



Sedimenttiarkistot paljastavat menneet muutokset kasvillisuudessa

NIINA KUOSMANEN

Viimeisten vuosikymmenien aikana pohjoiset alueet ovat lämmenneet muita alueita nopeammin, ja edelleen kasvavat lämpötilat asettavat pohjoiset ekosysteemit alttiiksi huomattaville muutoksilla (Christensen *et al.* 2013). Ympäri pohjoisen pallonpuoliskon ulottuvat boreaaliset metsät kattavat kolmasosan maailman

metsistä muodostaen merkittävän globaalin hiilivaraston ja monille lajeille tärkeän elinympäristön (Pan *et al.* 2011). Lämpenevän ilmaston vaikutuksia boreaalisissa metsissä on vaikea ennustaa, mutta muuttuvat olosuhteet voivat johtaa häiriöiden, kuten metsäpalojen, myrsky- ja hyönteistuhojen sekä lajien välisen kilpailun lisääntymiseen (Lindner *et al.* 2010, Seidl *et al.* 2014). Nämä tekijät voivat heiken-

tää havumetsän lajien kilpailukykyä ja johtaa lauhkeiden lehtimetsien lajiston osuuden lisääntymiseen metsäkasvillisuudessa havupuiden kustannuksella, pienentäen huomattavasti pohjoisten havumetsien lajiston elintilaa. Havumetsävyöhykkeen ilmasto-olosuhteet ovat otolliset soiden muodostumiselle, ja metsien ja soiden vuorottelu synnyttää mosaiikkimaisen rakenteen. Lisäksi luontaisten häiriöiden kuten metsäpalojen ja myrskytuhojen seurauksena eri kehitysvaiheessa olevat metsäkuviot synnyttävät rakenteellisen monimuotoisuuden, joka tarjoaa monia tärkeitä elinympäristöjä havumetsien eliöstölle, joista monet lajit esiintyvät vain havumetsävyöhykkeellä. Tämän vuoksi pohjoiset havumetsät ovat tärkeitä eliöstön monimuotoisuuden säilyttämiseksi. Lisäksi havumetsiä hyödynnetään laajamittaisesti metsätalouden tarpeisiin ja viime vuosina on huomioitu myös metsien merkitys hyvinvoinnille ja niiden tarjoamat mahdollisuudet virkistysalueina (Gauthier *et al.* 2015). Pitkällisen ja laajamittaisen käytön seurauksena Euroopan viimeiset laajat luonnontilaiset metsäalueet löytyvät pääasiassa Venäjältä. Venäjän taigametsiä pidetäänkin parhaiten säilyneinä luonnontilaisina metsinä, ja niiden tutkiminen antaa arvokasta tietoa havumetsien kehitykseen vaikuttavista luontaisista prosesseista.

Viime vuosina useat tutkimukset ovat pyrkineet erilaisten matemaattisten mallien avulla ennustamaan, miten ilmastossa tapahtuvat muutokset mahdollisesti vaikuttavat kasvillisuuteen ja pohjoisiin havumetsiin. Ilmastossa ja kasvillisuudessa on kuitenkin tapahtunut muutoksia myös menneisyydessä. Näitä muutoksia ja niiden taustalla olevia prosesseja tutkimalla voidaankin lisätä ymmärrystä havumetsäkasvillisuudessa mahdollisesti tapahtuvista tulevista muutoksista. Paleoekologiset fossiiliaineistot, kuten järvien pohjasedimenteissä ja soiden turvekerrostumissa säilyneet kasvien siitepölyt, tarjoavat mahdollisuuden kar-

toittaa pitkäaikaisia elollisessa luonnossa tapahtuneita muutoksia ja niihin vaikuttaneita tekijöitä.

Fossiiliaineistot menneen kasvillisuuden kuvastajina

Kasvillisuuden kehitystä voidaan selvittää turvekerrostumiin ja järvien pohjasedimentteihin varastoituneista fossiilisista siitepölyhiukkassista. Osa kasvien tuottamista siitepölyhiukkasista päättyy maahan tai veden pinnalle ja varastoituvat sedimenttikerrokseen säilöen tiedon kerrostumisajan kasvillisuudesta. Fossiiliaineiston kerrostumisajankohta saadaan selville yleisimmin radiohiiliajoitusmenetelmän avulla. Siitepölyjen lisäksi sedimenttikerroksista voidaan määrittää havupuiden neulasten pinnalla olevia ilma-aukkoja ympäröivät huulisolut. Neulaset putoavat pääsääntöisesti puun lähelle ja neulasten hajotessa huulisolut säilyvät siitepölyjen tapaan maakerroksissa. Sedimentistä löytyvät huulisolut kertovat luotettavasti puiden esiintymisestä tutkimusalueella, kun taas siitepölyt voivat kulkeutua tuulen mukana jopa satojen kilometrien päähän. Kasvillisuutta kuvastavan fossiiliaineiston lisäksi sedimenttikerrokseen on varastoitunut hiilipartikkeleita, jotka ovat peräisin epätydellisesti palaneesta kasvimateriaalista ja kertovat alueella tapahtuneista menneistä metsäpaloista.

Sedimenttiarkistoista saatuja fossiiliaineistoja tulkittaessa on huomattava, että näytepaikan valinta vaikuttaa fossiiliaineistojen kuvastaman kasvillisuuden alueelliseen mittakaavaan. Haluttaessa selvittää paikallisia muutoksia metsäkasvillisuudessa, voidaan tutkia pieniä metsän keskellä sijaitsevia turvepainanteita (kuva 1). Metsän latvuserroksen rajoitessa siitepölyjen kulkeutumista pienten metsäpainanteiden sedimenttikerrokseen varastoitunut siitepölytö kuvastaa paikallista kasvillisuutta, jopa metsäkuvion mittakaavassa.



Kuva 1. Näytteiden kairaus pienestä metsän keskellä sijaitsevasta turvepainanteesta venäläisellä suokairalla.

Figure 1. Coring at a small forest hollow with Russian peat sampler.

Myös näihin painanteisiin kerrostuneet hiilipartikkelit ovat peräisin paikallisista metsäpaloista. Vastaavasti järven pohjaan kerrostunut fossiilaineisto on voinut kulkeutua laajemmalta alueelta ja kuvastaa laajempaa, alueellista kasvillisuutta ja metsäpaloja. Pienistä metsäpainanteista saatu aineisto on spatiaaliselta mittakaavaltaan verrattavissa modernien kasvillisuustutkimusten mittakaavaan mahdollistaen entistä paremmin paleoekologisen tiedon hyödyntämisen metsäkasvillisuuden rakenteen ja siihen vaikuttavien tekijöiden ymmärtämisessä (Bradshaw 2013).

Taigametsiä on ollut Luoteis-Venäjällä viimeisten 10 000 vuoden ajan

Kirjoittajan väitöstutkimuksessa taigametsien kasvillisuuden kehitystä tutkittiin siperianlehtikuusen (*Larix sibirica*) läntisim-

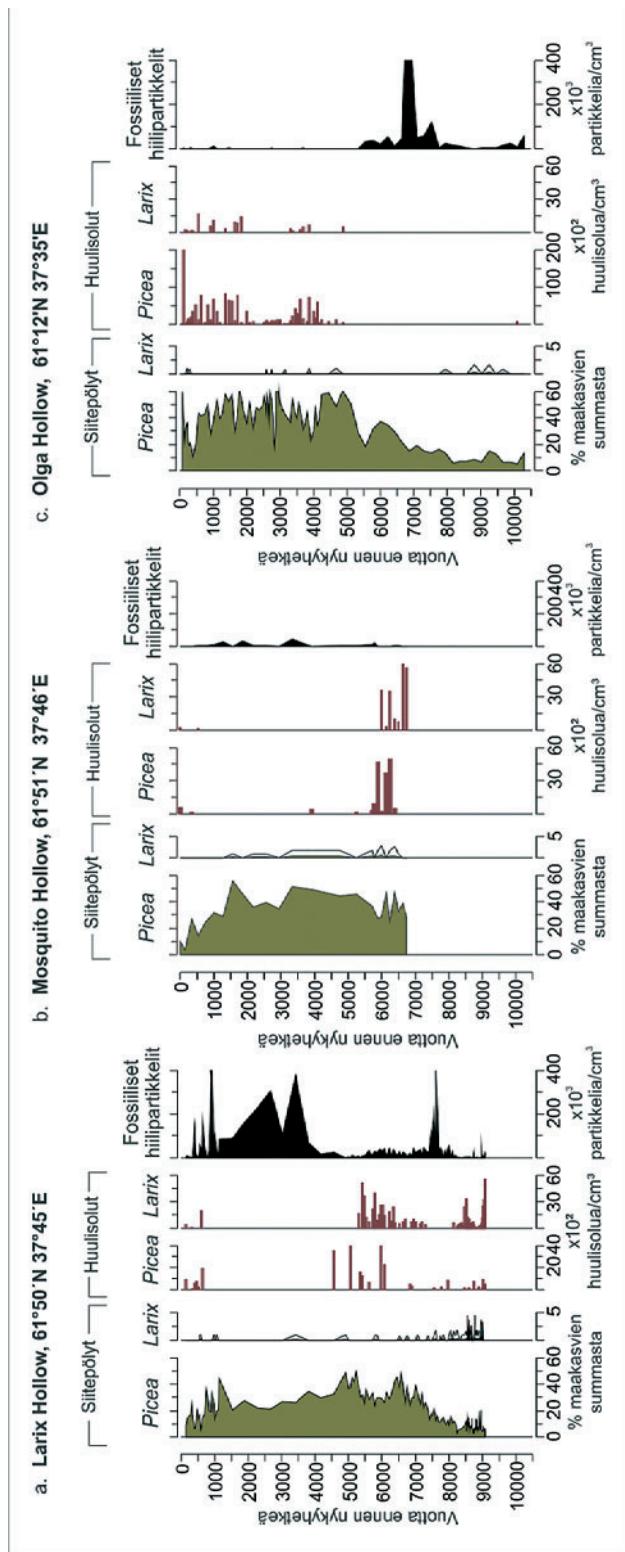
mällä luontaisella esiintymisalueella Venäjän Karjalassa, Äänisen itäpuolella (kuva 2). Metsien paikallisen ja mahdollisimman luontaisen kehityksen selvittämiseksi tutkimuspaikoiksi valittiin pienet metsäpainanteet alueilta, joilla ihmisvaikutus on pysynyt vähäisenä.

Yksi tutkimuksen keskeisistä tuloksista on siperianlehtikuusen yhtäjaksoinen esiintyminen tutkimusalueella jo viimeisten 10 000 vuoden ajan (kuva 3). Etenkin sedimenttikerroksissa



Kuva 2. Holoseenin kasvillisuushistoriaa tutkittiin pienistä metsäpainanteista (A–C) siperianlehtikuusen läntisimmällä luontaisella esiintymisalueella Luoteis-Venäjällä. Viimeisen jääkauden jäätikön maksimiasema (LGM) Svendsen et al. (2014) pohjalta. Muokattu Kuosmanen et al. (2015) pohjalta.

Figure 2. The study area and the small hollow sites (A–C) in northwestern Russia. The shading marks the western limit of the modern occurrence of the Siberian larch. The maximum extent of glaciation during the last glacial maximum (LGM) is shown based on Svendsen et al. (2014). Modified from Kuosmanen et al. (2015)



Kuva 3. Diagrammeissa on kuvattu kuusen (Picea) ja lehtikuusen (Larix) siitepöly- ja huulisoluaineistot sekä hiilipartikkelit kolmesta tutkimuskohteesta na oleesta metsäpaineesta, a) Larix Hollow, b) Mosquito Hollow, ja c) Olga Hollow. Siitepölyosuudet on ilmaistu siitepölykäyrillä prosentteina maakasvien pölysummasta. Huulisolut ja hiilipartikkelit on ilmaistu konsentraationa yhtä kuutiosenttimetriä kohden.

Figure 3. Diagrams showing Picea and Larix-type pollen and stomata records from three small hollows a) Larix Hollow, b) Mosquito Hollow, and c) Olga Hollow. Pollen abundances are expressed as percentage of the terrestrial pollen sum and shown with silhouette curves. Stomata concentrations (stomata/cm³) are shown with bars and charcoal concentrations (particles/cm³) with silhouette curves.

esiintyneet huulisolut todistavat, että lehtikuusi on kasvanut alueella jo varhaisholoseenin aikana. Nämä tulokset eroavatkin aiemmasta oletuksesta, jonka mukaan siperianlehtikuusi olisi saapunut alueelle idästä holoseenin aikana ja olisi edelleen leviämässä kohti länttä (Binney *et al.* 2009). On vain arvailtavissa, miksi lehtikuusi ei sitten holoseenin aikana ole levinnyt kohti länttä. On mahdollista, että holoseenin lämpenevä ilmasto on heikentänyt vaativissa periglasiaalisissa olosuhteissa menestyvän lehtikuusen kykyä kilpailla kasvupaikoista muiden lajien kanssa, ja että kuusi on runsastuessaan vallannut elintilaa lehtikuuselta.

Lehtikuusen tavoin kuusi (*Picea abies*) on kasvanut tutkimusalueella jo 10 000 vuotta sitten (kuva 3). Kuusen asema on kuitenkin ollut vähäinen, ja metsät ovat todennäköisesti olleet valoisia, mäntyjen (*Pinus*), koivujen (*Betula*) ja lehtikuusten luonnehtimia avoimia havumetsiä. Siitepölyaineisto osoittaa metsän rakenteessa tapahtuneen selkeän muutoksen 8000–7000 vuotta sitten, kun kuusen populaation huomattavan kasvun seurauksena metsät muuttuivat tiheämmiksi, kuusivaltaisiksi metsiksi. Onkin todennäköistä, että kuusen runsastuminen tutkimusalueella on merkinnyt alkua kuusen leviämiselle kohti Fennoskandian. Tämä tulkintaa tukevat tutkimukset, jotka osoittavat kuusen leviämisen idästä Fennoskandian alueelle alkaneen noin 7000–6500 vuotta sitten (mm. Tallantire 1972, Giesecke ja Bennet 2004, Seppä *et al.* 2009).

Siperianlehtikuusen esiintyminen tutkimusalueella koko holoseenin ajan ja kuusimetsien huomattava lisääntyminen keskiaholoseenissa osoittavat taigametsien säilyneen tutkimusalueella viimeisten 10 000 vuoden ajan. Alueella ei näin ole havaittavissa selkeää jalojen lehtipuiden yleistymistä holoseenin lämpökauden aikana 8000–5000 vuotta sitten, toisin kuin vain hiukan lännempänä Fennoskandian alueella. On mahdollista, että holo-

seenin lämpökauden aikana Äänisen itäpuolella mantereisemmat piirteet ilmastossa ovat luoneet otolliset olosuhteet havumetsien säilymiselle ja kuusen runsastumiselle. Tämä osoittaa, että vaikka ilmastossa tapahtuisi maa-ilmanlaajuisia muutoksia, vaikuttavat alueiden väliset erot kasvupaikkatekijöissä ja häiriöiden, kuten metsäpalojen, esiintymisessä boreaalisessa kasvillisuudessa tapahtuviin muutoksiin eri alueilla.

Ilmaston ja metsäpalojen vaikutus havumetsäkasvillisuuteen

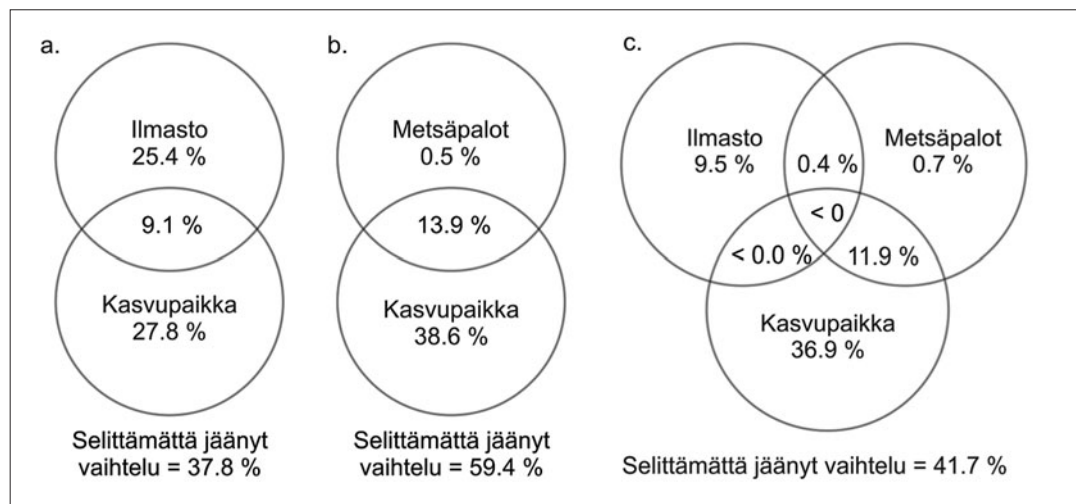
Taigametsien holoseenin aikaisen kasvillisuushistorian lisäksi väitöstutkimuksessa selvitetiin ilmaston ja metsäpalojen vaikutusta pohjoiseen havumetsäkasvillisuuteen Venäjän Karjalasta Etelä-Suomen kautta Keski-Ruotsiin ulottuvalla laajemmalla alueella. Havumetsät ovat monitahoinen ekosysteemi, ja kasvillisuuteen vaikuttavat prosessit toimivat sekä paikallisella että alueellisella tasolla. Siitepölyaineistoa kerättiin sekä järvistä että pienistä metsäpainanteista, jotta saatiin tietoa ilmaston ja metsäpalojen vaikutuksesta kasvillisuuteen laajemmalla alueellisessa mittakaavassa sekä paikallisesti metsäkuviotasolla. Tutkimuksessa käytettiin hiilipartikkeliaineistoa kuvastamaan metsäpaloja ja ilmastomuuttujina käytettiin LOVECLIM-ilmastomallin avulla simuloituja keskiarvoisia kesä- ja talvilämpötiloja (Goosse *et al.* 2010). Ilmaston ja metsäpalojen merkitystä boreaalisessa kasvillisuudessa tapahtuneissa muutoksissa tutkittiin tilastollisella hajonnan ositusmetelmällä (Borcard *et al.* 1992, Reitalu *et al.* 2013).

Tulokset osoittavat, että alueellisessa mittakaavassa viimeisen 9000 vuoden aikana ilmasto on ollut tärkein boreaalista kasvillisuutta säätelevä yksittäinen tekijä (kuva 4), kun vastaavasti metsäpalojen rooli on ollut vähäinen. Paikallisessa mittakaavassa ilmaston merkitys

kasvillisuudessa tapahtuneissa muutoksissa on selkeästi pienempi, ja paikkakohtaisten tekijöiden kuten metsäpalojen ja kasvupaikan ominaisuuksien merkitys kasvaa. Metsäkuviotasolla kasvillisuuden taustalla vaikuttavista monista eri prosesseista kertoo se, että kasvupaikka selittää yksin lähes 40 % kasvillisuudessa tapahtuneista muutoksista (kuva 4). Lisäksi iso osa kasvillisuudessa tapahtuneesta pitkän ajan vaihtelusta jää kokonaan selittämättä käytettyjen muuttujien avulla niin alueellisella kuin paikallisella tasolla. Tämä osoittaa, että kasvillisuuteen vaikuttavat ilmaston ja metsäpalojen ohella myös monet muut tekijät, kuten kallio- ja maaperän ominaisuudet, valoisuus, myrskytuhot ja kasvituholaiset. Lisäksi lajien välinen kilpailu on tärkeässä asemassa, kun muuttuvat olosuhteet vaikuttavat

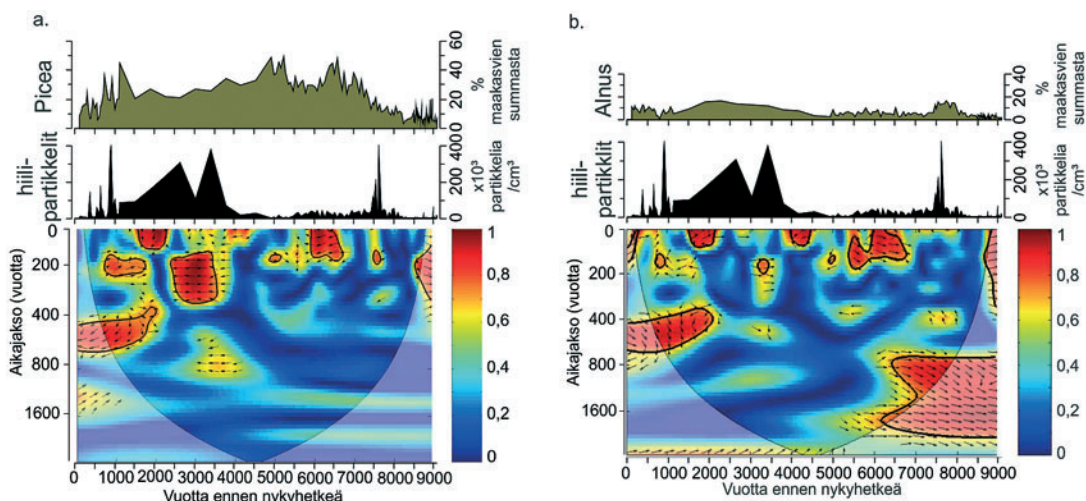
lajien kykyyn kilpailla elintilasta (Post 2013, Zhang *et al.* 2015).

Käytetty tilastollinen hajonnan ositusmenetelmä näyttää ilmaston ja metsäpalojen merkityksen pitkällä aikavälillä. Menetelmän ominaisuuksista johtuen äkillisten ja lyhytaikaisten häiriöiden kuten metsäpalojen vaikutus kasvillisuuteen voi jäädä huomaamatta. Metsäpalojen on kuitenkin todettu olevan yksi tärkeimmistä boreaaliseen kasvillisuuteen vaikuttavista häiriötekijöistä. Tämän vuoksi metsäpalojen merkitystä kasvillisuuden muutoksissa paikallisella tasolla tutkittiin tarkemmin aikasarja-analyysin (Grinsted *et al.* 2004) avulla, joka mahdollistaa metsäpalojen vaikutusten analysoinnin myös lyhyemmällä aikavälillä. Tulokset osoittivat metsäpalojen olevan merkittävä tekijä yksittäisten lajien lyhytaikai-



Kuva 4. Hajonnan ositus -menetelmän tulokset 9000 vuoden tutkimusjaksolta: a) ilmaston ja kasvupaikan selittämä vaihtelu tutkittujen järvien siitepölystössä, b) metsäpalojen ja kasvupaikan selittämä vaihtelu tutkittujen järvien siitepölystössä, c) ilmaston, metsäpalojen ja kasvupaikan selittämä vaihtelu pienten metsäpainanteiden siitepölystössä. Muokattu Kuosmanen *et al.* (2016) pohjalta.

Figure 4. Variation partitioning results for the 9000 year study period: a) in pollen data from all lakes pooled together in terms of fractions of variation explained by climate (ilmasto) and site variables (kasvupaikka), b) variation explained by forest fires (metsäpalot) and site (kasvupaikka) for pollen data from lake sites with charcoal records, c) variation partitioning results for the last 9000 cal yr BP in all small hollows pooled together in terms of fractions of variation explained by climate (ilmasto), forest fires (metsäpalot) and site (kasvupaikka) variables. Modified from Kuosmanen *et al.* (2016).



Kuva 5. Aikasarja-analyysin tulokset *Larix* Hollow -painanteesta kuusen (a) ja leppän (b) siitepölyjen sekä hiilipartikkelien konsentraatioiden välillä. Kuvaajien yläpuolella on nähtävissä tarkasteltavan puulajin siitepölykäyrä ja metsäpaloja kuvaavat hiilikonsentraatiot. Aikasarja-analyysin kuvaaja osoittaa korrelaation kahden muuttujan välillä. Ikä (vuotta ennen nykyhetkeä) on esitetty x-akselilla ja tarkastelujakson pituus y-akselilla. Punainen väri osoittaa voimakasta korrelaatiota metsäpalojen ja puulajin välillä. Mustat nuolet osoittavat korrelaation suuntaa ja vasemmalle osoittava nuoli tarkoittaa negatiivista ja oikealle osoittava nuoli positiivista korrelaatiota. Muokattu Kuosmanen et al. (2014) pohjalta.

Figure 5. Wavelet coherence results from *Larix* Hollow of spruce pollen and charcoal concentrations (a) and between alder pollen and charcoal concentrations (b). The pollen curve (% of terrestrial pollen sum) and charcoal concentrations (particles/cm³) are shown on top of the wavelet output figure. The wavelet figure shows the correlation between the two fluctuating time series (charcoal concentration and pollen values). Age (cal yr BP) is shown on the x axis and the time period (year) on y axis. The color bar expresses the strength of correlation, with shades of red indicating strong and shades of blue weak correlation. Arrows pointing to the left indicate an anti-phase fluctuations expressing negative correlation and arrows pointing to the right indicate an in-phase fluctuations showing positive correlation. Modified from Kuosmanen et al. (2014).

sisä (alle 1000 vuotta) muutoksissa (kuva 5). Kuusen on todettu olevan herkkä metsäpaloille ja tämä näkyykin voimakkaana negatiivisena korrelaationa kuusen ja metsäpaloja kuvastavan hiilipartikkeliaineiston välillä. Vastaavasti koivu ja leppä selkeästi hyötyvät metsäpaloista lyhyellä aikavälillä, kun palotapahtuman jälkeisen sukkessiokehityksen seurauksena kyseiset lajit pääsevät levittytymään uusille kasvupaikoille. Yksittäisissä lajeissa tapahtuvien muutosten lisäksi huomattavien metsäpalojen seurauksena metsän rakenteessa voi tapahtua myös pidempiaikaisia, perustavanlaatuisia

muutoksia, kun metsäpalon seurauksena kasvupaikkaolosuhteet muuttuvat uusille lajeille suotuisiksi.

Mitä opimme menneestä?

Metsien luontaisen kehityksen ja siihen vaikuttaneiden ympäristötekijöiden tunteminen on tärkeää, jotta voidaan toteuttaa sopivia metsätaloudellisia ja metsäluonnon monimuotoisuuden turvaavia metsänhoitotoimia. Taigametsien säilyminen tutkimusalueella itäisessä Venäjän Karjalassa läpi holoseenin yh-

distettynä tilastollisten analyysien tuloksiin osoittaa, että vaikka ilmasto on merkittävin pohjoista havumetsäkasvillisuutta säätelevä tekijä, synnyttävät kasvupaikkaolosuhteet alueellisia eroja boreaalisessa kasvillisuudessa tapahtuviin muutoksiin. Tämän vuoksi tehtäessä metsänhoidollisia suunnitelmia sekä päättäessä havumetsien suojelutoimista on huomioitava, että muuttuvan ilmaston lisäksi paikalliset olosuhteet voivat vaikuttaa huomattavasti metsäkasvillisuuden ja eri puulajien kykyyn kestää muuttuvien ympäristöolosuhteiden aiheuttamia lisääntyviä häiriöitä, kuten metsäpaloja, myrskytuhoja ja tuholaisia, sekä lajien välistä kilpailua.

NIINA KUOSMANEN

Department of Forest Ecology
Czech University of Life Sciences Prague
kuosmanen.niina@gmail.com

Kirjoittaja väitteli tammikuussa borealisen metsän kehitykseen vaikuttaneista tekijöistä Helsingin yliopiston Geotieteiden ja maantieteen laitokselta.

Summary:

Past changes in vegetation based on sedimentary archives

 The climate change is predicted to be more pronounced in northern latitudes and the ecological response of boreal forest to these changes is difficult to predict. Palaeoecological records provide information on the processes behind the past changes in forest composition. Palaeoecology thus offer valuable knowledge of the potential impacts of the future changes in climate on boreal vegetation.

The Holocene history of the taiga forests were investigated from fossil pollen and stomata records from small forest hollow sites at the modern western range limit of the Siberian larch (*Larix sibirica*) in northwestern Russia. The importance of climate and forest fires on the long-term changes in boreal forest composition were quantitatively assessed using novel approaches in a palaeoecological context.

Pollen and stomata records show that larch and the Norway spruce (*Picea abies*) have been present in the region since the early Holocene. Notable change in forest structure occurred between 8000–7000 cal yr BP when the expansion of spruce caused change from light pine (*Pinus sylvestris*), birch (*Betula*) and larch dominated forest towards dense spruce forests. This time also coincides with the onset of the migration of spruce into Fennoscandia. The mid-Holocene dominance of spruce and constant Holocene presence of larch suggests that the taiga forest persisted throughout the Holocene at the study sites in eastern Russian Karelia.

Climate is the main driver of long-term vegetation changes at the regional scale. However, at the local scale the role of climate is smaller and the influence of local factors increases, suggesting that intrinsic site-specific factors have an important role in stand-scale dynamics in the boreal forest. Forest fires have a significant role in stand-scale forest dynamics in the short-term (< 1000 years) perspective and the results suggests that fires can have a significant effect on short-term changes in individual tree taxa as well as a longer profound effect on forest structure.

Although climate is the main driver of long-term boreal forest dynamics at the regional scale, the effect of climate on stand-scale boreal forest dynamics is largely modified by site-specific characteristics and species interactions.

Kirjallisuus

- Binney, H.A., Willis, K.J., Edwards, M.E., Bhagwat, S.A., Anderson, P.M., Andreev, A.A., *et al.*, 2009. The distribution of late-Quaternary woody taxa in northern Eurasia: evidence from a new macrofossil database. *Quaternary Science Review* 28:2445–2464.
- Bradshaw, R.H.W., 2013. Stand-scale palynology. Teoksessa: Elias, S.A. (toim.), *Encyclopedia of Quaternary Science* vol. 3. Elsevier, Amsterdam, 846–853.
- Christensen, J.H., Kanikicharla, K.K., Marshall, G. ja Turner, J., 2013. Climate phenomena and their relevance for future regional climate change. Teoksessa: Stocker, T.F., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M.M.B., Allen, S.K., Boschung, J., *et al.* (toim.): *Climate Change 2013: The Physical Science Basis: Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge ja New York, 1217–1308.
- Gauthier, S., Bernier, P., Kuuluvainen, T., Shvidenko, A.Z. ja Schepaschenko, D.G., 2015. Boreal forest health and global change. *Science* 349:819–822.
- Goosse, H., Brovkin, V., Fichet, T., Haarsma, R., Huybrechts, P., Jongma, J., *et al.*, 2010. Description of the Earth system model of intermediate complexity LOVECLIM version 1.2. *Geoscientific Model Development Discussions* 3:309–390.
- Grinsted, A., Moore, J.C. ja Jevrejeva, S. 2004. Application of the cross wavelet transform and wavelet coherence to geophysical time series. *Nonlinear Processes in Geophysics* 11:561–566.
- Kuosmanen, N., Fang, K., Bradshaw, R.H.W., Clear J.L. ja Seppä, H., 2014. Role of forest fires in Holocene stand-scale dynamics in the unmanaged taiga forest of northwestern Russia. *The Holocene* 24:1503–1514
- Kuosmanen, N., Seppä, H., Reitalu, T., Alenius, T., Bradshaw, R.H.W., Clear J.L., *et al.*, 2016. Long-term forest composition and its drivers in taiga forest in NW Russia. *Vegetation History and Archaeobotany* 25:221–236.
- Kuosmanen, N., Seppä, H., Alenius, T., Bradshaw, R.H.W., Clear J.L., Filimonova, L., *et al.*, 2016. Importance of climate, forest fires and human population size in Holocene boreal forest dynamics in Northern Europe. *Boreas*, painossa.
- Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., *et al.*, 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 259:698–709.
- Pan, Y., Birdsey, R.A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P.E., Kurz, W.A., *et al.*, 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science* 333:988–993.
- Post, E., 2013. *Ecology of Climate Change: The Importance of Biotic Interactions*. Princeton University Press, Princeton ja Oxford, 408 s.
- Seidl, R., Schelhaas, M.-J., Rammer, W. ja Verkerk, P.J., 2014. Increasing forest disturbance in Europe and their impact on carbon storage. *Nature Climate Change* 4:806–810.
- Svendsen, J.I., Alexanderson, H., Astakhov, V.I., Demidov, I., Dowdeswell, J.A., Funder, S., *et al.*, 2004. Late Quaternary ice sheet history of northern Eurasia. *Quaternary Science Reviews* 23:1229–1271.
- Tallantire, P.A., 1972. The regional spread of Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) within Fennoscandia: a reassessment. *Norwegian Journal of Botany* 19:1–16.
- Torrence, C. ja Compo, G.P., 1998. A practical guide to Wavelet Analysis. *Bulletin of the American Meteorological society* 79:61–78.
- Zhang, J., Huang, S. ja He, F., 2015. Half-century evidence from western Canada shows forest dynamics are primarily driven by competition followed by climate. *PNAS* 112:4009–4014.