Pro gradu -tutkielma

Kääväkkäiden kannanvaihtelu pirstoutuneissa vanhoissa metsissä

Ilkka Puumala

Jyväskylän yliopisto

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Ekologia ja evoluutiobiologia

23.1.2019

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta
Bio- ja ympäristötieteiden laitos
Ekologia ja evoluutiobiologia

Ilkka Puumala: Kääväkkäiden kannanvaihtelu pirstoutuneissa vanhoissa metsissä
Pro gradu -tutkielma: 49 s., 3 liitettä (3 s.)
Työn ohjaajat: MMT Atte Komonen & FT Gergely Várkonyi
Tarkastajat: FT Merja Elo & FT Tähti Pohjanmies
Tammikuu 2019

Hakusanat: Boreaaliset metsät, käävät, lahopuu, sukupuuttovelka

Luonnon monimuotoisuus on tärkeää ekosysteemien ja ekosysteemipalveluiden säilymiselle, mutta maankäyttö uhkaa monien lajien selviämistä. Yksi suurimmista uhista monimuotoisuudelle on elinympäristöjen pirstoutuminen. Kääväkkäät ovat tärkeitä boreaalisten metsien puuaineksen hajottajia, mutta niiden kannanvaihteluista pirstoutuneessa metsämaisemassa tiedetään vähän. Tämän tutkielman tavoitteena oli selvittää kääväkkäiden kannanvaihteluita eristyneillä kuusivaltaisilla vanhan metsän laikuilla. Tutkimuksessa tarkastelin sekä metsälaikkujen että maisematason ominaisuuksien vaikutusta kääväkkäisiin. Keräsin aineiston Kuhmosta 16 metsälaikulta, joilla oli tehty kääväkäskartoitus vuonna 1997. Tutkin kahdeksaa kuusella elävää kääväkäslajia, joista 7 oli vanhan metsän indikaattorilajeja. Viidellä tutkimuslajilla metsälaikun elävän kuusen tilavuus korreloi positiivisesti kääväkkäiden asuttamien runkojen lukumäärän kanssa. Ruostekäävällä sekä metsälaikun että sen ympäristön elävän kuusen tilavuudella oli positiivinen korrelaatio asuttujen runkojen lukumäärän kanssa metsälaikuilla. 20 vuoden aikana aarnikäävän asuttamien runkojen määrä oli vähentynyt ja ruostekäävän asuttamien runkojen määrä oli lisääntynyt. Tulosten mukaan metsälaikun tuottavuudella on positiivinen vaikutus kääväkkäiden asuttamien runkojen määrään. 20 vuoden aikana ei havaittu selkeitä viitteitä sukupuuttovelasta. Tulosten perusteella vaikuttaa siltä, että kääväkäslajit selviävät pitkiä aikoja elinvoimaisina pienilläkin metsälaikuilla, mikäli laikun tuottavuus on riittävää lahopuuresurssin muodostumiseksi.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Mathematics and Science
Department of Biological and Environmental Science
Ecology and evolutionary biology

Ilkka Puumala: Population dynamics of wood-decaying fungi in old-growth forest fragments
MSc thesis: 49 p., 3 appendices (3 p.)
Supervisors: Atte Komonen, DSc & Gergely Várkonyi, PhD
Inspectors: Merja Elo, PhD & Tähti Pohjanmies, PhD
January 2019

Keywords: Boreal forests, coarse woody debris, extinction debt, polypores

Biodiversity is important for the preservation of ecosystems and ecosystem services, but it is threatened by fragmentation of habitats. In boreal forests, wood-decaying fungi in the order Aphyllophorales are known for being vital in decaying coarse woody debris. However, little is known about their population dynamics in a fragmented landscape. The aim of this thesis was to study the population dynamics of Aphyllophorales in isolated old-growth forest fragments. I studied both the properties of the forest fragments and the area surrounding the fragments, and their effect on the number of Aphyllophorales individuals. I collected the data in Kuhmo from 16 spruce-dominated old-growth forest fragments, in which a polypore inventory was made in 1997. I studied eight species of Aphyllophorales, from which seven were indicator species for old-growth forests. The volume of living spruce trees in the forest fragments had a positive correlation with the number of logs inhabited in five of the study species. *Phellinus ferrugineofuscus* was affected positively also by the volume of living spruce trees within a two-kilometer buffer area around the fragments. In the last 20 years *Phellinus nigrolimitatus* had a decrease and *Phellinus ferrugineofuscus* had an increase in the number of logs inhabited. The results indicate that the productivity of the forest fragment has a positive impact on the number of Aphyllophorales individuals. No clear evidence of extinction debt was found with the study species in the 20-year period. It seems that wood-decaying fungi persist in isolated forest fragments if the productivity of the fragment is high, resulting in coarse woody debris as a resource for the species.

SISÄLLYSLUETTELO

1 JOHDANTO 1

1.1 Elinympäristöjen pirstoutuminen 3

1.2 Elinympäristön pirstoutumisen vaikutukset eliöihin 5

1.3 Suomen metsät 8

1.4 Kääväkkäät ja käävät 10

1.5 Tutkimuskysymykset ja -hypoteesit 13

2 AINEISTO JA MENETELMÄT 15

2.1 Tutkimuskohteet 15

2.2 Tutkimuslajit 17

2.3 Aineiston keruu 18

2.4 Tilastollinen testaus 20

3 TULOKSET 22

3.1 Vuoden 2017 aineisto 23

3.2 Muutos vuosien 1997 ja 2017 välillä 26

4 TULOSTEN TARKASTELU 29

4.1 Metsälaikun laatu 30

4.2 Metsälaikun pinta-ala 31

4.3 Metsälaikun ympäristö 32

4.4 Muutos vuosien 1997 ja 2017 välillä 34

4.4.1 Muutos kääväkkäiden yksilömäärässä 34

4.4.2 Muutos kääväkkäiden esiintyvyydessä 36

4.5 Johtopäätökset 38

KIITOKSET 38

KIRJALLISUUS 40

1 JOHDANTO

Luonnon monimuotoisuus on tärkeää ekosysteemien kestävälle toiminnalle ja ekosysteemipalveluille (Ewel ym. 1991, Tilman ja Downing 1994, Tilman ym. 1996, Loreau ym. 2001). Lisäksi luonnon monimuotoisuus ja lajien suuri kirjo mahdollistavat esimerkiksi toistaiseksi tuntemattomien lääkeaineiden (Fenical 1996, Tan ym. 2006) ja teollisten hyödynnystapojen (Wu ym. 2017) löytymisen tulevaisuudessa. Ihmisen muuttaessa ympäristöään jatkuvasti kiihtyvällä tahdilla luonnon monimuotoisuus ja sitä kautta ekosysteemipalveluiden toiminta on kuitenkin uhattuna (Flynn ym. 2009). Uusimpien uhanalaisuusselvitysten mukaan noin 30 % IUCN:n punaiseen listaan arvioiduista lajeista oli luokiteltu vaarantuneeksi (VU), erittäin uhanalaiseksi (EN) tai äärimmäisen uhanalaiseksi (CR) (IUCN 2017). Yksi suurimmista uhista lajeille on elinympäristöjen häviäminen ja pirstoutuminen maankäytön seurauksena (Sala ym. 2000). Elinympäristöjen pirstoutuminen on suurin uhka suurimmalle osalle uhanalaisista linnuista, nisäkkäistä ja matelijoista (Baillie ym. 2004). Euroopan metsistä noin 55 % on jossakin määrin pirstoutunutta (Estreguil ym. 2013) ja Euroopan unioni onkin luokitellut elinympäristöjen pirstoutumisen yhdeksi suurimmista uhista luonnon monimuotoisuudelle (Euroopan komissio 2011). Tästä johtuen uusimman EU:n biodiversiteettistrategian tavoitteena on pysäyttää EU-maiden luonnon monimuotoisuuden väheneminen vuoteen 2020 mennessä. Vuoden 2010 tavoitetta monimuotoisuuden vähenemisen pysäyttämisestä ei saavutettu (Euroopan komissio 2010), joten lajien suojeluun olisi syytä kiinnittää entistä enemmän huomiota.

Suomessa on pitkät perinteet puuntuotannossa. Maapinta-alastamme 86 % on metsätalousmaata, josta yksityiset metsänomistajat omistavat 52 % ja valtio 35 % (Ylitalo ja Ihalainen 2013). Suomen metsien puuston tilavuus on lisääntynyt viimeisten vuosikymmenien aikana, mutta samalla lahopuun määrä on vähentynyt yli 90 % (Siitonen 2001). Samanaikaisesti vanhojen metsien määrä on vähentynyt ja

metsät ovat pirstoutuneet pienemmiksi laikuiksi. Vuosien 2004–2007 välillä lahopuun määrä Etelä-Suomessa on hieman lisääntynyt, mutta lahonneen maapuuston määrä Pohjois-Suomessa on edelleen vähentynyt (Ihalainen ja Mäkelä 2009). Suomessa hakkuiden määrä suhteessa puuston vuotuiseen kasvuun on Euroopan seitsemänneksi suurinta (Tilastokeskus 2007). Monet Suomen eliölajeista ovat riippuvaisia etenkin vanhoista luonnontilaisista metsistä, jolloin pirstoutumisen seurauksena on monien Suomen metsälajien uhanalaistuminen (Rassi ym. 2010). Vaikka Suomen metsälajien uhanalaistuminen on hieman hidastunut viimeisen kymmenen vuoden aikana, ei uhanalaisten lajien määrä ole kuitenkaan vähentynyt. Lisäksi ilmastonmuutos tuo uusia ja vaikeasti ennustettavia uhkia lajeille (Rassi ym. 2010).

Kääväkkäät on yksi eliöryhmistä, joita vanhojen metsien väheneminen ja metsien pirstoutuminen uhkaavat (Penttilä ym. 2006, Junninen ja Komonen 2011). Kääväkkäät ja etenkin käävät ovat tärkeimpiä boreaalisten metsien puuaineksen hajottajia ja siten avainasemassa metsien ravinteiden kierrossa (Penttilä ym. 2004). Kääväkkäiden laji- ja yksilömäärät ovat viime vuosikymmeninä vähentyneet (Siitonen 2001), mutta niiden kannanvaihteluista pirstoutuneessa metsämaisemassa tiedetään kuitenkin melko vähän (Jönsson ym. 2008).

Tämän tutkielman tavoitteena on selvittää vanhojen metsien kääväkäslajien kannanvaihteluita pirstoutuneessa metsämaisemassa. On esitetty, että monilla eliölajeilla yksilö- ja lajimäärät vähenevät elinympäristön pinta-alan pienetessä ja elinympäristön pirstoutuessa (Fahrig 1997), mutta lahopuusta riippuvaisten lajien kannanvaihteluista pirstoutuneessa maisemassa on kuitenkin melko vähän tutkimustietoa (Penttilä ym. 2006). Tutkielmassa käytetään samoilta tutkimuskohteilta vuonna 1997 kerättyä aineistoa (Penttilä ym. 2006), jolloin saadaan tärkeää tietoa kääväkkäiden kannanvaihteluista pitkällä aikavälillä.

1.1 Elinympäristöjen pirstoutuminen

Elinympäristöllä tarkoitetaan aluetta, jonka resurssit ja olosuhteet mahdollistavat tietyn lajin paikallaolon (Hall ym. 1997). Yksi suurimmista syistä elinympäristöjen pirstoutumiselle on kasvava ihmispopulaatio ja siitä seuraava jatkuvasti lisääntyvä maankäyttö (Wade ym. 2003). Eliöiden elinympäristöjä valjastetaan viljelykäyttöön, ja luonnolliset elinympäristöt saavat väistyä kaupunkien ja teiden tieltä (Collinge 1996). Elinympäristöjen pirstoutumista pidetään yhtenä suurimmista uhista maapallon monimuotoisuudelle (Fischer ja Lindenmayer 2007, Euroopan komissio 2011) ja se on nykyään merkittävä luonnonsuojelubiologian tutkimuskohde (Fahrig 2003). Pirstoutuminen määritellään eri tutkimuksissa hieman eri tavoilla (Fischer ja Lindenmayer 2007), mutta yleensä sillä tarkoitetaan maisematason prosessia, jossa samanaikaisesti elinympäristön pinta-ala vähentyy, elinympäristö muuttuu laikkuiseksi ja menettää kytkeytyneisyytensä ympäröiviin elinympäristöihin (Fahrig 2003, Ewers ja Didham 2006). Pirstoutumisen ajatellaan koostuvan neljästä osa-alueesta:

i) elinympäristön määrän väheneminen
ii) elinympäristölaikkujen lukumäärän lisääntyminen
iii) elinympäristölaikkujen pinta-alan väheneminen
iv) elinympäristölaikkujen eristyneisyyden lisääntyminen

Elinympäristöjen pirstoutuminen ja siitä seuraavat maisematason muutokset vaikuttavat merkittävästi alueen olosuhteisiin (Saunders ym. 1991, Liu ym. 2018). Pirstoutumisen seurauksena alueelle saapuva auringon lämpösäteilyn määrä, tuuliolosuhteet sekä veden ja ravinteiden kierto muuttuvat. Kun metsää raivataan esimerkiksi pelloksi, lisääntyy maahan osuvan lämpösäteilyn määrä ja sitä kautta maaperän lämpötilan vaihtelu kasvaa. Pirstoutuneissa metsissä myös reunavaikutus kasvaa. Tällöin alueen tuulisuuden vaikutukset lisääntyvät suojan vähetessä, mikä saattaa lisätä esimerkiksi myrskytuhojen riskiä (Laurance ja Curran 2008). Tuulisuuden vaikutusten lisääntyminen vaikuttaa myös suoraan alueen kosteuden vähenemiseen kasvien haihduttaessa enemmän vettä (Saunders ym.

1991). Kosteuden vähenemiseen vaikuttavat myös muutokset alueen veden kierrossa: monivuotisten ja syvään juurtuneiden puulajien korvaaminen yksivuotisilla viljelykasveilla vähentää alueen kokonaishaihduntaa. Lisäksi maaperän läpäisevyys muuttuu, mikä voi johtaa pintaveden kerääntymiseen. Tämä aiheuttaa maan pinnan eroosiota ja voi lisätä maaperän pintakerroksen suolapitoisuutta aiheuttaen ongelmia eri eliölajeille (Saunders ym. 1991).

Elinympäristön pirstoutuminen heikentää elinympäristön laatua monilla lajeilla (Berg 1997, Wettstein ja Schmid 1999, Öckinger ym. 2009). Elinympäristön laadulla tarkoitetaan lajin kykyä säilyä hengissä ja lisääntyä tietyssä elinympäristössä (Hall ym. 1997). Hyvälaatuisessa elinympäristössä lajin yksilöiden kelpoisuus on parempi ja populaation kasvunopeus suurempi kuin huonolaatuisessa (Van Horne 1983). Elinympäristön laatua voidaan arvioida populaation tiheyden ja yksilön keskimääräisen hengissäsäilymisen avulla (Van Horne 1983) tai vaihtoehtoisesti mittaamalla lajin vaatiman resurssin määrää elinympäristössä (Johnson 2007). Elinympäristön laatu on sidoksissa eliölajiin, jolloin hyvälaatuinen elinympäristö on kullekin lajille omanlaisensa (Franklin ym. 2002). Esimerkiksi lahopuusta riippuvaisilla lajeilla tärkein elinympäristön laatua määrittävä tekijä on lahopuun määrä ja laatu (Bader ym. 1995, Berglund ym. 2011). Lahopuuta on monille lajeille riittävässä määrin tarjolla ainoastaan vanhoissa metsissä, joissa ei ole harjoitettu metsätaloutta. Metsätaloudesta johtuvan pirstoutumisen seurauksena lahopuusta riippuvaisten lajien elinympäristöön syntyy laikkuja, joissa metsä on nuorta ja lahopuun määrä riittämätöntä, eikä elinympäristö enää vastaa lajin vaatimuksia (Komonen ym. 2000).

Elinympäristön pirstoutumisella on monia vaikutuksia alueella eläviin eliöihin, jolloin edellä mainittujen pirstoutumisen eri osa-alueiden ymmärtäminen ja luotettava mittaaminen on tärkeää (Fahrig 2003). Pirstoutumisen suurin vaikutus on seurausta elinympäristön pinta-alan vähenemisestä, ja tutkimukset saattavatkin keskittyä ainoastaan tähän pirstoutumisen osa-alueeseen. Luotettavien tutkimustulosten saamiseksi saattaa olla tarpeellista mitata pirstoutumisen eri osa-

alueiden vaikutuksia toisistaan erillään, jotta myös esimerkiksi kytkeytyneisyyden vähenemisen vaikutuksia voidaan arvioida (Fahrig 2003). Pirstoutumistutkimuksia tarkastellessaan Debinski ja Holt (2000) totesivat, että tutkimuksissa esiintyy paljon vaihtelua käytetyissä menetelmissä, pirstoutumisen määritelmässä sekä tutkimuksissa käytetyissä mittakaavoissa. Nämä eroavaisuudet vaikeuttavat pirstoutumistutkimusten johtopäätösten tekemistä.

1.2 Elinympäristön pirstoutumisen vaikutukset eliöihin

Elinympäristön pirstoutumisen vaikutukset eliöihin vaihtelevat johtuen muun muassa eliöiden erilaisista elinkiertostrategioista, trofiatasoista ja olosuhdevaatimuksista (Komonen ym. 2000, Ewers ja Didham 2006, Krauss ym. 2010). Pirstoutumisen seurauksena elinympäristön pinta-ala maisematasolla vähenee, mikä johtaa usein myös eliöiden populaatiokokojen pienenemiseen (Andrén 1994, Fahrig 1997). Elinympäristön pinta-alan väheneminen on suurin pirstoutumisen negatiivinen vaikutus, mutta mikäli sopivaa elinympäristöä on jäljellä alle 30 % alkuperäisestä, kasvavat elinympäristölaikkujen välimatkat yleensä suuriksi. On ehdotettu, että tällöin pelkkä elinympäristön pinta-alan väheneminen ei riitä selittämään muutoksia eliöiden populaatioissa, vaan laikkujen kytkeytyneisyyden vähentyessä pirstoutumisen kokonaisvaikutus eliölajeihin nousee suuremmaksi (Andrén 1994).

Pirstoutuneissa elinympäristöissä elävien lajien populaatiokoot ovat yleensä pienempiä kuin yhtenäisissä elinympäristöissä, jolloin niillä on suurempi riski kuolla paikallisesti sukupuuttoon (Turner 1996). Populaatiokoon pienenemisen seurauksena myös lajien geneettinen monimuotoisuus saattaa vähentyä, mikä edelleen kasvattaa populaatioiden sukupuuttoriskiä (Frankham 1996, Didham 1998). Näiden tekijöiden seurauksena pienikokoisten laikkujen eliölajiston geneettinen monimuotoisuus ja lajirikkaus ovat usein yhtenäisiä ja suuria laikkuja pienempiä. Tällöin myös sattuman rooli populaatiokoon muutoksissa kasvaa, mikä edelleen lisää sukupuuton riskiä (Komonen ym. 2000). Kareiva ja Wennergren

(1995) korostivat elinympäristölaikkujen maisematason rakenteen tärkeyttä estämään lajien paikallisia sukupuuttoja. Maisematason rakenteella tarkoitetaan elinympäristölaikkujen lukumäärää, kokoa ja niiden etäisyyksiä toisistaan. Myöhemmin on kuitenkin osoitettu elinympäristön pinta-alan vähenemisen olevan huomattavasti suuremmassa roolissa eliölajien paikallisissa sukupuutoissa pirstoutuneessa maisemassa (Fahrig 1997, Harrison ja Bruna 1999).

Biologiassa yleinen tapa tutkia pieniksi laikuiksi pirstoutunutta maisemaa on ajatella laikkujen sisältämien populaatioiden muodostavan metapopulaatioita (Hanski 1998). Metapopulaatio asuttaa maisematasolla pieniä elinympäristölaikkuja, joiden välisillä alueilla lajia ei esiinny. Metapopulaation asuttamien laikkujen lukumäärä on seurausta elinympäristölaikkujen välisestä muuttoliikkeestä, paikallisista sukupuutoista ja uusien laikkujen asuttamisesta (Hanski 1999). Esimerkiksi vanhojen metsien eliölajien asuttamien metsälaikkujen väliin jää maisemassa usein talousmetsää, jossa lajit eivät selviä. Paikallispopulaatiot ovat kuitenkin tekemisissä toistensa kanssa, ja metapopulaatio käy läpi jatkuvia paikallisia sukupuuttoja, kolonisaatioita ja siirtymisiä laikulta toiselle, mitkä lopulta yhdessä määräävät metapopulaation asuttamien laikkujen lukumäärän (Hanski 1998). Metapopulaatio pysyy elinvoimaisena, mikäli sopivien elinympäristölaikkujen lukumäärä on riittävä ja populaation yksilöt pystyvät liikkumaan tai leviämään niiden välillä. Mikäli laikkujen lukumäärä tai pinta-ala vähenee tietyn sukupuuttokynnyksen (engl. extinction threshold) alle, alkaa metapopulaatiossa prosessi, joka johtaa todennäköisesti sen häviämiseen (Bascompte ja Solé 1996). Kaikki pirstoutuneissa elinympäristöissä elävät populaatiot eivät kuitenkaan noudata klassista metapopulaatiodynamiikkaa (Hanski 1998).

Pirstoutumisen vaikutuksiin liittyvissä tutkimuksissa keskitytään yleensä yksittäiseen lajiin, lajiryhmään tai eliöyhteisöihin (Fischer ja Lindenmayer 2007). Elinympäristön pirstoutumisen vaikutukset ovat osoittautuneet haitallisiksi muun muassa kasveilla (Lienert 2004, Aguilar ym. 2006), pölyttäjillä (Jennersten 1988,

Didham ym. 1996, Goverde ym. 2002), hyönteisillä (Klein 1989), linnuilla (Herkert 1994, Stephens ym. 2004), lahottajasienillä (Parrent ym. 2004, Penttilä ym. 2006, Nordén ym. 2013) ja nisäkkäillä (Bright 1993). Erityisen herkkiä pirstoutumisen vaikutuksille ovat kooltaan suuret, ravinto- ja olosuhdevaatimuksiltaan kapea-alaiset sekä huonosti leviävät eliölajit (Öckinger ym. 2010). Toisaalta elinympäristön pirstoutumisen on todettu joissakin tapauksissa lisäävän geneettistä monimuotoisuutta tietyillä lajeilla (Young ym. 1996), ja esimerkiksi joissakin nisäkkäitä koskevissa pirstoutumistutkimuksissa vaikutukset ovat voineet olla eri lähilajeilla päinvastaiset (Crooks 2002, Gehring ym. 2003). Pirstoutumisesta saattavat hyötyä helposti leviävät lajit, kun kilpailu resursseista ja elinympäristöstä maisematasolla vähenee (Nee ja May 1992). Myös haitalliset vieraslajit saattavat hyötyä elinympäristön pirstoutumisesta, koska ne ovat yleensä vähemmän herkkiä häiriöille alueiden luontaiseen lajistoon verrattuna (MacDougall ja Turkington 2005).

Nopeiden vaikutusten lisäksi elinympäristön pirstoutuminen saattaa aiheuttaa eliölajeille sukupuuttovelkaa, jolloin lajin runsauden muutokset näkyvät aikaviiveellä elinympäristön muutoksen jälkeen (Tilman ym. 1994, Krauss ym. 2010). Tämä aiheuttaa vakavan, mutta vaikeasti ennustettavan ja tutkittavan uhan monille eliölajeille (Berglund ja Jonsson 2008, Kuussaari ym. 2009). Myös metapopulaatiot ovat alttiita sukupuuttovelalle, mikäli niiden asuttamien laikkujen määrä vähenee tietyn sukupuuttokynnyksen alle (Hanski ja Ovaskainen 2002). Eniten sukupuuttovelka vaikuttaa lajeihin, joilla on pitkä elinikä (Kuussaari ym. 2009). Esimerkiksi vanhojen metsien kääpälajit ovat kärsineet metsien pirstoutumisesta ja vanhojen metsien määrän vähenemisestä (Penttilä ym. 2006). Vanhojen metsien kääpälajit ovat myös alttiita sukupuuttovelalle pitkäikäisyytensä vuoksi (Berglund ja Jonsson 2006, Kuussaari 2009). Kääpien sukupuuttovelka saattaa näkyä pienillä eristyneillä metsälaikuilla jo muutamassa vuosikymmenessä johtaen kääpälajien vähenemiseen (Berglund ja Jonsson 2008). On myös ehdotettu, että alle 100 vuotta sitten eristyneillä metsälaikuilla on sukupuuttovelkaa, mikä

saattaa johtaa kääpälajien vähenemiseen 100–150 vuoden kuluessa elinympäristön muutoksesta (Junninen ja Komonen 2011).

1.3 Suomen metsät

Suomi kuuluu boreaaliseen havumetsävyöhykkeeseen, joka on maapallon metsäbiomeista nuorin (Mönkkönen 2004). Metsät ovat Suomen kansalle paitsi tärkeä taloudellinen perusta, myös kulttuurillisesti merkittävässä roolissa. Monet Suomen eliölajeista asuvat metsissä tai niiden läheisyydessä, jolloin metsät ovat tärkeitä myös Suomen lajiston monimuotoisuudelle (Mönkkönen 2004). Vaikka Suomen metsien pinta-ala onkin viime vuosikymmenien aikana kasvanut, on suurin osa Suomen metsistä tehokäytössä olevaa talousmetsää, mikä rajoittaa useiden lajien esiintyvyyttä (Tonteri ja Siitonen 2001).

Vuonna 1542 Kustaa Vaasa julisti kaikki Ruotsi-Suomen asumattomat metsämaat ”Jumalalle, kuninkaalle ja Ruotsin kruunulle kuuluviksi” (Castrén ym. 1912). Nykyään valtion liikelaitos Metsähallitus hallinnoi noin kolmannesta Suomen metsistä (Ylitalo ja Ihalainen 2013, Metsähallitus 2016) ja on siten suuressa vastuussa myös metsien suojelusta. Metsähallitus pyrkii metsien kestävään käyttöön ensisijaisesti suunnitteluun panostamalla, jolloin metsien käytöstä tehdään aina alueiden ekologinen tarkastelu ja alueellinen luonnonvarasuunnitelma kymmeneksi vuodeksi kerrallaan (Päivinen ym. 2011).

Suomen metsistä on suojeltu 2,2 miljoonaa hehtaaria, joka on 9,6 % Suomen metsien kokonaispinta-alasta (Ylitalo ja Ihalainen 2013). Rajoitetussa metsätalouskäytössä on 0,8 miljoonaa hehtaaria, jolloin suojelurajoitusten piirissä on 13 % Suomen metsämaista. Valtion mailla olevista suojelualeista suurin osa kuuluu EU:n Natura 2000 -verkostoon (Metsähallitus 2017). Lisäksi vapaaehtoisen METSO-suojeluohjelman tuloksena vuosina 2008–2012 yksityiset metsänomistajat ovat suojelleet Suomen etelä- ja keskiosissa yhteensä 21200 hehtaaria metsää (Ylitalo ja Ihalainen 2013). Tiukemmassa eurooppalaisessa vertailussa Suomen suojeltujen metsien määrä on kuitenkin vain 5,2 % metsämaista (Luonnonvarakeskus 2012).

Valtaosa Suomen suojelualueista sijaitsee Pohjois-Suomessa (Kuva 1), jossa metsätalouden vaikutukset eivät ole olleet yhtä suuria kuin Etelä-Suomessa (Kouki ym. 2001).

Kuva 1. Suojelualueiden sijainti Suomessa tummalla merkittynä (Luonnonvarakeskus 2012).

Suomessa metsien pirstoutuminen on tapahtunut maan eri osissa eri aikaan ja eri tavoilla (Metsähallitus 2015). Ennen 1800-lukua Suomen metsien käytöstä on vähän vertailukelpoista aineistoa ja tiedot perustuvat pitkälti vanhoihin kuvailuihin metsien rakenteesta. 1800-luvulla metsien käyttö Suomessa perustui suurilta osin kaskiviljelyyn ja tervanpolttoon (Metsähallitus 2015). Metsien käytön seurauksena metsärakenne muuttui suurilla aloilla etenkin Etelä-Suomessa, jossa 1800-luvulla metsistä vain kolmannes oli yli 150 vuotta vanhaa (Kouki ym. 2001). Pohjoisemman Suomen metsät sen sijaan pysyivät suurimmaksi osaksi koskemattomina koko 1800-luvun. 1900-luvulla metsien käyttö muuttui suurimmassa osassa Suomea tehokkaammaksi tavoitteena maksimoida puuntuotanto (Parpola 2014). Suurin muutos tapahtui vuosien 1940 ja 1960 välillä, jolloin puuntuotanto tehostui entisestään metsäkoneiden kehittymisen seurauksena, ja aiemmin vallitsevista poimintahakkuista siirryttiin metsälle suuremman häiriön aiheuttaviin

avohakkuisiin. Tämän kehityksen seurauksena oli Suomen metsämaiseman pirstoutuminen (Parpola 2014).

Suomen arvioidusta 50000 eliölajista vajaa puolet elää metsissä, jolloin metsät ovat Suomen lajien monimuotoisuudelle tärkeimpiä elinympäristöjä (Siitonen ja Hanski 2014). Suomessa on tutkittu paljon metsien pirstoutumisen vaikutuksia lintuihin ja nisäkkäisiin (Kouki ym. 2001). Linnut ja nisäkkäät muodostavat ainoastaan noin 0,2 % Suomen metsälajeista (Siitonen ja Hanski 2014), jolloin näiden tutkimusten perusteella ei voida vetää kovin kattavia johtopäätöksiä muista lajiryhmistä. Eri eliölajit reagoivat elinympäristön pirstoutumiseen eri tavoin, ja etenkin kääväkkäiden reaktiota elinympäristön pirstoutumiseen on tutkittu vähän Suomessa (Kouki ym. 2001, Penttilä ym. 2006).

1.4 Kääväkkäät ja käävät

Kääväkkäät (Aphyllophorales) on monimuotoinen ja taksonomisesti epäyhtenäinen sienilahko, jonka lajeista suurin osa toimii puun lahottajina (Kotiranta ja Niemelä 1993). Kääväkkäisiin kuuluu myös loisia ja mykorritsasieniä. Käävät on kääväkkäiden lahkoon kuuluva polyfyleettinen ryhmä lahottajasieniä, johon kuuluu toisistaan hyvin kaukaisiakin lajeja. Tästä syystä ryhmän taksonomia muuttuu jatkuvasti. Kääpälajeja yhdistää tyypillinen pillirakenne itiöemän alapinnalla ja samanlainen elinkierto: kääpien sienirihmastot elävät kasvualustan, yleensä puun, sisällä ja tuottavat puun pinnalle lisääntymiseen tarkoitetun itiöemän (Niemelä 2016). Suurin osa käävistä saa ravintonsa kuolleesta puusta, ja jotkin lajit toimivat puiden loisina tappaen eläviä puita (Niemelä 2003). Suomesta tunnetaan noin 250 kääpälajia ja tutkimuksen edistyessä niitä löytyy koko ajan enemmän (Niemelä 2016).

Kun puu kuolee, lahottajasienet, kuten kääväkkäät, ilmestyvät puulle tietyssä järjestyksessä (Niemelä 2016). Tätä järjestystä kutsustaan lahottajasienten sukkeksioksi, ja sen määrää muun muassa puulaji, puun koko ja lahoaste, elinympäristö sekä useimmiten myös sattuma. Puuaines koostuu selluloosasta (40–

50 %), ligniineistä (25–35 %) ja hemiselluloosasta (25–40 %) (Kotiranta ja Niemelä 1993). Eri kääväkäslajit hajottavat puuaineksesta eri yhdisteitä ja tämä määrää puun lahoamistavan. Valkolahoa syntyy, kun puuhun levittäytynyt sienirihmasto hajottaa kaikkia puun ainesosia samanaikaisesti. Valkolahon seurauksena puuaineksesta muodostuu vaaleaa lahomassaa. Ruskolahoa syntyy, kun sienirihmasto hajottaa ainoastaan selluloosaa ja hemiselluloosaa. Tummempisävyinen ligniini jää jäljelle ja tekee puuaineksesta tummaa, haurasta ja poikkisuunnassa katkeilevaa (Kotiranta ja Niemelä 1993).

Kääväkäslajien uhanalaisuusarvio on tehty Suomessa 950 lajille, joista 88 (9 %) on todettu uhanalaisiksi Suomen lajien punaisessa kirjassa (Kotiranta ym. 2010). Kääpien uhanalaisuusarvio on tehty 237 lajille, joista 95 (40 %) on luokiteltu uhanalaisiksi. Tärkeimmät syyt kääväkkäiden uhanalaistumiselle ovat lahopuun väheneminen, maaperän muokkaus ja vanhojen metsien väheneminen. Monien kääväkkäiden uhanalaisuusluokitus on muuttunut edelliseen vuonna 2000 julkaistuun selvitykseen verrattuna. Tämä on suureksi osaksi seurausta tiedon lisääntymisestä esimerkiksi sieniharrastustoiminnan kautta, mutta myös todellisia muutoksia kääväkkäiden uhanalaisuuksissa on tapahtunut kymmenen vuoden aikana (Kotiranta ym. 2010).

Kääväkäsyhteisön monimuotoisuuteen vaikuttavat elinympäristön pinta-ala, kytkeytyneisyys ja lahopuuresurssin saatavuus (Jönsson ym. 2008, Laaksonen ym. 2008, Junninen ja Komonen 2011, Ylläsjärvi ym. 2011). Etenkin lahopuuresurssin saatavuuden ja sen laadun on todettu olevan kääväkkäille tärkeä esiintyvyyden mahdollistava tekijä (Hottola ja Siitonen 2008). Jotkut lajeista selviävät vastahakatauilla aukeilla, mutta etenkin monet uhanalaiset kääväkäslajit tarvitsevat suuremman määrän lahopuuta (Stokland ja Kauserud 2004) ja ovat siten riippuvaisia vanhoista metsistä (Berg ym. 1994, Penttilä ym. 2006). On ehdotettu, että lajirikas kääväkäsyhteisö vaatii metsäalueen kooksi vähintään 20 hehtaaria, lahopuun määräksi vähintään 20–40 m^3 hehtaarilla, ja että suurin osa lahopuista olisi läpimitaltaan 20–30 cm (Junninen ja Komonen 2011). Ympärysmitaltaan pienet

lahopuut eivät riitä kasvattamaan metsän lahopuun tilavuutta etenkään vanhojen metsien kääväkäslajeille riittävän suureksi (Sippola ym. 1998). Lisäksi kääväkkäille on tärkeää lahopuun jatkumo, jotta niiden tarvitsemaa resurssia syntyy jatkuvasti lisää (Penttilä ym. 2006, Jönsson ym. 2008). Tällaiset olosuhteet ovat melko harvinaisia Suomessa tehokkaan metsätalouden ja elinympäristöjen pirstoutumisen vuoksi. Talousmetsien on todettu sisältävän vähemmän kääväkäslajeja ja -yksilöitä vanhoihin luonnontilaisiin metsiin verrattuna (Sippola ym. 2001). Junnisen ja Komosen (2011) mukaan myös metsänhoidon historia vaikuttaa kääväkkäiden lajikoostumukseen, eivätkä esimerkiksi 50–100 vuotta sitten talouskäytössä olleet metsälaikut sisällä luonnontilaisten metsien kaltaista kääväkkäiden monimuotoisuutta.

Uhanalaiset kääväkäslajit ovat usein resurssien käytössään kapea-alaisia ja siten vaativat yhtenäistä metsäaluetta, joka sisältää riittävästi kääväkkäiden tarvitsemaa lahopuuresurssia (Bader ym. 1995). Kapea-alaisen resurssienkäytön vuoksi monia uhanalaisia kääväkäslajeja voidaan käyttää indikoimaan metsien lahopuun määrää ja luonnontilaisuutta (Penttilä ym. 2006, Halme ym. 2009, Nordén ym. 2013, Niemelä 2016). Resurssivaatimuksiltaan laaja-alaiset kääväkäslajit sen sijaan saattavat esiintyä suurissa määrin jopa avohakatuilla aukeilla, eivätkä siten ole juurikaan vaarassa hävitä pirstoutuneiltakaan metsäalueilta (Penttilä ym. 2006, Nordén ym. 2013). Monien muiden pitkäikäisten lajien tavoin vanhojen metsien kääväkäslajit reagoivat elinympäristön muutoksiin yleensä viiveellä, jolloin vaikutukset populaatioissa saattavat näkyä vasta yli 100 vuoden kuluttua muutoksesta (Junninen ja Komonen 2011).

Metsien käytön ja siitä seuraavan metsien pirstoutumisen seurauksena kääväkkäiden leviäminen saattaa vaikeutua (Parrent ym. 2004). Kääväkkäiden itiöt voivat matkustaa pitkiäkin matkoja, mutta suuri osa niistä päätyy vain muutaman metrin etäisyydelle itiöemästä (Möykkynen ym. 1997, Nordén ja Larsson 2000, Galante ym. 2011, Peay ja Bruns 2014). Toisaalta joidenkin uudempien tutkimusten mukaan kääväkkäät ovat itiöidensä avulla tehokkaita levittäytymään kymmenien,

jopa satojen kilometrien etäisyyksille (Kauserud ja Schumacher 2002, Sato ym. 2012, Abrego ym. 2018, Komonen ja Müller 2018). Tällöin suurimmaksi ongelmaksi kääväkkäiden leviämisessä muodostuu itiöiden pieni todennäköisyys laskeutua sopivalle lahopuulle. Lisäksi kääväkkäiden itiöiden laadun on todettu kärsivän pakkasesta ja etenkin UV-säteilystä (Norros ym. 2015), jolloin itiöiden pidemmälle levitessä näiden haitallisten ympäristötekijöiden vaikutukset saattavat olla suurempia. Metsien pirstoutumisella saattaa olla negatiivinen vaikutus myös kääväkkäiden geneettiseen monimuotoisuuteen ja sitä kautta itiöiden laatuun (Högberg ja Stenlid 1999, Franzén 2008).

Eräänä ongelmana kääväkkäiden leviämistä koskevissa tutkimuksissa on niissä käytetyt erilaiset mittakaavat ja niiden asettamat rajoitukset (Komonen ja Müller 2018). Kymmenien tai satojen kilometrien mittakaavan kattavat tutkimukset ovat hankalia toteuttaa ja vaativat yleensä geneettisiä menetelmiä. Lisäksi geneettisen levinneisyysaineiston ja kenttätyönä kääväkäsinventoinnin kautta saatu aineisto eroavat yleensä jonkin verran toisistaan (Komonen ja Müller 2018), ja ovat siten vain osittain vertailukelpoisia keskenään. Kääväkäsyhteisön rakennetta alueella on mahdollista selvittää myös ilmasta itiöitä keräämällä (Abrego ym. 2018), mutta itiöpilven rakenne ei välttämättä aina vastaa kääväkäsyhteisön rakennetta alueen metsissä (Komonen ja Müller 2018).

1.5 Tutkimuskysymykset ja -hypoteesit

Tämän tutkimuksen tarkoituksena oli selvittää kääväkäslajien kannanvaihteluita pirstoutuneessa metsämaisemassa. Tutkimuskysymykset ja -hypoteesit olivat:

1. Vaikuttaako metsälaikun elävän kuusen tilavuus kääväkkäiden asuttamien runkojen tiheyteen? Elävän kuusen tilavuudella kuvataan tutkimuksessa elinympäristön laatua. Mitä suurempi elävän kuusen tilavuus tutkimuskohteella on, sitä suurempaa on kohteen tuottavuus (Skovsgaard ja Vancaly 2008). Tällöin kohde sisältää todennäköisesti suuremman määrän kääväkkäiden resurssina käyttämää lahopuuta (Harmon ym. 1986, Sippola ym. 1998). Hyvälaatuisessa

elinympäristössä lajin yksilöiden kelpoisuus on parempi ja populaation kasvunopeus suurempi kuin huonolaatuisessa (Van Horne 1983). Täten voidaan olettaa, että kohteen elävän kuusen tilavuus korreloi positiivisesti kääväkkäiden asuttamien runkojen tiheyden kanssa.

2. Vaikuttaako metsälaikun pinta-ala kääväkkäiden asuttamien runkojen tiheyteen? Elinympäristön pinta-alan pienetessä eliöiden laji- ja yksilömäärät ovat yleensä pienempiä (Andrén 1994, Turner 1996, Henle ym. 2004). Lisäksi pienillä metsälaikuilla reunavaikutus on suuria laikkuja merkittävämpää, mikä saattaa vähentää kääväkkäiden tiheyttä (Junninen ja Komonen 2011). Täten voidaan olettaa, että metsälaikun pinta-ala korreloi positiivisesti kääväkkäiden asuttamien runkojen tiheyden kanssa.

3. Vaikuttaako metsälaikkua ympäröivän maiseman elävän kuusen tilavuus kääväkkäiden asuttamien runkojen tiheyteen? Fahrigin (2013) mukaan metsälaikun laji- ja yksilömäärä kasvavat, mikäli laikkua ympäröivän elinympäristön määrä lisääntyy. On todettu, että suuri osa kääväkkäiden itiöistä jää muutamien satojen metrien etäisyydelle itiöemästä (Möykkynen ym. 1997, Nordén ja Larsson 2000). Tällöin kääväkkäiden leviäminen pirstoutuneessa maisemassa voisi helpottua kääväkkäiden resurssin määrän kasvaessa metsälaikun ympärillä. Lisäksi metsälaikun ympäristön laadun on todettu korreloivan positiivisesti kääväkkäiden laji- ja yksilömäärän kanssa (Ruete ym. 2017). Täten voidaan olettaa, että tutkimuskohteiden ympäristön elävän kuusen tilavuus korreloi positiivisesti kääväkkäiden asuttamien runkojen tiheyden kanssa tutkimuskohteilla.

4. Onko kääväkkäiden asuttamien runkojen määrässä ja kääväkäslajien esiintyvyydessä tutkimuskohteilla tapahtunut muutoksia 20 vuodessa? Elinympäristön pirstoutuminen heikentää monien lajien elinympäristön laatua ja määrää (Berg 1997, Wettstein ja Schmid 1999, Öckinger ym. 2009). Useat kääväkäslajit reagoivat elinympäristön muutoksiin viiveellä, mikä saattaa aiheuttaa seuraavien vuosikymmenien kuluessa näkyviin tulevaa sukupuuttovelkaa (Komonen ym. 2000, Berglund ja Jonsson 2008, Junninen ja Komonen 2011). Täten

voidaan olettaa, että 20 vuoden aikana kääväkkäiden asuttamien runkojen määrä ja kääväkäslajien esiintyvyys kohteilla ovat vähentyneet.

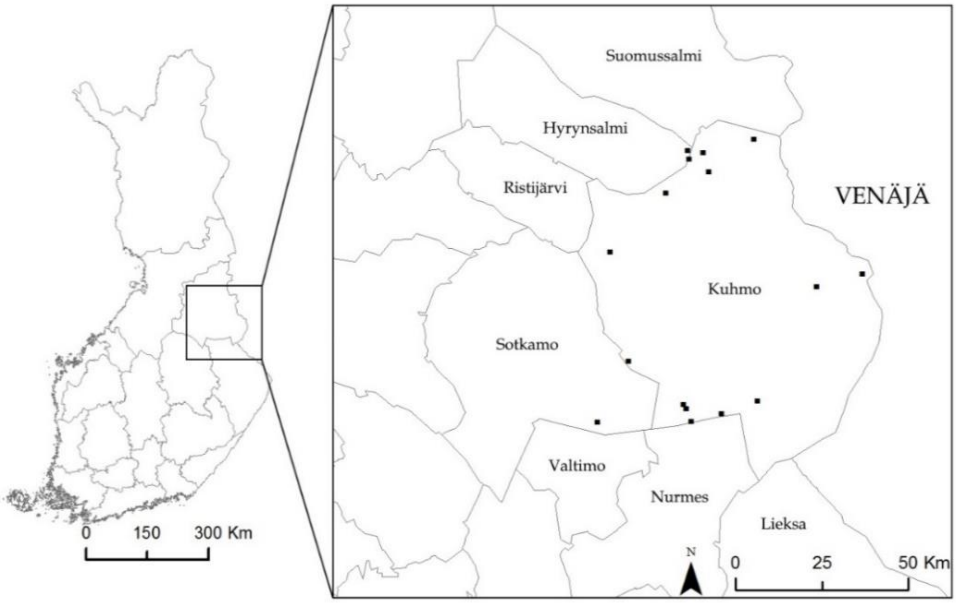
2 AINEISTO JA MENETELMÄT

2.1 Tutkimuskohteet

Tutkimuskohteet sijaitsivat Kainuun kaakkoisosassa noin 50 kilometrin säteellä Kuhmon keskustasta (Kuva 2). Kuhmon alueella on harjoitettu metsätaloutta 1600-luvulta lähtien, jolloin alueelle tehtiin ensimmäiset pysyvät asutukset (Rouvinen ym. 2002). Vielä 1900-luvulla tervanpoltto ja kaskiviljely olivat alueella tärkeitä elinkeinoja (Heikinheimo 1915), mutta vuosisadan puolivälissä suurimmassa osassa Suomea siirryttiin moderniin metsätalouteen tukkipuun arvon noustessa ja rakennusmateriaalin tuottamisen kasvaessa taloudellisesti tervanpolttoa kannattavammaksi (Heikkinen 2000). Poimintahakkuiden tilalle tulivat modernin metsätalouden myötä avohakkuut, mikä on johtanut Kuhmonkin metsäalueiden pirstoutumiseen. Syrjäisessä Kuhmossa on kuitenkin enemmän vanhoja metsiä verrattuna Etelä-Suomeen, ja metsätalouden myöhäisempi saapuminen alueelle näkyy hieman suurempana lahopuun määränä myös talousmetsissä (Heikkinen 2000).

Kuhmo sijaitsee keskiboreaalisella vyöhykkeellä ja lähellä Venäjän laajoja luonnontilaisia metsiä, mikä saattaa lisätä alueen lajiston monimuotoisuutta, kun lajit siirtyvät Venäjän puolella olevilta suurilta suojelualueilta Kuhmon alueelle (Lindén ym. 2000). Venäjän puolella sijaitsee suuri Kostamuksen luonnonpuisto, jota tukemaan on Suomessa perustettu viisi suojelualuetta Kuhmon ja Suomussalmen alueelta. Nämä suojelualueet yhdessä muodostavat Suomen ja Venäjän yhteisen Ystävyyden puiston suojelualueen, jonka tarkoituksena on suojella raja-alueen metsä- ja suoerämaita, järvi- ja harjuluontoa, metsäpeuran elinympäristöjä sekä lajien vapaata liikkumista maiden välillä (Metsähallitus 2009).

Valitsin tutkimuskohteiksi yhteensä 16 kuusivaltaista vanhan metsän laikkua (Taulukko 1). Tutkimuskohteet olivat isoista yhtenäisistä metsäalueista vähintään 100 metrin etäisyydellä ja olivat kooltaan 3,3–13,8 hehtaaria. Kohteiden keskimääräinen pinta-ala oli 7 hehtaaria ja pinta-alojen keskihajonta 2,8. Kuusten ikä oli keskimäärin 164 vuotta. Tutkimuskohteita ympäröi joko nuorempi talousmetsä (Liite 1) tai kolmella suosaarekekohteella suoalue. Kohteet valittiin alun perin vuonna 1997 tehtyihin kääpäkartoituksiin (Penttilä ym. 2006). Tällöin valittiin 18 kohdetta tutkimalla Metsähallituksen aineistoja ja etsimällä Kuhmon alueelta kuusivaltaisia eristyneitä metsälaikkuja. Kohteiden eristyneisyyden ikä ja etäisyys lähimpään metsäalueeseen tutkittiin ilmakuvista ja maastokäynneillä. Lisäksi varmistettiin, että kohteet olivat keskenään mahdollisimman tasaikäisiä ja -laatuisia. Tutkimuskohteet ovat valtion mailla olevia vanhoja talousmetsiä, joista suurin osa on jätetty ainakin toistaiseksi hoitamatta ja luonnontilaisiksi. Tästä syystä ne sisälsivät myös tavanomaisia talousmetsiä suuremman määrän lahopuuta (Liite 2). Kohteet eivät kuitenkaan ole suojeltuja ja jouduin jättämään avohakkuiden vuoksi pois kaksi alkuperäisistä vuonna 1997 perustetuista tutkimuskohteista. Lisäksi kohde 26 oli osittain avohakattu. Hakkuut kattoivat koko kohteesta vain noin kolmasosan, joten sisällytin kohteen tutkimukseen.



Kuva 2. Tutkimuskohteiden sijainnit.

Taulukko 1. Kohteiden tiedot (Penttilä ym. 2006). Elävän kuusen tilavuus on laskettu paikkatietoaineistosta (Luonnonvarakeskus 2015).

Kohteen nimi	Numero	Pinta-ala (ha)	Elävän kuusen tilavuus (m^3/ha)	Kuusten keski-ikä (vuotta)	Eristyneisyyden ikä (vuotta, vähintään)
Puntari	4	5,9	80,4	178	22
Lauvuskylä	9	5,5	140,2	168	22
Jonkeri	16	8,4	87,2	193	22
Vepsä	26	7,7	100,6	133	22
Kujanki	117	4,9	95,8	181	32
Näveri	121	4,1	90,1	144	35
Luhtavaara	142	13,8	85,6	164	32
Pitkävaara	144	9,6	67	159	32
Ypykkävaara	146	9,2	83,3	168	22
Iso-Matojärvi	150	4,3	101,7	178	35
Luvesuo	156	7,5	100,1	164	35
Pellinkangas	167	3,3	52,4	107	35
Kuivikkovaara	175	3,6	55,9	224	32
Elimyssalo	186	6,4	56	144	>100 (suosaareke)
Juortanansalo	192	6,2	74,2	155	>100 (suosaareke)
Tuli-Varpusuo	195	10,8	76,5	167	>100 (suosaareke)

2.2 Tutkimuslajit

Valitsin tutkimuslajeiksi yhteensä 8 kuusella elävää kääväkäslajia (Taulukko 2). Tutkimuslajeista pohjanrypykkä kuuluu orvakoihin ja muut tutkimuslajit ovat kääpiä. Valitsin tutkimuslajeiksi kuusella eläviä kääväkäslajeja, koska ne vaikuttavat reagoivan herkemmin metsien pirstoutumiseen mäntyä isäntäpuunaan käyttäviin lajeihin verrattuna (Penttilä ym. 2006, Stokland ja Larsson 2011). Rajoitin

tutkittavien lajien määrän kahdeksaan, jotta aineiston kerääminen onnistuisi pro gradu -tutkielman määräajassa. Tutkimuslajien kriteereinä olivat hyvät vanhan metsän indikaattoriarvot sekä helppo tunnistettavuus maastossa. Lajit indikoivat kuusivaltaisten metsien luonnontilaisuutta ja niitä pidetään vanhojen metsien tai aarniometsien lajeina, lukuun ottamatta kantokääpää, jota löytyy myös nuoremmista talousmetsistä (Kotiranta ja Niemelä 1993). Kantokääpä voi käyttää resurssinaan lahopuun lisäksi myös elävää puuta ja on esiintyvyydeltään yleisempi muihin tutkimuslajeihin verrattuna. Kantokäävän sisällytin tutkimukseen kontrollilajina.

Taulukko 2. Tutkimuslajien tiedot (Niemelä 2016). IUCN-uhanalaisuusluokitus Rassin ym. (2010) mukaan.

Tutkimuslaji	Tieteellinen nimi	IUCN-luokitus	Ekologia
Pursukääpä	*Amylocystis lapponica*	NT	Yksivuotinen ruskolahottaja
Rusokantokääpä	*Fomitopsis rosea*	NT	Monivuotinen ruskolahottaja
Ruostekääpä	*Phellinus ferrugineofuscus*	LC	Monivuotinen valkolahottaja
Riukukääpä	*Phellinus viticola*	LC	Monivuotinen valkolahottaja
Punahäivekääpä	*Leptoporus mollis*	LC	Yksivuotinen ruskolahottaja
Pohjanrypykkä	*Phlebia centrifuga*	NT	Yksivuotinen valkolahottaja
Aarnikääpä	*Phellinus nigrolimitatus*	LC	Monivuotinen valkolahottaja
Kantokääpä	*Fomitopsis pinicola*	LC	Monivuotinen ruskolahottaja

2.3 Aineiston keruu

Keräsin aineiston 4.10.2017–12.11.2017. Keskellä jaksoa jouduin keskeyttämään maastotyöt 10 päiväksi lumipeitteen vuoksi. Kävin tutkimuskohteet järjestelmällisesti kokonaisuudessaan läpi ja tein inventaarion jokaisesta maassa

makaavasta rinnan korkeudelta yli 10 cm läpimittaisesta kuusesta tutkimukseen valittujen lajien osalta. Jätin aineistosta pois rungot, jotka olivat täysin sammalen peitossa. Kunkin tutkimuslajin osalta laskin asuttujen runkojen kokonaismäärän kohteilla. Pääosin määritin lajit maastossa, mutta epäselvissä tapauksissa otin valokuvan ja näytteen mikroskooppista tarkastelua varten. Kunkin kohteen läpikäymiseen kului aikaa lahopuun määrästä ja kohteen koosta riippuen 4–10 tuntia.

Vuonna 1997 kohteilta kartoitettiin kaikki kääpälajit ja niin ikään laskettiin kunkin lajin asuttamien runkojen lukumäärät (Penttilä ym. 2006). Kunkin kohteen inventoimiseen käytetty aika oli suhteellinen kohteen lahopuun määrän kanssa, ja aikaa kohteiden läpikäymiseen meni tällöin lahopuun määrästä riippuen 2–14 tuntia. Vuonna 1997 runsaimpien lajien kohdalla laskeminen lopetettiin 30 asutun rungon jälkeen ja runsaus arvioitiin suhteuttamalla 30 asutun rungon löytämiseen kulunut aika ja koko kohteen inventoimiseen käytetty aika.

Tässä tutkimuksessa tarkastelin metsälaikkujen ja niiden ympäristön ominaisuuksia käyttämällä Luonnonvarakeskuksen tuottamaa paikkatietoaineistoa (Luonnonvarakeskus 2015). Aineisto oli peräisin vuonna 2015 tehdystä monilähteisestä valtakunnan metsien inventoinnista. Käytin rasterimuotoista elävän kuusen tilavuus (m^3/ha) -aineistoa, jonka tarkkuus oli 20 x 20 m. Paikkatietoaineiston tarkastelemiseen käytin ArcMap 10.5 -ohjelmistoa (ESRI®ArcMAP™ 10.5.0). Tutkimuskohteiden ympäristön tarkastelemiseksi määritin tutkimuskohteille niiden koordinaattikeskipisteistä ympyrän muotoiset puskurivyöhykkeet, joiden säteet olivat 1 ja 2 kilometriä. Puskurivyöhyke ei sisältänyt itse kohdetta, koska tällöin tutkimuskohteen ominaisuudet olisivat sisältyneet analyyseihin useaan kertaan. Määritin puskurivyöhykkeiden säteet aikaisempien tutkimusten perusteella kääväkkäiden leviämiskyvyn mukaan (Möykkynen ym. 1997, Nordén ja Larsson 2000, Galante ym. 2011, Peay ja Bruns 2014) maksimietäisyydelle niin, että puskurivyöhyke pysyisi Suomen valtion rajojen sisäpuolella. Määritin tutkimuskohteille myös viiden kilometrin

puskurivyöhykkeet, mutta yhdellä kohteista vyöhyke ulottui Venäjän puolelle. Venäjältä ei ollut saatavilla vastaavaa paikkatietoaineistoa elävän kuusen tilavuudesta, joten jätin viiden kilometrin puskurivyöhykkeet analyyseistä pois.

2.4 Tilastollinen testaus

Selitin tutkimuskohteiden kääväkkäiden runsautta yleistetyllä lineaarisella mallilla. Analyyseissä käytin IBM SPSS Statistics 20.0 -ohjelmaa. Vastemuuttujana käytin aikaisempien tutkimusten tapaan kääväkkäiden asuttamien runkojen lukumäärää (Penttilä ym. 2004, 2006, Nordén ym. 2013) ja runkojen tiheyttä (runkojen lukumäärä hehtaarilla). Yhdellä kääväkäslajin asuttamalla rungolla kuvasin tutkimuksessa yhtä kääväkäsyksilöä, koska saman lajin eri yksilöiden erotteleminen toisistaan rungolla olevia itiöemiä havainnoimalla on hankalaa. Tein vastemuuttujalle luonnollisen logaritmimuunnoksen, minkä jälkeen muuttujan jäännökset noudattivat normaalijakaumaa. Käytin taustamuuttujina kohteiden pinta-alaa, sekä elävän kuusen keskimääräistä tilavuutta metsälaikuilla ja laikkuja ympäröivillä puskurivyöhykkeillä (Taulukko 3).

Taulukko 3. Taustamuuttujien tunnukset ja niiden selitteet.

Muuttujan tunniste	Selitys	Yksikkö
pinta-ala	Kohteen pinta-ala	ha
kohde_V	Tutkimuskohteen elävän kuusen keskimääräinen tilavuus	m^3/ha
1km_V	Elävän kuusen keskimääräinen tilavuus tutkimuskohteen ympärille piirretyn 1 kilometrin puskurivyöhykkeen sisällä.	m^3/ha
2km_V	Elävän kuusen keskimääräinen tilavuus tutkimuskohteen ympärille piirretyn 2 kilometrin puskurivyöhykkeen sisällä.	m^3/ha

Asuttujen runkojen tiheyttä parhaiten selittävän mallin löytämiseksi sovitin malliin aluksi kaikki taustamuuttujat, ja poistin ne yksi kerrallaan suurimmasta taustamuuttujan P-arvosta lähtien. Vertailin lajikohtaisesti malleja toisiinsa käyttämällä korjattua Akaiken informaatiokriteeriä (AICc), joka soveltuu mallien vertailuun pienellä otoskoolla (Burnham ja Anderson 2002).

Taustamuuttujista sekä tutkimuskohteen ja yhden kilometrin puskurivyöhykkeen elävän kuusen tilavuudet että yhden ja kahden kilometrin puskurivyöhykkeiden elävän kuusen tilavuudet korreloivat keskenään (Taulukko 4). Yhden ja kahden kilometrin puskurivyöhykkeiden elävän kuusen tilavuuksien korrelointi keskenään oli odotettavaa, koska yhden kilometrin puskurivyöhyke sisältyi kahden kilometrin vyöhykkeeseen. Sen sijaan metsälaikun elävän kuusen tilavuus korreloi yhden kilometrin puskurivyöhykkeen elävän kuusen tilavuuden kanssa, vaikka laikku ei sisältynyt puskurivyöhykkeeseen. Tähän saattoi vaikuttaa paikkatietoaineiston tarkkuuden ongelmat pienellä mittakaavalla, jolloin metsälaikun välitön ympäristö saattaa korreloida laikun kuusen tilavuuden kanssa. Lisäksi tutkimuksen suosaarekkeilla olevien kohteiden (kohteet 186, 192 ja 195) elävän kuusen tilavuus oli keskimääräistä pienempää (Taulukko 1). Suosaarekkeiden ympärillä yhden kilometrin puskurivyöhykkeellä oli odotettavasti keskimääräistä vähemmän elävää kuusta, jolloin etenkin näillä kolmella kohteella korrelaatio oli vahvaa. Taustamuuttujien korrelaatioiden vuoksi jätin yhden kilometrin puskurivyöhykkeet pois analyyseistä.

Selvitin vuosien 1997 ja 2017 välillä tapahtunutta muutosta tutkimuslajien asuttamien runkojen määrässä ei-parametrisellä Wilcoxonin merkittyjen sijalukujen testillä. Testi soveltuu parittaisen t-testin sijaan muuttujille, jotka eivät noudata normaalijakaumaa (Wilcoxon 1945). Tutkimuksessa selvitin myös vuosien 1997 ja 2017 välillä tapahtuneita muutoksia lajien esiintyvyyksissä metsälaikuilla. Tähän tarkoitukseen muutin aineiston dikotomiseksi esiintyvyysaineistoksi, ja tein laji- ja kohdekohtaisesti dikotomiseen aineistoon soveltuvan McNemar-testin (McDonald 2009). Esiintyvyyden muutosten tarkastelussa mahdollisia tapahtumia 20 vuoden

ajanjaksolla olivat kohdekohtaisesti paikallinen sukupuutto, kolonisaatio tai ”ei muutosta”.

Taulukko 4. Taustamuuttujien väliset Pearsonin korrelaatiokertoimet.
Tilastollisesti merkitsevät korrelaatiot ovat lihavoitu.

	pinta-ala	kohde_V	1km_V	2km_V
pinta-ala	1	0,029	0,191	0,107
kohde_V		1	**0,573**	0,328
1km_V			1	**0,841**
2km_V				1

3 TULOKSET

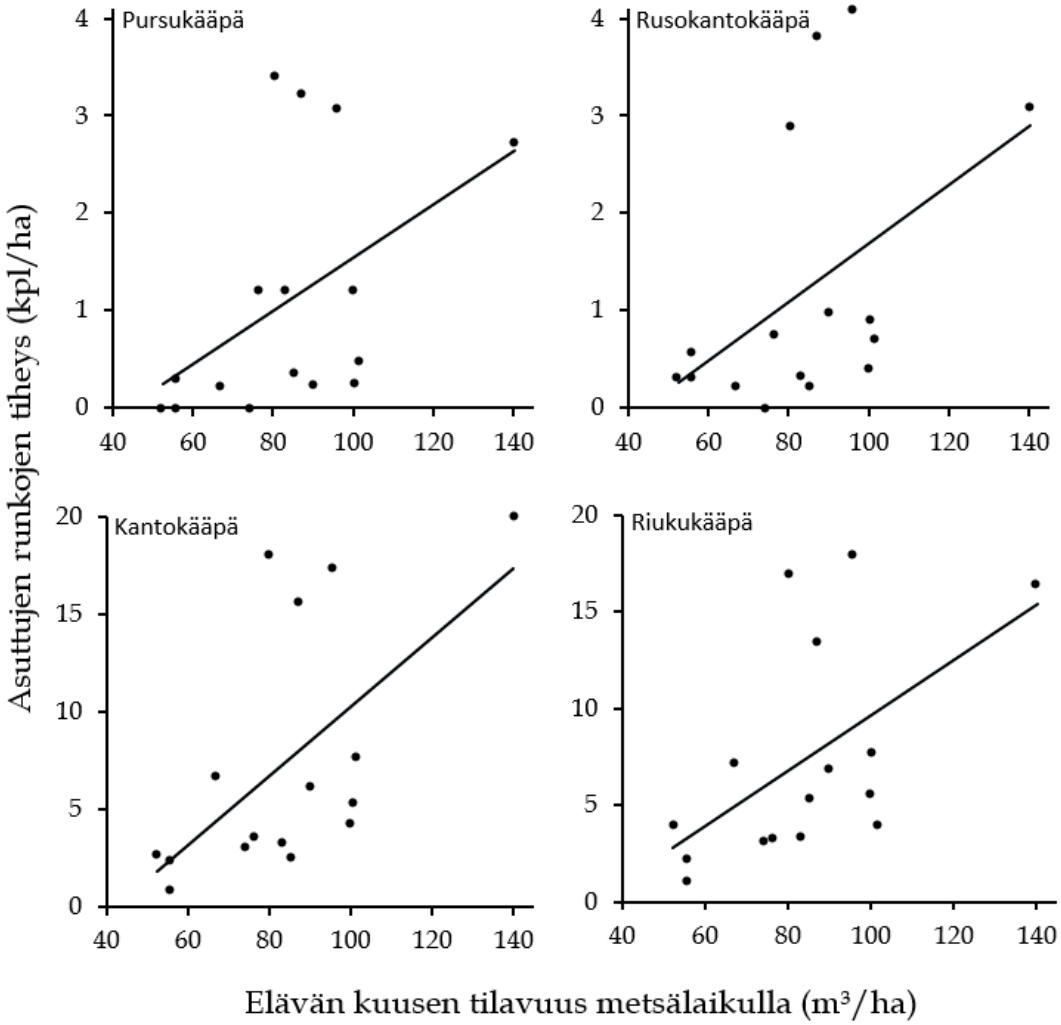
Havaitsin yhteensä 2145 tutkimuslajien asuttamaa kuusen runkoa (keskiarvo: 134, keskihajonta: 27,4) (Liite 3). Runsain kääväkäslaji oli riukukääpä, jota löytyi yhteensä 792 rungolta (Taulukko 5). Vähälukuisin laji oli punahäivekääpä, jonka havaitsin ainoastaan 13 rungolta. Kaikki 8 tutkimuslajia löysin yhteensä kuudelta kohteelta (kohteet 4, 9, 16, 144, 117, 195). Kohteet 186 ja 167 olivat vähälajisimmat ja ne sisälsivät ainoastaan puolet tutkimuslajeista.

Taulukko 5. Tutkimuslajien asuttamien puunrunkojen lukumäärät kohteilla.

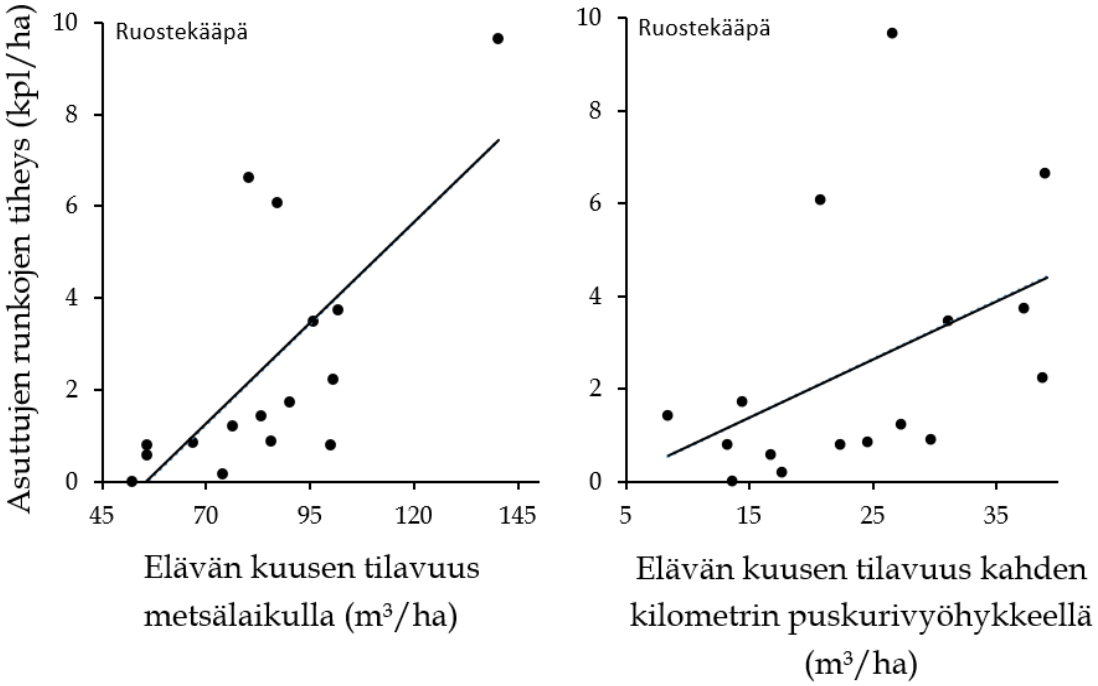
Laji	Keskiarvo	Keskihajonta	Minimi	Maksimi	Yhteensä
Pursukääpä	7,7	8,3	0	27	123
Rusokantokääpä	7,8	9,0	0	32	124
Ruostekääpä	16,3	16,7	0	53	260
Kantokääpä	48,6	39,0	3	131	777
Riukukääpä	49,5	35,2	7	113	792
Punahäivekääpä	0,8	1,0	0	4	13
Aarnikääpä	1,9	3,0	0	12	31
Pohjanrypykkä	1,6	3,3	0	12	25

3.1 Vuoden 2017 aineisto

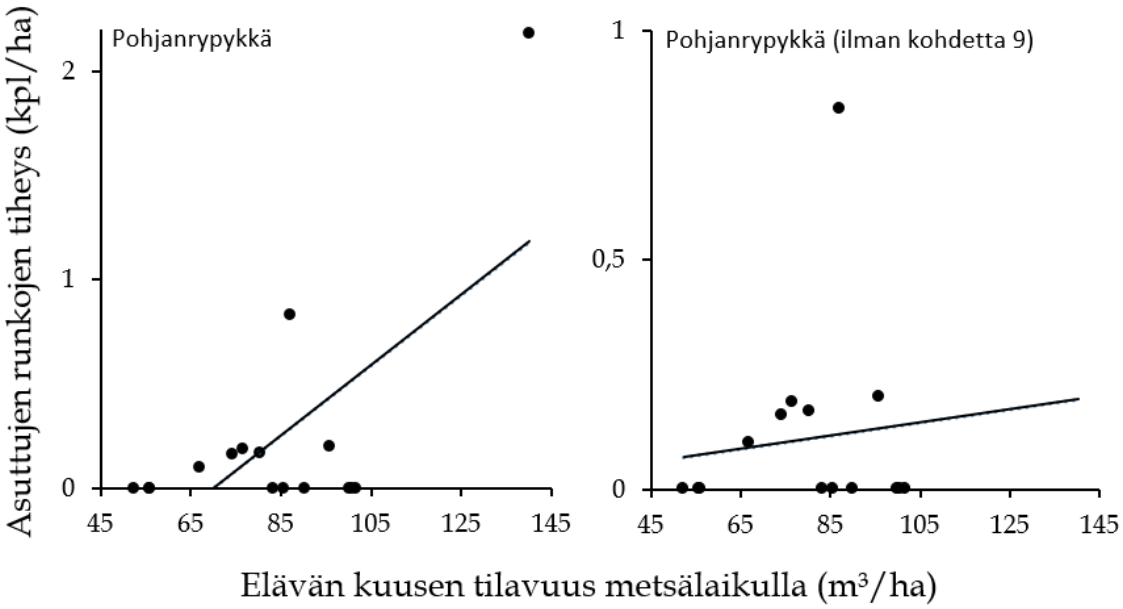
Selitin kääväkkäiden asuttamien puunrunkojen tiheyttä metsälaikun pinta-alalla sekä metsälaikun ja kahden kilometrin puskurivyöhykkeen elävän kuusen keskimääräisellä tilavuudella käyttämällä yleistettyä lineaarista mallia. Elävän kuusen tilavuus selitti lajien runsautta parhaiten (Taulukko 6). Elävän kuusen tilavuus vaikutti positiivisesti pursukäävän, rusokantokäävän, kantokäävän ja riukukäävän asuttamien runkojen tiheyteen metsälaikuilla (Kuva 3). Ruostekäävän asuttamien runkojen tiheyteen vaikutti positiivisesti sekä metsälaikun että kahden kilometrin puskurivyöhykkeen elävän kuusen tilavuus (Kuva 4). Metsälaikun elävän kuusen tilavuus vaikutti positiivisesti myös pohjanrypykän asuttamien runkojen tiheyteen (Kuva 5). Pohjanrypykän kohdalla aineistossa vaikutti olevan poikkeava havainto, jonka poistamalla malli ei säilynyt tilastollisesti merkitsevänä (Taulukko 6).



Kuva 3. Metsälaikun elävän kuusen tilavuuden suhde pursukäävän, rusokantokäävän, kantokäävän ja riukukäävän asuttamien runkojen tiheyteen.



Kuva 4. Metsälaikun ja kahden kilometrin puskurivyöhykkeen elävän kuusen tilavuuksien suhde ruostekäävän asuttamien runkojen tiheyteen.



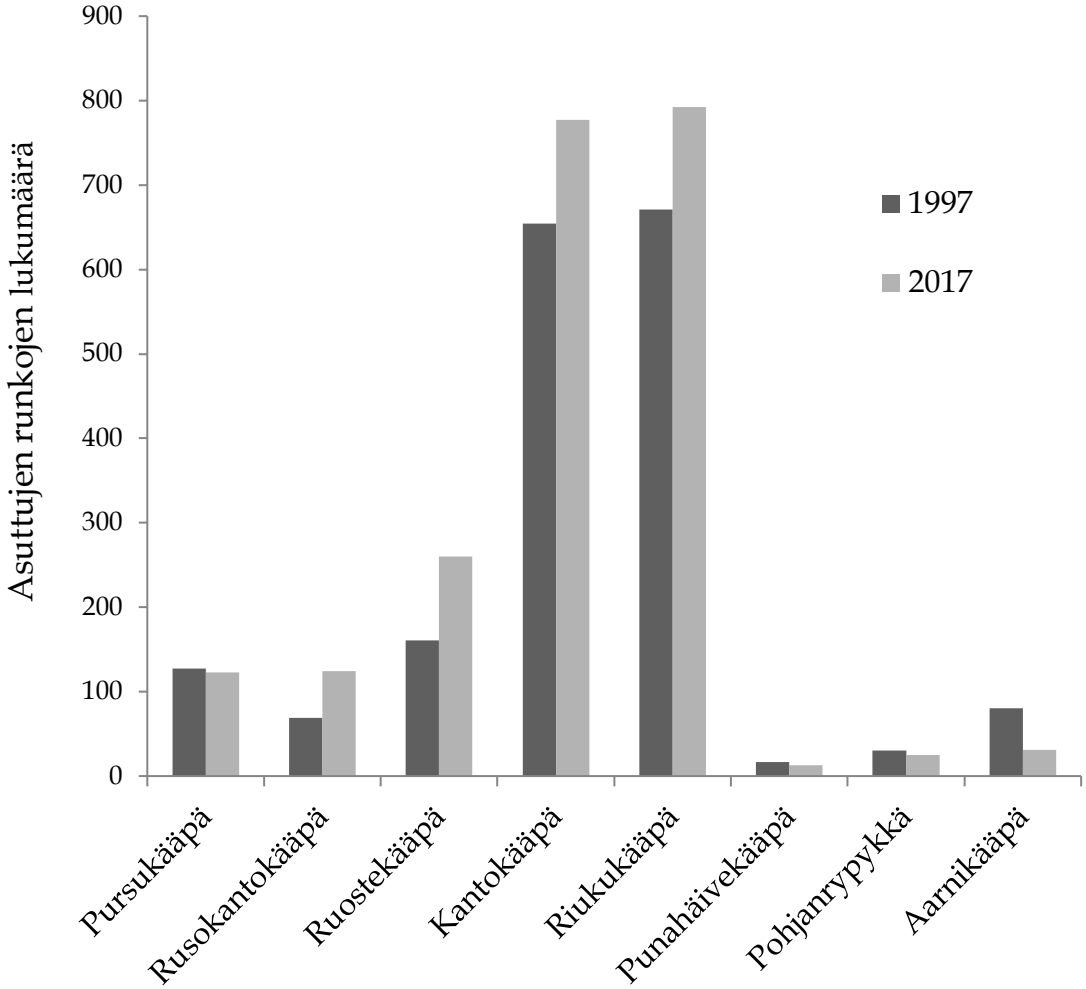
Kuva 5. Metsälaikun elävän kuusen tilavuuden suhde pohjanrypykän asuttamien runkojen tiheyteen.

Taulukko 6. Tutkimuslajien asuttamien puunrunkojen tiheyttä selittävät mallit.

Laji	Df	χ^2	AICc	P	Mallin selittävät muuttujat
Pursukääpä	1	5,367	1,146	0,021	kohde_V
Rusokantokääpä	1	4,901	0,818	0,027	kohde_V
Ruostekääpä	2	15,22	2,242	0,0005	kohde_V, 2km_V
Kantokääpä	1	8,713	6,669	0,003	kohde_V
Riukukääpä	1	7,658	4,313	0,006	kohde_V
Punahäivekääpä	1	1,949	-48,073	0,163	2km_V
Pohjanrypykkä	1	7,993	-19,927	0,005	kohde_V
Pohjanrypykkä (ilman kohdetta 9)	1	0,170	-30,267	0,680	kohde_V
Aarnikääpä	1	1,023	-19,283	0,312	kohde_V

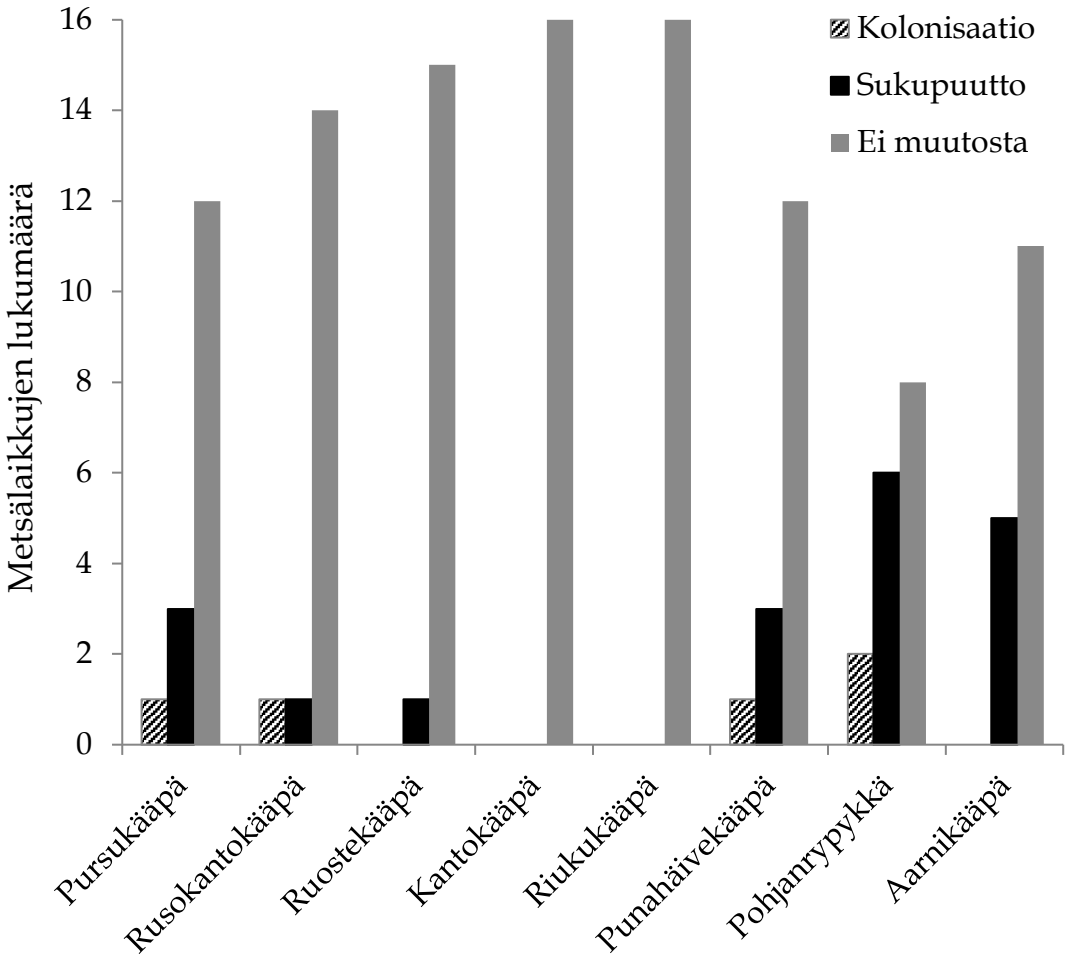
3.2 Muutos vuosien 1997 ja 2017 välillä

Selvitin tutkimuslajien runsauden muutosta vuosien 1997 ja 2017 välillä Wilcoxonin merkittyjen sijalukujen testillä (Kuva 6). Lajikohtaisissa asuttujen runkojen lukumäärän analyyseissä ruostekäävän lukumäärä oli kasvanut (Wilcoxonin merkittyjen sijalukujen testi: n=16, P=0,009) ja aarnikäävän lukumäärä vähentynyt (Wilcoxonin merkittyjen sijalukujen testi: n=16, P=0,011). Muiden lajien osalta tilastollisesti merkitseviä eroja ei löytynyt.



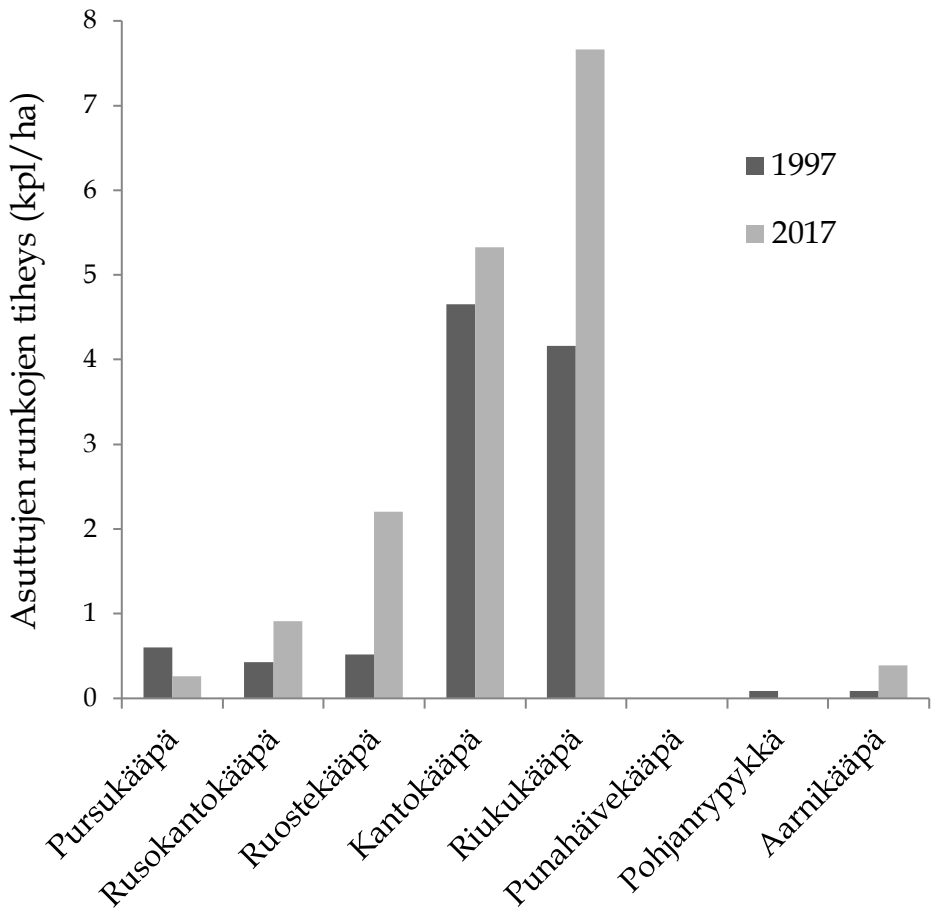
Kuva 6. Vuosien 1997 ja 2017 aineistojen lajikohtaiset asuttujen runkojen lukumäärät.

Vuosien 1997 ja 2017 välillä oli tapahtunut yhteensä 19 paikallista sukupuuttoa ja 5 kolonisaatiota (Kuva 7). Lajikohtaisissa analyyseissä tilastollisesti merkitseviä eroja lajien esiintyvyyksissä ei löytynyt (McNemar-testi, n=16, P≥0,063). Suuntaa antavasti aarnikäävän esiintyvyys kohteilla oli vähentynyt (McNemar-testi, n=16, P=0,063).



Kuva 7. Lajikohtaiset esiintyvyyden muutokset metsälaikuilla vuosien 1997 ja 2017 välillä.

Kohteella 26 oli tehty hakkuita noin 4 hehtaarin kokoisella alueella vuonna 1997 perustetuttuun tutkimusalueeseen, mikä kattoi noin kolmasosan koko metsälaikusta. Vuoteen 1997 verrattuna pienemmästä pinta-alasta huolimatta löysin tutkimuslajien asuttamia runkoja enemmän hehtaaria kohden viidellä tutkimuslajilla (Kuva 8). Kahden tutkimuslajin kohdalla asuttujen runkojen tiheys oli vähentynyt vuoteen 1997 verrattuna, ja yhtä tutkimuslajia ei löytynyt kohteelta kumpanakaan vuotena.



Kuva 8. Kohteen 26 lajikohtaiset asuttujen runkojen tiheydet vuosina 1997 ja 2017.

4 TULOSTEN TARKASTELU

Tässä tutkimuksessa selvitin kääväkkäiden kannanvaihteluita pirstoutuneessa metsämaisemassa. Tutkimuskohteiden elävän kuusen tilavuudella oli positiivinen korrelaatio asuttujen runkojen tiheyden kanssa viidellä tutkimuslajilla. Tutkimuskohteen pinta-ala ei selittänyt kääväkkäiden asuttamien runkojen tiheyttä millään lajilla. Tutkimuskohteita ympäröivän maiseman elävän kuusen tilavuus kahden kilometrin puskurivyöhykkeellä paransi hieman ruostekäävän tiheyttä selittävää mallia. Vuosien 1997 ja 2017 välillä ruostekäävän asuttamien runkojen määrä oli lisääntynyt ja aarnikäävän asuttamien runkojen määrä vähentynyt. 20

vuoden aikana kohteilla oli tapahtunut tutkimuslajien osalta yhteensä 5 kolonisaatiota ja 19 paikallista sukupuuttoa, mutta tilastollisesti merkitsevää eroa lajien esiintyvyydessä ei löytynyt.

4.1 Metsälaikun laatu

Parhaiten kääväkkäiden asuttamien puunrunkojen tiheyttä selitti tutkimuskohteen elävän kuusen keskimääräinen tilavuus. Tulos on yhdenmukainen aiempien tutkimusten kanssa ja yhtyy alussa asetettuun tutkimushypoteesiin. Korkean elävän puuston tilavuuden on todettu olevan seurausta metsän suuresta tuottavuudesta (Harmon ym. 1986, Sippola ym. 1998). Tutkimuskohteilla ei ollut harjoitettu metsätaloutta, joten korkea tuottavuus on todennäköisesti johtanut suureen lahopuun määrään (Gjerde ym. 2005, Hämäläinen ym. 2018). Tällöin tutkimuskohteet, joilla on korkea elävän kuusen tilavuus, ovat kääväkkäille hyvälaatuisia elinympäristöjä ja suuri elävän kuusen tilavuus selittää kääväkkäiden runsautta saatavilla olevan resurssin kautta. Tutkimuslajeista ainoana kantokääpä pystyy käyttämään resurssinaan lahopuun lisäksi eläviä puita (Niemelä 2016), jolloin kantokäävän tapauksessa elävän puuston tilavuus kuvaa lajin resurssin määrää myös suoraan, eikä ainoastaan elävästä kuusesta lopulta muodostuvan lahopuun runsauden kautta. Tulokset yhtyvät aiempiin tutkimuksiin, joissa resurssin määrän on todettu olevan lahopuusta riippuvaisille lajeille tärkeää (Edman ym. 2004b, Lonsdale ym. 2008, Berglund ym. 2011, Ylisirniö ym. 2016) ja metsälaikun laadun on todettu vaikuttavan positiivisesti lajien yksilömääriin (Berglund ja Jonsson 2003). Lisäksi Gjerde ym. (2005) tutkivat ainoastaan metsälaikun tuottavuuden suhdetta kääpien laji- ja yksilömäärään ja löysivät positiivisen korrelaation. Tällöinkin kyseessä on todennäköisesti ollut korkean elävän puun määrän johtaminen myös suureksi lahopuun määräksi. Myös Hämäläinen ym. (2018) totesivat metsän korkean tuottavuuden johtavan korkeaan lahopuun määrään, jolloin myös lahopuusta riippuvaisten kovakuoriaisten laji- ja yksilömäärät kasvoivat.

Vähiten lajeja havaitsin kohteilta 186 ja 167. Kohde 186 on suosaareke, joka on ollut satoja vuosia eristynyt ympäröivistä metsäalueista (Penttilä ym. 2006). Kohteen keskimääräinen elävän kuusen tilavuus oli aineistossa kolmanneksi pienin (Taulukko 1). Kohde 167 on talousmetsän keskellä kulkeva kapea puronvarsimetsä, jonka keskimääräinen elävän kuusen tilavuus oli aineistossa kaikkein pienin. Molemmilta kohteilta löysin vain puolet tutkimuslajeista. Tulokset näiltä kahdelta vähälajiselta kohteelta viittaavat siihen, että pieni elävän kuusen tilavuus johtaa pienemmän kääväkkäiden yksilömäärän lisäksi pienempään lajimäärään. Tulokset ovat kuitenkin pienen aineiston ja tutkimuslajien vähäisen määrän vuoksi suuntaa-antavia.

4.2 Metsälaikun pinta-ala

Useiden metsälajien on todettu kärsivän elinympäristön pirstoutumisesta, mikä johtaa myös elinympäristön pinta-alan pienenemiseen (Kouki ym. 2010). Samaa on todettu myös kääpiä koskevissa tutkimuksissa (Penttilä ym. 2006, Nordén 2013). Tässä tutkimuksessa kohteen pinta-ala ei selittänyt kääväkkäiden asuttamien runkojen tiheyttä metsälaikuilla, ollen ristiriidassa tutkimuksen alussa asetetun hypoteesin ja joidenkin aiempien tutkimusten kanssa (Junninen ja Komonen 2011). Tämä voi olla seurausta siitä, että lahopuusta riippuvaisten kääväkäslajien elinympäristöksi voidaan ajatella yksittäinen puunrunko ja sen lähietäisyydellä olevat rungot, eikä välttämättä kokonaista metsälaikkua. Kääväkäslajeille saattaa riittää se, että metsälaikulla on suuri tuottavuus. Luonnontilaisessa metsässä suuri tuottavuus johtaa hyvään lahopuun jatkumoon (Harmon ym. 1986, Sippola ym. 1998) ja tuottaa kääväkkäille jatkuvasti uutta resurssia. Junninen ja Komonen (2011) totesivat vanhojen metsien laikkujen kääpien laji- ja yksilömäärän kasvavan metsälaikun pinta-alan kasvaessa, ja tasoittuvan noin 20 hehtaarin kohdalla, jolloin tulokset ovat ristiriidassa tämän tutkimuksen kanssa. Lisäksi he arvelivat, että pienillä metsälaikuilla reunavaikutus saattaa vähentää kääpien tiheyttä. Junninen ja Komonen (2011) totesivat kuitenkin lisäksi, että kääpien laji- ja yksilömäärää

selittää parhaiten lahopuun määrä metsälaikulla, mihin tämänkin tutkimuksen tulokset viittaavat. Pinta-alaltaan suurten metsälaikkujen on todettu sisältävän enemmän harvinaisia kasvi- ja sienilajeja, mutta Berglund ja Jonsson (2003) totesivat myös pinta-alaltaan pienten mutta laadultaan hyvien metsälaikkujen sisältävän yliedustetun määrän harvinaisia vanhojen metsien lajeja. Myös Sippolan ym. (2005) mukaan vanhojen metsien kääväkkäitä löytyy pieniltäkin metsälaikuilta, mikäli niissä on riittävästi lahopuuta. Resurssin tärkeyden korostuessa kääväkkäillä (Lonsdale ym. 2008, Berglund ym. 2011), metsälaikun pinta-ala saattaa jäädä vähemmän tärkeäksi tekijäksi kääväkkäiden yksilömäärän vaihtelussa. Tässä tutkimuksessa käytetty aineisto oli kuitenkin suhteellisen pieni (n=16), mikä voi osaltaan selittää sitä, miksi metsälaikun pinta-ala ei vaikuttanut kääväkkäiden asuttamien runkojen tiheyteen. Lisäksi kohteiden kokojen vaihteluväli oli vain 3,3–13,8 hehtaaria, keskiarvo 7 hehtaaria ja keskihajonta 2,8. Pieni vaihteluväli ja pieni keskihajonta kohteiden koon välillä suhteessa tutkimuksen pieneen aineistokokoon saattaa tehdä pinta-alan vaihtelusta liian pientä, jotta sillä voitaisiin selittää kääväkkäiden yksilömäärän vaihtelua.

4.3 Metsälaikun ympäristö

Kääväkkäät ovat riippuvaisia lahopuuresurssista, jolloin tutkimuskohteen ympäristön resurssin määrän kasvu voisi lisätä lajien yksilömäärää myös tutkimuskohteella. Maisematasolla resurssin lisääntyminen viittaa suurempaan elinympäristön määrään, jolloin eliöiden laji- ja yksilömäärät ovat yleensä suurempia (Fahrig 2013). Metsälaikun ympäristön resurssin määrän on todettu vaikuttavan positiivisesti myös kääväkkäiden laji- ja yksilömääriin (Ruete ym. 2017). Joidenkin tutkimusten mukaan kääväkkäiden itiöistä suurin osa jää itiöemän läheisyyteen (Galante ym. 2011), mikä saattaa vaikeuttaa niiden leviämistä pirstoutuneessa maisemassa (Parrent ym. 2004). Resurssin lisääntyminen maisematasolla saattaisi täten helpottaa kääväkkäiden leviämistä pirstoutuneessa metsämaisemassa. Tutkimuskohteille piirretyn kahden kilometrin

puskurivyöhykkeen sisältämän elävän kuusen tilavuus paransi kääväkkäiden tiheyttä selittävää mallia ainoastaan ruostekäävällä. Parannus oli suhteellisen pieni, ollen jokseenkin ristiriidassa tutkimushypoteesin kanssa. Tulokset saattavat olla seurausta siitä, että kahden kilometrin puskurivyöhyke ei riitä vielä sisällyttämään riittävästi vaihtelua elävän kuusen tilavuudessa maisematasolla, jotta se selittäisi kääväkkäiden yksilömäärän vaihtelua tutkimuskohteilla. Kahden kilometrin puskurivyöhykkeen sisältämän resurssin määrällä ei myöskään ole välttämättä niin suurta merkitystä kääväkkäille, joiden itiöt saattavat levitä kymmenien kilometrien etäisyyksille itiöemästä (Abrego ym. 2018). Pirstoutuneessa metsämaisemassa saatetaan tarvita suurempia etäisyyksiä kattamaan tarvittava määrä metsäalueita, jotta maisematason resurssin määrällä olisi vaikutusta paikallisten metsälaikkujen kääväkkäiden yksilömääriin (Nordén ym. 2018). Esimerkiksi aarnikäävän on todettu geneettisten aineistojen perusteella muodostavan koko Fennoskandian alueella panmiktisen populaation, jonka yksilöt voivat lisääntyä keskenään (Kauserud ja Schumacher 2002). Nordén ym. (2018) totesivat kääväkkäille tärkeiden kytkeytyneisyysetäisyyksien olevan kymmeniä kilometrejä ja kytkeytyneisyyden tärkeyden korostuessa ainoastaan, mikäli kääväkäslajeille on paikallisesti riittävästi resursseja. Edman ym. (2004a) tutkivat vanhojen metsien kääpälajeja ottamalla itiönäytteitä metsistä ja tarkastelemalla näytepaikan ympäristön vaikutusta itiöiden määrään. He totesivat, että kolmen kilometrin säteellä olevan vanhan metsän määrä korreloi itiöiden määrän kanssa vahvemmin kuin yhden ja kahden kilometrin säteillä. Tällöin tutkimuskohdetta ympäröivän elävän kuusen tilavuus tulisi todennäköisesti laskea suuremmalla alueella kuin tässä tutkimuksessa käytetyllä kahden kilometrin puskurivyöhykkeellä; mieluiten kymmenien kilometrien säteillä. Suurempi puskurivyöhyke sisältäisi mahdollisesti riittävän määrän vaihtelua elävän kuusen tilavuudessa, jolloin se saattaisi selittää kääväkkäiden runsautta paremmin. Tässä tutkimuksessa kohteita ympäröivien puskurivyöhykkeiden kokoa ei voitu kasvattaa, koska monet vyöhykkeet ulottuisivat tällöin Venäjän puolelle, eikä Venäjältä ole saatavilla paikkatietoaineistoa elävän kuusen tilavuudesta. Venäjälläkin ollaan mahdollisesti

siirtymässä tekemään vastaavaa kansallista paikkatietoaineistoa, jonka odotetaan valmistuvan viimeistään vuonna 2020 (Luonnonvarakeskus 2010). Tällöin voitaisiin tehdä vastaavat maisematason analyysit suuremmilla puskurivyöhykkeillä samoilla tutkimuskohteilla ja aineistolla saaden lisätietoa maisematason resurssin ja elinympäristön määrän vaikutuksista tutkimuskohteiden kääväkkäiden laji- ja yksilömääriin.

4.4 Muutos vuosien 1997 ja 2017 välillä

4.4.1 Muutos kääväkkäiden yksilömäärässä

Metsien pirstoutumisen on ennustettu johtavan eliöiden sukupuuttovelkaan, joka näkyy vasta vuosikymmenien kuluttua elinympäristön laadun heikkenemisajankohdasta (Krauss ym. 2010, Junninen ja Komonen 2011). Tutkimuskohteilla 20 vuoden aikana ainoastaan aarnikäävän asuttamien runkojen määrä oli vähentynyt. Vastoin odotuksia, ruostekäävän asuttamien runkojen määrä oli lisääntynyt. Muiden lajien osalta tilastollisesti merkitsevää muutosta ei ollut tapahtunut, jolloin tulokset ovat jokseenkin ristiriidassa tutkimuksen alussa asetetun hypoteesin kanssa. Ruostekääpä on vanhojen metsien laji, jota esiintyy muutaman vuoden kaatuneena olleissa suurissa kuusenrungoissa myös vanhenemaan jätetyissä talousmetsissä (Niemelä 2016). Ruostekääpä on resurssivaatimuksiltaan melko laaja-alainen suhteessa muihin tutkimuslajeihin, mikä saattaa selittää sen yksilömäärän kasvua luonnontilaan jätetyillä metsälaikuilla, joissa tuoretta lahopuuta on lajille riittävästi. Ruostekäävän uhanalaisuusluokka muuttui Suomessa vuodesta 2000 silmälläpidettävästä vuoteen 2010 elinvoimaiseksi (Kotiranta ym. 2010). Muutoksen syynä on ollut lajin runsastuminen, mihin tämänkin tutkimuksen tulokset viittaavat. Aarnikääpä on vanhojen metsien laji, jonka on todettu viihtyvän yleensä vain suurilla yli 40 cm läpimittaisilla ja pitkälle lahonneilla kuusenrungoilla (Stokland ja Kauserud 2004, Niemelä 2016). Öckingerin ym. (2010) mukaan resurssienkäytöltään kapea-alaiset lajit kärsivät pirstoutumisesta eniten, mikä saattaa selittää pitkälle lahonneesta

kuusesta riippuvaisen aarnikäävän vähenemistä kohteilla. Aarnikäävän on pohdittu myös olevan huono kilpailija tuoreemmissa lahopuissa (Stokland ja Kauserud 2004). Tällöin tuoreemmilla lahopuilla viihtyvät kääväkäslajit, kuten kohteilla runsastunut ruostekääpä, saattavat päihittää aarnikäävän kilpailussa. Vuosien 1997 ja 2017 välillä tapahtunutta kääväkkäiden runsauden muutosta pohtiessa tulee muistaa, että tutkimuskohteet ovat jo vuonna 1997 olleet eristyneitä metsälaikkuja. Tällöin voi olla mahdollista, että kääväkkäät ovat reagoineet metsien pirstoutumiseen jo vuonna 1997. Penttilä ym. (2006) arvelivat, että vuonna 1997 tehdyssä kartoituksessa kääväkkäiden laji- ja yksilömäärät ovat saattaneet jo olla taantuneella tasolla. Tämä voisi osittain selittää sitä, miksei vuosien 1997 ja 2017 välillä löytynyt suurempia muutoksia kääväkkäiden runsaudessa.

Tulokset kääväkkäiden runsauksien muutoksista tukevat aiempia tutkimuksia, joiden mukaan eri eliölajit reagoivat pirstoutumiseen ja elinympäristön laadun heikkenemiseen eri tavoin (Ewers ja Didham 2006). Eroavaisuuksia pirstoutumisen vaikutuksista löytyi myös vanhojen metsien kääväkäslajien välillä. Ainoastaan yksi lajeista oli vähentynyt 20 vuodessa. Tällöin tulokset antavat tukea ajatukselle, jonka mukaan kääväkkäille tärkeintä on hyvä lahopuun jatkumo, eikä välttämättä suuri yhtenäinen metsä elinympäristönä. Junninen ja Komonen (2011) pohtivat, etteivät yksittäiset pienet metsälaikut pysty ylläpitämään kääväkäslajeja pitkällä aikavälillä, mutta arvelivat kääväkkäiden pystyvän kuitenkin säilymään pirstoutuneessa metsämaisemassa metapopulaatioina. Sippolan ja Renvallin mukaan (1999) jotkut vanhojen metsien kääväkäslajit selviävät vuosikymmeniäkin lahopuilla, vaikka lahopuun jatkumo häiriintyisikin metsän hoidon muutoksen vuoksi. Kääväkkäiden selviämistä pienilläkin metsälaikuilla tukevat myös tämän tutkimuksen tulokset kohteelta 26, jossa oli tehty hakkuita kolmasosalla vuonna 1997 perustetusta tutkimusalueesta. Vuonna 2017 muihin kohteisiin vertailtaessa kohteen 26 keskimääräinen kuusen tilavuus oli kuitenkin korkeaa (Taulukko 1). Tämä voi selittää sen, että vuonna 2017 pienemmästä pinta-alasta huolimatta viidellä tutkimuslajilla asuttujen runkojen tiheydet olivat kasvaneet. Ainoastaan pursukäävällä ja pohjanrypykällä asuttujen runkojen tiheys oli pienentynyt.

Kohteelta 26 löydettiin vuonna 1997 yksi esiintymä pohjanrypykästä ja vuonna 2017 ei yhtäkään. Vähälukuinen laji on saattanut hävitä paikallisesti kohteelta. On myös mahdollista, että laji edelleen esiintyy kohteella, mutta sitä ei vähälukuisuutensa vuoksi löydetty vuonna 2017. Kääväkkäiden selviämistä pienillä metsälaikuilla tukee erityisesti myös tulokset kohteelta 16, joka sisälsi vuonna 2017 kaikki tutkimuslajit ja niiden runsaudet olivat aineistossa suurimmat. Penttilän ym. (2006) tutkimuksessa kyseinen kohde jätettiin analyyseistä pois poikkeavana havaintona, koska se sisälsi vuonna 1997 eristyneisyydestään ja vain keskimääräisestä pinta-alastaan huolimatta suurimman määrän uhanalaisia kääväkäslajeja. Penttilä ym. totesivat, että kohteella on todennäköisesti ollut hyvä lahopuun jatkumo, mutta eristyneisyyden ja suhteellisen pienen pinta-alan vuoksi on epätodennäköistä, että lajit säilyisivät kohteella. Tähän tutkimukseen valittujen lajien säilyminen kohteella on todennäköisesti seurausta edelleen 20 vuoden ajan jatkuneesta suuresta tuottavuudesta, mikä näkyy suurena elävän kuusen tilavuutena (Taulukko 1) ja hyvänä lahopuun jatkumona. Tutkimuksen mukaan 20 vuotta ei ollut riittävä ajanjakso kääväkkäiden yksilö- ja lajimäärän vähenemiselle tutkimuslajien osalta kyseisellä kohteella, vaikka vuonna 2006 näin ennustettiin. Todettakoon, että Penttilä ym. inventoivat kaikki kääpälajit, kun taas tähän tutkimukseen valittiin ainoastaan kahdeksan lajia. Tähän tutkimukseen valituista lajeista seitsemän ovat kuitenkin luonnontilaista kuusimetsää indikoivia lajeja, jotka ovat herkkiä elinympäristön laadun heikkenemiselle (Niemelä 2016). Sekä tutkimuslajien määrän eroavaisuus ja se, että vertailtavat aineistot keräsi eri henkilö, saattaa heikentää aineistojen vertailukelpoisuutta.

4.4.2 Muutos kääväkkäiden esiintyvyydessä

Tutkimuskohteilla tapahtuneita paikallisia sukupuuttoja ja kolonisaatioita tarkasteltaessa tilastollisesti merkitsevää muutosta lajien esiintyvyydessä ei löytynyt vuosien 1997 ja 2017 välillä. Eniten paikallisia sukupuuttoja oli tapahtunut pohjanrypykällä ja aarnikäävällä, jotka ovat tutkimuslajeista olosuhteiltaan vaativimpien joukossa. Olosuhteiltaan vaativat lajit reagoivat herkemmin

elinympäristön muutoksiin (Öckinger ym. 2010), mikä saattaa selittää kyseisten lajien paikallisia sukupuuttoja kohteilla. Lisäksi aarnikäävän asuttamien runkojen määrä oli vähentynyt vuoteen 1997 verrattuna, jolloin ei ole yllättävää, että laji on myös kärsinyt useampia paikallisia sukupuuttoja.

Paikallisia sukupuuttoja ja kolonisaatioita tarkasteltaessa tilannetta voi olla kuitenkin vaikeaa erottaa otannallisesta harhasta; aineistossa monet paikalliset sukupuutot näyttäytyivät siten, että vuonna 1997 tehdyssä inventoinnissa lajin asuttamia runkoja oli löytynyt kohteelta ainoastaan yksi, ja vuonna 2017 en löytänyt yhtäkään. Näin vähälukuista lajia on vaikea löytää kohteelta, vaikka laji edelleen metsälaikulla olisikin. Toisaalta vähälukuiset lajit saattavat hävitä pieniltä metsälaikuilta helpommin kuin runsaslukuiset. Samoin vuoden 1997 kartoituksessa on voinut jäädä aikarajoitetun inventointitavan seurauksena kääväkkäitä huomaamatta, ja vuonna 2017 olen saattanut löytää ne kohteilta, koska aikarajoitusta inventoinnissa ei ollut. Molempina inventointikertoina kohteilla vähälukuiset lajit ovat myös saattaneet esiintyä rungoissa sienirihmastona tekemättä aineiston keruussa havaittavaa itiöemää juuri inventoinnin aikaan. Halme ja Kotiaho (2012) totesivatkin, että yksi inventointikerta kääväkäskartoituksissa saattaa olla liian vähän, ja useita laji- tai yksilöhavaintoja jää tekemättä. Tämä saattaa heikentää eri vuosina kerättyjen aineistojen vertailukelposuutta paikallisia sukupuuttoja ja kolonisaatioita tarkasteltaessa.

Joistakin paikallisista sukupuutoista huolimatta tulokset tukevat edelleen ajatusta kääväkäslajien sinnikkyydestä pienilläkin metsälaikuilla 20 vuoden aikana. Kääväkäslajit voivat itiöidensä avulla levitä kymmenien kilometrien etäisyyksille (Komonen ja Müller 2018), jolloin lajit pystyvät todennäköisesti leviämään takaisin metsälaikuille, mikäli metsälaikut pysyvät luonnontilaisina, maisematasolla lahopuun määrä pysyy riittävänä ja elinympäristön määrä ei laske alle kriittisen sukupuuttokynnyksen (Hanski 1999). Esimerkiksi saksalaisessa kansallispuistossa tehdyssä tutkimuksessa todettiin vanhan metsän kääväkäslajin sinnitelleen muutamalla eristyneellä metsälaikulla noin 20 vuotta, kunnes lahopuun määrä

maisematasolla kasvoi (Bässler ja Müller 2010). Resurssin lisääntymisen seurauksena laji pystyi räjähdysmäisesti leviämään maisematasolla laajemmalle alueelle.

Selkeitä viitteitä sukupuuttovelkaisista populaatioista metsälaikuilla ei löytynyt. Kääväkkäät saattavat selvitä pitkiä aikoja pienilläkin metsälaikuilla, mikäli niillä on riittävästi lahopuuresurssia. Toisaalta sukupuuttovelan todistaminen on käytännössä hankalaa kahden mittauksen aikasarjan perusteella, koska sukupuuttovelka on saattanut tapahtua aiemmin ja kääväkkäiden laji- ja yksilömäärät ovat voineet jo vuonna 1997 olla tasoittuneet taantuneelle tasolle. Esimerkiksi Berglund ja Jonsson (2006) tutkivat kääpälajien sukupuuttovelan esiintymistä Ruotsissa eristyneillä metsälaikuilla lajirikkauden mallinnuksen avulla ja totesivat, että lajirikkaus oli todennäköisesti tutkimusajankohtana jo asettunut taantuneelle tasolle. Ruete ym. (2017) totesivat, että yli 3 hehtaarin kokoisilla metsälaikuilla lahottajasienten laji- ja yksilömäärät saattavat pysyä ajan kuluessa ennallaan, mutta määrät ovat kuitenkin koskemattomia yhtenäisiä metsiä pienempiä. Saattaa myös olla, että sukupuuttovelka on prosessina edelleen käynnissä tutkimuskohteilla, jolloin esimerkiksi 20 vuoden kuluttua useamman lajin yksilömäärät saattavat olla vähentyneet tai lajien paikallisten sukupuuttojen määrä on kasvanut.

4.5 Johtopäätökset

Metsien pirstoutumisella on monille eliölajeille haitallisia vaikutuksia. Eri eliölajt kuitenkin reagoivat pirstoutumiseen eri tavoilla. Tutkimuksen tulosten mukaan vaikuttaa siltä, että kääväkkäät selviävät pienilläkin metsälaikuilla pitkiä aikoja, mikäli laikut ovat hyvälaatuisia. Selkeitä viitteitä sukupuuttovelasta ei tutkimuksessa löytynyt. Koska sukupuuttovelan esiintymistä on hankala todistaa kahden mittauksen aikasarjan perusteella, aikasarjan jatkaminen tässä tutkimuksessa käytetyillä kohteilla toisi tärkeää lisätietoa kääväkkäiden kannanvaihteluista pirstoutuneessa metsämaisemassa yli 20 vuoden ajanjaksolla.

Tutkimuslajit olivat reagoineet metsien pirstoutumiseen eri tavoin, joten tutkimuslajien määrän kasvattaminen toisi myös arvokasta lisätietoa muiden lajien reaktioista metsien pirstoutumiseen.

Suojelualueita suunnitellessa tulisi kiinnittää huomiota suojelualueen koon ja kytkeytyneisyyden lisäksi sen laatuun. Lahopuusta riippuvaisilla lajeilla tärkein elinympäristön laatua määrittävä tekijä on lahopuun määrä ja laatu. Lahopuusta riippuvaisten lajien mahdollisesti pärjätessä pienilläkin metsälaikuilla, olisi hyötyä myös pienten suojelualueiden perustamisesta suurempien suojelualueiden läheisyyteen. Tällöin kääväkkäät voisivat asuttaa metapopulaatioina pieniäkin metsälaikkuja ja pysyisivät elinvoimaisina, kun leviäminen laikkujen ja suuren suojelualueen välillä olisi mahdollista.

Tässä tutkimuksessa käytettiin hyväksi avointa paikkatietoaineistoa metsälaikkujen elävän kuusen tilavuudesta, mikä kuvaa metsälaikun tuottavuutta. Paikkatietoaineiston mukainen metsälaikun tuottavuus korreloi positiivisesti vanhojen metsien kääväkäslajien tiheyden kanssa. Kääväkkäiden ja muiden lahopuusta riippuvaisten lajien kohdalla metsälaikun tuottavuuden tarkastelu paikkatietoaineistojen avulla voisi olla helppo ja kustannustehokas tapa tutkia mahdollisia suojelun arvoisia metsälaikkuja pirstoutuneessa metsämaisemassa. Lisätutkimusta useammilla kääväkäslajeilla ja muilla lajiryhmillä kuitenkin vaadittaisiin, koska hyvälaatuinen elinympäristö on kullekin lajille omanlaisensa.

Huoli monien kääväkäslajien tulevaisuudesta Suomessa on aiheellinen, kun otetaan huomioon metsien pirstoutumisen lisäksi vanhojen metsien ja lahopuun määrän väheneminen viime vuosikymmeninä. Joidenkin kääväkäslajien tilanne on parantunut Suomessa viimeisen kymmenen vuoden aikana, mutta edelleen lukuisat lajit ovat uhanalaisia ja vaarassa kuolla sukupuuttoon. Sekä lisätutkimus aiheesta, että muutos Suomen metsien käytössä ovat tarpeellisia keinoja pyrkimyksessä estää metsiemme kääväkäslajien häviäminen.

KIITOKSET

Haluan kiittää ohjaajiani Atte Komosta ja Gergely Várkonyia avusta ja ohjauksesta maastotöiden ja tutkielman kirjoittamisen aikana. Lisäksi haluan kiittää Suomen Biologian Seura Vanamoa apurahasta, jonka avulla sain suoritettua tutkielman maastotyöt. Kiitokset myös Miia Kokkoselle ja Panu Halmeelle avusta aineiston määrittämisessä. Suuret kiitokset kuuluvat lisäksi kaikille opiskelijatovereille ja läheisille: teidän ansiostanne uurastuksen keskeltä löytyi tarvittavaa tukea ja hauskanpitoa.

KIRJALLISUUS

Abrego N., Norros V., Halme P., Somervuo P., Ali-Kovero H. & Ovaskainen O. 2018. Give me a sample of air and I will tell which species are found from your region – molecular identification of fungi from airborne spore samples. *Molecular Ecology Resources 18:* 511–524.

Aguilar R., Ashwort L., Galetto L. & Aizen M.A. 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology letters* 9: 968–980.

Andrén H. 1994. Effects of Habitat Fragmentation on Birds and Mammals in Landscapes with Different Proportions of Suitable Habitat: A Review. *Oikos* 71: 355–366.

Bader P., Jansson S. & Jonsson B.G. 1995. Wood–inhabiting fungi and substratum decline in selectively logged boreal spruce forests. *Biological Conservation* 72: 355–362.

Baillie J.E.M., Hilton–Taylor C. & Stuart S.N. 2004. *IUCN Red List of Threatened Species. A Global Species Assessment*. IUCN Publications Services Unit, Cambridge.

Bascompte J. & Solé R.V. 1996. Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models. *Journal of Animal Ecology* 65: 465–473.

Berg A., Ehnstrom B., Gustafsson L., Hallingback T., Jonsell M. & Weslien J. 1994. Threatened Plant, Animal, and Fungus Species in Swedish Forests: Distribution and Habitat Associations. *Conservation Biology* 8: 718–731.

Berg Å. 1997. Diversity and abundance of birds in relation to forest fragmentation, habitat quality and heterogeneity. *Bird study* 44: 355–366.

Berglund H. & Jonsson B.G. 2003. Nested plant and fungal communities; the importance of area and habitat quality in maximizing species capture in boreal old-growth forests. *Biological conservation* 112: 319–328.

Berglund H. & Jonsson B.G. 2006. Verifying an Extinction Debt among Lichens and Fungi in Northern Swedish Boreal Forests. *Conservation biology* 19: 338–348.

Berglund H. & Jonsson B.G. 2008. Assessing the extinction vulnerability of wood-inhabiting fungal species in fragmented northern Swedish boreal forests. *Biological conservation* 141: 3029–3039.

Berglund H., Hottola J., Penttilä R. & Siitonen J. 2011. Linking substrate and habitat requirements of wood-inhabiting fungi to their regional extinction vulnerability. *Ecography* 34: 864–875.

Bright P.W. 1993. Habitat fragmentation-problems and predictions for British mammals. *Mammal Review* 23: 101–111.

Burnham K. & Anderson R. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer Science & Business Media.

Bässler C. & Müller J. 2010. Importance of natural disturbance for recovery of the rare polypore Antrodiella citrinella Niemelä & Ryvarden. *Fungal biology* 114: 129–133.

Castrén J., Forsman J., Grotenfelt K., Hendell L., Hjelt E., Saxén U., Setälä E.N., Wecksell, J.A. & Wichmann Y. 1912. *Tietosanakirja. Neljäs osa: Kaivo-Kulttuurikieli*. Otavan kirjapaino, Helsinki.

Collinge S.K. 1996. Ecological consequences of habitat fragmentation: implications for landscape architecture and planning. *Landscape and urban planning* 36: 59–77.

Crooks K.R. 2002. Relative sensitivities of mammalian carnivores to habitat fragmentation. *Conservation biology* 16: 488–502.

Debinski D. & Holt R. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation biology* 14: 342–355.

Didham R.K. 1998. Trophic structure stability and extinction dynamics of beetles (Coleoptera) in tropical forest fragments. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*: 353: 437–451.

Didham R.K., Ghazoul J., Stork N.E. & Davis A.J. 1996. Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 255–260.

Edman M., Gustafsson M., Stenlid J., Jonsson B.G. & Ericson L. 2004a. Spore deposition of wood-decaying fungi: importance of landscape composition. *Ecography* 27: 103–111.

Edman M., Kruys N. & Jonsson B.G., 2004b. Local dispersal sources strongly affect colonization patterns of wood-decaying fungi on spruce logs. *Ecological Applications*: 893–901.

Estreguil C., Caudullo G., de Rigo D. & San-Miguel-Ayanz J. 2013. Forest landscape in Europe: pattern, fragmentation and connectivity. JRC scientific and policy reports. http://publications.jrc.ec.europa.eu/repository/bitstream/111111111/27726/1/lb-na-25717-en-n.pdf

Euroopan komissio. 2010. Vaihtoehtoja biologista monimuotoisuutta koskevaksi EU:n visioksi ja tavoitteeksi vuoden 2010 jälkeen. https://eur-lex.europa.eu/legal-content/FI/TXT/PDF/?uri=CELEX:52010DC0004&from=FI

Euroopan komissio. 2011. Luonnonpääoma elämämme turvaajana: luonnon monimuotoisuutta koskeva EU:n strategia vuoteen 2020. https://eur-lex.europa.eu/legal-content/FI/TXT/PDF/?uri=CELEX:52011DC0244&from=FI

Ewel J.J., Mazzarino M.J. & Berish C.W. 1991. Tropical Soil Fertility Changes Under Monocultures and Successional Communities of Different Structure. *Ecological Applications 1*: 289–302.

Ewers R.M. & Didham R.K. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 81: 117–142.

Fahrig L. 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *Journal of wildlife management* 61: 603–610.

Fahrig L. 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 487–515.

Fahrig L. 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography* 40: 1649–1663.

Fenical W. 1996. Marine biodiversity and the medicine cabinet the status of new drugs from marine organisms. *Oceanography* 9: 23–27.

Fischer J. & Lindenmayer D. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16: 265–280.

Flynn D.F., Gogol-Prokurat M., Nogeire T., Molinari N., Richers B.T., Lin B.B., Simpson N., Mayfield M.M. & DeClerck F. 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology letters* 12:.22–33.

Frankham R. 1996. Relationship of genetic variation to population size in wildlife. *Conservation biology* 10: 1500–1508.

Franklin A.B., Noon B.R. & George T.L. 2002. What is habitat fragmentation? *Studies in avian biology* 25: 20–29.

Franzén I., 2008. *Population genetics of the red-listed wood-decay fungus Phlebia centrifuga*. SLU Service/Repro, Uppsala.

Galante T.E., Horton T.R. & Swaney D.P. 2011. 95% of basidiospores fall within 1 m of th cap: A field–and modeling–based study. *Mycologia* 103: 1175–1183.

Gehring T.M. & Swihart R.K. 2003. Body size, niche breadth, and ecologically scaled responses to habitat fragmentation: mammalian predators in an agricultural landscape. *Biological Conservation* 109: 283–295.

Gjerde I., Sætersdal M., Rolstad J., Olaf Storaunet K., Blom H.H., Gundersen V. & Heegaard E. 2005. Productivity-diversity relationships for plants, bryophytes, lichens, and polypore fungi in six northern forest landscapes. *Ecography* 28: 705–720.

Goverde M., Schweizer K., Baur B. & Erhardt A. 2002. Small-scale habitat fragmentation effects on pollinator behaviour: experimental evidence from the bumblebee Bombus veteranus on calcareous grasslands. *Biological Conservation* 104: 293–299.

Hall L.S., Krausman P.R. & Morrison M.L. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* 25: 173–182.

Halme P. & Kotiaho J.S. 2012. The importance of timing and number of surveys in fungal biodiversity research. *Biodiversity and Conservation* 21: 205–219.

Halme P., Kotiaho J. S., Ylisirniö A. L., Hottola J., Junninen K., Kouki J. & Similä M. 2009. Perennial polypores as indicators of annual and red–listed polypores. *Ecological Indicators* 9: 256–266.

Hanski I. & Ovaskainen O. 2002. Extinction Debt at Extinction Threshold. *Conservation biology* 16: 666–673.

Hanski I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396: 41–49.

Hanski I. 1999. Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. *Oikos* 87: 209–219.

Harmon M.E., Franklin J.F., Swanson F.J., Sollins P., Gregory S.V., Lattin J.D. & Lienkaemper G.W. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in ecological research* 15: 133–302.

Harrison S. & Bruna E. 1999. Habitat fragmentation and large–scale conservation: what do we know for sure? *Ecography* 22: 225–232.

Heikinheimo O. 1915. *Kaskiviljeyn vaikutus Suomen metsiin.* Keisarillisen senaatin kirjapaino, Helsinki.

Heikkinen A. 2000. *Kirveskansa ja kansakunta: elämän rakennusta Kuhmossa 1800-luvun jälkpuolella.* Suomalaisen kirjallisuuden seura, Helsinki.

Henle K., Davies K.F., Kleyer M., Margules C. & Settele J. 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity and Conservation* 13: 207–251.

Herkert J.R. 1994. The effects of habitat fragmentation on midwestern grassland bird communities. *Ecological applications* 4: 461–471.

Hottola J. & Siitonen J. 2008. Significance of woodland key habitats for polypore diversity and red-listed species in boreal forests. *Biodiversity and Conservation* 17: 2559–2577.

Hämäläinen A., Strengbom J. & Ranius T. 2018. Conservation value of low-productive forests measured as the amount and diversity of dead wood and saproxylic beetles. *Ecological Applications* 28: 1011–1019.

Högberg N. & Stenlid J. 1999. Population genetics of Fomitopsis rosea–a wood-decay fungus of the old-growth European taiga. *Molecular ecology* 8: 703–710.

Ihalainen A. & Mäkelä H. 2009. Kuolleen puuston määrä Etelä- ja Pohjois-Suomessa 2004–2007. *Metsätieteen aikakauskirja* 1: 35–56.

IUCN 2017. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2017–3. http://www.iucnredlist.org (luettu 10.12.2017)

Jennersten O. 1988. Pollination in Dianthus deltoides (Caryophyllaceae): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation biology* 2: 359–366.

Johnson M.D. 2007. Measuring habitat quality: a review. The Condor 109: 489–504.

Junninen K. & Komonen A. 2011. Conservation ecology of boreal polypores: A review. *Biological Conservation* 144: 11–20.

Jönsson M.T., Edman M. & Jonsson B.G. 2008. Colonization and extinction patterns of wood–decaying fungi in a boreal old–growth Picea abies forest. *Journal of Ecology* 96: 1065–1075.

Kareiva P. & Wennergren U. 1995. Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes. *Nature* 373: 299–302.

Kauserud. H. & Schumacher, T. 2002. Population structure of the endangered wood decay fungus *Phellinus nigrolimitatus* (Basidiomycota). *Canadian Journal of Botany* 80: 597–606.

Klein B.C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia. *Ecology* 70: 1715–1725.

Komonen A. & Müller J. 2018. Dispersal ecology of deadwood organisms and connectivity conservation. *Conservation Biology* 32: 535–545.

Komonen A., Penttilä R., Lindgren M. & Hanski I. 2000. Forest fragmentation truncates a food chain based on an old–growth forest bracket fungus. *Oikos* 90: 119–126.

Kotiranta H. & Niemelä T. 1993. *Uhanalaiset käävät Suomessa*. Painatuskeskus, Helsinki.

Kotiranta H., Junninen K., Saarenoksa R., Kinnunen J. & Kytövuori, I. 2010. Kääväkkäät. Aphyllophorales & Heterobasidicomycetes. Teoksessa: Rassi, P., Hyvärinen, E., Juslén, A. & Mannerkoski, I. (toim.), *Suomen lajien uhanalaisuus – Punainen kirja,* Ympäristöministeriö & Suomen Ympäristökeskus, Helsinki.

Kouki J., Löfman S. & Martikainen P. 2001. Forest fragmentation in Fennoscandia: linking habitat requirements of wood–associated threatened species to landscape and habitat change. *Scandinavian Journal of Forest Research.* 3: 27– 37.

Krauss J., Bommarco R., Guardiola M., Heikkinen R.K., Helm A., Kuussaari M., Lindborg R., Öckinger E., Pärtel M., Pino J. & Pöyry J. 2010. Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecology letters* 13: 597–605.

Kuussaari M., Bommarco R., Heikkinen R. K., Helm A., Krauss J., Lindborg R. & Stefanescu C. 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in ecology & evolution* 24: 564–571.

Laaksonen M., Peuhu E., Várkonyi G. & Siitonen J. 2008. Effects of habitat quality and landscape structure on saproxylic species dwelling in boreal spruce-swamp forests. *Oikos* 117: 1098–1110.

Laurance W.F. & Curran T.J. 2008. Impacts of wind disturbance on fragmented tropical forests: a review and synthesis. *Austral Ecology* 33: 399–408.

Lienert J. 2004. Habitat fragmentation effects on fitness of plant populations–a review. *Journal for nature conservation* 12: 53–72.

Lindén H., Danilov P.I., Gromtsev A.N., Helle P., Ivanter E.V., & Kurhinen J. 2000. Large-scale forest corridors to connect the taiga fauna to Fennoscandia. *Wildlife biology* 6: 179–188.

Liu J., Wilson M., Hu G., Liu J., Wu J. & Yu M. 2018. How does habitat fragmentation affect the biodiversity and ecosystem functioning relationship? *Landscape Ecology* 33: 341–352.

Lonsdale D., Pautasso M. & Holdenrieder O. 2008. Wood-decaying fungi in the forest: conservation needs and management options. *European Journal of Forest Research* 127: 1–22.

Loreau M., Naeem S., Inchausti P. & Bengtsson J. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science* 294: 804–808.

Luonnonvarakeskus. 2010. Valtakunnan metsien inventointi. http://www.idanmetsatieto.info/fi/ven%C3%A4j%C3%A4n-mets%C3%A4talous/metsasuunnittelu/vmi-j%C3%A4rjestelm%C3%A4/ (luettu 9.11.2018)

Luonnonvarakeskus. 2012. Suomen metsät 2012. Suojellut metsät. http://www.metla.fi/metinfo/kestavyys/c4-protected-forests.htm (luettu 15.4.2017)

Luonnonvarakeskus. 2015. Valtakunnan metsien inventointi (VMI). http://www.metla.fi/ohjelma/vmi/vmi-moni.htm (luettu 15.11.2017)

MacDougall A.S. & Turkington R. 2005. Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems? *Ecology* 86: 42–55.

McDonald J. 2009. *Handbook of biological statistics.* Sparky House Publishing, U.S.A.

Metsähallitus. 2009. *Ystävyyden puiston hoito- ja käyttösuunnitelma*. Kopijyvä Oy, Jyväskylä.

Metsähallitus. 2015. Metsähallituksen historia. http://www.metsa.fi/metsahallituksenhistoria (luettu 2.11.2018)

Metsähallitus. 2016. Talouskäytössä olevat metsät. http://www.metsa.fi/talousmetsat (luettu 10.4.2017)

Metsähallitus. 2017. Natura 2000 –alueilla suojellaan luontotyyppejä ja lajeja. http://www.metsa.fi/suojelualueet (luettu 17.3.2018)

Mönkkönen M. 2004. Suomen metsäluonto – osa globaalia monimuotoisuutta. Teoksessa: Kuuluvainen T., Saaristo L., Keto-Tokoi P., Kostamo J., Kuuluvainen,J., Kuusinen M., Ollikainen M., Salpakivi-Salomaa P. (toim.), *Metsän kätköissä. Suomen metsäluonnon monimuotoisuus,* Edita Prima Oy, Helsinki.

Möykkynen T., von Weissenberg K. & Pappinen A. 1997. Estimation of dispersal gradients of S– and P–type basidiospores of Heterobasidion annosum. *European Journal of Plant Pathology* 27: 291–300.

Nee S., & May R. M. 1992. Dynamics of metapopulations: habitat destruction and competitive coexistence. *Journal of Animal Ecology* 61: 37–40.

Niemelä T. 2003. *Suomen kääpien määritysopas: Guide to the polypores of Finland*. Helsingin yliopisto, Helsinki.

Niemelä T. 2016. *Suomen käävät*. Lönnberg Painot Oy, Helsinki.

Nordén B. & Larsson K. 2000. Basidiospore dispersal in the old–growth forest fungus Phlebia centrifuga (Basidiomycetes). *Nordic Journal of Botany* 20: 215–219.

Nordén J., Penttilä R., Siitonen J., Tomppo E. & Ovaskainen O. 2013. Specialist species of wood–inhabiting fungi struggle while generalists thrive in fragmented boreal forests. *Journal of Ecology* 101: 701–712.

Nordén J., Åström, J., Josefsson T., Blumentrath S., Ovaskainen O., Sverdrup-Thygeson A. & Nordén B. 2018. At which spatial and temporal scales can fungi indicate habitat connectivity? *Ecological Indicators* 91: 138–148.

Norros V., Karhu E., Nordén J., Vähätalo A.V. & Ovaskainen O. 2015. Spore sensitivity to sunlight and freezing can restrict dispersal in wood-decay fungi. *Ecology and evolution* 5: 3312–3326.

Parpola A. 2014. *"Uinuvat metsävaramme käytön piiriin". Valtionmetsien käytön suuri murros 1939–1970*. Unigrafia, Helsinki.

Parrent J.L., Garbelotto M. & Gilbert G.S. 2004. Population genetic structure of the polypore Datronia caperata in fragmented mangrove forests. *Mycological Research* 108: 403–410.

Peay K.G. & Bruns T.D. 2014. Spore dispersal of basidiomycete fungi at the landscape scale is driven by stochastic and deterministic processes and generates variability in plant–fungal interactions. *New phytologist* 204: 180–191.

Penttilä R., Lindgren M., Miettinen O., Rita H. & Hanski I. 2006. Consequences of forest fragmentation for polyporous fungi at two spatial scales. *Oikos* 114: 225–240.

Penttilä R., Siitonen J. & Kuusinen M. 2004. Polypore diversity in managed and old–growth boreal Picea abies forests in southern Finland. *Biological Conservation* 117: 271–283.

Päivinen J., Björkqvist N., Karvonen L., Kaukonen M., Korhonen K-M., Kuokkanen P., Lehtonen H. & Tolonen A. 2011. Metsähallituksen metsätalouden ympäristöopas. *Metsähallituksen metsätalouden julkaisuja* 64.

Rassi P., Hyvärinen E., Juslén A. & Mannerkoski I. 2010. *Suomen lajien uhanalaisuus – Punainen kirja.* Ympäristöministeriö & Suomen Ympäristökeskus, Helsinki.

Rouvinen S., Kuuluvainen T. & Karjalainen L. 2002. Coarse woody debris in old Pinus sylvestris dominated forests along a geographic and human impact gradient in boreal Fennoscandia. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 2184–2200.

Ruete A., Snäll T., Jonsson B.G. & Jönsson M. 2017. Contrasting long-term effects of transient anthropogenic edges and forest fragment size on generalist and specialist deadwood-dwelling fungi. *Journal of Applied Ecology* 54: 1142–1151.

Sala O.E., Chapin F.S., Armesto J.J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo R., Huber–Sanwald E., Huenneke L.F., Jackson R.B., Kinzig A., Leemans R., Lodge D.M., Mooney H.A., Oesterheld M., Poff N.L., Sykes M.T. Walker, B.H. Walker, M. & Wall D.H. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770–1774.

Sato H., Tsujino R., Kurita K., Yokoyama K. & Agata K. 2012. Modelling the global distribution of fungal species: New insights into microbial cosmopolitanism. *Molecular Ecology* 21: 5599–5612.

Saunders D., Hobbs R., & Margules C. 1991. Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. *Conservation biology* 5: 18–32.

Siitonen J. 2001. Forest Management, Coarse Woody Debris and Saproxylic Organisms: Fennoscandian Boreal Forests as an Example. *Ecological Bulletins* 49: 11–41.

Siitonen, J. & Hanski, I. 2014. Metsälajiston ekologia ja monimuotoisuus. Teoksessa: Kuuluvainen T., Saaristo L., Keto-Tokoi P., Kostamo J., Kuuluvainen,J., Kuusinen M., Ollikainen M., Salpakivi-Salomaa P. (toim.), *Metsän kätköissä. Suomen metsäluonnon monimuotoisuus*, Edita Prima Oy, Helsinki.

Sippola A. & Renvall P. 1999. Wood-decomposing fungi and seed-tree cutting: a 40-year perspective. *Forest Ecology and Management* 115: 183–201.

Sippola A., Lehesvirta T. & Renvall P. 2001. Effects of Selective Logging on Coarse Woody Debris and Diversity of Wood–Decaying Polypores in Eastern Finland. *Ecological Bulletins* 49: 243–254.

Sippola A., Mönkkönen M. & Renvall P. 2005. Polypore diversity in the herb-rich woodland key habitats of Koli National Park in eastern Finland. *Biological Conservation* 126: 260–269.

Sippola A., Siitonen J. & Kallio R. 1998. Amount and quality of coarse woody debris in natural and managed coniferous forests near the timberline in Finnish Lapland. *Scandinavian Journal of Forest Research 13*: 204–214.

Skovsgaard J. P. & Vanclay J. K. 2008. Forest site productivity: a review of the evolution of dendrometric concepts for even-aged stands. *Forestry: An International Journal of Forest Research* 81: 13–31.

Stephens S.E., Koons D.N., Rotella J.J. & Willey D.W. 2004. Effects of habitat fragmentation on avian nesting success: a review of the evidence at multiple spatial scales. *Biological conservation* 115: 101–110.

Stokland J. & Kauserud H. 2004. *Phellinus nigrolimitatus*—a wood-decomposing fungus highly influenced by forestry. *Forest Ecology and Management* 187: 333–343.

Stokland J. & Larsson K.H. 2011. Legacies from natural forest dynamics: Different effects of forest management on wood-inhabiting fungi in pine and spruce forests. *Forest Ecology and Management* 261: 1707–1721.

Tan G., Gyllenhaal C. & Soejarto D.D. 2006. Biodiversity as a source of anticancer drugs. *Current drug targets* 7: 265–277.

Tilastokeskus. 2007. Suomi suojelee hyvin metsiään. http://www.stat.fi/artikkelit/2007/art_2007–11–07_001.html?s=0 (luettu 2.4.2017)

Tilman D. & Downing J. A. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*: 367: 363–365.

Tilman D., May R., Lehman C. & Nowak M. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65–66.

Tilman D., Wedin D. & Knops J. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379: 718–720.

Tonteri T. & Siitonen J. 2001. Lahopuu talousmetsissä valtakunnan metsien 9. inventoinnin tulosten mukaan – vertailu luonnonmetsiin. Teoksessa: Siitonen, J. (toim.), Monimuotoinen metsä. Metsäluonnon monimuotoisuuden tutkimusohjelman loppuraportti. –Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 812: 57–72.

Turner I.M. 1996. Species Loss in Fragments of Tropical Rain Forest: A Review of the Evidence. *Journal of Applied Ecology* 33: 200–209.

Van Horne B. 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. *The Journal of Wildlife Management* 47: 893–901.

Wade T.G., Riitters K.H., Wickham J.D. & Jones K.B. 2003. Distribution and causes of global forest fragmentation. *Conservation Ecology* 7: 7.

Wettstein W. & Schmid B. 1999. Conservation of arthropod diversity in montane wetlands: effect of altitude, habitat quality and habitat fragmentation on butterflies and grasshoppers. *Journal of Applied Ecology* 36: 363–373.

Wilcoxon F. 1945. Individual comparisons by ranking methods. *Biometrics bulletin* 1: 80–83.

Wu Y., Shah D.U., Liu C., Yu Z., Liu J., Ren X., Rowland, M.J., Abell, C., Ramage, M.H. & Scherman, O.A. 2017. Bioinspired supramolecular fibers drawn from a multiphase self-assembled hydrogel. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114: 8163–8168.

Ylisirniö A.L., Mönkkönen M., Hallikainen V., Ranta-Maunus T. & Kouki J., 2016. Woodland key habitats in preserving polypore diversity in boreal forests: Effects of patch size, stand structure and microclimate. *Forest Ecology and Management* 373: 138–148.

Ylitalo E. & Ihalainen A. 2013. Metsävarat. Teoksessa: Ylitalo E. (toim.), *Metsätilastollinen vuosikirja 2013*, Vammalan Kirjapaino Oy, Sastamala.

Ylläsjärvi I., Berglund H. & Kuuluvainen T. 2011. Relationships between Wood–Inhabiting Fungal Species Richness and Habitat Variables in Old–Growth Forest Stands in the Pallas–Yllästunturi National Park, Northern Boreal Finland. *Silva Fennica* 45: 995–1013.

Young A., Boyle T. & Brown T. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 413–418.

Öckinger E., Dannestam Å. & Smith H.G. 2009. The importance of fragmentation and habitat quality of urban grasslands for butterfly diversity. *Landscape and Urban Planning* 93: 31–37.

Öckinger E., Schweiger O., Crist T.O., Debinski D.M., Krauss J., Kuussaari M., Petersen J.D., Pöyry J., Settele J., Summerville K.S. & Bommarco R. 2010. Life-history traits predict species responses to habitat area and isolation: a cross-continental synthesis. *Ecology letters* 13: 969–979.

LIITE 1. Kohteen 121 ja sitä ympäröivän nuoren talousmetsän raja

LIITE 2. Lahopuuta kohteella 117

LIITE 3. Tutkimuslajien kohdekohtaiset asuttujen runkojen lukumäärät.

		Laji								
		A. lapponica	*F. rosea*	*P. ferrugineofuscus*	*F. pinicola*	*P. viticola*	*L. mollis*	*P. centrifuga*	*P. nigrolimitatus*	Kpl. yhteensä
Kohde	4	20	17	39	106	100	2	1	2	287
	9	15	17	53	110	90	1	12	2	300
	16	27	32	51	131	113	1	7	12	374
	26	2	7	17	41	59	0	0	3	129
	146	11	3	13	30	31	0	0	0	88
	144	2	2	8	64	68	1	1	2	148
	142	5	3	12	35	73	1	0	1	130
	117	15	20	17	85	88	1	1	4	231
	175	1	2	2	3	8	0	0	0	16
	150	2	3	16	33	17	0	0	0	71
	156	9	3	6	32	42	1	0	0	93
	121	1	4	7	25	28	0	0	2	67
	167	0	1	0	9	13	0	0	1	24
	192	0	0	1	19	19	1	1	0	41
	186	0	2	5	15	7	0	0	0	29
	195	13	8	13	39	36	4	2	2	117
Kpl. yhteensä		123	124	260	777	792	13	25	31	**2145**
Keskiarvo		7,7	7,8	16,3	48,6	49,5	0,8	1,6	1,9	