

**Pro Gradu – tutkielma**

**Lahopuun lisäyksillä tehtyjen ennallistamistoimien  
vaikutus taimettumiseen mänty- ja kuusimetsissä**

**Roosa Jokisuu**



**Jyväskylän yliopisto**

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Ekologia ja evoluutiobiologia

17.5.2013

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos  
Ekologia ja evoluutiobiologia

Jokisuu, R.: Lahopuun lisäyksillä tehtyjen ennallistamistoimien vaikutus  
taimettumiseen mänty- ja kuusimetsissä

Pro Gradu –tutkielma: 23 s + 1 Liite  
Työn ohjaajat: MMT Atte Komonen, FT Tero Toivanen  
Tarkastajat: Prof. Janne Kotiaho, FT Panu Halme  
Toukokuu 2013

---

Hakusanat: ennallistaminen, lahopuu, luontainen häiriödynamiikka, pienaukotus, taimettuminen.

## TIIVISTELMÄ

Suomen metsät ovat jo pitkään olleet ihmisten muokkaamia. Metsien muuttaminen talousmetsäksi on yksipuolistanut metsien rakennetta, mikä näkyy esimerkiksi puuston tasalaatuisuutena ja lahopuun vähytenä. Talousmetsän dynamiikka ei noudata metsien luontaista häiriödynamiikkaa, jossa eriaistiset häiriöt, kuten tuuli- ja lumituhot tai metsäpalot muokkaavat metsän sukessiokulkua ja muodostavat aukkoja metsärakenteeseen. Nämä aukot ovat myös suotuisia uudistumispaikkoja eri puulajeille. Talouskäytössä olleiden metsien palautumista takaisin luonnontilaisen kaltaiseksi voidaan nopeuttaa ennallistamisella. Erilaisilla ennallistamistavoilla, kuten lahopuun lisäyksellä voidaan jäljitellä metsän luontaista dynamiikkaa, turvata metsien lahoppuujatkumoa ja luoda metsän rakenteeseen aukkoja, joissa puuston uudistuminen mahdollistuu. Tämän tutkimuksen tarkoituksena oli selvittää, minkälaisia vaikutuksia erilaisten lahopuun lisäysten intensiteeteillä on puuston taimettumiseen varttuneissa mänty- ja kuusimetsissä. Erityisesti tutkittiin, miten lahopuun lisäys vaikutti syntyneiden taimien määriin, puulajisuhteisiin ja pituuksiin suhteessa metsikkötyyppiin sekä lahopuun määrään ja tilajakaumaan (= käsittelyyn). Lahopuuta oli lisätty tutkituille koealueille 5 tai 10 m<sup>3</sup> ja kaadetut puut oli sijoitettu alueelle joko tasaisesti tai rydöksi alueen keskelle. Tutkimuksen aikana ennallistamisesta oli kulunut 8 vuotta. Lisäksi tutkimuksessa tarkasteltiin kasvinsyöjien eli herbivorien vaikutuksia taimettumiseen. Tutkimus suoritettiin Leivonmäen kansallispuistossa olevilla 50 koealalla, joilta mitattiin taimet ja pystypuuston tilavuudet puulajeittain. Tutkimuksen tulokset osoittavat, ettei käytetyillä lahopuun lisäystavoilla ollut vaikutusta syntyneiden taimien määriin, puulajisuhteisiin tai pituuksiin kontrollikoealoihin verrattuna. Sen sijaan metsätyyppi vaikutti taimien kokonaisuuteen ja havupuutaimien määriin. Männikoissä kasvoi selvästi enemmän männyntaimia, ja kuusikoissa kuusentaimia. Kaikista taimista kuusentaimia oli 72 %. Herbivoriaa esiintyi noin puolessa tutkituista koealoista, ja niiden aiheuttamat taimivauriot olivat paikoin mittavia. Tulokset osoittavat, ettei ennallistaminen monipuolistanut puustorakennetta odotetulla tavalla. Esimerkiksi maaperän muokkauksella tai kulotuksella lahopuun lisäyksen yhteydessä saatettaisiin paremmin saavuttaa ennallistamiselle asetetut tavoitteet. Tutkimuksesta saatuja tuloksia voidaan tulevaisuudessa hyödyntää ennallistamistoimien suunnittelussa ja oikeanlaisessa kohdentamisessa. Lisää tietoa kuitenkin tarvitaan erityisesti eri ennallistamistoimien pitkäaikaisista vaikutuksista.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Mathematics and Science

Department of Biological and Environmental Science

Ecology and Evolutionary Biology

Jokisuu, R.: Dead wood creation as a restoration treatment: effects on seedling establishment in pine and spruce forests

Master of Science Thesis: 23 p. + 1 Appendix

Supervisors: Docent Atte Komonen, PhD Tero Toivanen

Inspectors: Prof. Janne Kotiaho, PhD Panu Halme

May 2013

---

Key Words: restoration, dead wood, natural disturbances, canopy gaps, seedling

## ABSTRACT

For centuries, Finnish forests have been modified by human. While modifying natural forests to commercial forests, forest structure have been homogenized. This can be seen on stands uniformity and the loss of dead wood. Commercial forest dynamics does not follow the dynamics of natural forests where different natural disturbances, like wind and snow damage or wildfires modify forest succession and form canopy gaps on the forest structure. These gaps are also favorable regeneration places for different tree species. By restoration the recovery of a former commercial forest can be speed up to its natural state. With different restoration methods like the addition of dead wood, forest natural disturbances can be simulated, the continuum of dead wood protected and gaps on forest structure created, where the regeneration of tree species is enabled. The aim of this study was to explore what kind of effects different dead wood creation intensities have on tree regeneration in old pine and spruce forests. On the study areas had been added either 5 or 10 cubic meters of dead wood, and the wood had been positioned either evenly or on a pile in the middle of the areas. Especially it was studied how forest type and different dead wood creation (= treatment) influenced on seedlings' amount, length and the relation of tree species. The restoration was made eight years before the study. Browsing effects of herbivores on tree seedlings were also observed. The study was conducted in Leivonmäki National Park on 50 experimental plots where the height of seedlings and standing tree density was measured. Results of the study show that different dead wood creation did not affect on seedlings amount, length or relation of tree species in comparison to control areas. Instead forest type affected significantly on total amount of seedlings and on coniferous tree seedlings. On the pine stands there were clearly more pine seedlings, and on the spruce stands more spruce seedlings. Of all seedlings 72 % were spruce seedlings. Herbivores presented on average half of the experimental plots and their damage on the seedlings was massive in those plots. These results show that the restoration did not diversify the stand structure as expected. For example, addition of dead wood combined with controlled burning or disturbed forest floor could be better in achieving the targets settled on the restoration. Results of the study can be used to plan and allocate restoration better in the future. More information is still required especially for the knowledge of long-term impacts of different restoration methods.

## Sisältö

<b>1. JOHDANTO</b> .....	<b>5</b>
1.1 Luontainen häiriödynamiikka.....	5
1.2 Taimettuminen.....	7
1.3 Ennallistaminen .....	8
1.4 Tutkimuskysymykset ja hypoteesit .....	9
<b>2. AINEISTO JA MENETELMÄT</b> .....	<b>10</b>
2.1 Tutkimusalue ja koeasetelma .....	10
2.2 Aineiston kerääminen.....	10
2.3 Tilastolliset menetelmät .....	11
<b>3. TULOKSET</b> .....	<b>12</b>
3.1 Taimien kokonaismäärät ja puulajisuhteet .....	14
3.2 Taimien pituudet.....	15
3.3 Herbivorian vaikutus .....	16
<b>4. TULOSTEN TARKASTELU</b> .....	<b>16</b>
4.1 Taimien kokonaismäärät .....	16
4.2 Taimien puulajisuhteet .....	18
4.3 Taimien pituudet.....	19
4.4 Johtopäätökset .....	20
<b>KIITOKSET</b> .....	<b>21</b>
<b>KIRJALLISUUS</b> .....	<b>21</b>
<b>LIITTEET</b>	

## 1. JOHDANTO

Viimeisten satojen vuosien aikana ihminen on voimakkaasti muuttanut Suomen metsien rakennetta ja dynamiikkaa. Metsien muuttaminen talouskäyttöön on yksipuolistanut metsien rakennetta, mikä näkyy muun muassa monimuotoisuuden vähentymisenä ja uhanalaisten lajien määrän lisääntymisenä. Talousmetsän dynamiikka ei noudata metsien luontaista häiriödynamiikkaa, jossa laadultaan ja voimakkuudeltaan vaihtelevat häiriöt muokkaavat metsien rakennetta ja sukessiokulkua. Häiriöiden muodostamat aukot metsän rakenteessa luovat osaltaan mahdollisuuksia myös metsän uudistumiselle. Suomi on sitoutunut Japanin Nagoyassa vuonna 2010 pidetyn YK:n biodiversiteettisopimuksen 10. osapuolikokouksen nojalla, että luonnon köyhtyminen on pysäytettävä tällä vuosikymmenellä. Nagoyan-sopimus velvoittaa Suomea myös heikentyneiden luonnon alueiden ennallistamiseen, joten talousmetsäkäytössä olleiden metsien palautumista takaisin luonnontilaisen kaltaiseksi pyritään nopeuttamaan ennallistamisella. Ennallistamisessa jäljitellään erilaisin menetelmin metsien luontaisia häiriöitä ja niiden mukaista sukessiokehitystä. Esimerkiksi pienaukotuksella voidaan jäljitellä myrskytuulten aikaansaamia puunkaatoja, tai lahoppuun lisäyksellä voidaan turvata metsien lahoppuujatkumoa ja lahoppuusta riippuvaisten lajien elinmahdollisuuksia. Tässä tutkimuksessa selvitettiin, miten lahoppuun lisäys vaikuttaa metsien luontaiseen uudistumiseen ja metsän rakenteeseen mänty- ja kuusimetsissä.

### 1.1 Luontainen häiriödynamiikka

Metsissä esiintyy luontaisesti erilaisia ajallisesti, paikallisesti ja kooltaan vaihtelevia häiriöitä. Häiriö voidaan määritellä seuraavasti: ”häiriö on mikä tahansa suhteellisen erillinen tapahtuma ajassa, joka muuttaa ekosysteemin, eliöyhteisön tai populaatioiden rakennetta ja resurssien tai kasvualustan saatavuutta sekä fysikaalista ympäristöä” (Pickett & White 1985). Häiriö on siis jokin kertaluontoinen tapahtuma, jossa organismeja poistuu ja tilaa tai muita resursseja vapautuu muille yksilöille (Townsend & Hildrew 1994). Häiriö voidaan ymmärtää tuloksena jollekin tapahtumalle, joita erilaiset häiriötekijät saavat aikaan.

Häiriöt ovat merkittävin luonnonmetsää uudistava tekijä. Häiriöiden seurauksena metsään kehittyvät eri sukessiovaiheita, eli eliöyhteisöjen tiettyyn suuntaan tapahtuvia ajallisia muutoksia (Tirri ym. 2006). Häiriöt siis ylläpitävät metsän monimuotoisuutta ja metsikkö- sekä maisematason rakenteellista vaihtelua (Kuuluvainen 2002b). Häiriössä vapautuneelle kasvutilalle levittäytyviin lajeihin ja niiden ekologisten vuorovaikutusten syntymiseen vaikuttavat vahvasti metsän aiempi koostumus ja kehityshistoria (Kellomäki 2005). Ajan mittaan tiettyä kasvupaikkaa hallussaan pitävät lajit tai populaatiot korvautuvat muuttuviin olosuhteisiin paremmin sopeutuvilla lajeilla ja populaatioilla (Kellomäki 2005).

Luonnontilaisissa metsäekosysteemeissä on rakenteellista, toiminnallista ja lajistollista vaihtelua eli heterogeenisyyttä. Tällaista heterogeeniaa ylläpitävät laadultaan ja voimakkuudeltaan vaihtelevien häiriöiden jatkumo. Häiriöiden koko voi vaihdella suurista maisematason häiriöistä pieniin yksittäisiin puita koskeviin häiriöihin (Engelmark 1999). Luontaisen metsän rakenne ja lajikoostumus ovat siis seurausta häiriöiden ja sukessioprosessien monimutkaisesta vuorovaikutuksesta (Kuuluvainen 2002a). On todettu, että häiriöt yhteisvaikuttavat keskenään, mikä tarkoittaa, että yhden häiriötyypin esiintyminen lisää toisen häiriötyypin esiintymisen todennäköisyyttä samalla alueella (Kuuluvainen 2002b). Toisaalta häiriöt voivat myös vaikuttaa negatiivisesti toisiinsa, eli esimerkiksi palo voi vähentää uuden palon todennäköisyyttä samalla alueella.

Erilaisemman häiriödynamiikan ja sitä kautta suknessioprosessin johdosta luonnontilainen metsä eroaa suuresti nykyisestä talousmetsästä, jossa ainoan suuren kokoluokan häiriön muodostaa metsän päätehakkuu. Esimerkiksi puulajisuhteet, ikärakenteet ja lahopuumäärät ovat luonnonmetsässä talousmetsää paljon monimuotoisemmat.

Nykypäivänä suurialaisia luonnontilaisia metsiä on boreaalisella havumetsävyöhykkeellä jäljellä enää vain Kanadassa ja Venäjällä. Esimerkiksi eteläisessä Fennoskandiassa, kuten Etelä-Suomessa, ihminen on laajasti vaikuttanut luonnonmetsiin muuttamalla niitä talousmetsiksi (Kuuluvainen ym. 2002, Rouvinen & Kouki 2011). Näissä ekosysteemeissä metsänhoidosta on tullut suurin metsien dynamiikkaan vaikuttava tekijä (Kuuluvainen 2002a). Puuntuoton maksimointi on tapahtunut metsien monimuotoisuuden, eli biodiversiteetin kustannuksella (Kouki 1994, Siitonen 2001). Esimerkiksi kuolleessa puuaineksessa on biodiversiteetillä ja häiriöllä läheinen yhteys. Metsän häiriödynamiikka määrää lahopuudynamiikan, eli lahopuun määrässä ja laadussa olevan vaihtelun, kun puita kuolee ja uutta kuollutta puuainesta häiriöiden vaikutuksesta muodostuu. Lahopuun määrä on talousmetsässä keskimäärin 90–98 % pienempi kuin luonnontilaisessa metsässä (Siitonen 2001). On arvioitu, että lahopuusta riippuvaisia lajeja on Suomessa 4000–5000, mikä on 20–25 % kaikista Suomen metsissä elävistä lajeista (Siitonen 2001).

Luontaisia häiriöitä aiheuttavia tekijöitä ovat muun muassa tuuli, lumi, metsäpalot, hyönteiset, sienitaudit ja muutamat nisäkkäät (Gromtsev 2002). Tuuli on yksi merkittävimmistä luonnonmetsän häiriötekijöistä. Tuulet kaatavat puita ja synnyttävät metsärakenteeseen aukkoja, joihin kasvaa yleensä ensimmäisenä lehtipuita ja muuta valon lisääntymisestä sekä maanpinnan rikkoutumisesta hyötyvää pioneerilajistoa (Gromtsev 2002). Pohjoisella havumetsävyöhykkeellä tuuli yhdessä pakkasen ja lumen kanssa aiheuttaa runsaasti pienen mittakaavan häiriöitä (Tukia ym. 2003). Lumen painosta puiden latvat tai oksat saattavat katketa ja puut alkavat lahota lisäten lahopuun määrää metsässä. On havaittu, että esimerkiksi suuret kuuset ovat alttiimpia tuulenkaadoille kuin männyt (Kuuluvainen 1994). Tuulen aiheuttamien häiriöiden voimakkuuksiin vaikuttavat alueen ilmasto, topografia ja maantieteellinen sijainti (Kuuluvainen 1994).

Luontaisista häiriötekijöistä jotkin nisäkkäät, kuten hirvet ja jänikset pystyvät tuhoamaan kokonaisia taimikoita niiden käyttäessä ravintonaan mänty- ja lehtipuiden taimia (Tukia ym. 2003). Metsään luontaisesti syntyvät pienaukot ovat oiva ruokailupaikka herbivoreille niihin syntyvän lehtipuulajiston vuoksi. Joillakin alueilla lehtipuuston uudistumismahdollisuudet voivatkin herbivorien takia estyä miltei kokonaan (Kouki ym. 2004). Toisaalta esimerkiksi hirviä on luonnontilaisissa metsissä esiintynyt kuitenkin huomattavasti vähemmän kuin talousmetsissä, sillä talousmetsien tasaikäinen ja laaja-alainen metsikkörakenne on voimakkaasti hyödyttänyt hirvien kannan kasvua (Edenius ym. 2002).

Häiriöiden, etenkin pienen mittakaavan, merkitystä metsäekosysteemin rakenteelle ja toiminnalle on alettu ymmärtää vasta viime aikoina. Yhä useampi tutkimus osoittaa, että häiriöt ovat tärkeitä rakenteellisen monimuotoisuuden lisäämisessä aina maaperän mikrotopografiasta latvuspuustoon ja koko metsikkörakenteeseen saakka (Kuuluvainen 1994, Kuuluvainen & Juntunen 1998, Rouvinen & Kouki 2011). Häiriöiden on todettu olevan niin yleisiä ja suhteellisen jatkuvia, ettei niin sanottua tasapainotilaa luontaisissa metsissä yleensä edes saavuteta (Sprugel 1991). Häiriöt luovat myös merkittävässä määrin edellytyksiä puuston uudistumiselle, sillä häiriöissä syntyneet aukot ovat suotuisia mikrohabitatteja niin siementen itämiselle kuin niistä syntyvien taimien kasvullekin (Yli-Vakkuri 1961).

## 1.2 Taimettuminen

Luontaisten metsien uudistuminen alkaa tavallisesti esimerkiksi metsäpalon tai myrskytuhon synnyttämässä metsärakenteen aukoissa. Näissä aukoissa olevalle vapautuneelle kasvutilalle levinneet siemenet tai maaperässä jo olemassa olevat siemenet alkavat suotuisissa kasvuolosuhteissa itää ja niistä syntyy sirkkataimia. Sirkkataimista kehityskelpoisimmat kasvavat taimiksi, jotka muodostavat aikanaan uuden puusukupolven (Kellomäki 2005). Kasvuolosuhteiden suotuisuuteen ja aukkojen uudistumiseen eli taimettumiseen vaikuttaa lukuisia eri tekijöitä. Niistä tärkeimpiä ovat etenkin valo, kosteus, lämpötila, maaperän siemenpankki, vuosittainen siemensato, ravinteiden saatavuus sekä kasvinsyöjät (Kuuluvainen 1994, Kuuluvainen & Juntunen 1998).

Yleisesti ottaen siementen itämistä eniten rajoittaa riittävä kosteus ja lämpö (Kellomäki 2005). Niiden lisäksi siementen itämiseen vaikuttaa auringon säteilymäärä, joka on myös syntyneiden taimien kasvua yleensä eniten rajoittava tekijä. Taimien kasvussa muita rajoittavia tekijöitä ovat kilpailu ja riittävä ravinteiden saatavuus. Metsissä valon määrä vaihtelee merkittävästi aukon sisällä ja on suhteessa aukon kokoon, valtapuustoon sekä leveysasteeseen (Canham ym. 1990). Monilla lehtipuulajeilla, kuten koivulla (*Betula pendula* & *Betula pubescens*), on valon määrä kriittisin taimien kasvua rajoittava resurssi (Nikolov ym. 1992 sit. Rouvinen & Kouki 2011). Kuusen (*Picea abies*) taimet taas sietävät varjoa, mutta nekin kasvavat vauhdilla vasta latvuksen avauduttua. Riittävä ravinteiden saatavuus voi toisaalta olla kuivahkoilla, luontaisesti valoisilla mäntykankailla valoakin tärkeämpi resurssi taimien kasvulle (Kuuluvainen ym. 1993). Tiedetään, että esimerkiksi mänty- ja kuusivaltaisissa metsissä aukon valtaavat pitkälti alueella vallitsevana olevan puulajin, eli valtapuulajin taimet niiden siementen runsaasta määrästä alueella johtuen (Sirén 1955). Todennäköisesti aukkoihin levittäytyy kuitenkin ensimmäisenä pioneerisukcessiolajeja, kuten koivua, haapaa (*Populus tremula*) ja pihlajaa (*Sorbus aucuparia*) (Sirén 1955). Toisaalta, esimerkiksi haavantaimien ilmaantuminen syntyneisiin aukkoihin voi enemmänkin olla riippuvaista läheisistä haavoista, sillä haapa uudistuu pitkälti juurivesojensa avulla (Coates 2002, Rouvinen & Kouki 2011).

Luontaisista häiriötekijöistä esimerkiksi tuulten ja myrskyjen kaatamat puut avaavat metsän latvusta, mikä lisää valon määrää maanpinnalla. Borealisessa havumetsässä valaistusolosuhteet maanpinnassa vaihtelevat luonnostaan latvuspeitteen erilaisesta tiheydestä johtuen. Siten esimerkiksi pieni aukko ei välttämättä ole juurikaan sen valoisampi kuin ympäröivä metsä, mutta aukon koon kasvaessa kasvaa myös valon määrä maanpinnalla. Rouvinen & Kouki (2011) totesivat taimettumista käsitelleessä tutkimuksessaan, että koivun taimettuminen aukoissa on sitä todennäköisempää, mitä isompi aukko on ja mitä enemmän valoa taimet saavat (aukon läpimitta väliltä 3-20 m). Vastaavasti kaikkein pienimmissä aukoissa koivuntaimia ei heidän tutkimuksessaan esiintynyt lainkaan. Samassa tutkimuksessa todettiin myös, ettei aukon koolla ollut vastaavaa vaikutusta männyn (*Pinus sylvestris*) taimille, eli valon määrä ei näyttänyt vaikuttavan samalla tavalla mäntyjen taimettumiseen.

Kun puu syystä tai toisesta kaatuu, sen juuripaakun paljastama kivennäismaa on siementen itämiselle suotuisa mikrohabitaatti (Kuuluvainen 1994). Lisäksi kaatuneiden puiden lahoavien runkojen on todettu olevan hyvä kasvualusta uusille taimille erityisesti pohjoisen havumetsävyöhykkeen kuivilla kasvupaikoilla (Hytteborn ym. 1987, Hörnberg 1995 sit. Kuuluvainen & Juntunen 1998). Lahoavalta puulta vapautuu resursseja, kuten ravinteita, vettä sekä elintilaa uusille taimille (Myllymäki & Virkkunen 1950 & Litja 1951 sit. Rouvinen 1994). Myllymäki & Virkkunen (1950) sit. Kuuluvainen (1994) testasivat puolukka- ja mustikkatyypin metsissä kuusen taimettumista kaatuneiden puunrunkojen lähetyvillä ja havaitsivat, että taimia oli merkittävästi enemmän ja ne olivat laadultaan parempia kuin muualla kasvaneet taimet. Lisäksi mitä lahonneemmalla puunrungolla

taimet kasvoivat, sitä enemmän niitä esiintyi. Onkin todettu, että kuusi kolonisoi kaatuneita puunrunkoja yleensä 20–60 vuoden kuluttua puun kaatumisesta, jolloin runko alkaa olla riittävän laho (Zielonka 2006).

Luontaisten häiriötekijöiden aikaansaamien puunkaatojen latvusten muodostama suoja on todettu tärkeäksi tekijäksi niin havu- kuin lehtipuiden taimien kasvulle. Kaatuneiden puunrunkojen oksat suojaavat lähellä kasvavia taimia muutamina niiden kriittisimpinä elinvuosina antamalla suojaa muun muassa hallalta ja kasvinsyöjiltä (Gray & Spies 1997, Kuuluvainen & Juntunen 1998, de Chantal ym. 2005, de Chantal ym. 2009, Rouvinen & Kouki 2011). De Chantal ym. (2007) tutkivat Ruotsissa haavan ja raidan taimettumista metsäpalon jälkeisellä alueella ja totesivat, että palon kuolleet maahan kaatuneet puut suojasivat syntyneitä taimia tehokkaasti laidunnukselta. Neljä vuotta siementen itämisestä taimet olivat keskimäärin 2,5-3 kertaa pidempiä kuin ne taimet, jotka eivät olleet kasvaneet kaatuneen puun suojassa. Tämän arvellaan johtuvan nimenomaan kasvuedusta joka laidunnuksen estymisellä aikaansaadaan. Saman tutkimuksen mukaan kaatuneiden puiden tuoma 3-5 vuoden suoja riittää turvaamaan haavan ja raidan taimille korkeuden, johon laiduntajat eivät enää yllä.

Puuston uudistuminen voi joissakin metsätyypeissä, kuten vanhoissa latvustoiltaan sulkeutuneissa kuusimetsissä, olla mahdollista ainoastaan häiriöiden muodostamissa pienaukoissa (Kuuluvainen 1994). Vaikka eri puulajien vasteita pienaukkojen erilaisiin vaihteluihin ei tiedetä tarkkaan, on ymmärrettävää, että eri puulajit reagoivat niihin eri tavoin.

### 1.3 Ennallistaminen

Suomen metsäluonto on jo pitkään ollut voimakkaasti ihmistoiminnan muokkaama (Kuuluvainen ym. 2002, Tukia ym. 2003). Metsätaloustoimien jäljet eivät näy vain talousmetsissä, vaan myös useimmilla suojelualueilla etenkin Etelä-Suomessa. Metsätaloushistoria on nähtävissä muun muassa metsien yksipuolisissa puulajisuhteissa, puuston väljässä tilajärjestyksessä, itseharvenemiskehityksen puutteena sekä kuolleen pysty- ja maapuun vähytenä (Tukia ym. 2003).

Metsien luonnontilaistumista voidaan nopeuttaa ennallistamisella. Ennallistamisen perimmäinen tavoite on luonnonmetsän kadonneiden piirteiden, kuten luontaisten puulajisuhteiden, puuston rakenteiden ja sukkessioprosessien palauttaminen takaisin talousmetsäkäytössä olleille alueille (Kuuluvainen ym. 2002, Tukia ym. 2003). Alkuvaiheessa ennallistamisella pyritään parantamaan uhanalaisten lajien elinympäristöjä esimerkiksi lisäämällä lahopuun määrää (Kuuluvainen ym. 2002, Rouvinen & Kouki 2011). Pitkän aikavälin tavoitteena on metsän luontainen häiriödynamiikka ja sellainen alueellinen sukkessio- ja elinympäristömosaiikki, mikä ylläpitää monimuotoisuutta ja säilyttää elinympäristöille tyypillisten lajien kannat elinvoimaisina (lajien suotuisa suojelutaso). Suojelualueiden ennallistamisessa toimenpiteitä ovat esimerkiksi metsän kulottaminen, pienaukottaminen ja lahopuun lisääminen. Luontaisten häiriöiden, kuten tuulten, muodostamia pienaukkoja voidaan jäljitellä eläviä puita kaatamalla ja kaulaamalla (Kuuluvainen ym. 2002). Kaadetut puut avaavat latvusta ja luovat suotuisia mikrohabitaatteja taimien kasvulle (Yli-Vakkuri 1961, Tukia ym. 2003, Ulanova 2000). Lisäksi ennallistamistoimilla voidaan esimerkiksi jäljitellä eri korkeudelta katkenneiden tai eri voimakkuuksilla vaurioituneiden puiden aikaansaamaa hitaasti ja nopeasti syntyvää lahopuuta (Kuuluvainen ym. 2002).

Erilaisilla ennallistamistoimilla tehtyjen aukkojen taimettumista on tutkittu vasta vähänlaisesti boreaalisissa metsissä, vaikka tutkimuksia ennallistamisen vaikutuksista lahopuun lajistoon on runsaasti. Metsien ennallistaminen on suhteellisen tuore ilmiö, jolloin tähänastiset tutkimukset ovat käsitelleet taimia, joiden synnystä on kulunut vasta



muutama vuosi. Lisää ymmärrystä taimettumisesta tarvitaan erityisesti pitemmältä aikaväliltä. Ei ole esimerkiksi selvää, ovatko taimien synnylle suotuisat mikrohabitaatit suotuisia myös niiden pitkän ajan kasvulle ja selviytymiselle (Schupp 1995). Ennallistamisella tavoiteltavat vaihtelevat puulajisuhteet ja puuston ikärakenteet vaativat niin ikään lisää ymmärrystä eri puulajien reagoinnista erilaisten ennallistamiskäsittelyjen aikaansaamiin taimettumisalustoihin (de Chantal ym. 2009, Rouvinen & Kouki 2011).

#### 1.4 Tutkimuskysymykset ja hypoteesit

Tutkimukseni tarkoituksena oli selvittää, minkälaisia vaikutuksia ennallistettujen metsäalueiden erilaisilla lahopuun tilajakaumilla ja määrillä on taimettumiseen varttuneissa mänty- ja kuusimetsissä. Tutkin taimettumista koealoilla, joihin oli kaadettu 8 vuotta aiemmin vaihteleva määrä lahopuuta vaihtelevalla tavalla. Useimmissa aikaisemmissa tutkimuksissa ennallistamisesta on kulunut tätä lyhyempi aika, joten tutkimukseni antaa hyödyllistä tietoa ennallistamisen vaikutuksista pidemmältä ajalta. Lisäksi huomioin tutkimuksessani herbivorien, kuten hirvien ja jänisten, vaikutukset taimien kasvuun. Tutkimukseni tuloksia voidaan tulevaisuudessa hyödyntää ennallistamistoimien suunnittelussa ja oikeanlaisessa toteuttamisessa ennallistamisen tavoitteiden paremmaksi täyttämiseksi.

Tutkimuskysymykset ja hypoteesit olivat:

1. Miten valtapuusto (mänty/kuusi) ja lahopuun määrä sekä tilajakauma (=käsittely) vaikuttavat aukkoihin kasvaneiden taimien määriin? Hypoteeseja oli, että kuusimetsissä taimia olisi sitä enemmän, mitä isompi aukon koko, eli käsittelyn voimakkuus, on verrattuna käsittelemättömiin kontrolleihin. Vastaavasti luonnostaan valoisammassa mäntymetsässä käsittelyllä ei välttämättä ole yhtä suurta vaikutusta taimien määriin, jolloin ero kontrollien ja käsittelyjen välillä jäisi pienemmäksi.
2. Miten valtapuusto ja käsittely vaikuttavat taimien puulajisuhteisiin? Oletuksena oli, että kuusimetsissä valon lisääntymisen vaikutuksesta aukkoissa esiintyisi lehtipuita sitä enemmän, mitä suurempi aukon koko on. Toisaalta tiedetään, että esimerkiksi haavan ja pihlajan esiintyminen aukkoissa lienee enemmän riippuvaista läheisistä emopuista, kuin aukon koosta (Coates 2002, Rouvinen & Kouki 2011). Pienemmissä vähemmän valoa sisältävissä aukkoissa olisi kuusen taimilla todennäköisesti kilpailuetu. Mäntymetsässä käsittelyn vaikutus ja siten ollen valon lisääntyminen maanpinnalla ei välttämättä tarjoaisi lehtipuulle niin suurta kasvuetua kuusimetsässä kasvaviin lehtipuihin nähden, joten olisi oletettavaa, että mäntymetsässä taimia esiintyisi tasaisemmin niin havu- kuin lehtipuista.
3. Miten valtapuusto ja käsittely vaikuttavat taimien pituuksiin? Lehtipuut kasvavat pioneerisukessiolajeina havupuita nopeammin, jolloin ne lienevät havupuuntaimia pitempiä. Lisäksi on oletettavaa, että käsittelyn voimakkuus, eli mitä enemmän valoa saavuttaa maanpinnan, sitä enemmän se lisäisi niin lehtipuutaimien kuin havupuutaimienkin kasvua etenkin kuusimetsissä.
4. Minkälainen vaikutus herbivorialla on taimettumiseen? Esimerkiksi tiheillä hirvikanta-alueilla herbivoria saattaa merkittävästi vaikuttaa mänty- ja lehtipuiden uudistumiskykyyn ja taimien kasvuun (Kouki ym. 2004, Similä & Junninen 2011).

## 2. AINEISTO JA MENETELMÄT

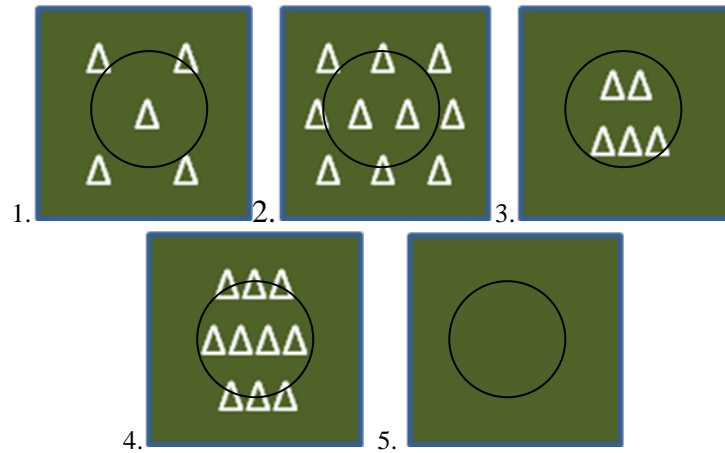
### 2.1 Tutkimusalue ja koeasetelma

Tutkimuksessa käytetyt koealat sijaitsevat Leivonmäen kansallispuistossa (N 68° E 44°), joka sijaitsee Joutsan kunnassa Keski-Suomessa. Kansallispuisto kuuluu eteläborealiseen havumetsävyöhykkeeseen. Kansallispuisto perustettiin vuonna 2003, jota ennen osa siitä oli vuonna 1991 perustettua luonnonsuojelualuetta. Tutkimusalue sijaitsee puiston pohjoisosassa, Syysniemessä, jota ilmentävät mäntyvaltaiset kankaat ja paikoin esiintyvät varttuneet kuusikot.

Tutkimusalueelle on perustettu 50\*50 metrin (0,25 ha) kokoisia koealoja 50 kappaletta. Puolet koealoista sijaitsee kuusivaltaisissa ja puolet mäntyvaltaisissa metsissä. Koealoista männiköt ovat metsätuypiltään pääasiassa puolukkatyyppin (VT) metsiä, kuusikot mustikkatyyppin (MT) ja paikoitellen käenkaali-mustikkatyyppin (OMT) metsiä (Cajander 1926). Metsät ovat iältään 80–100 vuotiaita ja ennen kansallispuiston perustamista ne olivat rakenteeltaan talousmetsän kaltaisia. Koealoista 40:lle on talven 2003–2004 aikana lisätty lahoppuuta 5 tai 10 m<sup>3</sup> kaatamalla puut sahaamalla. Puut on kaadettu koealalle joko tasaisesti tai rydöksi alueen keskelle (Kuva 1). Yhteensä kutakin käsittelyä (5 tai 10 m<sup>3</sup> lahoppuuta tasaisesti tai rytönä) on kymmenen, pääsääntöisesti viisi ja viisi kumpaakin valtapuulajia kohden. Jäljelle jäävät 10 koealaa ovat kontrollialoja (viisi kumpaakin valtapuulajia kohden), joita ei ole käsitelty.

### 2.2 Aineiston kerääminen

Aineisto kerättiin valtaosin toukokuussa 2012, ja lisäksi pieni osa siitä kerättiin elokuussa 2012. Koealoilla olevat taimet ja pystypuusto laskettiin ja mitattiin koealojen keskelle perustetulta ympyrältä, jonka halkaisija oli 25 metriä (= 490,87 m<sup>2</sup>) (Kuva 1). Kontrollialoilla ja koealoilla, joille puut oli kaadettu tasaisesti, ympyrän keskipisteeksi valittiin koealan keskipiste. Koealoilla, joissa puut oli kaadettu rytöön, ympyrän keskipiste sijoitettiin silmämääräisesti rydön keskikohtaan. Ympyröiden sisällä olevat 10 cm - 1,3 m korkuiset puuntaimet mitattiin ja määritettiin puulajilleen. Mittauksen loppukeväisestä ajankohdasta johtuen kaikkia lehtipuita ei pystytty tunnistamaan lajilleen, koska lehdet olivat vasta silmuilla, joten ne merkittiin ylös sukutasolla. Koeympyrän pystypuuston rinnankorkeusläpimitta mitattiin mittasaksilla. Mitatun pystypuuston rinnankorkeusläpimitoista laskettiin puiden tilavuus käyttämällä Laasasenahon (1982) puulajikohtaisia tilavuusyhtälöitä. Lisäksi maastossa otettiin huomioon kasvinsyönnin vaikutukset taimiin. Taimet, jotka olivat selvästi tulleet hirven tai jäniksen syömäksi, merkittiin erikseen ylös. Pian taimilaskennan alettua huomattiin kuitenkin, että käytännössä kaikki männyn- ja lehtipuuntaimet olivat syötyjä koealan sisällä, mikäli herbivoriaa ylipäättään esiintyi. Siksi päädyttiin merkitsemään ylös koealoittain vain ne ympyrät, joissa oli nähtävissä herbivorian jälkiä. Näiden mittausten ohella maastossa tarkkailtiin myös muita erityispiirteitä koealasta ja taimien kasvualustasta (kasvoiko taimi mahdollisesti lahoavalla puunrungolla tai rungon suojassa).



Kuva1. Koeasetelma:  $\Delta$  = Lahopuu mänty/kuusikoealalla,  $\circ$  = koeympyrä, jolta pystypuusto ja taimet mitattiin, 1. = lahopuuta  $5 \text{ m}^3$  tasaisesti jakautuneena, 2. = lahopuuta  $10 \text{ m}^3$  tasaisesti jakautuneena, 3. = lahopuuta  $5 \text{ m}^3$  rydössä, 4.= lahopuuta  $10 \text{ m}^3$  rydössä, 5. = kontrolli.

### 2.3 Tilastolliset menetelmät

Aukkoihin syntyneiden taimien lukumääriä ja puulajisuhteita testattiin kaksisuuntaisella varianssianalyysillä (2-ANOVA) jotta voitiin selvittää, vaikuttaako valtapuulaji ja koealoilla tehdyt ennallistamistoimet (käsittelyt) taimien syntyyn. Selitettävänä muuttujina analyyseissä oli taimien kokonaismäärä, taimien määrät kuusi-, mänty- ja lehtipuutaimittain, havupuutaimet (mänty ja kuusi) yhteenlaskettuna sekä lehtipuutaimien prosentuaalinen osuus. Lehtipuita tarkasteltiin ryhmänä, koska yksittäisten lehtipuulajien taimimäärät jäivät useimmissa koealoissa hyvin pieniksi. Selittävinä muuttujina analyyseissä käytettiin valtapuulajia (kaksi tasoa: mänty ja kuusi) ja käsittelyä (viisi tasoa: kontrolli,  $5 \text{ m}^3$  lahopuuta tasaisena,  $10 \text{ m}^3$  tasaisena,  $5 \text{ m}^3$  rydössä ja  $10 \text{ m}^3$  rydössä). Tasaisesti lahopuuta sisältävillä koeympyröillä nämä lahopuumäärät vastasivat noin 1/5 koko koealalle tuotetusta lahopuusta. Rytö-koealoilla kaikki kaadettu lahopuu sijaitsi kutakuinkin koeympyrän sisällä. Lisäksi käytettiin kovariaattina ympyröiltä mitatun pystypuuston tilavuutta, jotta mahdollinen käsittelyjen sisäinen vaihtelu pystypuuston tilavuudessa tuli huomioiduksi. Aineisto ei täyttänyt kaikilta osin varianssianalyysin oletuksia normaalijakauman noudattamisesta ja varianssien yhtäsuuruuksista, mutta kuvien tarkastelun jälkeen päädyttiin kuitenkin käyttämään aineistoa sellaisenaan ilman muunnoksia. Lehtipuutaimien prosentiosuudelle tehtiin vakauttava arcsin-neliöjuurimuunnos, koska käytettäessä muuttujana prosentiosuuksia, on osuuksien varianssi suurimmillaan 50 % kohdalla ja jakauma vino.

Taimien pituuksien vertailussa käytettiin hierarkkista varianssianalyysiä (Nested ANOVA). Siinä selitettävänä muuttujana olivat männyn-, kuusen- ja lehtipuutaimien pituudet, selittävinä muuttujina valtapuulaji ja käsittely sekä satunnaistekijänä koeala. Käsittelyn ja valtapuulajin yhdysvaikutus testattiin myös, mutta sitä ei löytynyt yhdestäkään analyysistä. Hierarkkinen varianssianalyysi huomioi, että koealan sisällä on useita toistoja (taimia), jolloin analyysillä voitiin mitata myös koealojen välistä, käsittelyistä riippumatonta vaihtelua taimien pituuksissa.

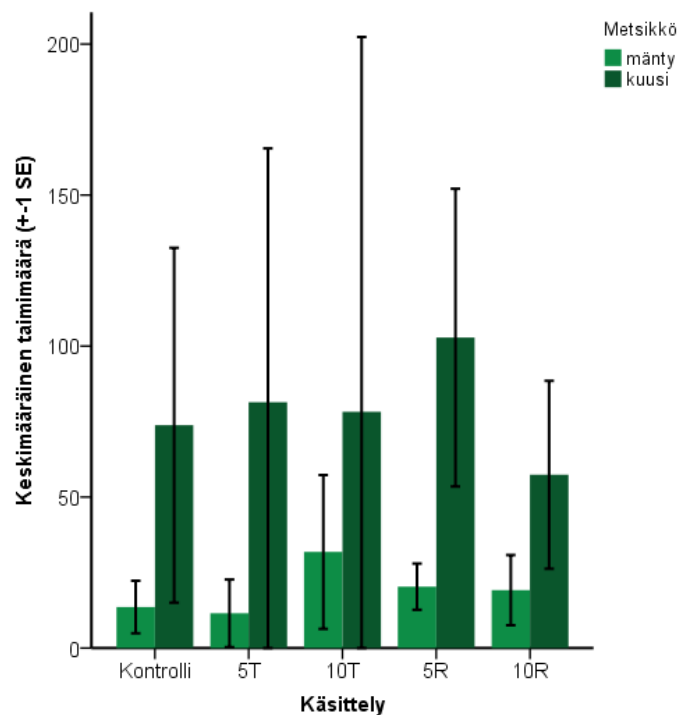
Herbivoriaa testattiin khiin neliö -testillä jotta saatiin selville, esiintyikö herbivoriaa jommassa kummassa metsikkötyypissä enemmän. Analyyseissä käytettiin riskitasona 0,95 % luottamusväliä. Kaikki tilastolliset testit tehtiin IBM SPSS Statistics 20 -ohjelmalla.

### 3. TULOKSET

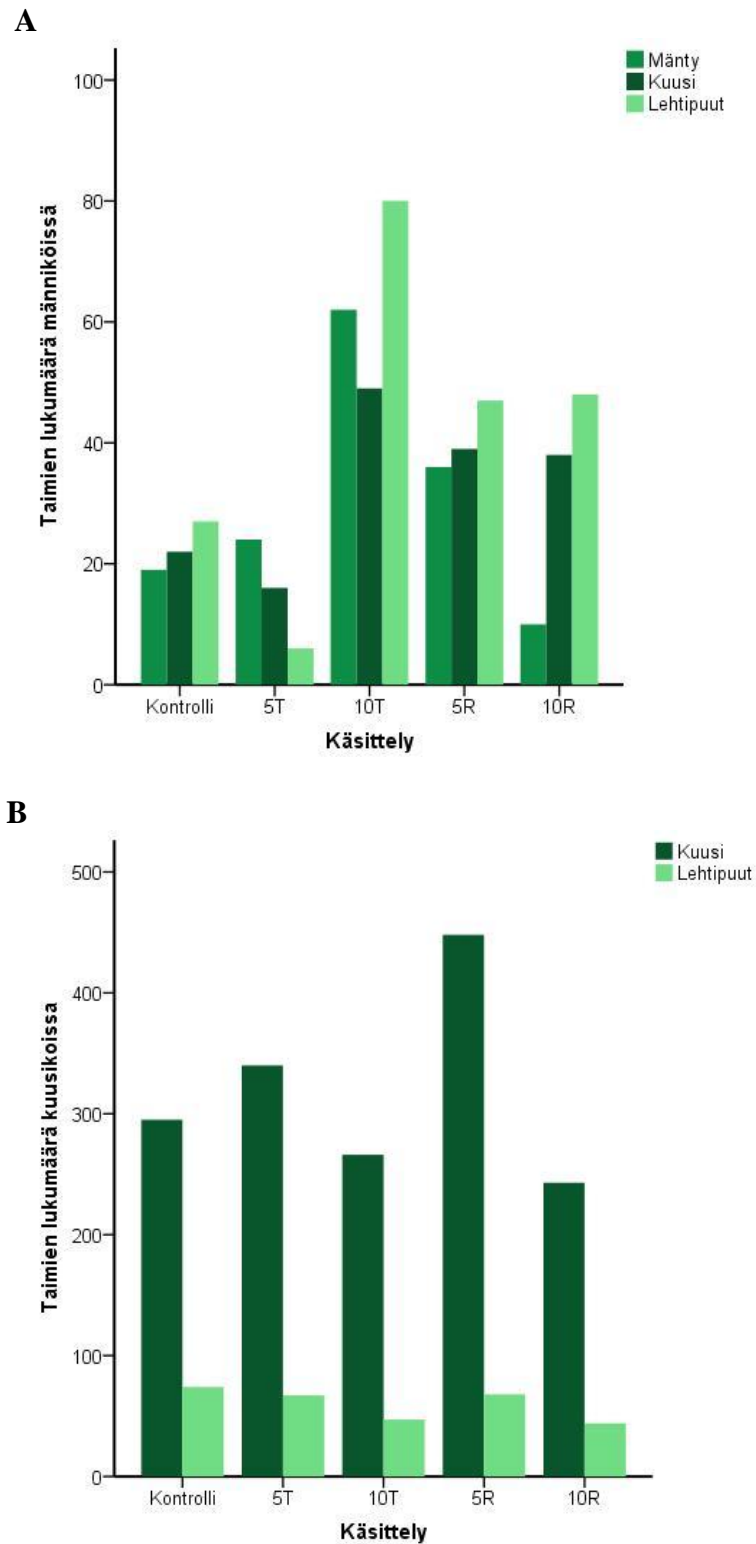
Kaikkiaan tutkituilta koaloilta löytyi yhteensä 2436 puuntaimea, joista 523 sijaitsi mäntyvaltaisilla koaloilla ja 1913 kuusivaltaisilla koaloilla (Kuva 2). Männyntaimia oli 151 kappaletta mäntyvaltaisilla koaloilla, kuusivaltaisilla koaloilla ei yhtään. Kuusentaimia esiintyi molemmissa metsikkötyypeissä, männiköissä 164 ja kuusikoissa 1592 kappaletta. Yhteensä kuusentaimia oli 72 % kaikista lasketuista taimista. Lehtipuiden taimia oli männiköissä 208 ja kuusikoissa 321 kappaletta. Lehtipuiden taimet olivat joko raudus- tai hieskoivun, haavan, harmaalepän (*Alnus incana*) tai pihlajan taimia. Kuvassa 3 on esitelty tarkemmin eri puulajien taimien jakautuminen käsittelyjen välille.

Eri tavoin käsiteltyjen koalojen pystypuuston tilavuus ei eronnut käsittelyjen välillä tilastollisesti merkitsevästi (2-ANOVA:  $df = 4$ ,  $F = 0,646$ ,  $P = 0,632$ ), vaikka enimmillään koeympyröillä oli noin 10 kuutiota kaadettua puuta. Todennäköisesti koaloille jäänyt puusto on hyötynyt kaadettujen puiden vapauttamasta kasvutilasta ja järehtynyt ennallistamisen jälkeen sitä voimakkaammin, mitä enemmän lahoppuuta on tuotettu.

Tarkasteltaessa taimien tarkempaa kasvupaikkaa, havaintoja kaadettujen puunrunkojen suojissa kasvaneista taimista kertyi 44 kappaletta. Suoraan lahoavan rungon päällä kasvoi 6 taimea. Nämä vastaavat kahden prosentin osuutta kaikista havaituista taimista.



Kuva 2. Kaikkien taimien lukumäärän keskiarvo käsittelyissä valtapuulajeittain. 5T = lahoppuuta 5 m<sup>3</sup> tasaisesti jakautuneena, 10T = lahoppuuta 10 m<sup>3</sup> tasaisesti, 5R = lahoppuuta 5 m<sup>3</sup> rydössä, 10R = lahoppuuta 10 m<sup>3</sup> rydössä.



Kuva 3. Taimien mänty-, kuusi- ja lehtipuukohtaiset kokonaismäärät männiköissä (A) ja kuusikoissa (B) käsittelyittäin jaoteltuna. Kuusikoissa ei esiintynyt lainkaan männyntaimia. 5T = lahpuuta 5 m<sup>3</sup> tasaisesti jakautuneena, 10T = lahpuuta 10 m<sup>3</sup> tasaisesti, 5R = lahpuuta 5 m<sup>3</sup> rydössä, 10R = lahpuuta 10 m<sup>3</sup> rydössä. Huomaa ero y-akselien mitta-asteikoissa.

### 3.1 Taimien kokonaismäärät ja puulajisuhteet

Valtapuulaji vaikutti merkitsevästi taimien kokonaismääriin (Taulukko 1). Kuusivaltaisilla koealoilla oli taimia yli kolminkertainen määrä mäntyvaltaisiin koealoihin verrattuna (Kuva 2). Taimien kokonaismäärät kummankaan valtapuulajin koealoilla eivät kuitenkaan eronneet merkitsevästi käsittelyiden välillä, eikä käsittelyllä ja valtapuulajilla ollut yhdysvaikutusta.

Tarkasteltaessa valtapuulajin vaikutusta taimettumiseen, oli valtapuulla erittäin merkitsevä vaikutus havupuiden taimien määrään niin, että havupuiden taimia oli kuusikoissa enemmän (Taulukko 1). Havupuiden taimista kuusikoissa oli merkitsevästi enemmän kuusentaimia kuin männiköissä ja vastaavasti männiköissä enemmän männyntaimia kuin kuusikoissa (Taulukko 1). Lehtipuutaimien määrään ei valtapuulajilla ollut merkitsevää vaikutusta. Käsittelyllä ei ollut vaikutusta havu- tai lehtipuutaimien määrään, eikä mänty- ja kuusitaimien määrään. Lehtipuutaimien prosentuaaliseen osuuteen kaikista taimista ei vaikuttanut valtapuulaji tai käsittely. Käsittelyllä ja valtapuulajilla ei ollut yhdysvaikutusta havupuu-, lehtipuu-, mänty- tai kuusitaimien määrissä eikä lehtipuuosuuden taimimäärissä. Myöskään koealoilla olleen pystytuuston tilavuus ei vaikuttanut taimien lukumääriin tai puulajisuhteisiin tilastollisesti merkitsevästi.

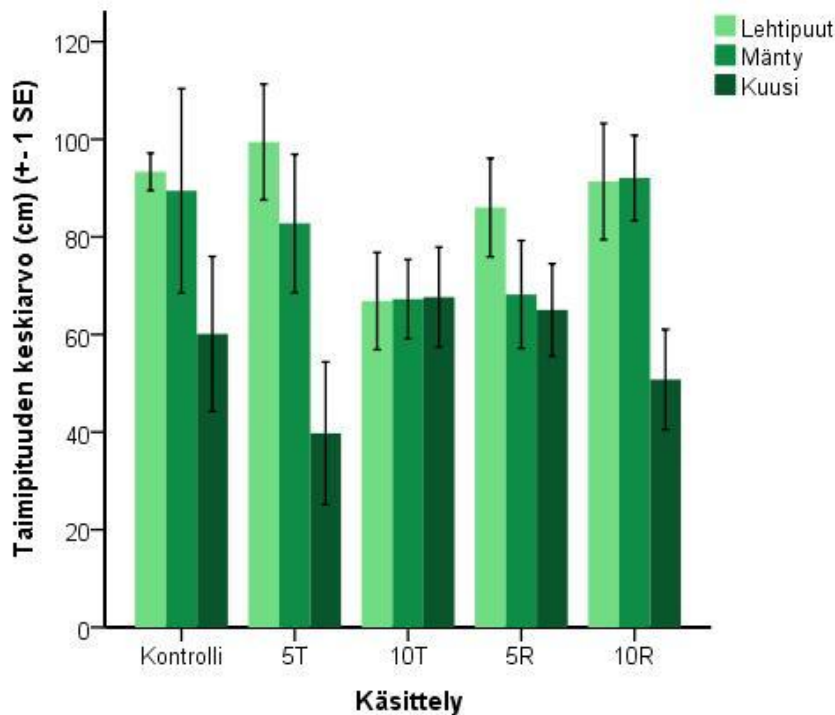
Taulukko 1. Käsittelyn ja valtapuulajin (= Puulaji) vaikutukset taimien kokonaismääriin ja havupuu-, lehtipuu-, mänty- ja kuusitaimien määriin sekä lehtipuiden osuuteen. Vaikutukset on testattu kaksisuuntaisella varianssianalyysillä (2-ANOVA). Pystytuuston tilavuus (= Puustotilavuus) on analyysissä kovariaattina. Lehtipuiden osuudelle on tehty arcsinmuunnos. Mallin selitysaste R on kerrottu kunkin selittävän muuttujan alla.

Selittävä muuttuja	Selittävä muuttuja	df	MS	F	P
<b>taimien kokonaismäärä</b> R = 0,483	Käsittely	4	1129,81	0,79	0,539
	Puulaji	1	37944,89	26,89	< 0,001
	Käsittely*Puulaji	4	907,16	0,63	0,641
	Puustotilavuus	1	2469,61	1,73	0,196
<b>havupuutaimien määrä</b> R = 0,523	Käsittely	4	952,76	0,91	0,465
	Puulaji	1	31186,63	29,92	< 0,001
	Käsittely*Puulaji	4	609,34	0,59	0,676
	Puustotilavuus	1	3131,54	3,00	0,091
<b>lehtipuutaimien määrä</b> R = 0,79	Käsittely	4	24,51	0,10	0,980
	Puulaji	1	331,14	1,41	0,242
	Käsittely*Puulaji	4	81,78	0,35	0,844
	Puustotilavuus	1	39,25	0,17	0,685
<b>mäntytaimien määrä</b> R = 0,31	Käsittely	4	26,96	0,71	0,592
	Puulaji	1	418,03	10,97	0,002
	Käsittely*Puulaji	4	21,58	0,57	0,689
	Puustotilavuus	1	31,61	0,83	0,368
<b>kuusitaimien määrä</b>	Käsittely	4	772,74	0,76	0,558

R = 0,568	Puulaji	1	38940,41	38,30	< 0,001
	Käsittely*Puulaji	4	708,70	0,70	0,599
	Puustotilavuus	1	2526,15	2,48	0,123
<b>lehtipuiden osuus</b>	Käsittely	4	0,04	0,37	0,832
R = 0,198	Puulaji	1	0,25	2,32	0,136
	Käsittely*Puulaji	4	0,06	0,59	0,675
	Puustotilavuus	1	0,20	1,80	0,188

### 3.2 Taimien pituudet

Taimet olivat keskimäärin pisimpiä lehtipuilla (Kuva 4). Toiseksi pisimpiä taimet olivat mäntyillä ja lyhimmät taimet olivat kuusen taimia.



Kuva 4. Taimien puulajikohtaiset keskipituudet keskivirheineen käsittelyittäin jaoteltuna. 5T = lahoppuuta 5 m<sup>3</sup> tasaisesti jakautuneena, 10T = lahoppuuta 10 m<sup>3</sup> tasaisesti, 5R = lahoppuuta 5 m<sup>3</sup> rydössä, 10R = lahoppuuta 10 m<sup>3</sup> rydössä.

Taimien pituuksiin ei vaikuttanut käsittely minkään puulajin taimilla (Taulukko 2). Myöskään valtapuulaji ei vaikuttanut kuusen- tai lehtipuuntaimien pituuksiin (mäntyillä tätä vaikutusta ei voitu testata, koska mäntyjä kasvoi vain mäntyvaltaisilla koelajoilla). Kun verrattiin koelajojen välisiä, käsittelyistä riippumattomia vaihteluita taimien pituuksissa, huomattiin, että jokaisella puulajilla oli suurta satunnaisvaihtelua taimipituudessa koelajojen välillä (kaikissa  $P < 0,001$ ) (Taulukko 2). Lisäksi kuusella oli paikoin havaittavissa selkeitä kohorttirakenteita lahoppuun lisäyksellä syntyneissä aukoissa. Etenkin rytöjen laidoilla kuusi oli taimettunut osin tiheästi.

Taulukko 2. Käsittelyn, valtapuulajin (= Puulaji) ja koealan vaikutukset kaikkien taimien pituuksiin eri puulajeilla ja lisäksi kuusella ja männyllä alle mediaanin olevien taimien pituuksiin. Vaikutukset on testattu hierarkkisella varianssianalyysillä (Nested ANOVA). Koeala selittävänä muuttujana mittaa koealojen välistä, käsittelyistä riippumatonta vaihtelua.

Selitettävä muuttuja	Selittävä muuttuja	df	MS	F	P
mäntytaimien pituus	Käsittely	4	2632,75	1,23	0,334
	Koeala	15	2711,22	4,09	< 0,001
kuusitaimien pituus	Käsittely	4	1026,00	0,50	0,737
	Puulaji	1	4158,34	2,06	0,156
	Käsittely*Puulaji	4	1798,18	0,87	0,488
	Koeala	40	7576,38	10,54	< 0,001
	Käsittely*Puulaji*Koeala	40	187,15	0,01	0,999
lehtipuutaimien pituus	Käsittely	4	3047,74	1,83	0,142
	Puulaji	1	866,65	0,54	0,465
	Käsittely*Puulaji	4	1406,63	0,83	0,514
	Koeala	26	2706,23	4,43	< 0,001

### 3.3 Herbivorian vaikutus

Herbivorian jälkiä näkyi puolessa (50 %) mäntyvaltaisista koealoista, ja hieman yli puolessa (58 %) kuusivaltaisista koealoista. Ero herbivorian määrässä mäntyvaltaisten ja kuusivaltaisten koealojen välillä ei ollut merkitsevä ( $\chi^2 = 0,349$ ;  $df = 1$ ;  $P = 0,380$ ).

## 4. TULOSTEN TARKASTELU

### 4.1 Taimien kokonaismäärät

Metsätyypillä, eli valtapuulajilla oli erittäin merkitsevä vaikutus taimien kokonaismääriin tutkituilla koealoilla. Kuusivaltaisilla koealoilla kasvoi taimia yli kolminkertainen määrä mäntyvaltaisiin koealoihin verrattuna. Tämä selittyy erityisesti kuusentaimien runsaalla määrällä muiden puulajien taimiin verrattuna. Kaikkiaan kuusentaimien määrä vastasi 72 % kaikista lasketuista taimista. Näin ollen valtapuulla oli merkitsevä vaikutus myös havupuutaimien määriin. Kuusikoissa esiintyi enemmän kuusentaimia, ja männiköissä männyntaimia. Tulos on yhdenmukainen aikaisempien tutkimusten kanssa, joiden mukaan mänty- ja kuusimetsiin syntyneiden aukkojen valtaaminen tapahtuu pitkälti valtapuulajin taimilla (Sirén 1955, Kuuluvainen 1994). Huomionarvoista on kuitenkin myös se, että männiköissä esiintyi lähes yhtä paljon sekä kuusen- että männyntaimia, mutta kuusikoissa



männynntaimia ei ollut lainkaan. Ennallistamiskäsittelyllä eli erilaisilla lahoppuun lisäyksillä ei sen sijaan ollut vaikutusta taimien kokonaismääriin eikä havupuutaimien määriin. Yleisesti ottaen puuston uudistumisen on kuusikoissa todettu huomattavasti kasvavan häiriöiden aiheuttamissa pienaukoissa (Yli-Vakkuri 1961, Hökkä ym. 2012). Sen sijaan pienaukon muodostaneella käsittelytavalla ei ole havaittu olevan vaikutusta taimien tiheyteen (de Chantal ym. 2009).

Mäntyvaltaisilla koealoilla taimia kasvoi siis huomattavasti vähemmän. Varttuneet männiköt ovat usein kauttaaltaan avoimempia ja valoisampia, kuivahkoja kasvupaikkoja, joissa veden ja etenkin ravinteiden saatavuus voi muodostua kriittiseksi taimettumista rajoittavaksi tekijäksi (Kuuluvainen 1994). Tällöin maanalaisella kilpailulla on vaikutusta taimien syntyyn ja kasvuun. Muutamissa tutkimuksissa on todettu, että männiköissä humuskerroksen paksuudella (maaperän rikkaudella) ja taimien määrällä on negatiivinen korrelaatio, eli mitä paksumpi humuskerros, sen vähemmän taimia. (Sarvas 1944 sit. Kuuluvainen 1994). Tämä johtunee siementen huonommasta itämisestä paksun humuskerroksen takia. Esimerkiksi Sarvas (1944) sit. Kuuluvainen (1994) tutki männyn taimettumista kuivissa kanervatyypin ja kuivahkoissa puolukkatyypin metsissä ja havaitsi, että taimia kasvoi yli puolitoistakertaisesti enemmän kuivissa kanervatyypin kuin kuivahkoissa puolukkatyypin metsissä. Tässä tutkimuksessa mäntyvaltaiset koealat edustivat enemmänkin kuivahkoja puolukkatyypin (ja pieneltä osin tuoreita mustikkatyypin) kangasmetsiä kuin kuivia kanervatyypin metsiä, jolloin taimien vähäisempään määrään on voinut vaikuttaa juuri maaperän rikkaus. Toisaalta on todettu, että ravinteikkaammilla paikoilla taimet ovat kunnoltaan parempia, jolloin niiden voidaan olettaa myös selviytyvän ja kasvavan köyhempien kasvupaikkojen taimia paremmin. Tässä tutkimuksessa ei huomioitu taimien kuntoa lukuun ottamatta kuolleiden taimien jättämistä analyysien ulkopuolelle, joten taimien pitempiaikaista selviytymistä on vaikea ennustaa.

Boreaalisissa metsissä, joissa aluskasvillisuus on runsasta ja heikosti hajonnut humuskerros paksua, parantaa maaperän rikkoutuminen merkittävästi siementen itämistä ja taimien kasvua niin mänty- kuin kuusimetsissä (Yli-Vakkuri 1961, Kuuluvainen 1994, St-Dennis ym. 2009, Rouvinen & Kouki 2011). Tällaista maaperän rikkoutumista ja paljastumista aiheuttavat yleensä kaatuneen puun juuripaakkujen muodostamat kuopat ja kumpareet. Tässä ennallistamiskäsittelyssä sellaisia ei kuitenkaan muodostunut, koska puut kaadettiin sahaamalla, eikä maaperä siten ollen muokkautunut. Siksi voidaankin todeta, että maaperän muokkaamisella ja kivennäismaan paljastamisella olisi voinut olla erityisesti männyn ja lehtipuiden lukumäärää merkittävästi lisäävä vaikutus. Kuusen kohdallakin tämä pätee, mutta on esitetty myös päinvastaisia tuloksia maanmuokkauksen hyödyllisyydestä kuusen taimettumisessa (Hökkä ym. 2012).

Siementen itämiselle ja taimien kasvulle suotuisia mikrohabitaatteja ovat lahoavien puiden rungot eivät osoittautuneet suosiollisiksi tässä tutkimuksessa lasketuille taimille, sillä vain 6 tainta kasvoi lahoppuulla. Tämä johtunee pitkälti ennallistamiskäsittelystä kuluneesta vielä lyhyestä 8 vuoden ajasta. Kaadetuista puista oli vasta kaarna irtoillut, jolloin rungot olivat vielä kovia ja vain vähän lahonneita. Sopivia taimettumisalustoja ne eivät siis ole vielä aikoihin. Zielonkan (2006) mukaan esimerkiksi kuusi kolonisoii lahoppuita aikaisintaan 20 vuoden kuluttua puun kaatumisesta, joten tilannetta tulisikin tämän tutkimuksen koealoilla katsoa uudelleen aikaisintaan 10 vuoden kuluttua.

Kaatuneiden puunrunkojen muodostama suoja taimille on niin ikään todettu merkittäväksi taimien selviytymistä ja kasvua edistäväksi tekijäksi (Gray & Spies 1997, Kuuluvainen & Juntunen 1998, de Chantal ym. 2005, de Chantal ym. 2009, Rouvinen & Kouki 2011). Tämän tutkimuksen yhtenä lahoppuun lisäystapana ollut rytö ei kuitenkaan suosinut taimien itämistä alueelle, vaan vaikutus oli pikemminkin päinvastainen: muutamia poikkeuksia lukuun ottamatta taimia ei kasvanut lainkaan rytöjen keskellä tai

lähietäisyydellä. Tämä voi kuitenkin johtua useasta syystä. Koska kaadetuista puista oli juuri vasta neulaset irronnut ja kaarna alkanut tippua maahan, voi neulasten maaperää happamoittava ja kaarnan maaperää peittävä vaikutus merkittävästi rajoittaa siementen itämistä. Toisaalta tiedetään, että esimerkiksi jyräjät viihtyvät juuri tämän tapaisissa puuryteiköissä niiden saalistukselta antaman suojan vuoksi, jolloin on mahdollista, että jyräjöiden aiheuttama siemenpredaatio rydöissä on voimakkaasti vähentänyt maaperässä olevien siementen määrää (Iida 2006, Broncano ym. 2006). Rydön suojavaikutusta herbivorialta ei siten pystytty tässä tutkimuksessa havainnoimaan taimien puuttuessa kaatuneiden puunrunkojen läheisyydestä miltei kokonaan. Rydön suojaava vaikutus lieneekin oleellisempi rydössä jo olemassa oleville taimille, kuin vielä syntymättömille taimille.

Kontrollikoealoilla taimia kasvoi vähemmän kuin käsittelykoealoilla keskimäärin, mutta erot käsittelyjen ja kontrollin välillä eivät olleet merkitseviä. Kontrolleina olleet koealat olivat suhteellisen homogeenisia alueita, joissa erilaisia mikrohabitaatteja oli vähän ja taimettumiselle suotuisia kasvualustojakin sen myötä niukemmin. Samanlaisen tuloksen ennallistamisen vaikutuksesta taimettumiseen on saanut myös Rehu (2012), jonka tutkimuksessa erot käsittelemättömien kontrollialueiden (taimia 612 kpl) ja pienaukotuksella käsiteltyjen alueiden (taimia 436 kpl) taimimäärissä jäivät pieniksi. Rehun tutkimuksessa taimettumista tutkittiin kuitenkin ainoastaan kuivahkoilla mäntykankailla, mikä vaikuttaa tulosten verrattavuuteen tämän tutkimuksen kanssa.

## 4.2 Taimien puulajisuhteet

Kaikista koealoista yhteenlaskettuna suurin osa taimista oli kuusentaimia (1756 kpl), toiseksi eniten kasvoi lehtipuiden taimia (529 kpl), ja vähiten oli männyntaimia (151 kpl). Kuusen taimettuminen oli siis moninkertaista mäntyyn ja lehtipuihin nähden. Mäntyvaltaisissa metsissä kasvoi likipitäen sama määrä sekä männyn- että kuusentaimia, mikä kertoo kuusen hyvästä uudistumisesta myös mäntymetsissä. Männyntaimia kasvoi ainoastaan mäntykoealoilla. Mänty on valoa tarvitseva puulaji (Kuuluvainen 1994), minkä vuoksi se ei todennäköisesti kuusimetsissä pärjää kilpailussa varjostusta paremmin sietävän kuusen kanssa. Toisaalta kuusivaltaisessa metsässä männyllä ei liene myöskään kovin mittavaa siemenpankkia maaperässä, jonka vuoksi taimettuminenkin on heikkoa. Männiköissä taimien lukumäärät jakautuivat suhteellisen tasaisesti männyn-, kuusen- ja lehtipuutaimien kesken, mikä tukee alkuperäistä olettamusta siitä, että männiköissä taimia esiintyisi tasaisemmin niin havu- kuin lehtipuista.

Verrattaessa erilaisia ennallistamiskäsittelyjä, on havaittu, että metsän poltto pienaukotuksen yhteydessä edesauttaa huomattavasti männyn taimettumista (Rehu 2012). Metsäpalon aluskasvillisuutta poistava ja maaperää paljastava vaikutus suosii siis männyn siementen itämistä ja mäntyjen uudistumista. Kuusella on todettu, että metsän palaminen ei niinkään edistä kuusen taimettumista, mutta pienaukotus kiihdyttää kuusen uudistumista merkittävästi (Rehu 2012). Kuusi ei ole myöskään altis hirvituhoille, joten herbivorian aiheuttamia taimikuolemia ei kuusella tapahdu.

Lehtipuiden taimettuminen koealoilla oli kohtalaista, vaikka ennallistamistoimet eivät lisänneetkään lehtipuiden määrää tai osuutta tilastollisesti merkitsevästi. Vaikka kuusikoissa oli lehtipuutaimia puolitoistakertainen määrä männiköihin verrattuna, ei ero lehtipuutaimien määrässä metsätyyppien välillä ollut merkitsevä. Näin ollen odotettu lehtipuutaimien suurempi määrä etenkin enemmän lahoppuuta sisältäneillä kuusikoealoilla ei näkynyt tuloksissa, eikä oletus siten toteutunut. Eniten lehtipuita kasvoi hies- ja rauduskoivun sekä haavan ja pihlajan taimina. Koealojen edustaessa mänty- ja kuusivaltaisia metsiä, on ennallistamisessa toivotun lehtipuusekoituksenkin syntyminen alussa pitkälti läheisten siemenpuiden varassa. Etenkin haavan ja pihlajan taimettuminen

on riippuvaista läheisistä emopuista (Rouvinen & Kouki 2011), mikä näkyi tämänkin tutkimuksen koealoilla näiden puulajien taimien ollessa juurivesoja. Lehtipuiden osuus olisi voinut kuitenkin olla isompi, mikäli alueella olisi entuudestaan ollut enemmän lehtipuita ja siemenpankki siten suurempi.

Esimerkiksi koivun taimettumisen tiedetään olevan sitä parempaa, mitä isompi aukko on ja mitä enemmän valoa maanpinnalle saapuu (Rouvinen & Kouki 2011, Hökkä ym. 2012). Tässä tutkimuksessa käsittelyjen aikaansaamia eroja lehtipuiden taimimäärissä ei kuitenkaan pystytty osoittamaan. On mahdollista, että koealoilla käsittelyt eivät ole lisänneet valon määrää riittävästi koivun paremman taimettumisen kannalta. Aikaisemmassa tutkimuksessa on myös todettu metsän ennallistamispolton runsastuttavan lehtipuiden taimettumista, ja että pelkkä pienaukotus ei tuota yhtä hyvää taimettumistulosta kuin poltto yhdistettynä pienaukotukseen (Rehu 2012). Ennallistamisessa pienaukkojen paikaksi tulisikin valita alueita, joilla on jo olemassa lehtipuita ja siten paremmat edellytykset uusien lehtipuiden syntyyn (Similä & Junninen 2011). Lisäksi lehtipuut uudistuvat heikosti latvustoltaan täysin sulkeutuneissa metsissä (Lilja ym. 2006), jolloin pienaukotuksien tulee olla riittävän suuria pinta-aloiltaan, jotta valo saavuttaa myös maanpinnan.

### 4.3 Taimien pituudet

Taimet olivat keskimäärin pisimpiä lehtipuilla, toiseksi pisimpiä männyllä ja lyhimvät taimet olivat kuusentaimia. Käsittely tai valtapuulaji ei vaikuttanut mänty- kuusi tai lehtipuutaimien pituuksiin. Ainoastaan koealojen välillä oli suurta satunnaisvaihtelua kaikkien puulajien taimipituuksissa. Ennallistamisessa yhtenä ongelmana on herbivorian aiheuttamat taimivauriot, joita tässäkin tutkimuksessa esiintyi. Noin puolella koealoista männyn- ja lehtipuiden taimet olivat kärsineet merkittävästä herbivoriasta, millä saattaa olla kauaskantoisia seurauksia. Hirvien ja muiden herbivorien ruokaillessa säännöllisesti ennallistamisalueilla, jäivät syntyneet taimet kenttäkerrokseen tai alikasvokseksi, eivätkä välttämättä koskaan saavuta täyttä mittaansa. Varsinkin alueilla, joilla hirvikanta on suuri, voi metsän kokonaisvaltainen uudistuminen herbivorian takia estyä kokonaan (Kouki ym. 2004, Similä & Junninen 2011). Tämä saattaa muodostua suojelualueilla todelliseksi ongelmaksi.

Lehtipuiden pisin keskimääräinen taimikorkeus on loogista, sillä lehtipuut ovat pioneerisukessiolajeina resurssirikkaissa ympäristöissä nopeasti kasvavia puulajeja. Lehtipuiden taimet olivat pisimpiä siitäkin huolimatta, että paikka paikoin niihin kohdistunut herbivoria oli suurta, minkä pitäisi rajoittaa taimien pituuskasvua merkittävästi. Nämä taimet olivatkin mahdollisesti olleet koealoilla jo ennen ennallistamiskäsittelyä, ja niiden pituuskasvu ikään kuin pysähtynyt mahdollisen toistuvan laidunnuksen vuoksi. Etenkin hirvien suosiman haavan ja muiden lehtipuiden taimien herbivoria voi estää näiden puulajien uudistumismahdollisuudet miltei kokonaan (de Chantal ym. 2007, Similä & Junninen 2011). Haapa on metsien monimuotoisuuden avainlaji ja elintärkeä resurssi monille uhanalaisille lajeille, joten haapajatkumoiden turvaaminen suojelualueilla olisi ensiarvoisen tärkeää (Latva-Karjanmaa ym. 2007).

Lehtipuiden lisäksi myös männyntaimiin oli kohdistunut herbivoriaa. Taimen vuosikasvun napsaiseminen hirven tai jäniksen toimesta pysäyttää männyntaimen pituuskasvun ja saattaa johtaa jopa taimen kuolemiseen. Yleisesti ottaen koealoille kaadettu lahopuu ei ollut suojannut taimia herbivorialta, vaan laidunnuspaine koealoilla oli paikoin todella suurta.

Kuusentaimet olivat tutkituilla koealoilla kaikkein lyhimpiä, yleisimmillään vain noin 40 cm korkeita. Kuusentaimien pituuksiin ei herbivoria vaikuta, mutta tulosten pohjalta voidaan kuusella todeta olevan jonkinlainen viive kasvupyrähdyksessä. Lisäksi

kuusen taimettumisessa oli havaittavissa selkeitä kohorttirakenteita lahopuun lisäyksellä syntyneissä pienaukoissa. Näissä pienaukoissa taimia oli tiheästi ja ne olivat suunnilleen tasaikäisiä ja -pituisia. Kuusen tiheä taimettuminen pinta-alaltaan pienikokoisillakin aukoilla monipuolistaa alueen metsikkörakennetta ja ylläpitää puuston jatkuvuutta.

#### 4.4 Johtopäätökset

Kun tutkittiin ennallistamisen vaikutuksia taimettumiseen 8 vuotta ennallistamiskäsittelyistä, huomattiin, ettei käsittelyillä ollut vaikutusta taimien määriin tai puulajisuhteisiin kummassakaan metsätyypeistä. Syynä tähän voi olla muun muassa se, että paremman taimettumisen kannalta valon määrä ei ole riittävästi lisääntynyt lahopuun lisäyksellä tehdyissä aukoissa. Toisin sanoen aukot eivät ole olleet tarpeeksi suuria kooltaan. Toisaalta koealoille jääneen pystyvuuston nopea järetyminen lahopuun lisäyksen jälkeen ja siitä johtuva puustorakenteen nopea uudelleensulkeutuminen on saattanut heikentää taimettumista. Lisäksi yhtenä käsittelymuotona ollut rytö esti havaintojeni mukaan tehokkaasti taimien syntyä kaadettujen puiden lähettyville, jolloin taimettuminen on saattanut näillä paikoilla viivästyä. Tutkituilla koealoilla käsittelyt kuitenkin rikkoivat metsän peitteisyyttä ja olivat osallisena valtapuulajin uuden puusukupolven luomisessa, jolloin metsän ikärakenne alkaa monipuolistua.

Metsätyyppi, eli valtapuulaji sen sijaan vaikutti merkittävästi koealoilla kasvaneiden taimien kokonaismäärään ja havupuutaimien määriin. Kuusi taimettui voimakkaasti kuusikoissa, mutta myös männiköissä kuusentaimien määrä oli yhtäläinen männyntaimien kanssa. Vastaavasti männyntaimia esiintyi vain männiköissä. Nämä tulokset tukevat useita aikaisempia havaintoja siitä, että edeltäneen ja olemassa olevan metsän lajikoostumus vaikuttaa sukkessiokehityksessä syntyvien taimien lajistoon (Sirén 1955).

Ennallistamiskäsittelyt eivät lisänneet lehtipuuden uudistumista tai kasvattaneet niiden osuutta, vaan lehtipuutaimien esiintyminen näytti olevan enemmän kiinni läheisten siemenpuiden olemassaolosta. On esimerkiksi todettu, että metsän poltto monipuolistaa puustorakennetta ja puulajisuhteita paremmin kuin pienaukotukset (Rehu 2012). Lisäksi on todettu, että pienaukotuskohteilla olisi syytä paljastaa maata (Rouvinen & Kouki 2011, Rehu 2012), koska maanpinnan rikkoutumisen tiedetään edesauttavan etenkin lehtipuuden ja männyn taimettumista (Yli-Vakkuri 1961, Rouvinen & Kouki 2011). Tämä pitää paikkaansa myös tässä tutkimuksessa olleen ennallistamiskohteen koealoilla, sillä puut kaadettiin koealoille sahaamalla, eikä maanpinta tällöin rikkoutunut. Voitaneekin sanoa, ettei pienaukotuksia kannata tehdä ainoana ennallistamiskäsittelynä, vaan lisänä tulisi käsitellä maaperää jollain tavalla.

Ennallistamisen suunnittelussa olisi ensiarvoisen tärkeää ottaa huomioon alueen vallitseva puusto ja olosuhteet, jotta ennallistamisella saavutettaisiin paremmin sille asetetut tavoitteet. Tavoitteiden täyttäminen, eli puulajisuhteiden monipuolistaminen ja lehtipuusuuden lisääminen vaativat tarpeeksi suuria aukkoja metsän rakenteessa, jotta valoa tulisi maanpinnalle riittävästi (Rouvinen & Kouki 2011). Mitä isompi aukon koko on, sitä paremmin valo saavuttaa myös maanpinnan. Esimerkiksi aukon sijainti ja muoto vaikuttavat myös valon tuloon. Ennallistamiseen tulisi siis valita ensisijaisesti sellaisia alueita, joille on hyvät edellytykset syntyä lehtipuusekoitusta jo olemassa olevista lehtipuista (Similä & Junninen 2011).

Vaikka tämä tutkimus käsittelee lahopuun lisäyksen vaikutuksia taimettumisessa 8 vuotta ennallistamisesta, mikä on pidempi aika kuin useimmissa muissa tutkimuksissa, on se vielä lyhyt aika kuvaamaan ennallistamisen pitemmän ajan vaikutuksia ja metsän sukkession kehitystä. Etenkin tietyistä lahopuun lisäyksellä tehdyn ennallistamisen vaikutuksista, kuten lisätyn lahopuun antamista hyötyvaikutuksista taimien pitempiaikaiselle kasvulle tarvitaan jatkotutkimuksia kymmenien vuosien ajalta. Ei ole

esimerkiksi selvää, ovatko siementen itämiselle suotuisat habitaatit suotuisia myös taimien selviytymiselle ja pitempiäaikaiselle kasvuille. Yleisesti ottaen tutkimusta tarvitaan lisää erilaisten häiriödynamiikkaa jäljittelevien ennallistamistoimien vaikutuksista, jotta toimia osattaisiin jatkossa kehittää oikeanlaisempaan suuntaan.

## KIITOKSET

Kiitän ohjaajiani Atte Komosta ja Tero Toivasta saamistani asiantuntevista neuvoista ja avuista koko tutkielman teon aikana. Ohjausta sain aina vähintään toiselta ohjaajalta, kun sitä tarvitsin. Vanhemmilleni kiitos kaikesta tuesta monine ulottuvuuksineen, joita olen opiskeluni aikana saanut. Kannustuksesta ja neuvoista kiitän Johannesta ja Teemua sekä kaikkia kavereitani. Omanlaisensa kiitokset ansaitsevat myös karvaiset perheenjäseneni Iina ja Alina, jotka säännöllisillä lenkitystarpeillaan ovat pitäneet huolta omistajansa pään tuulettamisesta läpi opiskeluajan. Työni rahoittamisesta kiitän Suomen Biologian Seura Vanamoja ja Societas pro Fauna et Flora Fennicää.

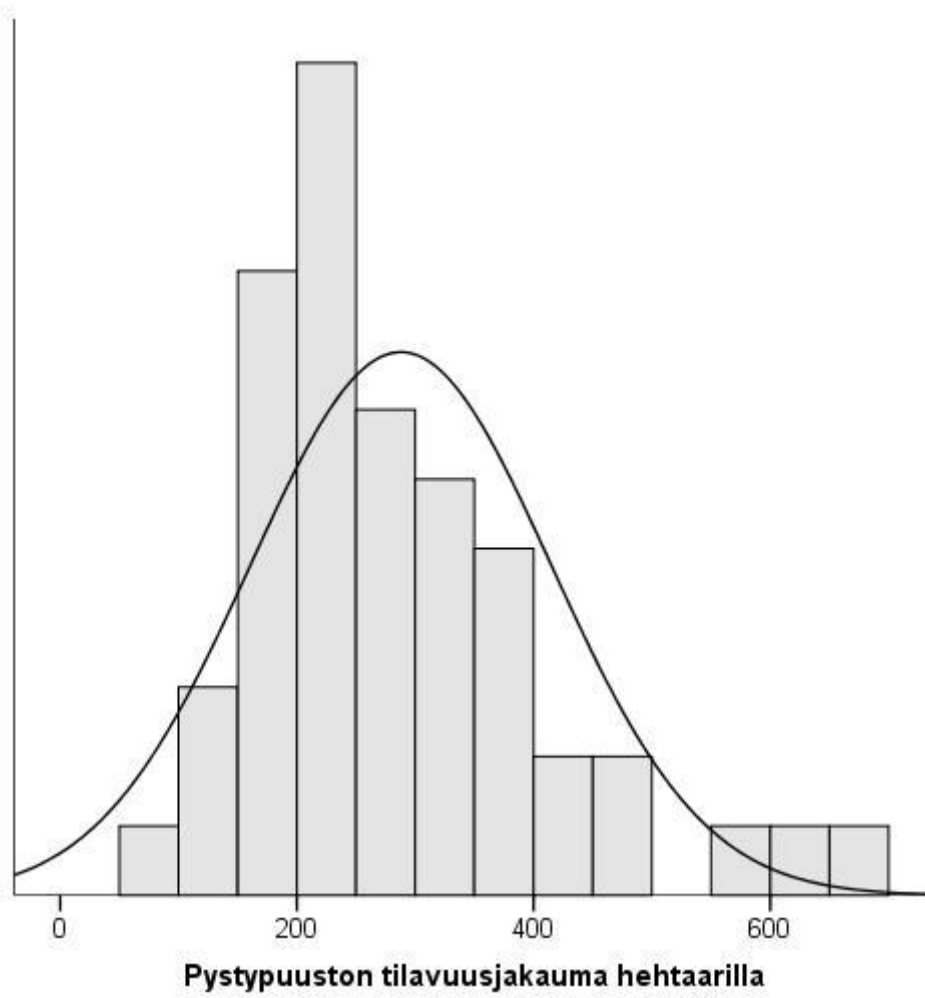
## KIRJALLISUUS

- Broncano M. J., Rodrigo A., Retana J. 2006. Post-dispersal seed predation in *Pinus halepensis* and consequences on seedling establishment after fire. *Int. J. wildland fire* 15.2:407-414.
- Cajander A.K. 1926. The theory of forest types. *Acta Forestalia Fennica* 29. 108 p.
- Canham C.D., Denslow J.S., Platt W.J., Runkle J.R., Spies T.A. & White P.S. 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Can. J. Forest Res.* 20: 620-631.
- Coates K.D. 2002. Tree recruitment in gaps of various size, clearcuts and undisturbed mixed forest of interior British Columbia, Canada. *Forest Ecol. Manag.* 155:387-398.
- de Chantal M., Kuuluvainen T., Lindberg H. & Vanha-Majamaa I. 2005. Early regeneration of *Populus tremula* from seed after forest restoration with fire. *Scand. J. Forest Res.* 20 (Suppl. 6): 33-42.
- de Chantal M. & Granström A. 2007. Aggregations of dead wood after wildfire act as browsing refugia for seedlings of *Populus tremula* and *Salix caprea*. *Forest Ecol. Manag.* 250: 3-8.
- de Chantal M., Lilja-Rothsten S., Peterson C., Kuuluvainen T., Vanha-Majamaa I. & Puttonen P. 2009. Tree regeneration before and after restoration treatments in managed boreal *Picea abies* stands. *App. Veg. Science* 12: 131-143.
- Edenius L., Bergman M., Ericsson G. & Danell K. 2002. The role of moose as a disturbance factor in managed boreal forests. *Silva Fenn.* 36: 57-67.
- Engelmark O. 1999. Boreal forest disturbances. In: Walker L.R. (ed.). *Ecosystems of disturbed ground. Ecosystems of the world 16*. Elsevier Amsterdam, p. 161-186.
- Gray A.N. & Spies T.A. 1997. Microsite controls on tree seedling establishment in conifer forest canopy gaps. *Ecology* 78: 2458-2473.
- Gromtsev A. 2002. Natural disturbance dynamics in the boreal forests of European Russia: a review. *Silva Fenn.* 36: 41-55.
- Hytteborn H., Packham J.R. & Verwijst T. 1987. Tree population dynamics, stand structure and species composition in the montane virgin forest on Vallibäcken, northern Sweden. *Vegetatio* 72: 3-19.
- Hökkä H., Repola J., Moilanen M. & Saarinen M. 2012. Seedling establishment on small cutting areas with or without site preparation in a drained spruce mire – a case study in northern Finland. *Silva Fenn.* 46(5): 695-705.

- Iida S. 2006. Dispersal patterns of *Quercus serrata* acorns by wood mice in and around canopy gaps in a temperate forest. *Forest Ecol. Manag.* 227:71-78.
- Kellomäki S., 1995. *Metsäekologia*. Silva Carelica 7. 3. uudistettu painos.
- Kouki J. 1994. Biodiversity in the Fennoscandian boreal forests: natural variation and its management. *Ann. Zool. Fenn.* 31. 217 p.
- Kuuluvainen T., Hokkanen T.J., Järvinen E. & Pukkala T. 1993. Factors related to seedling growth in a boreal Scots pine stand – a spatial analysis of a vegetation-soil system. *Can. J. Forest Res.* 23: 2101-2109.
- Kuuluvainen T. 1994. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review. *Ann. Zool. Fenn.* 31: 35-51.
- Kuuluvainen T. & Juntunen P. 1998. Seedling establishment in relation to microhabitat variation in a windthrow gap in a boreal *Pinus sylvestris* forest. *J. Veg. Sci.* 9: 551-562.
- Kuuluvainen T. 2002a. Disturbance dynamics in boreal forests: defining the ecological basis of restoration and management of biodiversity. *Silva Fenn.* 36: 5-12.
- Kuuluvainen T. 2002b. Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia. *Silva Fenn.* 36: 97-125.
- Kuuluvainen T., Aapala K., Ahlroth P., Kuusinen M., Lindholm T., Sallantausta T., Siitonen J. & Tukia H. 2002. Principles of ecological restoration of boreal forested ecosystems: Finland as an example. *Silva Fenn.* 36: 409-422.
- Laasasenaho J. 1982. Taper curve and volume functions for pine, spruce and birch. *Comm. Inst. For. Fenn.* 108: 1–74.
- Latva-Karjanmaa T., Penttilä R. & Siitonen J. 2007. The demographic structure of European aspen (*Populus tremula*) populations in managed and old-growth boreal forests in eastern Finland. *Can. J. Forest Res.* 37:1070-1081.
- Lilja S., Wallenius T. & Kuuluvainen T. 2006. Structure and development of old *Picea abies* forests in northern boreal Fennoscandia. *Ecoscience* 13:181-192.
- Pickett S.T.A & White P.S. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York, NY.
- Rehu Virve. 2012. *Pienaukkohakkuut ja metsän poltto suojelualueiden puustorakenteen ennallistamisessa: vaikutukset puiden taimettumiseen*. Luonnontieteiden ja Metsätieteiden tiedekunta, metsätieteiden osasto, metsätieteiden pro gradu -tutkielma. Metsäekologian ja metsänsuojelun erikoistumisala, Itä-Suomen yliopisto, 44 s.
- Rouvinen S. & Kouki J. 2011. Tree regeneration in artificial canopy gaps established for restoring natural structural variability in a scots pine stand. *Silva Fenn.* 45(5): 1079-1091.
- Schupp E.W. 1995. Seed seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *Am. J. Bot.* 82: 399-409.
- Siitonen J. 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecol. Bull.* 49:11-41.
- Similä M. & Junninen K. (toim.) 2011. *Metsien ennallistamisen ja luonnonhoidon opas*. Metsähallituksen luonnonsuojelujulkaisuja. Sarja B 157. 191 p.
- Sirén G. 1955. The development of spruce forests on raw humus sites in northern Finland and its ecology. *Acta Forestalia Fennica* 62. 363 p.
- Sprugel D.G. 1991. Disturbance, equilibrium and environmental variability: what is 'natural' vegetation in a changing environment. *Biol. Conserv.* 58: 1-18.
- Tirri R. 2001. *Biologian sanakirja*. Otava, Helsinki.
- Townsend C.R. & Hildrew A.G. 1994. Species traits in relation to a habitat template for river systems. *Freshwat. Biol.* 31: 265–275.
- Tukia H., Hokkanen M., Jaakkola S., Kallonen S., Kurikka T., Leivo A., Lindholm T., Suikki A. & Virolainen E. 2003. *Metsien ennallistamisopas*. Metsähallituksen luonnonsuojelujulkaisuja, Sarja B No 58, Helsinki.
- Ulanova N.G. 2000. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review. *Forest Ecol. Manag.* 135: 155–167.
- Yli-Vakkuri P. 1961. Emergence and initial development of tree seedlings on burnt-over forest land. *Acta Forestalia Fennica* 74. 51p.

Zielonka T. 2006. When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement? *J. Veg. Sci.* 17: 739–746.

## LIITE 1.



Liite 1. Koealojen (n = 50) pystypuuston tilavuusjakauma kuutioina per hehtaari (m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup>).