasammalelle löydetty mallit olivat monimutkaisimpia ja monet muuttujat viittasivat kuivuuden sietoon. Kertunhiippasammalen otoskoko jäi liian pieneksi tilastollisiin analyyseihin. Yhteisöekologisessa kysymyksessä käytettiin monimuuttujamenetelmiä, mutta siihen ei löytynyt vastausta: mikään aineiston muuttujista ei näyttänyt merkittävästi selittävän epifyyttisammalyhteisöjen koostumusta.

Tuloksissa korostuivat lajien erot. Aarnihiippasammal rajoittuu kasvamaan kookkailla haavoilla ja isäntäpuun ominaisuudet vaikuttavat tärkeämmiltä kuin ympäröivän kasvillisuuden. Hakahiippasammalta löytyi tyypillisesti matalilta, kapeilta ja sileiltä rungoilta, jotka kasvavat puolivarjoisassa ympäristössä usein pähkinäpensaan kanssa. Silohiippasammalella vaikuttaa olevan laajin sietokyky kuivuuden suhteen. Sitä löytyi yllättävän kuivilta kasvupaikoilta, mikä herättää kysymyksen siitä, onko laji todella niin uhanalainen kuin aikaisemmin on arvioitu vai ainoastaan puutteellisesti tunnettu. Ylipäänsä tutkielma tuotti uutta tietoa näistä lajeista ja lähes tuplasi tunnettujen esiintymien määrän Saaristomerellä. Aineistoa kerätessä tehtiin myös Varsinais-Suomen ensimmäinen isohiippasammallöytö, mikä entuudestaan korostaa alueen merkitystä epifyyttisammalille.

---

**Avainsanat:** sammalekologia, epifyytit, epifyyttisammalet, hiippasammalet, saaristomeri

Master's thesis

**Subject:** Biology

**Author:** Liisa Maanpää

**Title:** Endangered *Orthotrichum* mosses and epiphyte moss communities in the Archipelago Sea

**Supervisors:** Sanna Huttunen, Terhi Korvenpää, Hanna Tuomisto

**Number of pages:** 46 pages

**Date:** 27.3.2022

---

Epiphyte mosses are adapted to the specific microhabitats found on tree trunks. The conditions of the trunk depend on its physical and chemical qualities as well as its surrounding vegetation. *Orthotrichum* mosses are a diverse group of epiphytes and there are four endangered species that occur in the Archipelago Sea: *Nyholmiella gymnostoma*, *Orthotrichum stramineum*, *Lewinskya striata* and *Orthotrichum patens*. Although much is known of *Orthotrichum* mosses in general, there is no recent research on the ecology of these four species. Thus, the purpose of this thesis is to study their habitat requirements so that they can be taken into consideration in conservation management. In addition, the thesis aims to find out which aspects in the Archipelago Sea define the community composition of epiphyte mosses. The material was collected from 49 islands from which 260 tree trunks were sampled, meaning that the occurring epiphyte moss species were listed and that environmental variables were collected.

The habitat requirements were analyzed with HOF-models and model selection. The goal was to find models that could explain the occurrence of the species. With *Nyholmiella gymnostoma*, variables relating to the trunk, such as height and moss cover, stood out in the model selection. The best model for *Orthotrichum stramineum* included these variables as well as basal area and number of potential host trees. The models created for *Lewinskya striata* were the most complex and many variables related to the capability to withstand dry conditions. Unfortunately, the sample size for *Orthotrichum patens* was too small for statistical analysis. Multivariate analyses were used to answer the community ecology question, but no answer was found - none of the measured variables seemed to significantly explain the epiphyte moss community composition in the archipelago.

The results highlight the differences between the species. *Nyholmiella gymnostoma* is limited to large aspen trunks and the features of the trunk seem more important than surrounding vegetation. *Orthotrichum stramineum* was typically found on short, slim, and smooth trunks growing in half-shade, often together with hazel. *Lewinskya striata* seems to have the widest tolerance to drought. It was found on surprisingly dry environments, which raises the question of whether it is truly as endangered as previously estimated or just poorly known. The thesis significantly increased our knowledge of these species and almost doubled the number of known occurrences in the Archipelago Sea. It also led to the discovery of *Pulvigerella lyellii*, which had not been found from Southwest Finland before. This further emphasizes the importance of the area for epiphyte mosses.

---

**Key words:** epiphytes, bryology, orthotrichum, archipelago

# Sisällys

1. Johdanto .....	1
1.1 Sammalet ja niiden uhanalaisuus.....	1
1.2 Epifyttisammalet.....	2
1.3 Hiippasammalet.....	4
1.4 Tutkielman tavoitteet.....	7
2. Aineisto ja menetelmät.....	8
2.1 Otanta .....	8
2.2 Lajiyhteisö .....	10
2.3 Kasvupaikkaa kuvailevat muuttujat .....	11
2.3.1 Otospuuhun liittyvät muuttujat .....	12
2.3.2 Ympäröivään kasvillisuuteen liittyvät muuttujat.....	12
2.3.3 Maantieteeseen liittyvät muuttujat.....	13
2.4 Analyysit.....	14
2.4.1 Kohdelajien kasvupaikkavaatimukset.....	14
2.4.2 Epifyttisammalyhteisöjen koostumus .....	15
3. Tulokset.....	17
3.1 Aineisto.....	17
3.2 Kohdelajien kasvupaikkavaatimukset .....	19
3.2.1 HOF-mallit.....	19
3.2.2 Yleistetyt sekamallit ja mallinvalinta .....	22
3.2.3 Luokkamuuttujat.....	24
3.3 Epifyttisammalyhteisöjen koostumus.....	28
4. Pohdinta.....	32
4.1 Kohdelajit .....	32
4.2 Epifyttisammalyhteisöt.....	36
4.3 Virhelähteet .....	37
4.4 Yhteenveto.....	38
Kiitokset .....	39
Lähteet.....	39

# 1. Johdanto

## 1.1 Sammalet ja niiden uhanalaisuus

Sammalet ovat pienikokoisia, mutta kiinnostavia kasveja, joista valtaosa on ekologialtaan melko vaateliaita (Ulvinen ym. 2002). Monet lajit ilmentävät tiettyjä harvinaisia pienelinympäristöjä, joiden indikaattoreiksi jäkälät tai putkilokasvit eivät välttämättä kelpaa, sillä ne ovat sopeutuneet erilaisiin olosuhteisiin kuin sammalet (Ulvinen ym. 2002). Erona muihin maakasveihin on myös se, että sammalilla haploidinen gametofyytti sukupolvi on dominantti ja morfologialtaan monimuotoinen (Crum 2001). Suurin osa sammalista on lehtisammalia, mutta lisäksi on olemassa maksa- ja sarvisammalia (Vanderpoorten & Goffinet 2009).

Suomesta tunnetaan yli 900 sammallajia ja niistä noin 34 % on arvioitu uhanalaisiksi (Juutinen ym. 2019). Tärkeimpiin uhkatekijöihin lukeutuvat ilmastonmuutos sekä metsien uudistamis- ja hoitotoimet (Juutinen ym. 2019). Uhanalaisuuden korkea aste selittyy osittain edellä mainitusta vaateliaisuudesta sekä siitä, että sammalten elämänkierron vaiheet häiriintyvät herkästi (Laaka-Lindberg ym. 2009). Erityisesti riittävä kosteus on tärkeää, sillä sammalet ovat poikilohydrisiä: ympäröivä kosteus määrittää suoraan niiden vesipitoisuuden ja kuivissa olosuhteissa aineenvaihdunta pysähtyy (Vanderpoorten & Goffinet 2009). Lisäksi sammalissa on paljon ihmistoiminnan vuoksi taantuneita lajeja, jotka eivät ole sopeutuneet tehokkaaseen maankäyttöön (Laaka-Lindberg ym. 2009).

Tästä huolimatta sammalten suojelulla ei ole Suomessa kuin parin vuosikymmenen historia (Laaka-Lindberg ym. 2009) ja vuosien 2000 ja 2005 välillä sammalet olivat aiheena vain muutamassa prosentissa kaikista luonnonsuojeluartikkeleista (Hylander & Jonsson 2007). Sen jälkeen kiinnostus aihetta kohtaan on kuitenkin kasvanut. Tähän on vaikuttanut erityisesti se, että sammalten ekologinen rooli on ymmärretty paremmin ja on huomattu, kuinka sammalten lajirikkaus voi olla paikallisesti jopa suurempi kuin putkilokasvien (Vanderpoorten & Goffinet 2009). Viime aikoina on myös havahduttu siihen, kuinka alttiita sammalet ovat ilmastonmuutoksen vaikutuksille. He ym. (2016) arvioivat muuttuvan ilmaston johtavan sammalmonimuotoisuuden merkittävään alenemiseen varsinkin lajirikkailla alueilla, sillä nousevat lämpötilat heikentävät sammalten kykyä sitoa hiiltä ja kasvaa, mikä puolestaan rajoittaa niiden levinneisyyksiä.

## 1.2 Epifyyttisammalet

Smith (1982) määrittää epifyytit lajeiksi, jotka kasvavat elävien puiden ja pensaiden kuorella. Hän jakaa puiden epifyyteille tarjoamat elinympäristöt neljään ekologiseen yksikköön: tyvi, runko, suuret oksat ja pienet oksat. Tyvelle kipuaa usein sammallajeja ympäröivältä metsänpohjalta, kun taas muilla osilla selviävät enää varsinaiset epifyytit (Smith 1982). Tämä johtuu siitä, että puiden rungoilla kasvuolot voivat olla hyvin erilaiset kuin maan pinnalla, erityisesti kosteuden suhteen (Smith 1982).

Kosteus korreloi negatiivisesti valon intensiteetin kanssa (Smith 1982), joten siihen vaikuttavat kasvukorkeus sekä ympäristön avoimuus, jotka lisäävät valon ja kuivattavan tuulen määrää (Moe & Botnen 2000). Valoisuutta, kosteutta ja lämpötilaa mitataan usein epäsuorasti metsän rakenteen kautta (Rydin 2008). Sen onkin havaittu määrittävän epifyyttiyhteisöjen koostumusta, mutta merkittävää on mikroilmastoon vaikuttava pienympäristö, ei niinkään metsäkuvion yleinen rakenne (Culberson 1955). Tiheä puusto voi johtaa suurempaan epifyyttisammalten monimuotoisuuteen (Ojala ym. 2000) ja varsinkin tietyt lajit vaikuttavat tarvitsevan tiiviin puuston ympärilleen (Hazell ym. 1998). Myös korkealla latvuspeittävyydellä voi olla positiivinen vaikutus lajiston monimuotoisuuteen (Sales ym. 2016).

Puuston lisäksi pensaisto saattaa edistää epifyyttimonimuotoisuutta kosteuden ja tuulensuojan kautta (Király ym. 2013). Kasvillisuustyypilläkin on todettu olevan vaikutusta, mahdollisesti maaperän kautta (Gustafsson & Eriksson 1995). Maaperästä siirtyy ravinteita puihin, mikä johtaa siihen, että eri paikoilla kasvavilla samankin lajin yksilöillä rungon kemialliset ominaisuudet kuten happamuus ja ravinnetaso vaihtelevat (Gustafsson & Eriksson 1995).

Tärkeää on myös maantieteellinen sijainti. Etäisyys vesistöihin voi vaikuttaa epifyyttien kasvupaikkojen kosteusoloihin (Kiebacher ym. 2017) ja korkeudella merenpinnasta voi olla merkitystä siten, että alempana laaksoissa on parempi tuulensuoja (Fritz ym. 2009; Kiebacher ym. 2017). Korkeuden merenpinnasta onkin havaittu korreloivan negatiivisesti epifyyttisammalten monimuotoisuuden kanssa (Fritz ym. 2009; Kiebacher ym. 2017). Vaikka tällaista yleistä vaikutusta ei aina löydy, näyttää siltä, että jotkin epifyyttilajit ovat rajoittuneita kasvamaan lähellä merenpintaa (Bates 1992).

Ympäristöä ja maantieteellistä sijaintia merkittävämpää saattaa kuitenkin olla rungon ominaisuudet (Culberson 1955), kuten koko, korkeus, kaltevuus ja uurteisuus, jotka myös

vaikuttavat kosteusoloihin ja joilla on selvä yhteys epifyyttien lajikoostumukseen (Bates 1992). Erityisesti runkojen koon on tutkimuksissa havaittu vaikuttavan positiivisesti epifyyttien monimuotoisuuteen (Ojala ym. 2000; Fritz ym. 2009; Mežaka ym. 2012). Aina yhteyttä koon ja monimuotoisuuden välillä ei havaita (Kiebacher ym. 2017), mutta jotkin lajit näyttävät vaativan tietyn läpimitan (McGee & Kimmerer 2002). Rungon läpimitan merkitys on kuitenkin monisyinen: suuret ja siten vanhat puut ovat olleet pitkään kolonisoitavina ja niiden runko tarjoaa monipuolisen kasvualustan kuoren rakenteen, kemian ja kosteusolojen suhteen (Hazell ym. 1998). Niinpä erityisesti harvinaisille ja indikaattoreina käytetyille lajeille puun ikä, ei välttämättä niinkään läpimitta, on oleellista (Fritz ym. 2009).

Samoin kuoren pH on tärkeä tekijä, joka vaihtelee puulajeittain (Bates 1992) ja jopa yksilöittäin ja kasvuvaiheittain (Köhler ym. 2015). Useissa tutkimuksissa puulajin onkin havaittu olevan olennainen sammalyhteisöjen koostumukseen vaikuttava muuttuja (Culberson 1955; McGee & Kimmerer 2002; Mežaka ym. 2012; Sales ym. 2016) ja ympäristön puulajirikkauden on todettu korreloivan epifyyttien lajirikkauden kanssa (Király ym. 2013). Harvat lajit ovat kuitenkin rajoittuneita kasvamaan vain yhdellä puulajilla (González-Mancebo ym. 2003). Havupuilla ja muilla happamilla pinnoilla epifyyttiyhteisöt ovat tyypillisesti köyhiä (Bates 2008). Lisäksi monimuotoisuus on matala syvässä varjossa, korkean ilmansaasteen alueilla sekä paikoilla, joissa kuori on kärsinyt jäästä tai karjan laidunnuksesta (Bates 2008). Toisaalta laidunnus ylläpitää perinnemaisemia, jotka voivat olla tietyille epifyyteille tärkeitä elinympäristöjä (Syrjänen 2000), mutta se vaikuttaa myös lannan rehevöittävän vaikutuksen kautta. Ravinnelisäys saattaa auttaa joitain sammallajeja (Hinneri 1976) tai suosia sammalten sijaan tietynlaisia jäkäläiä (Fuentes ym. 1996).

Jäkälät ovatkin sammalten merkittäviä kilpailijoita, vaikka ne yleensä kasvavat valoisimmilla ja kuivemmilla paikoilla (Gustafsson & Eriksson 1995; Ranius ym. 2008; Király ym. 2013). Rupijäkälät ovat alttiita sille, että sammalet kasvavat niiden päälle (Ranius ym. 2008). Ainakin maalla kasvavien jäkälien on todettu kerryttävän ravinteita, joita sammalet voivat käyttää hyväksi syrjäyttäessään jäkälät (Syers & Iskandar 1973). Tätä kautta epifyyttisammalet voisivat hyötyä rupijäkälien päälle kasvamisesta.

Kuten Smith (1982) korostaa, kaikkien näiden epifyyttisammaliin vaikuttavien muuttujien kohdalla tulee kuitenkin pitää mielessä, että ympäristötekijöitä ei voi eristää toisistaan. Siksi on vaikeaa arvioida niiden tärkeyttä suhteessa toisiinsa. Smithin mukaan

yksittäisten muuttujien vertailun sijaan hyödyllisempää voi olla tarkastella laajemmin, ovatko tärkeämpiä otospuuhun vai mikroilmastoon liittyvät muuttajat.

Epifyyttien kohdalla ei voi myöskään unohtaa demografisia prosesseja. Ne ovat tärkeitä, sillä kasvualusta on olemassa vain rajoitetun ajan ja sammalten täytyy levitä uusien puiden rungoille (Vanderpoorten & Hallingbäck 2008). Sammalet ovat tyypillisesti tehokkaita leviämään, sillä ne tuottavat valtavan määrän pieniä itiöitä, jotka voivat kulkea tuulen mukana kauas (Vanderpoorten & Goffinet 2009). Tästä huolimatta epifyyttipopulaatioiden on todettu muodostavan paikallisia keskittymiä (Löbel ym. 2006) ja kolonisoivan pääasiallisesti lähellä sijaitsevia runkoja (Snäll ym. 2005). Lisäksi potentiaalisten kasvurunkojen määrän ja epifyyttisammalten esiintymisen väliltä ei aina löydetä yhteyttä, tai se on jopa negatiivinen (Gustafsson & Eriksson 1995; Hazell ym. 1998). Nämä tulokset viittaavat siihen, että leviämiskyky voi olla epifyyttisammalille rajoittava tekijä, sillä ne eivät aina kykene levittäytymään kaukana oleville potentiaalisille rungoille.

### 1.3 Hiippasammalet

Kaiken kaikkiaan noin 4 % Suomessa esiintyvistä lehtisammalista kasvaa ensisijaisesti puiden rungolla (Ulvinen ym. 2002). Yksi monimuotoisimmista epifyyttisammalryhmistä on hiippasammalet. Aikaisemmin kaikki hiippasammalet kuuluivat sukuun *Orthotrichum*, joka oli *Orthotrichaceae* heimon toiseksi lajirikkain suku (Plášek ym. 2015). Suvun jaottelu aiheutti kuitenkin kiivasta keskustelua 1800-luvun lopulta asti (Plášek ym. 2015). Asiaan tuli selvyys, kun Plášek ym. (2015) lopulta jakoivat ryhmän lajit useampaan sukuun, erityisesti itiöpesäkkeen ilmarakojen rakenteen ja sijainnin perusteella. Näiden lisäksi itiöpesäkkeen suuvarukseen liittyvät tuntomerkit on jo pitkään tunnistettu tärkeiksi hiippasammallajien erottamisessa (Hinneri 1976). Viimeisimmässä Euroopan sammalten lajilistassa Suomessa esiintyvät 18 lajia sijoitetaan neljään sukuun: *Orthotrichum*, *Lewinskya*, *Pulviger* ja *Nyholmiella* (Hodgetts ym. 2020).

Suomessa Saaristomeri on monien hiippasammallajien esiintymisen ydinaluetta ja sen lehtipuilla tiedetään ylipäänsä elävän erityisen rikas sammalfloora (Syrjänen 1997). Korkea ilmankosteus on varmasti tärkeä tekijä (Mussaari 2021), mutta on olemassa vain niukasti tutkimustietoa siitä, mitkä edellä esitellyistä muuttujista määrittävät epifyyttisammalyhteisöjen koostumusta Saaristomeren olosuhteissa. Lajien monimuotoisuuden on kuitenkin todettu olevan erityisen korkea lehtoniityiksi muutettujen jalopuulehtojen puilla, ja niille tyypillisenä ryhmänä mainitaan



hiippasammalet (Syrjänen 2000). Isäntäpuina monet näistä sammalista suosivat kookkaita vanhoja haapoja (Syrjänen 2009a-d). Haapojen onkin jo pitkään tiedetty isännöivän monia uhanalaisia lajeja Fennoskandiassa (Kouki ym. 2004) ja Saaristomeren suojelualueilla se on uhanalaisille lajeille tärkein yksittäinen puulaji (Mussaari 2021). Viimeisimmässä uhanalaisuusarvioinnista Juutinen ym. (2019) kuitenkin huomauttavat, että vanhoja haapoja kasvualustanaan käyttävien epifyyttisammalten tilasta ja kehityksestä tarvittaisiin kipeästi lisää tietoa.

Hiippasammalten kiinnostavuutta lisää se, että ne ovat hyviä indikaattoreita ilmansaasteille kuten happamalle sateelle (Smith 1982; Syrjänen 1997), ja myös ilmaston lämpeneminen sekä mereisen ilmaston lisääntyminen näkyvät tässä ryhmässä nopeasti (Syrjänen 1997). Hiippasammalten levinneisyyttä Fennoskandiassa tutkinut Hinneri (1976) korostaa mikroilmaston mereisyyttä erityisesti hakahiippasammalle (*Orthotrichum stramineum* Hornsch. ex Brid.) tärkeänä ympäristötekijänä. Hänen museonäytteisiinsä ja laajoihin kartoituksiin perustuva tutkimus loi pohjan hiippasammalten tarkemmalle etsimiselle: hän löysi isohiippasammalen (*Pulviger a lyellii* (Hook. & Taylor) Plásek, Sawicki & Ochyra) ja kertunhiippasammalen (*Orthotrichum patens* Bruch ex Brid.) Suomelle uusina lajeina. Hinnerin (1976) hiippasammalille käyttämät lajituntomerkit pätevät yhä ja julkaisu onkin varmasti osaltaan vaikuttanut siihen, kuinka paljon lisää tietoa hiippasammalista on kertynyt.

Saaristomerellä esiintyy neljä uhanalaista epifyyttistä hiippasammallajia, jotka suosivat kasvualustanaan erityisesti haapaa. Nämä lajit ovat aarnihiippasammal (*Nyholmiella gymnostoma* (Bruch ex Brid.) Holmen & E. Warncke), silohiippasammal (*Lewinskya striata* (Hedw.) F. Lara, Garilleti & Goffinet) sekä aiemmin mainitut haka-, ja kertunhiippasammal. Aarnihiippasammal on arvioitu Suomessa vaarantuneeksi, silo- sekä hakahiippasammal erittäin uhanalaisiksi ja kertunhiippasammal äärimmäisen uhanalaiseksi (Juutinen ym. 2019). Euroopan tasolla kaikki lajit ovat kuitenkin elinvoimaisia (Hodgetts ym. 2019). Seuraavaksi kerron tarkemmin siitä, mitä näistä lajeista tiedetään.

### **Aarnihiippasammal**

Aarnihiippasammal on arvioitu vuodesta 2000 asti vaarantuneeksi (Rassi ym. 2001; Syrjänen ym. 2010; Juutinen ym. 2019). Syrjäsen (2009a) mukaan Suomessa sen levinneisyys on näistä lajeista laajin, mutta se on koko levinneisyysalueellaan jokseenkin harvinainen. Laji sietää jonkin verran valoisuutta, mutta kasvupaikat ovat yleensä

varjoisia ja kasvualustana on melko spesifisti kookkaiden haapojen rungot. Joskus harvoin sen voi löytää myös esimerkiksi saarnelta tai omenapuulta (Hinneri 1976). Hallingbäck ym. (2008) korostavat lisäksi runkojen uurteisuutta ja kertovat lajin kasvavan joskus jopa betonilla.

### **Hakahiippasammal**

Hakahiippasammalen levinneisyys rajautuu Suomen lounaisosiin, erityisesti Ahvenanmaalle ja lounaiseen saaristoon (Syrjänen 2009b). Syrjänen (2009b) kirjoittaa lajin viihtyvän melko valoisissa lehdoissa, hakamailla ja lehdesniityillä. Hän jatkaa, että laji voi esiintyä myös hyvin suojaisilla kasvupaikoilla sekä kulttuuriympäristöissä. Kasvualustanaan hakahiippasammal suosii jaloja lehtipuita, haapaa ja pähkinäpensasta, mutta sitä on tavattu jopa pihlajilta ja koivuilta. Pienet itiöt mahdollistavat tehokkaan leviämisen.

Hinneri (1976) arvioi hakahiippasammalen uhanalaistumisen johtuneen ainakin osittain metsälaidunnuksen vähentymisestä: lajia löytyi ennen 1930-lukua yleisesti rauduskoivujen tyviltä laidunnetuilla alueilla, missä karja vaikutti positiivisesti typpilannoituksen ja karhean kaarnan kautta. Karja voi nimittäin kuluttaa kaarnaa ja luoda siihen tekstuuria, joka edistää sammalitiöiden tarttumista kasvualustaan. Syrjänen (2009b) lisää potentiaalisiksi uhanalaisuuden syiksi hakkuut, kuusettumisen sekä lehdestyksen loppumisen.

### **Silohiippasammal**

Silohiippasammal havaittiin Suomessa ensimmäisen kerran 1880-luvulla, mutta seuraavaan sataan vuoteen sitä ei löydetty uudelleen (Hinneri 1976). 2000-luvulla lajista on kuitenkin uusia havaintoja samoilta alueilta, joilla hakahiippasammal esiintyy (Syrjänen 2009c). Haluan nostaa Syrjäsen (2009c) kuvauksesta esiin seuraavat asiat: silohiippasammal on Suomessa levinneisyytensä pohjoisella reunalla, mutta pohjoisen pallonpuoliskon lehtimetsävyöhykkeellä se on melko yleinen. Se vaatii suojaisia puolivarjoisia lehtoja ja tuntuu suosivan erityisesti kookkaiden haapojen runkoja. Kasvupaikat ovat tyypillisesti vanhoja, hitaasti kehittyneitä lehtoja tai umpeenkasvaneita lehdesniittyjä. Lehtojen kuusettuminen on lajille uhka, minkä takia kuusien poisto on hyväksi. Harvennuksessa täytyy kuitenkin olla varovainen, ettei mikroilmasto vahingossa muutu liian paahteiseksi. Hallingbäck ym. (2008) mainitsevat kasvupaikkoina lisäksi puistot, puutarhat ja metsänreunat, eli melko valoisatkin alueet.

## **Kertunhiippasammal**

Kertunhiippasammal on kohdelajeista uhanalaisin, eikä uhanalaisuusluokitus ole muuttunut toisin kuin haka- ja silohiippasammalilla, jotka vielä vuonna 2000 arvioitiin vain vaarantuneiksi (Rassi ym. 2001; Syrjänen ym. 2010; Juutinen ym. 2019). Laji on koko levinneisyysalueellaan harvinainen (Syrjänen 2009d), mutta Euroopan tasolla se on kuitenkin arvioitu elinvoimaiseksi (Hodgetts ym. 2019). Suomen esiintymät ovat levinneisyyden pohjoisrajalla (Syrjänen 2009d). Vielä 1970-luvulla laji tunnettiin Suomessa vain yhdeltä kasvupaikalta (Hinneri 1976), mutta sen jälkeen esiintymiä on löytynyt muutamia lisää (Suomen lajitietokeskus 2022).

Syrjänen (2009d) arvioi tyypilliseksi kasvualustaksi kookkaat ja varttuneet puut pähkinäpensaslehdon reunustalla, puolivarjoisassa ja kosteassa ympäristössä. Hallingbäck (2008) tuo esille tärkeinä ympäristötekijöinä vesistöjen läheisyyden ja metsien harvuuden. Hän arvelee lajin tarvitsevan tiettyä puuston avaruutta, mutta ilmankosteus ei saa olla liian matala. Isäntäpuulajin suhteen kertunhiippasammal on melko sopeutuva. Sitä kasvaa lähinnä jalopuilla, mutta lajia on löytynyt myös pähkinäpensaalta (Hallingbäck 2008). Syrjänen (2009d) uskoo lehtipuiden vähenemisen, kuusettumisen ja kasvupaikkojen sulkeutumisen johtaneen kertunhiippasammalle potentiaalisten elinympäristöjen taantumiseen.

## **1.4 Tutkielman tavoitteet**

Tämän tutkielman tavoitteena on tutkia Saaristomerellä esiintyvien uhanalaisten hiippasammalten kasvupaikkavaatimuksia, jotta ne osattaisiin ottaa luonnonsuojelualueiden hoidossa paremmin huomioon. Kohdelajeja on neljä: aarni-, haka-, silo-, ja kertunhiippasammal. Vaikka hiippasammalten kartoittamisen tärkeyteen on havahduttu ympäri Eurooppaa, muun muassa Ukrainassa (Číhal 2014), Slovakiassa (Plášek ym. 2016) ja Tšekissä (Halfar & Plášek 2014), ja ryhmän fylogeniaan ja taksonomiaan on saatu paljon selkeyttä (Draper ym. 2021), tuoreita tutkimuksia näiden lajien ekologiasta ei löydy.

Metsähallituksen kanssa yhteistyössä toteutettava tutkielma on osa Helmi-elinympäristöohjelmaa, jonka yhtenä tarkoituksena on inventoida perinnebiotooppien nykytila ja kunnostaa arvokkaita alueita (Ympäristöministeriö 2020). Helmi-ohjelma tekee tutkielmasta erityisen ajankohtaisen, sillä hiippasammalet eivät luultavasti hyödy perinnebiotooppien hoitotoimenpiteistä (Mussaari 2021). Eri lajien tarpeiden

yhteensovittamien on joka tapauksessa haastava tehtävä, mutta ilman ajankohtaista tietoa lajien esiintymisestä ja kasvupaikkavaatimuksista se on käytännössä mahdoton.

Tämän lisäksi tutkin yleisemmällä tasolla yhteisöekologian näkökulmasta epifyytisammalyhteisöjä. Alueen lehtipuiden rungoilla tiedetään elävän erityisen rikas sammalfloora (Syrjänen 1997), joten pyrin selvittämään, mitkä tekijät Saaristomeren olosuhteissa määrittävät epifyytisammalyhteisöjen koostumusta.

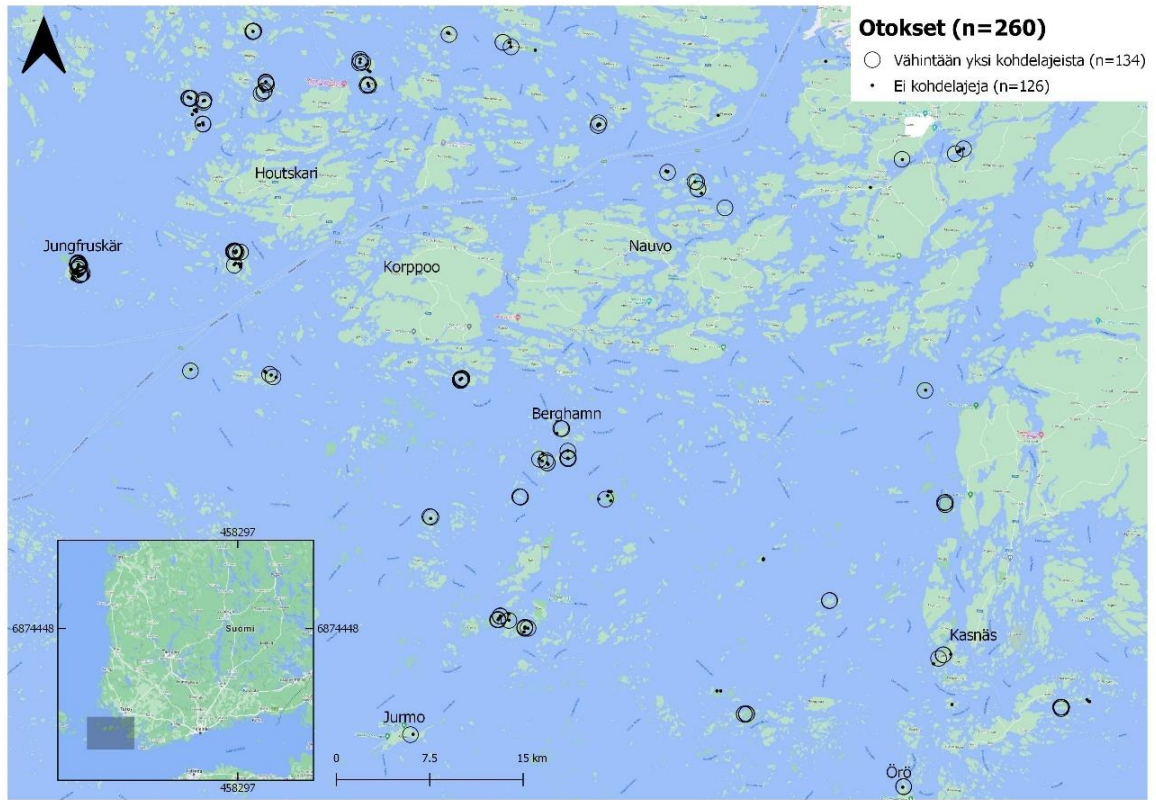
## 2. Aineisto ja menetelmät

### 2.1 Otanta

Tutkimus sijoittui Saaristomeren suojelualueille, mistä keräsin aineiston työparini kanssa 17.5–22.9.2021 välillä 48 maastotyöpäivän aikana. Kohteiden valinnassa käytin hyväksi ympäristöhallinnon SAKTI-paikkatietojärjestelmää, josta löytyy kattavat biotooppitiedot suojelukohteista. Kohdesaarien tuli täyttää vähintään yksi seuraavista valintaperusteista:

1. Alueella on jonkin kohdelajin (aarni-, haka-, silo- tai kertunhiippasammal) tunnettu esiintymä;
2. Alueella on lehtoa tai lehtomaista kangasta;
3. Alueella kasvaa runsaasti haapaa, vaahteraa, saarnea tai pihlajaa.

Kohteiksi valikoitui 49 saarta (Kuva 1; Taulukko 1), joiden lehtipuiden epifyytisammallajiston kartoitimme mahdollisimman perusteellisesti ja joilta valitsimme otospuita tutkimusta varten. Keskitimme maastotyöt biotooppikuvioille, jotka kohteiden valinnassa nousivat esille kohdelajeille potentiaalisina edellä mainittujen kriteerien perusteella. Maastotöissä apuna oli 3 m teleskooppitikkaat, joiden avulla pystyimme kartoittamaan rungot noin 5 m korkeudelle asti. Näiltä saarilta tutkimukseen päätyi 260 otospuuta (Kuva 1; Taulukko 1). Keräsimme kaikilta otospuilta monipuolisesti ympäristömuuttujia ja listasimme niiden epifyytisammallajiston. Analyysejä varten yhdistin läheiset saaret saariryhmiksi (Taulukko 1), sillä vierekkäisten saarten olojen voi olettaa olevan samankaltaiset. Yhdistämisen raja oli korkeintaan 500 m leveä vesialue saarien välissä.



Taustakartta © Google Maps 2021

Kuva 1. Otopisteet kartalla. Kohdelajeja ovat aarni-, haka-, silo- ja kertunhiippasammal

Taulukko 1. Kohdesaaret ja niiltä havainnoitujen puunrunkojen määrä. Osa saarista on yhdistetty saariyhdeksi.

Saari	Runkojen määrä	Saari	Runkojen määrä	Saari	Runkojen määrä
Jungfruskär	31	Rosmanskär	6	Hamnholmen	3
Långholm + Bodö	24 (16 + 8)	Kälö	6	Ejskaret	3
Berghamn Storlandet	22	Långholmen (Parainen)	6	Berghamn	3
Storö + Halsholm + Lillö	18 (7 + 7 + 4)	Holma	5	Äpskär	2
Hällskär + Ramsö + Åldanskär	17 (7 + 6 + 4)	Långholmen (Kemiö)	4	Yxskären	2
Kulm	12	Hevonkack	4	Kråskär	2
Sundholm + Bjonholm	12 (7 + 5)	Storön	4	Jurmo	2
Mälhamn	11	Stora Träskholm	4	Högländ	2
Boskär	9	Salmis	4	Husskär	2
Ådön + Lillön + Hundskär	6 (3 + 2 + 1)	Öro	3	Tammo	1
Pähkinäinen + Kenkämaa	6 (3 + 3)	Storlandet	3	Rosala Hamnholmen	1
Stora Styrholm	6	Skogsflisan	3	Sillholm	1
Seili	6	Ålön + Mattholm	3 (2 + 1)	Kramppi	1

Tutkimukseen mukaan tulevat otospuut valitsimme seuraavin perustein:

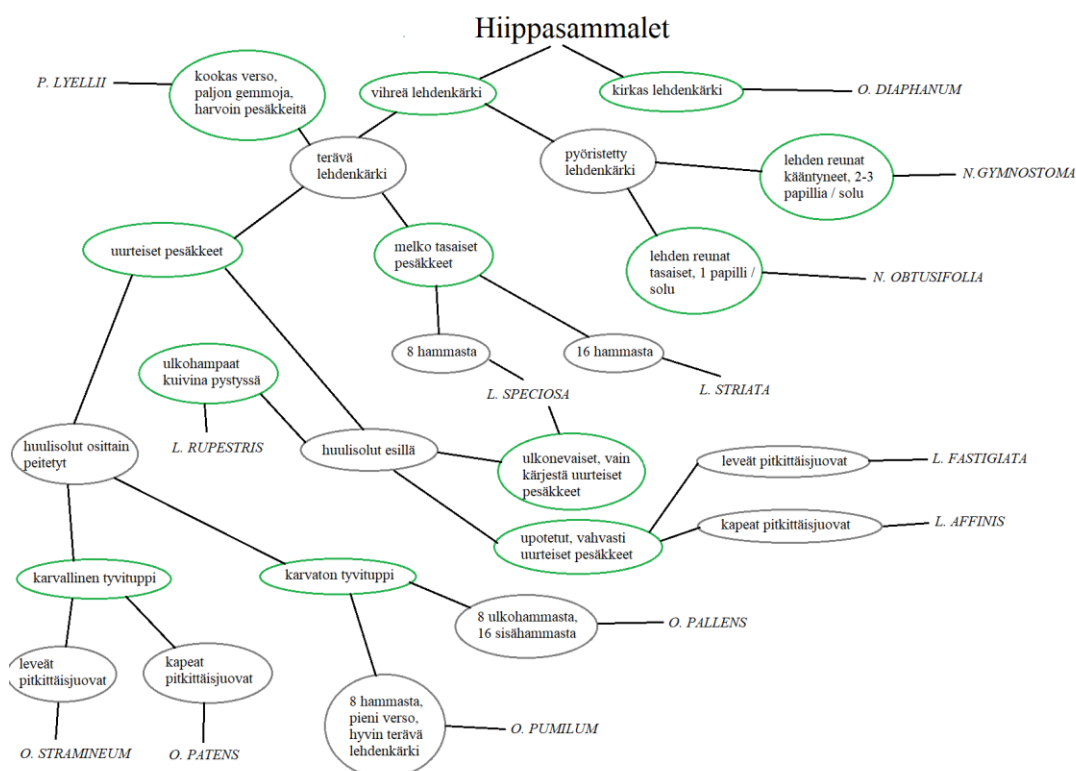
1. Rungolla on uusi tai ennestään tunnettu kohdelajin (aarni-, haka-, silo- tai kertunhiippasammal) esiintymä. Mikäli kohdelajia havaittiin usealla rungolla, näistä valittiin satunnaisesti yksi otospuuksi. Samaan esiintymään laskettiin tyypillisesti rungot, joiden etäisyys toisistaan oli alle 50 m. Tähän tosin vaikutti esiintymän runsaus ja ympäristön heterogeenisuus;
2. Rungolla on epäilty kohdelajin esiintymä, joka mikroskooppimäärityksessä osoittautui joksikin toiseksi lajiksi;
3. Runko vaikuttaa ympäristön ja puulajin perusteella kohdelajeille potentiaaliselta, mutta niitä ei esiinny. Nämä rungot valittiin satunnaisesti maastossa. Pyrimme satunnaistamaan vähintään yhden rungon jokaiselta metsäkuviolta, jolta etsimme kohdelajeja;
4. Rungolla on ollut kohdelajin esiintymä, mitä ei enää löydetty. Mikäli tarkkaa runkoa ei saatu selville, valitsimme alueelta satunnaisesti potentiaalinen runko.

Satunnaistaminen suoritettiin maastossa työparina tyypillisesti niin, että toinen osoitteli vuoron perään mahdollisia otospuita ja toinen sanoi silmät kiinni pitäen 'stop', ja otospuuksi valittiin se puu, johon oli sillä hetkellä osoitettu.

## 2.2 Lajiyhteisö

Jokaiselta otospuulta kerättiin lajilista epifyyttisammalyhteisöjen koostumukseen vaikuttavien tekijöiden tutkimista varten ja jotta uhanalaisten lajien esiintymätietoihin saadaan tieto seuralaislajeista. Tyypillisesti kartoitus kattoi 0,5 m korkeudelta 2 m korkeudelle yltävän alueen puun rungolla, mutta mikäli jotain kohdelajia kasvoi tämän korkeuden yläpuolella, lisäsimme sen listaan. Osa lajeista oli mahdollista vaivattomasti määrittää maastossa, mutta joidenkin lajien kohdalla näytteiden ottaminen oli tärkeää kenttämäärityksen varmistamiseksi ja löydön todistamiseksi (Juutinen & Syrjänen 2015). Hiippasammalten määrittämistä varten tein tunnistuskaavion (Kuva 2). Kerätyt näytteet määritettiin ja museoitiin Turun yliopiston kasvimuseolla. Uhanalaisista lajeista kerättiin esiintymätietoja varten kasvukorkeus, ilmansuunta rungolla, esiintymän koko sekä kunto, kuten Glime (2007) suosittelee. Tiedot sekä aiemmin tiedossa olleista että uusina löydettyistä esiintymistä päivitettiin Suomen ympäristöhallinnon LajiGIS-järjestelmään.

Analyysejä varten siirsin lajilistat Excel-taulukkoon, jossa yksi rivi vastaa yhtä otospuuta ja jokaisella lajilla on oma sarakkeensa. Mikäli laji esiintyi otospuulla, se sai arvon 1, ja mikäli ei, arvon 0.



Kuva 2. Kaavio Suomessa esiintyvien, lehtipuilla kasvavien hiippasammalten tärkeimmistä erottavista tuntomerkeistä Hallingbäck ym. (2008) ja Vigalongo ym. (2020) perusteella.

## 2.3 Kasvupaikkaa kuvailevat muuttujat

Keräsimme tutkimukseen valikoituneista rungoista numeerisia muuttujia, jotka kuvaavat isäntärungon ominaisuuksia sekä ympäröivää puustoa ja muuta kasvillisuutta. Lisäksi hain SAKTI-tietokannasta kasvillisuustyyppihin ja hoitotoimiin liittyviä luokkamuuttujia. Analyysejä varten loin Excel-taulukon, jossa jokainen rivi vastaa yhtä otospuuta ja jokaisella muuttujalla on oma sarakkeensa.

Rungolla kasvavien sammalten, lehtijäkälien ja rupijäkälien sekä ympäröivän pensaston määrää mittasimme peittävyyksinä. Peittävyys prosenttiosuutena on tarkin vaihtoehto, mutta sen arvioiminen on aikaa vievää ja usein subjektiivista, sillä omaa arviota voi huomaamatta liu'uttaa toivottuun, hypoteesin mukaiseen suuntaan (Oksanen 1976). Tutkimuksen objektiivisuutta voidaan lisätä käyttämällä valmiiksi rajattuja peittävyysluokkia, jolloin luokkien sisäistä informaatiota menetetään, mutta aikaa säästetään (Oksanen 1976). Peittävyysarvion tarkkuus on suhteellinen arvioitavan asian

kokoon, joten peittävyysluokkien ylä- ja alarajojen suhde tulisi säilyttää samana (Oksanen 1976). Skandinaviassa laajalti käytetty Hult-Sernander luokittelu noudattaa tätä periaatetta (Oksanen 1976). Siitä on monia eri versioita, joista käytin Pätsch ym. (2019) E-variaatioksi nimeämää luokittelua, sillä se on luokkien koon suhteen tasapainoisin. Se on muuten sama kuin Hult-Sernanderin perusversio, mutta viimeinen, suurin luokka on jaettu kahteen osaan (Pätsch ym. 2019). Niinpä luokitteluni oli: 0 (ei yhtään), 1 (alle 3,125 %), 2 (3,125–6,25 %), 3 (6,25–12,5 %), 4 (12,5–25 %), 5 (25–50 %), 6 (50–75 %) ja 7 (75–100 %). Luokittelun objektiivisuutta lisäsi se, että teimme päätökset kahden ihmisen kompromissina.

### 2.3.1 Otoppuuhun liittyvät muuttujat

pH on todetusti tärkeä isäntäpuuhun liittyvä muuttuja ja se vaihtelee rungoilla jopa yksilöittäin ja kasvuvaiheittain (Köhler ym. 2015). pH:n mittaaminen on kuitenkin uusillakin menetelmillä usein epätarkkaa ja työlästä (Köhler ym. 2015), minkä takia se olisi vienyt huomattavasti aikaa kartoittamiselta ja vähentänyt otospuiden määrää. Siksi pH tuli tutkielmassa mukaan vain epäsuorasti puulajin kautta (kts taulukko 7). Sen lisäksi mittasimme rungon halkaisijan 1,3 m korkeudelta talmeter-mitalla ja korkeuden hypsometrillä 15 m metrin etäisyydeltä. Sammalten, lehtijäkälien ja rupijäkälien peittävyden arvioimme 0,5–2 m korkeudelta käyttäen edellä kuvattuja peittävyysluokituksia. Uurteisuuden arvioimme Hazell ym. (1998) tapaan luokittain sileästä erittäin uurteiseen. Käytimme seuraavaa luokitusta: 0 = sileä, 1 = uurteet <1 cm, 2 = uurteet 1–2 cm, 3 = uurteet >2 cm.

### 2.3.2 Ympäröivään kasvillisuuteen liittyvät muuttujat

Kasvillisuusluokan (kts taulukko 8), Natura-luontotyyppin (kts taulukko 9), senhetkisen laidunnustilanteen (kts taulukko 10) ja tuoreimpien hoitotoimenpiteiden (kts taulukko 11) määrittämisessä käytin hyväksi Suomen ympäristöhallinnon SAKTI-paikkatietojärjestelmän biotooppikuviotietoja. Niiden tulkitsemisessa tulee huomioida, että biotooppikuvioiden rajat ovat subjektiivisia ja niiden tarkkuus vaihtelee. Lisäksi tiedot hoitotoimenpiteistä kattavat vain viimeiset 15 vuotta. Hain nämä tiedot jälkikäteen GPS-pisteiden perusteella. Muut ympäröivään kasvillisuuteen liittyvät muuttujat kerättiin maastossa.

Pensaskerros koostui tyypillisesti katajasta, taikinamarjasta ja ruusuista, ja arvioimme sen peittävyden peittävyysluokittain 5 m säteellä otospuusta. Otimme pähkinäpensa-



mukaan erillisenä muuttujana, sillä se on saaristossa yleinen ja kertoo aikaisemmasta maankäytöstä. Arvioimme yksilöiden, ei yksittäisten runkojen, lukumäärän 5 m säteellä. Pähkinäpensas tuli joissain tapauksissa mukaan myös relaskoopilla laskettuun puuston pohjapinta-alaan. Taimet voivat pensaiden ja puiden tapaan varjostaa otospuita ja lisätä kosteutta, joten laskimme niidenkin lukumäärän 5 m säteeltä. Periaatteena käytimme sitä, että mikäli puu ei tule mukaan pohjapinta-alaan, se voidaan laskea taimeksi. Poikkeuksena pähkinäpensaat, joita mitattiin omalla muuttujallaan. Alle 10 cm korkuiset taimet jätimme laskematta.

Puuston pohjapinta-ala kuvaa puustoa melko laajalta alueella, sillä mukaan saattoi tulla kookkaita runkoja kymmenien metrien päästä. Latvuspeittävyys sen sijaan kertoo paremmin kohderungon lähiympäristöstä. Sitä arvioimme ottamalla 10 mm laajakulmaobjektiivilla neljä kuvaa latvuksesta, noin 3 m metrin etäisyydeltä kohderungosta. Jälkeenpäin laskin kuvista prosenttiruudukon avulla, kuinka suuren osan latvusto peittää. Otin osan kuvista ennen lehtien puhkeamista, joten arvioin kuvista suoran auringonvalon määrää ottamatta huomioon lehtien välistä siivilöityvää valoa. Lopullisena arvona käytin neljän kuvan keskiarvoa, eli keskimääräistä latvuspeittävyyttä.

Ympäroivästä puustosta kiinnitimme vielä erityishuomiota hiippasammalille potentiaalisten runkojen määrään. Tätä mittasimme haapojen, saarnien, vaahteroiden ja pihlajien lukumääränä viiden metrin säteellä otospuusta. Taimia emme laskeneet mukaan.

### 2.3.3 Maantieteeseen liittyvät muuttujat

GPS-laitteet eivät aina ole luotettavia mittaamaan korkeutta merenpinnasta, joten laskin sen jälkikäteen käyttäen Suomen tarkinta korkeusmallia, Maanmittauslaitoksen Korkeusmalli 2 m. Sen ruutukoko on  $2 \times 2$  m ja tarkkuus 0,3–1 m (Maanmittauslaitos 2021). Latastin aineiston paikkatieto-ohjelmaan ja tarkistin jokaisen otospuun sijainnin kohdalta sen antaman arvon 0,1 m tarkkuudella. Samoin laskin etäisyyden merestä maastotäiden jälkeen ArcGIS paikkatieto-ohjelmassa. Vedin jokaisesta otospisteestä mittaustyökalulla viivan lähimpään rantaan ja merkitsin etäisyyden ylös metrin tarkkuudella. Kartan mittakaavana oli 1:3000.

## 2.4 Analyysit

### 2.4.1 Kohdelajien kasvupaikkavaatimukset

Analyysien ensimmäisessä osassa tutkin kohdelajien kasvupaikkavaatimuksia pyrkien löytämään lajien esiintymistä mahdollisimman hyvin selittävän mallin. Aloitin tarkastelemalla lajien esiintymisen suhdetta numeerisiin ympäristömuuttujiin, joita oli yhteensä neljätoista: otospuun korkeus, halkaisija ja uurteisuus; sammalten, lehtijäkälien ja rupijäkälien peittävyys; potentiaalisten runkojen määrä, latvuston peittävyys, puuston pohjapinta-ala, taimikon tiheys, pähkinäpensaiden määrä, pensaiston peittävyys, etäisyys merestä ja korkeus merenpinnasta.

Käytin suhteiden tarkasteluun HOF-malleja, joilla mallinnetaan sitä, minkä muotoinen lajin runsauden vaste on suhteessa tutkittavaan ympäristötekijään (Huisman ym. 1993). Jansenin ja Oksasen (2013) päivityksen jälkeen malleja on yhteensä seitsemän: I (ei vastetta), II (lineaarinen vaste), III (tasaantuva vaste), IV (symmetrisesti unimodaalinen vaste), V (epäsymmetrisesti unimodaalinen vaste), VI ja VII (bimodaalinen vaste). Koska mallit VI ja VII kuvaavat bimodaalisia suhteita, jätin vaihtoehtoiksi alkuperäiset mallit I–V. Mallit luodaan regressioiden kautta *eHOF*-paketin HOF-funktiolla (Jansen & Oksanen 2013) ja käytin niiden laskemisessa bootstrap menetelmää, mikä tarkoittaa sitä, että aineistosta otetaan pienempiä otoksia ja tuloksena käytetään näillä otoksilla saatuja keskiarvoja. Valitsin bootstrapin toistokerraksi sata. Tein HOF-mallin jokaiselle lajille ja jokaiselle numeeriselle muuttujalle erikseen.

Seuraavaksi kuvasin lajien esiintymistä yleistetyillä sekamalleilla (GLMM), koska selitettävä muuttuja on binäärinen ja halusin malleihin mukaan satunnaismuuttujan (Bolker ym. 2009). Määritin lajin esiintymisen selitettäväksi muuttujaksi, numeeriset ympäristömuuttujat kiinteiksi tekijöiksi ja saaren/saariryhmän satunnaistekijäksi. Valitsin lausekkeessa binomisen vasteen. Vertailtavuuden lisäämiseksi normitin numeeriset muuttujat (Schielzeth 2010). Loin sekamallit paketin *lme4* glmer-funktiolla (Bates ym. 2015).

Otin tähän vaiheeseen mukaan ne muuttujat, joille HOF-funktio löysi muun kuin I-tyypin mallin. Mikäli malli on epälineaarinen (mallit III–V), otin muuttujasta mukaan neliötermin. Neliösummiin korotus tehtiin normituksen jälkeen. Muuttujien määrää täytyi kuitenkin vielä karsia. Niinpä tein yleistetyt sekamallit ja mallinvalinnan ensin erikseen otospuuhun ja ympäröivään kasvillisuuteen liittyville muuttujille. Otin lopulliseen

mallinvalintaan mukaan ne muuttajat, jotka olivat mukana suurimmassa osassa sellaisia malleja, joiden AICc ero parhaimpaan malliin oli alle kaksi.

Mallinvalinnassa sisällytin yleistetyt sekamallit *MuMin*-paketin dredge-funktioon, joka järjestää kaikki valituista muuttujista koottavat mallit AICc arvon mukaiseen järjestykseen (Barton 2020). Lopullisen mallinvalinnan tuloksissa otin huomioon mallit, joiden AICc eroaa alle kahdella parhaasta mallista (Kiebacher ym. 2017). Toistin sekamallien luonnin, muuttujien karsinnan ja mallinvalinnan jokaiselle kohdelajille.

Varmistaakseni, ettei analyyseissä ole mukana liian vahvasti toistensa kanssa korreloivia muuttujia ( $r > 0,7$ ), laskin lisäksi numeeristen muuttujien keskinäiset Spearmanin korrelaatiokertoimet Kiebacher ym. (2017) tapaan. Jos muuttujien väliltä olisi löydetty liian vahva korrelaatio, toinen niistä olisi poistettu analyyseistä.

Tarkastelin aineiston luokkamuuttujien (otospuun laji, kasvillisuusluokka, Natura-luontotyyppi, laidunnustilanne ja viimeaikaiset hoitotoimenpiteet) yhteyttä kohdelajien esiintymiseen laskemalla frekvenssit sille, kuinka usein eri lajit esiintyvät eri luokissa.

## 2.4.2 Epifyyttisammalyhteisöjen koostumus

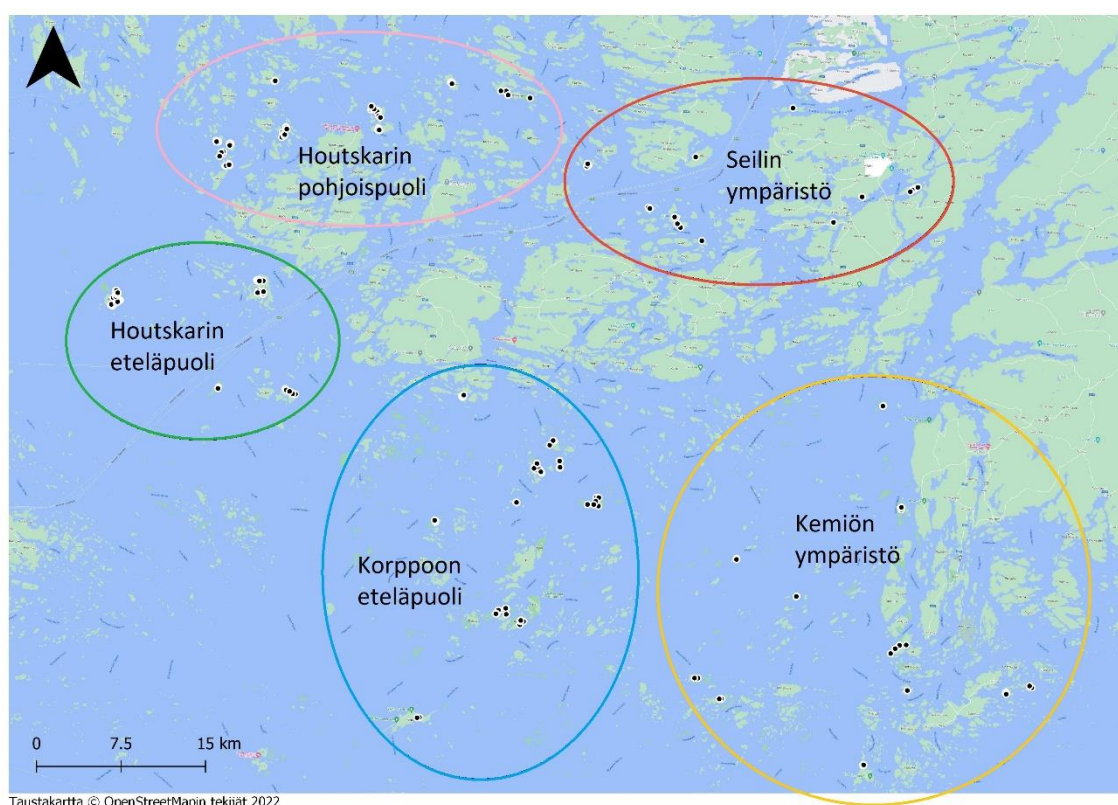
Tutkielman toisena kysymyksenä on se, mitkä ympäristömuuttajat vaikuttavat epifyyttisammalyhteisöjen koostumukseen Saaristomerellä. Tähän käytin monimuuttujamenetelmiä. Aluksi aineistosta täytyi poistaa otospuut, joilta ei havaittu yhtään epifyyttisammalia. Otospuita jäi jäljelle 244 kpl.

Tein jokaiselle 14 numeeriselle ympäristömuuttujalle yksitellen Mantelin testin sen selvittämiseksi, korreloiko muuttujan samankaltaisuus lajiyhteisön samankaltaisuuden kanssa. Käytin ympäristömuuttujista normitettuja versioita ja laskin niille Euklidisen etäisyysmatriisin. Lajidatan kohdalla valitsin Jaccardin samankaltaisuusindeksin. Tilastollisen merkitsevyyden raja-arvona käytin p-arvoa  $< 0,05$ .

Lopullisena mallina tein monimuuttujaregression etäisyysmatriiseille ('multiple regression on distance matrices', MRM), joka mahdollistaa useiden selittävien etäisyysmatriisien arvioimisen permutaatioiden avulla, ja missä p-arvo lasketaan etäisyysmatriisien satunnaistuksen kautta olettamatta muuttujille tiettyä jakaumaa (Legendre ym. 1994; Lichstein 2007). Otin malliin mukaan ne muuttajat, joille löytyi Mantelin testillä tilastollisesti merkitsevä korrelaatio lajikoostumuksen kanssa. Huomiodakseni spatiaalisen autokorrelaation, laskin Euklidisen etäisyyden otosten

koordinaattien perusteella, otin siitä logaritmin, ja lisäksi regressiomalliin yhdeksi muuttujaksi. Loin mallin *ecodist*-paketin MRM-funktiolla (Goslee & Urban 2007).

Tulosten visuaalista kuvaamista varten tein lajidatan pohjalta NMDS-ordinaation, jossa pisteet kuvaavat otospuita ja niiden etäisyys toisistaan kertoo lajikoostumuksen samankaltaisuudesta. Lajidatalle käytin jälleen Jaccardin indeksiä. Tämän ordinaation päälle kuvasin pisteiden koolla sellaisten muuttujien arvoja, jotka aikaisemmissa Mantelin testeissä todettiin merkitseviksi. Halusin lisäksi tarkastella, näkyykö lajikoostumuksessa maantieteellisiä eroja eri Saaristomerен osien välillä. Tätä varten kuvasin ordinaatiossa eri väreillä maantieteellisiä alueita. Kuvassa 3 on esitetty käytetty maantieteellinen jako.



Kuva 3. Saariston eri osien luokittelu maantieteellisten erojen tarkastelua varten. Pisteet kuvaavat otospuita.

Lopuksi tutkin luokkamuuttujien vaikutusta kuvaamalla ordinaatiossa eri väreillä otospuun lajia ja kasvillisuusluokkaa. Etäisyysmatriisien luonnissa, Mantelin testeissä ja ordinaatioiden piirtämisessä käytettiin *vegan*-paketin funktioita (Oksanen ym. 2020). Suoritin kaikki analyysit R-Studio ohjelmiston 4.1.2 versiolla (R Core Team 2021).

## 3. Tulokset

### 3.1 Aineisto

Aineistossa oli 84 kpl uuteen, 54 kpl ennalta tunnettuun ja 28 kpl kadonneeseen esiintymään liittyvää otospuuta sekä 73 kpl potentiaaliseen ympäristöön satunnaistettua otospuuta. Eniten uusia esiintymiä tuli silo- ja hakahiippasammalle, molemmille 27 kpl. Aarnihiippasammalta löytyi 19 uudelta paikalta ja kertunhiippasammalta kolmelta. Lisäksi maastotöiden aikana tehtiin Saaristomeren ensimmäinen isohiippasammal (*Pulviger a lyellii*) löytö. Lopullisessa aineistossa oli 28 eri lajia (Taulukko 2).

Taulukko 2. Aineistossa esiintyvät lajit yleisyysjärjestyksessä. Frekvenssi kertoo, kuinka monelta otospuulta lajia löytyi. Yhteensä otospuita oli 260.

Laji	Frekvenssi	Laji	Frekvenssi
<b>Haapasuomusammal</b> <i>Radula complanata</i> (L.) Dumort.	200	<b>Pikkuhiippasammal</b> <i>Orthotrichum pumilum</i> Sw. ex anon.	12
<b>Tikanhiippasammal</b> <i>Lewinskya speciosa</i> (Nees) F.Lara, Garilleti & Goffinet	171	<b>Kimppuhiippasammal</b> <i>Lewinskya fastigiata</i> (Bruch ex Brid.) Vigalondo, F. Lara & Garilleti	12
<b>Kujasammal</b> <i>Pylaisia polyantha</i> (Hedw.) Schimp.	165	<b>Sirokorallisammal</b> <i>Ptilidium pulcherrimum</i> (Weber) Vain.	11
<b>Kalliopalmikkosammal</b> <i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.	59	<b>Pikkupalmikkosammal</b> <i>Jochenia pallescens</i> (Hedw.) Hedenäs, Schlesak & D.Quandt	6
<b>Silohiippasammal</b> <i>Lewinskya striata</i> (Hedw.) F.Lara, Garilleti & Goffinet	56	<b>Kalliohiippasammal</b> <i>Lewinskya rupestris</i> (Schleich. ex Schwägr.) F.Lara, Garilleti & Goffinet	5
<b>Hakahiippasammal</b> <i>Orthotrichum stramineum</i> Hornsch. ex Brid.	52	<b>Pörrökynsisammal</b> <i>Dicranum montanum</i> Hedw.	4
<b>Takkusammalet</b> <i>Ulota</i> sp.	47	<b>Vemmelvaskisammal</b> <i>Pseudoleskeella nervosa</i> (Brid.) Nyholm	4
<b>Aarnihiippasammal</b> <i>Nyholmiella gymnostoma</i> (Bruch ex Brid.) Holmen & E.Warntke	39	<b>Oravisammal</b> <i>Leucodon sciuroides</i> (Hedw.) Schwägr.	4
<b>Haapahiippasammal</b> <i>Nyholmiella obtusifolia</i> (Brid.) Holmen & E.Warntke	25	<b>Kertunhiippasammal</b> <i>Orthotrichum patens</i> Bruch ex Brid.	3

<b>Metsäkamppisammal</b> <i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske	25	<b>Puistohiippasammal</b> <i>Lewinskya affinis</i> (Brid.) F. Lara, Garilleti & Goffinet	3
<b>Suikalesammal</b> <i>Metzgeria furcata</i> (L.) Corda	23	<b>Isohiippasammal</b> <i>Pulviger a lyellii</i> (Hook. & Taylor) Plášek, Sawicki & Ochyra	2
<b>Kalvashiippasammal</b> <i>Orthotrichum pallens</i> Bruch ex Brid.	22	<b>Ketopartasammal</b> <i>Syntrichia ruralis</i> (Hedw.) F.Weber & D.Mohr	2
<b>Runkokarvesammal</b> <i>Frullania dilatata</i> (L.) Dumort.	18	<b>Haapariippusammal</b> <i>Neckera pennata</i> Hedw.	1
<b>Kivikynsisammal</b> <i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	14	<b>Tammihippasammal</b> <i>Orthotrichum diaphanum</i> Schrad. ex Brid.	1

Otosmäärä jäi kertunhiippasammalen kohdalla niin pieneksi, että se täytyi jättää analyysien ulkopuolelle. Niinpä tutkin tilastollisesti ainoastaan aarni-, haka- ja silohiippasammalen kasvupaikkavaatimuksia.

Puulajeja päätyi aineistoon kahdeksan, yleisyysjärjestyksessä haapa (n=208), saarni (n=18), vaahtera (n=14), pihlaja (n=8), hieskoivu (n=7), rauduskoivu (n=2), jalava (n=2) ja pähkinäpensas (n=1). Nämä sijaitsivat seitsemällä eri kasvillisuustyypillä: lehto (n=140), tuore kangas (n=48), lehtomainen kangas (n=42), kuivahko kangas (n=19), kalliometsä (n=8), niitty (n=2) ja kuiva kangas (n=1). Kohdelajeja löytyi jokaiselta puulajilta ja kaikilta kasvillisuustyypeiltä kuivaa kangasta lukuun ottamatta. Numeeristen arvojen vaihteluvälit, keskiarvot ja keskihajonnat löytyvät koostetusti taulukosta 3.

Taulukko 3. Numeeristen muuttujien vaihteluvälit, keskiarvot ja keskihajonnat.

	Vaihteluväli	Keskiarvo	Keskihajonta
<b>Otospuuhun liittyvät muuttujat</b>			
Korkeus (m)	4,5–34	19,2	5,8
Halkaisija 1,3 m korkeudella (cm)	6,5–67,5	33,7	12,4
Uurteisuus 1,3 m korkeudella (uurteisuusluokat)	0–3	1,2	0,6
Sammalten peittävyys 0,5–2 m korkeudella (peittävyysluokat)	0–6	2,4	1,5
Lehtijäkälien peittävyys 0,5–2 m korkeudella (peittävyysluokat)	0–7	2,1	2,0

Rupijäkälien peittävyys 0,5–2 m korkeudella (peittävyysluokat)	0–7	5,8	1,2
<b>Ympäröivään kasvillisuuteen liittyvät muuttujat</b>			
Potentiaalisten runkojen määrä 5 m säteellä (kpl)	0–15	3,5	3,1
Latvuspeittävyys (%)	13,5–100	90,7	12,7
Puuston pohjapinta-ala	1–47	22,1	8,4
Taimikon tiheys 5 m säteellä (kpl)	0–170	17,3	27,1
Pähkinäpensaiden määrä 5 m säteellä (kpl)	0–29	2,0	4,3
Pensaiston peittävyys 5 m säteellä (peittävyysluokat)	0–7	2,6	2,2
<b>Maantieteeseen liittyvät muuttujat</b>			
Etäisyys merenrannasta (m)	2–407	124,7	78,4
Korkeus merenpinnasta (m)	0,9–26,6	6,5	3,7

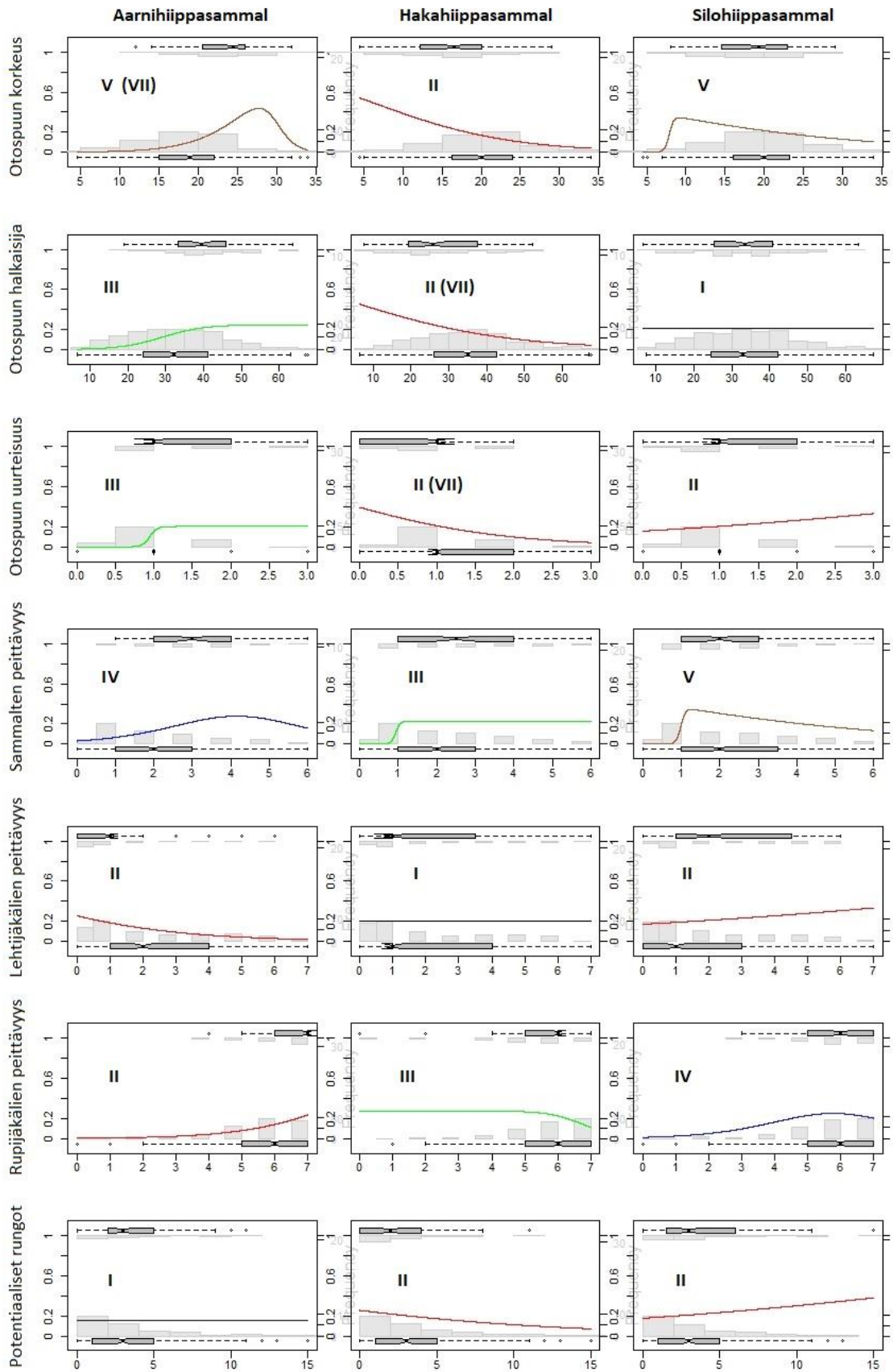
## 3.2 Kohdelajien kasvupaikkavaatimukset

Muuttujien välisistä korrelaatioista mikään ei ylittänyt raja-arvoa 0,7, joten kaikki numeeriset muuttujat voitiin ottaa analyyseihin mukaan. Lähimmäksi pääsivät otospuun korkeus ja halkaisija, joiden välinen korrelaatio oli 0,64. Myös otospuun halkaisija ja uurteisuus korreloivat merkittävästi ( $r=0,58$ ), samoin kuin latvuston peittävyys ja puuston pohjapinta-ala ( $r=0,52$ ).

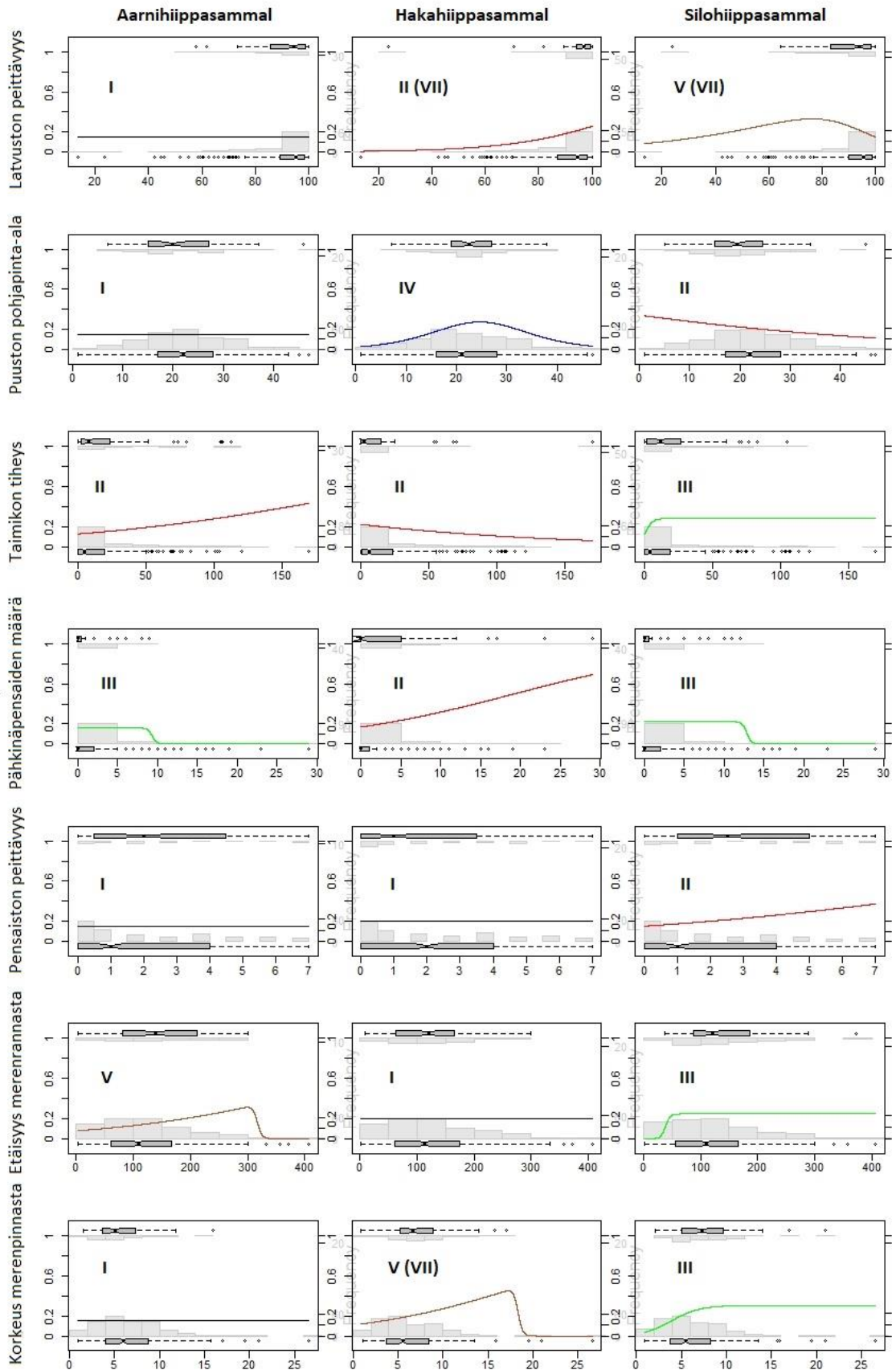
### 3.2.1 HOF-mallit

Aluksi tutkin numeeristen muuttujien ja kohdelajien esiintymisen välisiä suhteita HOF-malleilla, jotka on tiivistetty kuvaan 4. Vaihtoehtoisista malleista yleisin oli I, mikä tarkoittaa, ettei muuttujan ja lajin esiintymisen väliltä löydetty yhteyttä ( $n=13$ ). Kuudelle muuttujalle I tyyppin mallia ei löytynyt minkään lajin kohdalla, seitsemälle muuttujalle se löytyi yhdelle lajille ja vain pensaiston peittävyydelle kahdelle lajille. Toiseksi yleisin oli II-malli eli lineaarinen suhde ( $n=11$ ). Sitä seuraa III eli nousevasti tai laskevasti tasaantuva suhde ( $n=9$ ), V eli epäsymmetrisesti unimodaalinen suhde ( $n=6$ ) ja IV eli symmetrisesti unimodaalinen suhde ( $n=3$ ). Kolme viimeksi mainittua ovat kuitenkin

kaikki epälineaarisia ja kun ne lasketaan yhteen, tulee epälineaarista vasteesta yleisempi kuin lineaarisesta.







Kuva 4. HOF-mallien tulokset. Rivin vasemmassa reunassa kerrottu muuttuja on rivin kuvaajissa x-akselilla, kun taas y-akseli ilmaisee lajin esiintymisen todennäköisyyden. Roomalainen numero kertoo, mistä HOF-mallista on kyse. Suluissa oleva numero viittaa vaihtoehtoiseen malliin, joka olisi saatu alkuperäisellä datalla ilman bootstrap menetelmää ja bimodaalisten mallien karsintaa.

Aineistossa ei ole yhtään muuttujaa, jonka kohdalla kaikkien kolmen kohdelajien vasteet olisivat samanlaiset (Kuva 4). Eniten yhtäläisyyksiä löytyi silo- ja aarnihiippasammalen väliltä, sillä niillä on sama vaste kolmen muuttujan kohdalla (Kuva 4). Haka- ja aarnihiippasammaleelta samoja vasteita ei löydy yhtään ja silo- ja hakahiippasammalen väliltä kaksi (Kuva 4).

### 3.2.2 Yleistetyt sekamallit ja mallinvalinta

#### Aarnihiippasammal

Parhaiten aarnihiippasammalen esiintymistä selitti otospuun korkeus ja sen neliö sekä sammalten ja rupijäkälien peittävyys (Taulukko 4). Ympäristöön liittyvät muuttujat tulivat mukaan vasta myöhemmissä malleissa (Taulukko 4). Malleja luotiin yhteensä 64, joista kuusi mahtui kahden pisteen päähän parhaan mallin AICc arvosta. Muuttujien karsinnassa pois jäivät otospuun halkaisija ja sen neliö, uurteisuus ja sen neliö, sammalten peittävyden neliö, lehtijäkälien peittävyys, pähkinäpensaiden määrä ja sen neliö sekä etäisyyden rannasta neliö.

*Taulukko 4. Aarnihiippasammalen mallinvalinnan tulokset. Taulukkoon on sisällytetty mallit, joiden ero parhaaseen malliin on alle kaksi. Osasta muuttujista käytettiin neliöön korotettuja arvoja, mikä on ilmaistu muuttujan nimen lopussa.*

	1	2	3	4	5	6
AICc	189,4	190,0	190,4	190,5	190,5	190,8
delta	0,00	0,59	1,01	1,06	1,07	1,39
df	6	5	7	6	7	6
weight	0,189	0,141	0,114	0,112	0,111	0,095
Otospuun korkeus	1,10	0,75	1,02	0,77	1,08	0,70
Otospuun korkeus <sup>2</sup>	-0,37		-0,35		-0,34	
Sammalten peittävyys	0,65	0,60	0,67	0,59	0,64	0,62
Rupijäkälien peittävyys	1,00	0,99	0,99	0,99	0,99	0,98
Taimikon tiheys				0,22	0,18	
Etäisyys merenrannasta			0,24			0,26

## Hakahiippasammal

Hakahiippasammalen esiintymistä selitti parhaiten malli, jossa oli mukana otospuun korkeus, sammalten peittävyys ja sen neliö, potentiaalisten runkojen määrä sekä puuston pohjapinta-ala ja sen neliö (Taulukko 5). Myös latvuston peittävyys tuli vahvasti esille (Taulukko 5). Malleja luotiin yhteensä 256 ja niistä yhdeksän mahtui kahden pisteen päähän parhaan mallin AICc arvosta. Otospuun halkaisija, uurteisuus, rupijäkälien peittävyys ja sen neliö, taimikon tiheys sekä korkeus merenpinnasta ja sen neliö karsiutuivat lopullisesta mallinvalinnasta.

*Taulukko 5. Hakahiippasammalen mallinvalinnan tulokset. Taulukkoon on sisällytetty mallit, joiden ero parhaaseen malliin on alle kaksi. Osasta muuttujista käytettiin neliöön korotettuja arvoja, mikä on ilmaistu muuttujan nimen lopussa.*

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
AICc	229,7	230,4	230,4	230,6	230,7	231,2	231,3	231,3	231,5
delta	0,00	0,68	0,75	0,95	1,06	1,57	1,59	1,60	1,81
df	8	7	9	8	7	7	6	9	8
weight	0,097	0,069	0,067	0,060	0,057	0,044	0,044	0,043	0,039
Otospuun korkeus	-0,95	-0,91	-0,95	-0,89	-0,94	-0,88	-0,90	-0,93	-0,93
Sammalten peittävyys	0,74	0,69	0,72	0,70	0,53	0,51	0,49	0,71	0,51
Sammalten peittävyys <sup>2</sup>	-0,30	-0,29	-0,30	-0,28				-0,30	
Potentiaalisten runkojen määrä	-0,53	-0,44	-0,53	-0,44	-0,50	-0,41	-0,42	-0,52	-0,49
Latvuston peittävyys		0,76	0,38	0,65		0,60	0,72		0,37
Puuston pohjapinta-ala	0,64		0,47		0,58			0,63	0,39
Puuston pohjapinta-ala <sup>2</sup>	-0,46		-0,36	-0,25	-0,46	-0,26		-0,45	-0,36
Pähkinäpensaiden määrä								0,14	

## Silohiippasammal

Silohiippasammalen paras malli sisälsi kaikki lopulliseen mallinvalintaan valitut muuttujat pensaiston peittävyttä lukuun ottamatta, mutta sekin oli mukana useassa hyvässä mallissa (Taulukko 6). Neljä mallia mahtui kahden pisteen päähän parhaan mallin AICc arvosta, kun malleja luotiin yhteensä 2048. Karsintavaiheeseen jäivät seuraavat muuttujat: otospuun korkeus, rupijäkälien peittävyys, latvuston peittävyys, pähkinäpensaiden määrä ja etäisyys merenrannasta sekä näiden neliöt.

*Taulukko 6. Silohiippasammalen mallinvalinnan tulokset. Taulukkoon on sisällytetty mallit, joiden ero parhaaseen malliin on alle kaksi. Osasta muuttujista käytettiin neliöön korotettuja arvoja, mikä on ilmaistu muuttujan nimen lopussa.*

	1	2	3	4
AICc	249,1	249,6	250,1	250,6
delta	0,00	0,54	0,98	1,55
df	12	13	12	11
weight	0,085	0,065	0,052	0,039
Uurteisuus	0,34	0,29		
Sammalten peittävyys	0,56	0,57	0,57	0,56
Sammalten peittävyys <sup>2</sup>	-0,53	-0,51	-0,48	-0,50
Lehtijäkälien peittävyys	0,47	0,45	0,40	0,41
Potentiaalisten runkojen määrä	0,50	0,47	0,44	0,47
Puuston pohjapinta-ala	-0,43	-0,41	-0,41	-0,45
Taimikko	0,97	0,92	0,93	0,99
Taimikko <sup>2</sup>	-0,32	-0,30	-0,30	-0,33
Pensaisto		0,22	0,28	
Korkeus merenpinnasta	0,97	0,97	0,93	0,92
Korkeus merenpinnasta <sup>2</sup>	-0,23	-0,23	-0,22	-0,22

### 3.2.3 Luokkamuuttujat

Luokkamuuttujia tarkasteltiin frekvenssien kautta. Lähes kaikki lajit näyttivät esiintyvän pääsääntöisesti haavalla, aarnihiippasammal pelkästään haavalla (Taulukko 7). Hakahiippasammalelle kelpasi myös vaahtera, saarni, pihlaja ja koivut, kun taas silohiippasammal oli vahvemmin haapaan keskittynyt. Sitä löytyi lisäksi vaahteralta, saarnelta, pihlajalta ja jopa pähkinäpensaalta (Taulukko 7).

Taulukko 7. Kohdelajien esiintyminen eri puulajeilla. Yli kymmenen prosentin osuudet on tummennettu.

Puulaji	Aarnihiippasammal	Hakahiippasammal	Silohiippasammal
Haapa ( <i>Populus tremula</i> )	<b>39 (100 %)</b>	<b>25 (48 %)</b>	<b>50 (89 %)</b>
Vaahtera ( <i>Acer platanooides</i> )	0 (0 %)	<b>10 (19 %)</b>	2 (4 %)
Saarni ( <i>Fraxinus excelsior</i> )	0 (0 %)	<b>9 (17 %)</b>	2 (4 %)
Pihlaja ( <i>Sorbus sp.</i> )	0 (0 %)	2 (4 %)	1 (2 %)
Hieskoivu ( <i>Betula pubescens</i> )	0 (0 %)	5 (10 %)	0 (0 %)
Rauduskoivu ( <i>Betula pendula</i> )	0 (0 %)	1 (2 %)	0 (0 %)
Euroopan-pähkinäpensas ( <i>Corylus avellana</i> )	0 (0 %)	0 (0 %)	1 (2 %)
Jalava ( <i>Ulmus sp.</i> )	0 (0 %)	0 (0 %)	0 (0 %)
<b>Yhteensä</b>	<b>39</b>	<b>52</b>	<b>56</b>

Kasvillisuustyyppien kohdalla lehto näytti olevan kaikkien kohdelajien tyypillisin kasvupaikka, mutta aarni- ja silohiippasammal viihtyivät jopa kalliometsissä ja niityillä (Taulukko 8). Hakahiippasammal näytti olevan tarkemmin rajoittunut lehtoihin, tuoreisiin kankaisiin, lehtomaisiin kankaisiin ja kuivahkoihin kankaisiin (Taulukko 8).

Taulukko 8. Kohdelajien esiintyminen eri kasvillisuusluokissa. Yli kymmenen prosentin osuudet on tummennettu.

Kasvillisuustyyppi	Aarnihiippasammal	Hakahiippasammal	Silohiippasammal
Lehto	<b>18 (46 %)</b>	<b>34 (65 %)</b>	<b>26 (46 %)</b>
Tuore kangas	<b>9 (23 %)</b>	<b>8 (15 %)</b>	<b>11 (20 %)</b>
Lehtomainen kangas	<b>8 (21 %)</b>	<b>8 (15 %)</b>	<b>7 (13 %)</b>
Kuivahko kangas	2 (5 %)	2 (4 %)	<b>7 (13 %)</b>
Kalliometsä	1 (3 %)	0 (0 %)	4 (7 %)
Niitty	1 (3 %)	0 (0 %)	1 (2 %)
Kuiva kangas	0 (0 %)	0 (0 %)	0 (0 %)
<b>Yhteensä</b>	<b>39</b>	<b>52</b>	<b>56</b>

Lehdot nousivat vahvasti esille myös Natura-luontotyyppien kohdalla (Taulukko 9). Sen lisäksi kohdelajit näyttivät viihtyvän hakamailla (Taulukko 9). Saaristomerellä hakamaat ovat yleensä lehtoja, joista on raivattu perinnebiotooppeja. Esiintymiä oli kaikilla lajeilla myös niityillä ja silikaattikallioilla, hakahiippasammalta esiintyi jopa kuvioilla, jotka on määritetty suomalaisiksi (Taulukko 9).

*Taulukko 9. Kohdelajien esiintyminen eri Natura-luontotyypeissä. Yli kymmenen prosentin osuudet on tummennettu.*

Natura-luontotyyppi	Aarnihiippasammal	Hakahiippasammal	Silohiippasammal
1610 Harjusaaret	1 (3 %)	0 (0 %)	1 (2 %)
6270 Runsaslajiset kuivat ja tuoreet niityt	2 (5 %)	1 (2 %)	2 (4 %)
6530 Lehdes- ja vesaniityt	2 (5 %)	1 (2 %)	1 (2 %)
7140 Vaihtumissuot ja rantasuot	0 (0 %)	1 (2 %)	0 (0 %)
8220 Silikaattikalliot	1 (3 %)	1 (2 %)	3 (5 %)
9010 Luonnonmetsät	0 (0 %)	2 (4 %)	0 (0 %)
9010 Jalopuumetsät	2 (5 %)	1 (2 %)	0 (0 %)
9050 Lehdot	<b>11 (28 %)</b>	<b>16 (31 %)</b>	<b>9 (16 %)</b>
9070 Hakamaat ja kaskilaitumet	<b>5 (13 %)</b>	<b>10 (19 %)</b>	<b>9 (16 %)</b>
91D0 Puustoiset suot	0 (0 %)	1 (2 %)	0 (0 %)
Ei tietoa	15 (38 %)	<b>18 (35 %)</b>	<b>31 (55 %)</b>
<b>Yhteensä</b>	<b>39</b>	<b>52</b>	<b>56</b>

Laidunnuksen suhteen kaikkien lajien tilanne oli melko tasainen – esiintymiä oli suurin piirtein yhtä paljon laidunnetuilla ja ei-laidunnetuilla alueilla. Kuitenkin aarni- ja silohiippasammal näyttivät olevan hieman yleisempiä laidunnetuilla alueilla, kun taas hakahiippasammalella tilanne oli päinvastainen (Taulukko 10). Kyseessä on kuitenkin vain nykyinen laidunnustilanne, joka ei ota huomioon laidunnushistoriaa.

Taulukko 10. Kohdelajien esiintyminen laidunnetuilla ja ei-laidunnetuilla alueilla. Yli kymmenen prosentin osuudet on tummennettu.

Laidunnus	Aarnihiippasammal	Hakahiippasammal	Silohiippasammal
Kyllä	<b>22 (56 %)</b>	<b>20 (38 %)</b>	<b>29 (52 %)</b>
Ei	<b>17 (44 %)</b>	<b>28 (54 %)</b>	<b>25 (45 %)</b>
Ei tietoa	0 (0 %)	4 (8 %)	2 (4 %)
<b>Yhteensä</b>	<b>39</b>	<b>52</b>	<b>56</b>

Silohiippasammal vaikutti esiintyvän muita lajeja yleisimmin alueilla, joilla on tehty viimeaikaisia hoitotoimenpiteitä kuten raivauksia ja puuston poistoa. Kaikkien lajien esiintymät löytyivät pääosin kuvioilta, joissa hoitotoimenpiteitä ei ole tehty viimeiseen 15 vuoteen tai niistä ei ole tietoa (Taulukko 11).

Taulukko 11. Kohdelajien esiintyminen alueilla, joissa on, tai ei ole tehty, hoitotoimenpiteitä. Yli kymmenen prosentin osuudet on tummennettu.

Hoitotoimet	Aarnihiippasammal	Hakahiippasammal	Silohiippasammal
Ylläpitoraivaus	2 (5 %)	1 (2 %)	3 (5 %)
Kunnostusraivaus	0 (0 %)	2 (4 %)	2 (4 %)
Puuston poisto	1 (3 %)	1 (2 %)	5 (9 %)
Niitto ja haravointi	2 (5 %)	0 (0 %)	2 (4 %)
Vierasperäisten puiden/pensaiden poisto	0 (0 %)	0 (0 %)	1 (2 %)
Ei toimia / tietoa toimista	<b>34 (87 %)</b>	<b>48 (92 %)</b>	<b>44 (79 %)</b>
<b>Yhteensä</b>	<b>39</b>	<b>52</b>	<b>56</b>

Kertunhiippasammalta ei pienen otosmäärän takia lisätty taulukoihin, mutta sitä löytyi lehdossa ja kuivahkoilla kankailla kasvavilta haavoilta, vaahteroilta ja pihlajilta. Yksi esiintymä oli laidunnetulla alueella ja kaksi laiduntamattomalla. Muista hoitotoimista ei löytynyt tietoa.

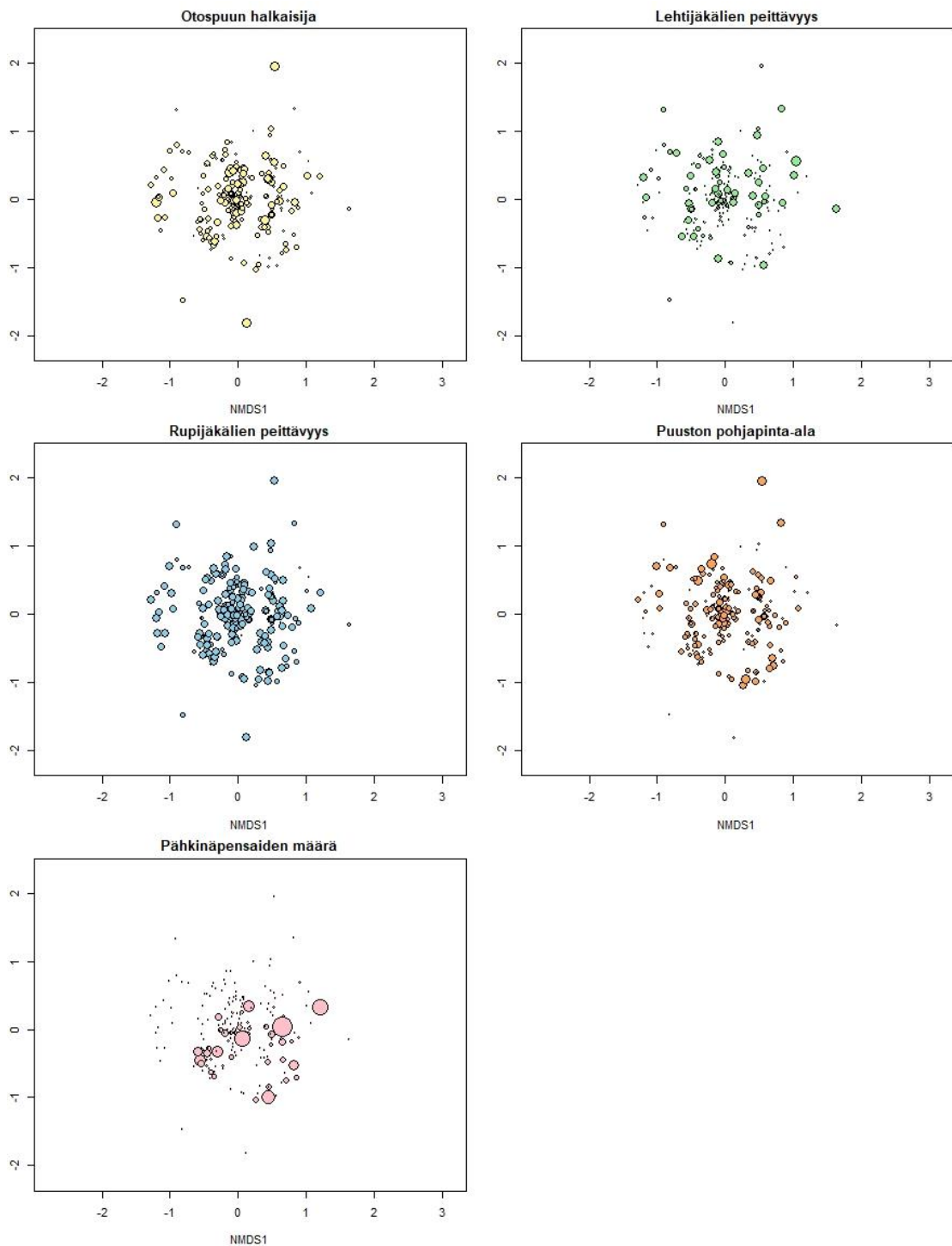
### 3.3 Epifyyttisammalyhteisöjen koostumus

Mantelin testin perusteella viiden numeerisen ympäristömuuttujan samankaltaisuuden ja lajikoostumuksen samankaltaisuuden välille löytyi tilastollisesti merkitsevä korrelaatio. Nämä muuttujat ovat: otospuun halkaisija, lehtijäkälien ja rupijäkälien peittävyys, puuston pohjapinta-ala ja pähkinäpensaiden määrä (Taulukko 12). Kuvasin tuloksia NMDS-ordinaatioilla (Kuva 5), mistä näkee, ettei korrelaatio minkään muuttujan kohdalla ole kovin vahva. Tämä tukee visuaalisesti taulukon 11 tuloksia. Vahvin korrelaatiokerroin oli rupijäkälien peittävyydellä, mutta sekin oli vain 0,096 (Taulukko 12).

*Taulukko 12. Mantelin testin tulokset numeeristen ympäristömuuttujien ja lajikoostumuksen etäisyysmatriisien välillä. Vihreällä merkityiltä muuttujilta löytyi tilastollisesti merkitsevä korrelaatio lajikoostumuksen kanssa. Otospuiden määrä on 244.*

<b>Muuttuja</b>	<b>r-arvo</b>	<b>P-arvo</b>
Otospuun korkeus	0,030	0,174
Otospuun halkaisija	0,058	0,035
Otospuun uurteisuus	0,051	0,085
Sammalten peittävyys	0,013	0,305
Lehtijäkälien peittävyys	0,064	0,014
Rupijäkälien peittävyys	0,096	0,007
Potentiaalisten runkojen määrä	-0,007	0,554
Latvuston peittävyys	0,018	0,311
Puuston pohjapinta-ala	0,076	0,013
Taimikon tiheys	-0,064	0,958
Pähkinäpensaiden määrä	0,084	0,034
Pensaiston peittävyys	-0,038	0,926
Etäisyys merenrannasta	0,035	0,121
Korkeus merenpinnasta	0,013	0,358



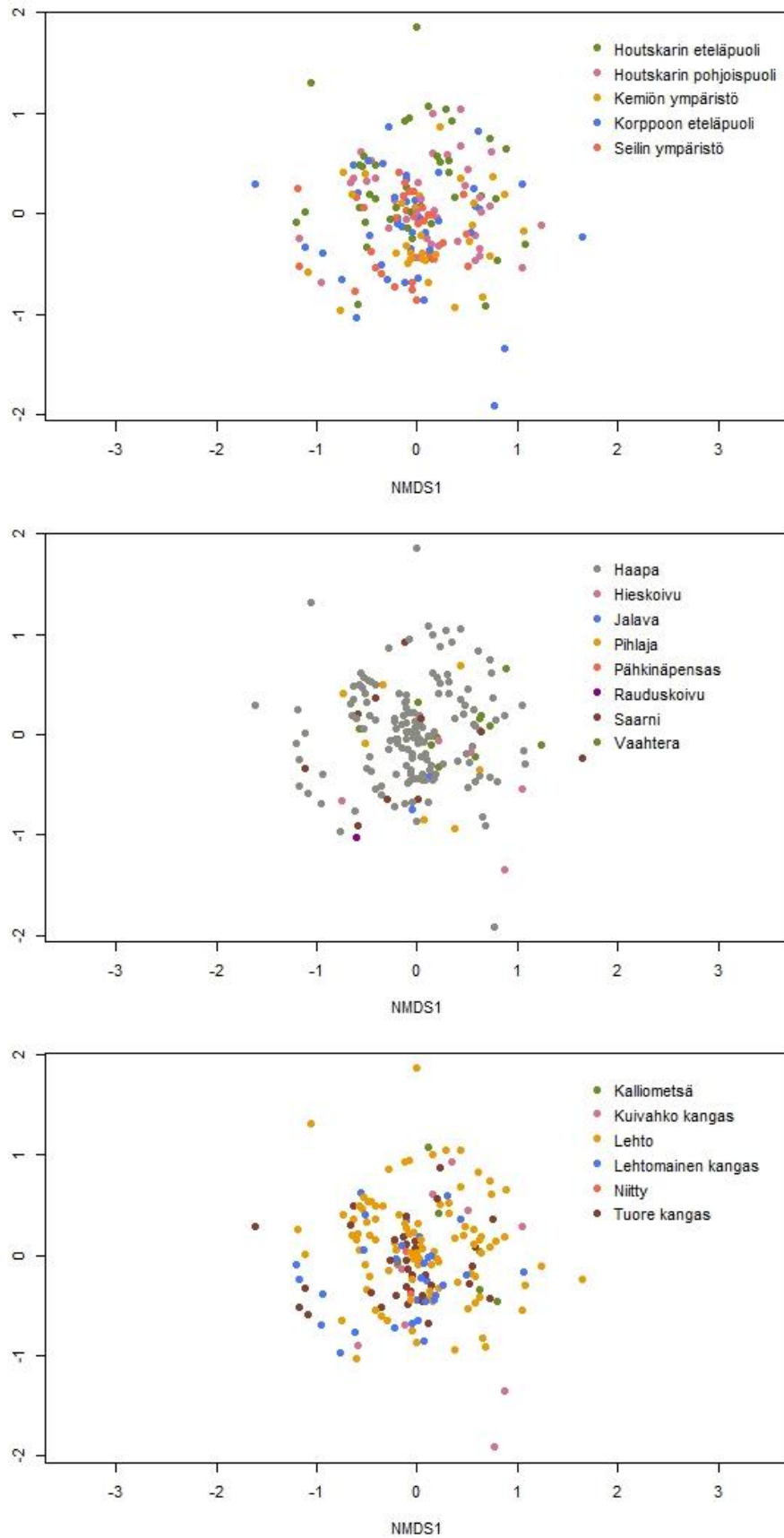


Kuva 5. NMDS-ordinaatiot, jotka on piirretty otospuilla kasvavien sammalten lajikoostumuksen perusteella käyttäen Jaccardin etäisyysindeksiä. Pisteiden etäisyydet toisistaan kertovat lajikoostumuksen samankaltaisuudesta ja koko kuvaa valittua ympäristömuuttujaa. Otopsuiden määrä on 244.

Monimuuttujaregressioon (MRM) otettiin mukaan edellä mainitut viisi muuttujaa sekä maantieteellisen etäisyyden logaritmi. Mallin selitysasteeksi tuli 0,030 p-arvolla 0,001.

Saariston eri osien välillä ei näkynyt selviä eroja, mutta poikkeavia lajikoostumuksia näyttää olevan lähinnä Korppoon ja Houtskarın eteläpuolella (Kuva 6). Luokkamuuttujia tutkiessa näkee, miten vahvasti haapa dominoi puulajina ja miten selkeitä eroja puulajien

lajikoostumuksen välillä on vaikea havaita (Kuva 6). Näyttää kuitenkin siltä, että koivut ovat ryhmittyneet ordinaation alaosaan (Kuva 6). Kasvillisuustyyppien kohdalla eroja on myös haastava löytää, mutta tuoreet ja lehtomaiset kankaat vaikuttavat ryhmittyvän vasemmalle alas (Kuva 6). Lehto on selkeästi yleisin kasvillisuustyyppi ja siellä kasvavilla rungoilla on vaihtelevia lajikoostumuksia (Kuva 6).



Kuva 6. NMDS-ordinaatiot, jotka on piirretty otospuilla kasvavien sammalten lajikoostumuksen perusteella käyttäen Jaccardin etäisyysindeksiä. Pisteiden etäisyydet toisistaan kertovat lajikoostumuksen samankaltaisuudesta ja värit edustavat Saaristomeren eri osia, eri puulajeja ja eri kasvillisuustyyppejä. Otosmäärä on 244.

## 4. Pohdinta

### 4.1 Kohdelajit

#### **Aarnihiippasammal**

Aarnihiippasammal esiintyi aineistossa ainoastaan haavoilla, joista noin puolet oli lehdossa, neljäsosa tuoreella kankaalla ja neljäsosa lehtomaisella kankaalla. HOF-mallien perusteella isäntäpuun korkeus, halkaisija ja uurteisuus vaikuttavat tiettyyn pisteeseen asti positiivisesti ja korkeus korostuu vahvasti mallinvalinnan tuloksissa. Tämä vastaa odotuksia, sillä kirjallisuudessa kyseisistä otospuun ominaisuuksista puhutaan aarnihiippasammalen kohdalla paljon (Hallingbäck 2008; Syrjänen 2009a). Tulokset vahvistavat kuvaa siitä, että laji kasvaa suhteellisen korkeilla, uurteisilla ja paksuilla haavan rungoilla.

Aarnihiippasammal ei näytä esiintyvän aivan rannan lähellä, luultavasti kuivattavan tuulen takia. Tiheä taimikko voi lisätä kosteutta, mitä kautta sillä on positiivinen vaikutus. Ympäröivän puuston tai pensaiston ja lajin esiintymisen välille ei sen sijaan löytynyt HOF-mallia, mistä voisi päätellä, että aarnihiippasammal kasvaa myös melko valoisilla paikoilla. Syrjänen (2009a) kirjoittaa lajin sietävän jonkin verran valoisuutta. Tästä hyvä esimerkki on Holman vanha esiintymä, jossa lajia kasvaa keskellä niittyä olevalla haaparivillä. Esiintymä oli luultavasti laajempi ennen niityn raivaamista muutamia vuosikymmeniä sitten, mutta populaatio on kuitenkin selvinnyt ympäristön muutoksesta. Laji saattaa olla sitkeämpi kuin on luultu, mutta sitä emme tiedä, kuinka pitkään laji selviää ympäristömuutoksen jälkeen.

Mallinvalinnassa esiin nousee edellä mainittu isäntäpuun korkeus sekä sammalten ja rupijäkälien positiivinen vaikutus. Aarnihiippasammalen esiintymät olivat tyypillisesti laajoja ja sammalten peittävyys kertookin luultavasti enemmän tästä kuin erityisen suuresta epifyyttisammalten lajirikkaudesta. Rupijäkälillä voi olla positiivinen vaikutus sitä kautta, että aarnihiippasammal voi kasvaa niiden päälle (Ranius ym. 2008) ja hyödyntää niiden keräämiä ravinteita (Syers & Iskandar 1973). Lehtijäkälien peittävyys karsiutui lopullisesta mallinvalinnasta, mutta ne sietävät kuivuutta tyypillisesti sammalia paremmin (Gustafsson & Eriksson 1995; Ranius ym. 2008; Király ym. 2013), mikä voi selittää niiden negatiivisen vaikutuksen HOF-malleissa.

HOF-malleista huomaa lisäksi sen, miten laji ei kasva samoilla paikoilla kuin pähkinäpensas. Pähkinäpensaiden vaikutus saattaa johtua niiden indikoimasta käyttöhistoriasta. Saaristomeren suojelualueilla pähkinäpensasta esiintyy erityisesti runsasravinteisilla alueilla, joilla on ennen ollut harvaa laidunnettua hakamaata, joka ei ole ollut hiippasammalille soveliaista (suullinen tiedonanto T. Korvenpää 2022). Aarnihiippasammal leviää pääasiallisesti suvuttomien leviäinten avulla (Syrjänen 2009a) ja suvuttomasti leviävien epifyyttisammalten on todettu olevan leviämiskyvyltään rajoittuneempia kuin suvullisten (Löbel ym. 2006). Tästä johtuen aarnihiippasammal ei välttämättä ole ehtinyt levittäytyä näille vanhoille hakamaille, vaikka puusto on perinneikäisen loputtua muuttunut tiheämmäksi. Lisäksi näillä alueilla ei ole välttämättä säilynyt aarnihiippasammalten vaatimia vanhoja haapoja eikä uusia ole vielä ehtinyt kehittyä. Tämä perustuu Korvenpään (2022) asiantuntija-arvioon, mutta asiaa olisi mahdollista tutkia maankäytöstä kertovien vanhojen karttojen avulla.

### **Hakahiippasammal**

Hakahiippasammalta löydettiin haavalta, vaahteralta, saarnelta, pihlajalta sekä raudus- ja hieskoivulta, pääosin lehdoista ja lehtomaisilta kankailta. Rungot, joilla hakahiippasammalta kasvaa, ovat HOF-mallien mukaan tyypillisesti matalia, kapeita ja sileitä, eli nuorehkoja. Se on hieman yleisempi laiduntamattomilla alueilla, mikä on kiinnostavaa, sillä Hinneri (1976) uskoo laiduntamisen vähentymisen olevan yksi pääsyy lajin taantumiseen. Hän vetoaa erityisesti laidunnuksen lannoittavaan vaikutukseen, mutta tutkimuksissa on havaittu lannoituksen hyödyttävän sammalten sijaan tietynlaisia jäkäliä (Fuertes ym. 1996). Laiduntamattomuus kertoo myös siitä, että metsiä ei ole ollut kiire palauttaa perinnebiotoopiksi. Tällaiset metsät ovat yleensä lehdoksi palautuvia hakamaita, joiden on tiedetty soveltuvan hakahiippasammalle.

Parhaissa malleissa esille nousevat isäntäpuun mataluus, keskimääräinen sammalpeittävyys, potentiaalisten runkojen pieni määrä, keskimääräinen puuston pohjapinta-ala sekä korkea latvuspeittävyys. Kirjallisuudessa puhutaan paljon puolivarjoisuudesta (Hallingbäck 2008; Syrjänen 2009b), mistä puuston pohjapinta-ala sekä latvuspeittävyys kertovat. Potentiaalisten runkojen negatiivinen vaikutus voi johtua kahdesta syystä. Ensinnäkin koivuja ei laskettu potentiaalisiksi rungoiksi, minkä takia koivumetsistä löydettyjen esiintymien ympärillä ei välttämättä ollut yhtäkään potentiaalisesti määritettävää runkoa. Muuttuja luotiin sen perusteella, minkä puiden rungoilla kaikkien lajien tiedetään voivan esiintyä. Lisäksi HOF-malleista näkee, miten hakahiippasammalta esiintyy paikoilla, joissa on paljon pähkinäpensasta. Sitäkään ei

lasketa potentiaaliseksi rungoksi eikä se runkojen kapeuden takia vaikututa merkittävästi puuston pohjapinta-alaan, mutta latvuspeittävyys se nostaa hyvin korkeaksi. Pähkinäpensas voi myös kertoa hakahiippasammalen leviämiskyvystä: toisin kuin aarnihiippasammal, se on voinut ehtiä levittäytyä umpeenkasvaneille hakamaille. Näiden alueiden puusto on lisäksi tyypillisesti melko nuorta, eli soveliaampaa hakahiippasammalelle kuin aarnihiippasammalelle. Keskimääräinen sammalpeittävyys viittaa hakahiippasammaleesiintymien laajuuteen sekä seuralaislajien rikkauteen. Hakahiippasammalen kanssa samoilla paikoilla näyttää viihtyvän monia muitakin epifyyttisammalia.

Hinneri (1976) korostaa mereisyyden merkitystä hakahiippasammalelle, mutta etäisyydellä merenrantaan ei ollut vaikutusta. Tämä voi toki johtua siitä, että koko tutkimus sijoittui Saaristomerelle, hyvin mereiseen ympäristöön. Mereisen ilmanalan lisäksi merkitystä on sillä, että Saaristomerellä on aivan erilaisia habitaatteja kuin mantereella.

### **Silohiippasammal**

90 % silohiippasammalen esiintymistä oli haavalla, mutta niitä löytyi myös saarnelta, pihlajalta ja jopa pähkinäpensaalta. Noin puolet esiintymistä on lehdoissa, mutta esiin nousevat myös kalliometsät, mikä kertoo lajin kuivuuden siedosta. Samaan asiaan viittaavat HOF-mallien positiivinen suhde järkäliin, korkeuteen merenpinnasta ja etäisyyteen merenrannasta. Ruotsissa lajin onkin havaittu kasvavan jopa kalliopinnalla (Hallingbäck 2008).

Mallinvalinnassa korostuvat melko monimutkaiset mallit, joihin pääsevät mukaan jopa kaikki karsinnasta selviytyneet muuttajat. Pensaistosta muuten kuivahkot kasvupaikat voivat saada kosteutta (Király ym. 2013) ja aineiston tyypillisin pensas, kataja, viittaa kuiviin kasvupaikkoihin. Potentiaalisten runkojen positiivinen ja toisaalta pohjapinta-alan negatiivinen vaikutus saattavat kertoa siitä, että laji viihtyy haavikoissa. Tällöin potentiaalisia puita kertyy ympärille paljon, mutta varsinkin kuivilla paikoilla rungot voivat jäädä kapeiksi eikä pohjapinta-alaan tule paljoa laskettavaa. Lehtijärkälien voi olettaa viihtyvän samoilla kuivahkoilla kasvupaikoilla kuin silohiippasammal, ja ne tulivatkin malleissa vahvasti esille.

Tyypilliset isäntärungot ovat keskipituisia ja melko uurteisia, eikä halkaisijalla näytä olevan merkitystä. Pähkinäpensailla on aarnihiippasammalen tapaan negatiivinen vaikutus, mikä voi jälleen kertoa heikosta leviämiskyvystä: silohiippasammalella on

isommat itiöt kuin hakahiippasammalella (Syrjänen 2009b–c) ja aarnihiippasammal taas leviää ensisijaisesti suvuttomasti (Syrjänen 2009a). Silohiippasammalen esiintyminen laidunnetuilla alueilla voisi selittyä sillä, että laji kasvaa varsinaisen rehevän kohdelaitumen sijaan sen kuivemmilla reunoilla.

Silohiippasammalelle löytyi jopa 27 uutta esiintymää, joista iso osa oli laajoja. Syrjänen (2009c) mainitsee silohiippasammalen vaativan suojaisia lehtoja ja kookkaita haapoja, mutta näiden tulosten valossa tämä ei näytä olevan täysin totta. Niinpä silohiippasammalta ei olla osattu etsiä kuivemmilta kasvupaikoilta ja kapeammilta rungoilta, jotka eivät ole haapaa. On myös mahdollista, että ilmastonmuutos on lämmön ja kuivuuden kautta edistänyt silohiippasammalen elinoloja, ainakin suhteessa muihin epifyyttisammaliin.

### **Kertunhiippasammal**

Tutkimusta suunniteltaessa kertunhiippasammal nousi lajeista tärkeimmäksi sen uhanalaisuustilanteen takia. Siksi olikin harmillista, että otosmäärä jäi liian pieneksi tilastollisille analyyseille. Toisaalta äärimmäisen uhanalaiselle lajille kolmekin uutta esiintymää on merkittävä lisäys. Nämä esiintymät vastaavat luokkamuuttujien perusteella melko hyvin ennakkotietoja lajin vaatimuksista. Jos olisi mahdollista tutkia Suomen esiintymien lisäksi muiden Pohjoismaiden esiintymiä, saataisiin tarpeeksi aineistoa tarkempiin analyyseihin. Se ei kuitenkaan ollut tämän tutkimuksen puitteissa mahdollista.

### **Yhteenveto ja vaikutukset hoitotoimiin**

Tulokset korostavat sitä, ettei näitä lajeja voi niputtaa yhteen – jo HOF-mallien erilaiset vasteet ympäristömuuttujiin viittaavat eroihin kasvupaikkavaatimuksissa. Silohiippasammal vaikuttaa sietävän kuivuutta parhaiten. Tämän huomasi jo maastotöiden aikana, sillä se tuntui kasvavan hyvin vaihtelevissa ympäristöissä: usein samoilla paikoilla kuin muut lajit, mutta sen lisäksi kuivemmissä ympäristöissä. HOF-mallien perusteella samankaltaisimmat vasteet ovat silo- ja aarnihiippasammalella, mikä on siinä mielessä mielenkiintoista, että ne ovat fylogeneettisesti kauempana toisistaan kuin aarni- ja hakahiippasammal sekä haka- ja silohiippasammal (Draper ym. 2021).

Kaikki lajit kasvavat ensisijaisesti haavalla, vaikka ideaalin haavan ominaisuudet koon ja uurteisuuden suhteen vaihtelevat. Haavan uusiutumisesta ja haavikoiden monikäisyydestä ylipäänsä olisikin erittäin tärkeä huolehtia. Tämän on jo pitkään tiedetty olevan heikkoa, mikä alentaa suojelualueiden merkitystä haapaa suosivien lajien suojelussa (Kouki ym. 2004). Myös Mussaari (2021) tunnistaa ongelman Saaristomeren

luonnonhoidon kokonaissuunnitelmassa. Lisäksi pitäisi välttää voimakkaita puuston käsittelyitä, vaikka esimerkiksi aarnihiippasammal näyttääkin olevan sitkeämpi kuin on luultu. Puiden poisto voi mikroilmaston muutoksen kautta häiritä epifyyttejä (Bardat & Aubert 2007). Siksi hyvä sääntö onkin, että sammallajisto pyritään kartoittamaan ennen merkittäviä puuston poistoja lehdossa (Mussaari 2021). Lisäksi puolivarjoisuus säilytetään sellaisten puiden ympärillä, millä esiintyy monipuolinen sammalyhteisö (Mussaari 2021). Joissain tilanteissa fyysinen suoja, kuten aita, voi olla tarpeen esiintymän suojelemiseksi laiduneläinten hinkkausta vastaan.

Pensaskerrosta ei pitäisi silohiippasammaleesiintymien ympäriltä karsia ja hakahiippasammaleesiintymän viereiset pähkinäpensaat voisi olla hyvä säästää, mikäli ne eivät suoraan uhkaa esiintymää. Periaatteena onkin jo, ettei pensaskerrokseen kosketa, jos ympärillä on sammalpeitteisiä puita (Mussaari 2021).

## 4.2 Epifyyttisammalyhteisöt

Valitut muuttujat eivät näytä selittävän eroja epifyyttisammalkoostumuksessa, sillä lopullisen mallin selitysaste jäi kolmeen prosenttiin. Tilastollisesti merkitseviä muuttujia löytyi kuitenkin viisi. Jäkälien peittävyuden vaikutus on looginen, sillä ne ovat epifyyttisammalten kilpailijoita (Gustafsson & Eriksson 1995; Ranius ym. 2008; Király ym. 2013). Puuston pohjapinta-ala vaikuttaa valoon ja kosteuteen, minkä suhteen sammalten sietokyvyt vaihtelevat. Otopuun halkaisija sen sijaan kertoo rungon iästä, jolloin epifyyttisammalilla on ollut enemmän aikaa levittäytyä rungoille, sekä koosta, sillä suurille rungoille mahtuu enemmän eri lajeja (Hazell ym. 1998). Pähkinäpensaiden määrä vaikuttaa luultavimmin epäsuorasti maankäytön historian, kasvillisuustyypin ja puulajin kautta.

Luokkamuuttujilla ja maantieteellisellä sijainnilla ei näytä olevan merkittävää roolia. Tässä täytyy kuitenkin huomioda se, että otopuut valikoituivat tutkielman ensimmäisen osan, kohdelajien kasvupaikkavaatimuksien, mukaan. Niinpä tutkimme vain puulajeja ja ympäristöjä, joissa nämä lajit esiintyvät tai voisivat esiintyä. Etsimme siis Saaristomeren eri osista toistensa kanssa samankaltaisia ympäristöjä, ja sen takia eroja näiden osien välillä voi olla haastava löytää. Lisäksi SAKTI-tietojärjestelmästä haettuihin kasvillisuustyyppeihin ei voi täysin luottaa. Biotooppikuviot voivat olla heterogeenisiä ja otopuu sijaita esimerkiksi kalliometsän sisäisellä pienellä lehtolaikulla. Erityisesti hakamaiden tulkitsemisessa pitää olla varovainen, sillä hakamaiksi on määritetty myös



alueita, joiden palauttamista hakamaaksi vasta suunnitellaan (suullinen tiedonanto T. Korvenpää 2022).

### 4.3 Virhelähteet

Koen, että Saaristomeri oli sopiva tutkimusalue ja vaikka otostus rajoittui suojelualueille, se oli maantieteellisesti kattava ja sisälsi monipuolisesti erilaisia ympäristöjä. Kohdelajien esiintymiä olisi toki voinut löytyä suojelemattomilta alueilta lisää, mutta en usko, että ne olisivat vaikuttaneet tuloksiin merkittävästi. Sen sijaan otospuiden valitseminen olisi voitu satunnaistaa ja suunnitella paremmin, erityisesti kun satunnaistettiin puuta potentiaalisista ympäristöistä, joissa kohdelajeja ei esiinny. Nyt satunnaistamista tehtiin silloin kun siihen oli aikaa, eikä etukäteen suunniteltu kuinka monta puuta satunnaistetaan miltäkin saarelta. Tämän takia joiltain alueilta otospuita on huomattavasti enemmän kuin toisilta, mikä toki johtuu myös siitä, että kohdelajien esiintymiä löytyi vaihtelevia määriä ja saarilla vietetty aika vaihteli.

Myös määritys- ja mittausvirheet ovat mahdollisia. Suurin osa lajeista määritettiin maastossa, ja siinä tapahtui varmasti virheitä ja joitain lajeja jäi rungoilta huomaamatta. Samoin ympäristömuuttujien keräämisessä pienien virheiden mahdollisuus on suuri. Lisäksi peittävyysluokat ovat aina vain arvioita. Tarkkuuden lisäys olisi vaatinut esimerkiksi ruutuverkon käyttämistä, mutta se olisi hidastanut työntekeä. Erityisen suuri virhemarginaali on rupijäkälien arvioinnissa, sillä ryhmä oli molemmille kartoittajille ennestään tuntematon.

Ympäristömuuttujien valinnalle perusteet löytyvät johdannosta. On kuitenkin monia asioita, mitä olisi voitu tehdä toisin. Mikrohabitaatti voi vaihdella dramaattisestikin rungon eri puolien välillä, samoin kuin sammalten ja jäkälän osuudet (Sales ym. 2016), mitä ei otettu huomioon. Samoin emme mitanneet runkojen kaltevuutta, jonka on havaittu vaikuttavan kosteusoloihin valuvan veden kautta (Bates 1992; Mežaka ym. 2012). pH:n merkitys on hyvin todettu (Mežaka ym. 2012; Gustafsson ja Eriksson 1995), mutta se tuli mukaan vain epäsuorasti puulajin kautta. pH voi kuitenkin vaihdella yksilöittäin, kasvuvaiheittain ja jopa rungon eri osien välillä, ei vain puulajeittain (Köhler ym. 2015). Sen mittaaminen olisi kuitenkin vienyt enemmän aikaa, mikä olisi vähentänyt otosmäärää ja maantieteellistä kattavuutta. Mahdollisissa jatkotutkimuksissa voisi kuitenkin olla tarpeen erottaa rungon eri puolet, ottaa huomioon kaltevuus ja mitata pH.

## 4.4 Yhteenveto

Tutkielma tuotti paljon uutta tietoa kohdelajeista ja lähes tuplasi niiden tunnettujen esiintymien määrän Saaristomerellä. Kasvupaikkavaatimuksia analysoidessa esiin nousi aarnihiippasammalen sitkeys selvitä ympäristömuutoksista, mutta toisaalta oletettavasti hidas leviäminen. Laji kasvaa ennakkotietojen mukaisesti kookkailla haavoilla ja isäntäpuun ominaisuudet vaikuttavat tärkeämmiltä kuin ympäröivän kasvillisuuden. Hakahiippasammalella korostui matalat, kapeat ja sileät rungot, jotka kasvavat puolivarjoisassa ympäristössä usein pähkinäpensaalla kanssa. Sitä kasvaa monipuolisesti eri puulajeilla. Silohiippasammalella näyttää olevan laajin sietokyky kuivuuden suhteen, sillä se esiintyy muiden lajien kanssa samoilla kasvupaikoilla, mutta myös huomattavasti kuivemmissä ympäristöissä. Lajia tulee jatkossa etsiä laajemmin myös kallioisilta ja katajaisilta kasvupaikoilta. Se on selkeästi ollut puutteellisesti tunnettu, ja on mielenkiintoista nähdä, muuttuuko uhanalaisuusluokitus seuraavassa arvioinnissa.

Tärkeintä on, ettei lajeja niputeta yhteen kasvupaikkojensa suhteen, sillä niiden vasteet tutkittuihin ympäristömuuttujiin ovat selkeästi erilaiset. Hoitotoimenpiteiden kannalta lajien tarpeet näyttävät kuitenkin olevan melko yhtenevät ja Saaristomeren luonnonsuojelun alueiden hoitosuunnitelmassa on jo otettu epifyytit huomioon. Se on tärkeää, sillä alueen merkitys uhanalaisille epifyyttisammalille vain korostui. Tähän vaikutti kohdelajien uusien esiintymien lisäksi uuden äärimmäisen uhanalaisen lajin, isohiippasammalen, löytäminen. Jatkossa olisi kiinnostavaa verrata lajien leviämiskykyä kokeellisesti ja äärimmäisen uhanalaisten lajien kohdalla yhdistää Pohjoismaiden esiintymiä, jotta saataisiin tarpeeksi laaja aineisto tilastollisiin analyyseihin. Ilmastonmuutos tulee muuttamaan Saaristomeren olosuhteita, joten on erityisen tärkeää tietää, missä uhanalaisten lajien esiintymät sijaitsevat ja kuinka runsaita ja hyväkuntoisia ne ovat. Aarni-, haka-, silo- ja kertunhiippasammalten tilannetta tulee seurata varsinkin hoidettavilla alueilla ilmastonmuutoksen vaikutuksia silmällä pitäen.

## Kiitokset

Ensinnäkin kiitos Metsähallituksen Rannikon luontopalveluille, joka rahoitti tutkimuksen Helmi-elinympäristöohjelman kautta. Lisäksi haluan kiittää ohjaajiani Sanna Huttusta, Terhi Korvenpäättä ja Hanna Tuomistoa sekä työpariani Anton Lehtistä, joka oli korvaamaton apu aineiston keräämisessä! Iso kiitos myös kaikille muille Metsähallituksen työntekijöille, jotka tukivat maastotöiden suunnittelussa ja toteuttamisessa, sekä Turun yliopiston kasvimuseon väelle, joiden avulla sain sammalnäytteet määritettyä ja museoitua.

## Lähteet

Bardat, J. & Aubert, M. (2007) Impact of forest management on the diversity of corticolous bryophyte assemblages in temperate forests. *Biological Conservation* 139: 47–66.

Barton, K. (2020) MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.43.17. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn> [Luettu 22.11.2021].

Bates, J.W. (1992) Influence of chemical and physical factors on *Quercus* and *Fraxinus* epiphytes at Loch Sunart, Western Scotland: A Multivariate Analysis. *Journal of Ecology* 80: 163–179.

Bates, J.W. (2008) 8. Mineral nutrition and substratum ecology. Teoksessa: Goffinet, B. & Shaw, A.J. (toim.) *Bryophyte Biology: Second Edition*. Cambridge University Press. S. 328–329.

Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67: 1–48.

Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H. & White, J.S. (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 24: 127–135.

Číhal, L. (2014) Contribution to the occurrence of mosses from *Orthotrichum* and *Nyholmiella* genera in Crimean Peninsula (Ukraine). *Acta Musei Silesiae, Scientiae Naturales* 63: 55–59.

- Crum, H.A. (2001) *Structural Diversity of Bryophytes*. Ann Arbor: University of Michigan. (Vanderpoorten, A. & Goffinet, B. (2009) *Introduction to Bryophytes*. Cambridge University Press mukaan)
- Culberson, W.L. (1955) The corticolous communities of lichens and bryophytes in the upland forests of Northern Wisconsin. *Ecological Monographs* 25: 215–231.
- Draper, I., Garilleti, R., Calleja, J.A., Flagmeier, M., Mazimpaka, V., Vigalondo, B. & Lara, F. (2021) Insights into the evolutionary history of the subfamily *Orthotrichoideae* (*Orthotrichaceae*, *Bryophyta*): New and former supra-specific taxa so far obscured by prevailing homoplasy. *Frontiers in Plant Science* 12.
- Fritz, Ö., Niklasson, M. & Churski, M. (2009) Tree age is a key factor for the conservation of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests. *Applied Vegetation Science* 12: 93–106.
- Fuertes, E., Burgaz, A. R. & Escudero, A. (1996) Pre-climax epiphyte communities of bryophytes and lichens in Mediterranean forests from the Central Plateau (Spain). *Vegetatio* 123: 139–151. (Moe, B. & Botnen A. (2000) Epiphytic vegetation on pollarded trunks of *Fraxinus excelsior* in four different habitats at Grinde, Leikanger, western Norway. *Plant Ecology* 151: 143–159 mukaan)
- Glime, J.M. (2017) Field Taxonomy and Collection Methods. Chapter 1-1. Teoksessa: Glime, J.M. *Bryophyte Ecology*. Volume 3. 1-1-1 Methods.
- González-Mancebo, J.M., Losada-Lima, A. & McAlister, S. (2003) Host specificity of epiphytic bryophyte communities of a Laurel Forest on Tenerife (Canary Islands, Spain). *The Bryologist* 106: 383–394.
- Goslee, S.C. & Urban, D.L. (2007) The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *Journal of Statistical Software* 22: 1–19.
- Gustafsson, L. & Eriksson, I. (1995) Factors of importance for the epiphytic vegetation of aspen *Populus tremula* with special emphasis on bark chemistry and soil chemistry. *Journal of Applied Ecology* 32: 412–424.
- Halfar, J. & Plášek, V. (2014) Recent findings of the epiphytic mosses from *Orthotrichaceae* family in Zlatohorská Vrchovina highlands (Silesia, Czech Republic). *Acta Musei Silesiae, Scientiae Naturales* 63: 123–138.

Hallingbäck, T., Lönnell, N., Weibull, H., von Knorring, P., Korotynska, M., Reisborg, C. & Birgersson, M. (2008) *Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. Bladmossor: Kompaktmossor-kapmossor. Bryophyta: Anoetangium-Orthodontium*. ArtDatabanken, SLU, Uppsala. S. 226–267.

Hazell, P., Kellner, O., Rydin, H. & Gustafsson, L. (1998) Presence and abundance of four epiphytic bryophytes in relation to density of aspen (*Populus tremula*) and other stand characteristics. *Forest Ecology and Management* 107: 147–158.

He, X., He, K.S. & Hyvönen, J. (2016) Will bryophytes survive in a warming world? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 19: 49–60.

Hinneri, S. (1976) A revision of the moss genus *Orthotrichum* Hedw. for eastern Fennoscandia: Taxonomy, distribution and ecology. *Annales Universitatis Turkuensis* A.II. 58: 1–37.

Hodgetts, N., Cáliz, M., Englefield, E., Fettes, N., García Criado, M., Patin, L., Nieto, A., Bergamini, A., Bisang, I., Baisheva, E., Campisi, P., Cogoni, A., Hallingbäck, T., Konstantinova, N., Lockhart, N., Sabovljevic, M., Schnyder, N., Schröck, C., Sérgio, C., Sim Sim, M., Vrba, J., Ferreira, C.C., Afonina, O., Blockeel, T., Blom, H., Caspari, S., Gabriel, R., Garcia, C., Garilleti, R., González-Mancebo, J., Goldberg, I., Hedenäs, L., Holyoak, D., Hugonnot, V., Huttunen, S., Ignatov, M., Ignatova, E., Infante, M., Juutinen, R., Kiebacher, T., Köckinger, H., Kučera, J., Lönnell, N., Lüth, M., Martins, A., Maslovsky, O., Papp, B., Porley, R., Rothero, G., Söderström, L., Ștefănuț, S., Syrjänen, K., Untereiner, A., Váňa, J.H., Vanderpoorten, A., Vellak, K., Aleffi, M., Bates, J., Bell, N., Brugués, M., Cronberg, N., Denyer, J., Duckett, J., During, H.J., Enroth, J., Fedosov, V., Flatberg, K.I., Ganeva, A., Gorski, P., Gunnarsson, U., Hassel, K., Hespanhol, H., Hill, M., Hodd, R., Hylander, K., Ingerpuu, N., Laaka-Lindberg, S., Lara, F., Mazimpaka, V., Mežaka, A., Müller, F., Orgaz, J.D., Patiño, J., Pilkington, S., Puche, F., Ros, R.M., Rumsey, F., Segarra-Moragues, J.G., Seneca, A., Stebel, A., Virtanen, R., Weibull, H., Wilbraham, J. & Żarnowiec, J. (2019) *A miniature world in decline: European Red List of Mosses, Liverworts and Hornworts*. Brussels, Belgium: IUCN.

Hodgetts, N.G., Söderström, L., Blockeel, T.L., Caspari, S., Ignatov, M.S., Konstantinova, N.A., Lockhart, N., Papp, B., Schröck, C., Sim-Sim, M., Bell, D., Bell, N.E., Blom, H.H., Bruggeman-Nannenga, M.A., Brugués, M., Enroth, J., Flatberg, K.I., Garilleti, R., Hedenäs, L., Holyoak, D.T., Hugonnot, V., Kariyawasam, I., Köckinger, H.,

- Kučera, J., Lara, F. & Porley, R.D. (2020) An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus. *Journal of Bryology* 42: 1–116.
- Huisman, J., Olf, H. & Fresco, L.F.M. (1993) A hierarchical set of models for species response analysis. *Journal of Vegetation Science* 4: 37–46.
- Hylander, K. & Jonsson, B.G. (2007) The conservation ecology of cryptogams. *Biological Conservation* 135: 311–14.
- Jansen, F. & Oksanen, J. (2013) How to model species responses along ecological gradients – Huisman–Olf–Fresco models revisited. *Journal of Vegetation Science* 24: 1108–1117.
- Juutinen, R. & Syrjänen, K. (2015) Näytteenotto on tarpeellista sammalkartoituksissa. *Lenninsiipi, lajisuojelun verkkolehti*, maaliskuu 2015. S.17–18.
- Juutinen, R., Syrjänen, K., Korvenpää, T., Laitinen T., Ahonen, I., Huttunen, S., Korvenpää, T., Kypärä, T., Parnela, A., Ryömä, R. & Ulvinen, U. (2019) Sammalet. Teoksessa: Hyvärinen, E., Juslén, A., Kemppainen, E., Uddström, A. & Liukko, UM. (toim.) *Suomen lajien uhanalaisuus – Punainen kirja 2019*. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus. Helsinki. S. 157–162.
- Kiebach, T., Keller, C., Scheidegger, C. & Bergamini, A. (2017) Epiphytes in wooded pastures: Isolation matters for lichen but not for bryophyte species richness. *PLoS ONE* 12: e0182065.
- Király, I., Nascimbene, J., Tinya, F. & Ódor, P. (2013) Factors influencing epiphytic bryophyte and lichen species richness at different spatial scales in managed temperate forests. *Biodiversity & Conservation* 22: 209–223.
- Kouki, J., Arnold, K. & Martikainen, P. (2004) Long-term persistence of aspen – a key host for many threatened species – is endangered in old-growth conservation areas in Finland. *Journal for Nature Conservation* 12: 41–52.
- Köhler, S., Levia, D.F., Jungkunst, H.F. & Gerold, G. (2015) An in situ method to measure and map bark pH. *Journal of Wood Chemistry and Technology* 35: 438–449.
- Laaka-Lindberg, S., Anttila, S. & Syrjänen, K. (toim.) (2009) *Suomen uhanalaiset sammalet*. Suomen ympäristökeskus. S. 7.
- Legendre, P., Lapointe, F. & Casgrain, P. (1994) Modeling brain evolution from behavior: A permutational regression approach. *Evolution* 48: 1487–1499.

- Lichstein, J.W. (2007) Multiple regression on distance matrices: a multivariate spatial analysis tool. *Plant Ecology* 188: 117–131.
- Löbel, S., Snäll, T. & Rydin, H. (2006) Species richness patterns and metapopulation processes – evidence from epiphyte communities in boreo-nemoral forests. *Ecography* 29: 169–82.
- Maanmittauslaitos (2021) Korkeusmalli 2 m. <https://www.maanmittauslaitos.fi/kartat-ja-paikkatieto/asiantuntevalle-kayttajalle/tuotekuvaukset/korkeusmalli-2-m> [Luettu 8.10.2021].
- McGee, M.M. & Kimmerer, R.W. (2002) Forest age and management effects on epiphytic bryophyte communities in Adirondack northern hardwood forests, New York, U.S.A. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 1562–1576.
- Mežaka, A., Brūmelis, G. & Piterāns, A. (2012) Tree and stand-scale factors affecting richness and composition of epiphytic bryophytes and lichens in deciduous woodland key habitats. *Biodiversity and conservation* 21: 3221–3241.
- Moe, B. & Botnen, A. (2000) Epiphytic vegetation on pollarded trunks of *Fraxinus excelsior* in four different habitats at Grinde, Leikanger, Western Norway. *Plant Ecology* 151: 143–159.
- Mussaari, M. (2021) Luonnonhoidon kokonaissuunnitelma Saaristomeren luonnonsuojelualueille. *Metsähallituksen luonnonsuojelujulkaisuja*. Sarja C 176.
- Ojala, E., Mönkkönen, M. & Inkeröinen, J. (2000) Epiphytic bryophytes on European aspen *Populus tremula* in old-growth forests in northeastern Finland and in adjacent sites in Russia. *Canadian Journal of Botany* 78: 529–536.
- Oksanen, L. (1976) On the use of the Scandinavian type class system in coverage estimation. *Annales Botanici Fennici* 13: 149–153.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E. & Wagner, H. (2020) vegan: Community ecology package. R package version 2.5–7. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan> [Luettu 22.11.2021].
- Plášek, V., Sawicki, J., Ochyra, R., Szczecińska, M. & Kulik, T. (2015) New taxonomical arrangement of the traditionally conceived genera *Orthotrichum* and *Ulota* (*Orthotrichaceae*, *Bryophyta*). *Acta Musei Silesiae. Scientiae Naturales* 64: 169–174.

- Plášek, V., Blanár, D., Fialová, L. & Skoupá, Z. (2016) Remarkable findings of mosses from the *Orthotrichaceae* family in the Muránska planina National Park (Slovakia). *Acta Musei Silesiae, Scientiae Naturales* 65: 167–178.
- Pätsch, R., Jaskova, A., Chytry, M., Kucherov, I.B., Schaminee, J.H.J., Bergmeier, E. & Janssen, J.A.M. (2019) Making them visible and usable — vegetation-plot observations from Fennoscandia based on historical species-quantity scales. *Applied Vegetation Science* 22: 465–473.
- R Core Team (2021) R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/> [Luetu 22.11.2021].
- Ranius, T. Johansson, P., Berg, N. & Niklasson, M. (2008) The influence of tree age and microhabitat quality on the occurrence of crustose lichens associated with old oaks. *Journal of Vegetation Science* 19: 653–662.
- Rassi P., Alanen A., Kanerva, T. & Mannerkoski, I. (toim.) (2001) *Suomen lajien uhanalaisuus 2000*. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus, Helsinki.
- Rydin, H. (2008) 10. Population and community ecology of bryophytes. Teoksessa: Goffinet, B. & Shaw, A.J. (toim.) *Bryophyte Biology: Second Edition*. Cambridge University Press. S. 415.
- Sales, K., Kerr, L. & Gardner, J. (2016) Factors influencing epiphytic moss and lichen distribution within Killarney National Park. *Bioscience Horizons* 9: 1–12.
- Schielzeth, H. (2010) Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 103–113.
- Smith, A.J.E. (1982). Epiphytes and epiliths. Teoksessa: Smith, A.J.E (toim.) *Bryophyte Ecology*. London: Chapman & Hall. S. 193, 201, 206.
- Snäll, T., Ehrlen, J. & Rydin, H. (2005) Colonization-extinction dynamics of an epiphyte metapopulation in a dynamic landscape. *Ecology* 86: 106–115.
- Suomen lajitietokeskus (2022) Kertunhiippasammal – *Orthotrichum patens*. <https://laji.fi/taxon/MX.43742> [Luetu 18.2.2022].
- Syers, J.K. & Iskandar, I.K (1973) Chapter 7 – Pedogenetic Significance of Lichens. Teoksessa: Ahmadjian, V. & Hale, M.E. (toim.) *The Lichens*. New York: Academic Press.



- Syrjänen, K. (1997) Saaristomeren kansallispuiston sammalet. *Metsähallituksen luonnonsuojelujulkaisuja*. Sarja A, no 77.
- Syrjänen, K. (2000) Sammalet ja jäkälät saaristomeren perinnebiotoopeissa. Teoksessa: Lampinen J. (toim.). Perinnebiotooppien monimuotoisuus. *Metsähallituksen luonnonsuojelujulkaisuja*. Sarja A, no 120. S. 57–61.
- Syrjänen, K. (2009 a) *Orthotrichum gymnostomum* – vaarantunut. Teoksessa: Laaka-Lindberg, S., Anttila, S. & Syrjänen K. (toim.) *Suomen uhanalaiset sammalet*. Suomen ympäristökeskus, Helsinki. Ympäristöopas. S. 183–184.
- Syrjänen, K. (2009 b) *Orthotrichum stramineum* – vaarantunut. Teoksessa: Laaka-Lindberg, S., Anttila, S. & Syrjänen K. (toim.) *Suomen uhanalaiset sammalet*. Suomen ympäristökeskus, Helsinki. Ympäristöopas. S. 189–190.
- Syrjänen, K. (2009 c) *Orthotrichum striatum* – vaarantunut. Teoksessa: Laaka-Lindberg, S., Anttila, S. & Syrjänen K. (toim.) *Suomen uhanalaiset sammalet*. Suomen ympäristökeskus, Helsinki. Ympäristöopas. S. 190–191.
- Syrjänen, K. (2009 d) *Orthotrichum patens* – äärimmäisen uhanalainen. Teoksessa: Laaka-Lindberg, S., Anttila, S. & Syrjänen K. (toim.) *Suomen uhanalaiset sammalet*. Suomen ympäristökeskus, Helsinki. Ympäristöopas. S. 186–187.
- Syrjänen, K., Anttila, S., Ulvinen, T., Laaka-Lindberg, S., Huttunen, S., Ahonen, I., Fagerstén, R., He-Nygrén, X., Juslén, A., Korvenpää, T., Korvenpää, T., Parnela, A., Piippo, S., Rikkinen, J., Sallantausta, T., Vainio, O. & Virtanen, R. (2010) Sammalet (*Bryophyta*) – uhanalaisuuden arviointi 2010. Teoksessa: Rassi P., Hyvärinen E., Juslén A. & Mannerkoski I. (toim.) *Suomen lajien uhanalaisuus – Punainen kirja 2010*. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus. S. 208–232.
- Ulvinen, T., Syrjänen, K. & Anttila, S. (toim.) (2002) *Suomen sammalet – levinneisyys, ekologia ja uhanalaisuus*. Suomen ympäristökeskus. S. 9–12.
- Vanderpoorten, A. & Hallingbäck, T. (2008) 12. Conservation biology of bryophytes. Teoksessa: Goffinet, B. & Shaw, A.J. (toim.) *Bryophyte Biology: Second Edition*. Cambridge University Press. S. 495.
- Vanderpoorten, A. & Goffinet, B. (2009) *Introduction to Bryophytes*. Cambridge University Press. S. 133–136, 187, 232–233.

Vigalondo, B., Draper, I., Mazimpaka, V., Calleja, J.A., Lara, F. & Garilleti, R. (2020) The *Lewinskya affinis* complex (*Orthotrichaceae*) revisited: species description and differentiation. *The Bryologist* 123: 454–481.

Ympäristöministeriö (2020) Helmi-elin ympäristöohjelman projektisuunnitelma.