

Pro Gradu –tutkielma

**Metsien ennallistamisen vaikutus kaarnakuoriaisten
populaatioihin ja metsätuhoriskiin**

Veli Liikanen



Jyväskylän yliopisto

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Ekologia ja ympäristöhoito

26.2.2008

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos
Ekologia ja ympäristönhoito

LIIKANEN, V.: Metsien ennallistamisen vaikutus kaarnakuoriaisten populaatioihin ja metsätuhoriskiin

Pro Gradu –tutkielma: 32 s.

Työn ohjaajat: FT Janne Kotiaho, FT Tero Toivanen

Tarkastajat: FT Jussi Päivinen, FT Tero Toivanen

Helmikuu 2008

Hakusanat: dispersaali, ennallistaminen, *Ips typographus*, lahopuu, metsäpalo, metsätuho, *Pityogenes chalcographus*, Scolytinae

TIIVISTELMÄ

Uhanalaisten metsälajien elinympäristöjen laatua ja määrää pyritään parantamaan metsää ennallistamalla. Suomessa lahopuun lisäys ja metsän polttaminen ovat käytetyimmät metsän ennallistamisen keinot. Kaarnakuoriaiset (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) ovat yksi tärkeimmistä tuoretta lahopuuta kolonisoivista eliöryhmistä ja niillä on merkittävä ekologinen rooli puiden lahotusprosessissa ja borealisen metsäekosysteemin häiriödynamiikassa. Tietyt kaarnakuoriaislajit ovat myös merkittäviä metsätuholaisia, jotka voivat korkeissa tiheyksissä esiintyessään aiheuttaa laaja-alaisia tuhoja tappamalla eläviä puita. Ennallistamisen seurauksena syntyvän tuoreen lahopuun määrä voi ylittää selvästi laissa määritellyt riskirajat. Tutkittua tietoa lahopuun lisäyksen tai metsän polttamisen vaikutuksista eri kaarnakuoriaislajien populaatioihin on kuitenkin saatavilla vähänlaisesti. Tässä tutkimuksessa näitä vaikutuksia selvitettiin kuusimetsän polton ja harvennushakkuun yhteydessä käsittelyaloille tuotetun lahopuun suhteen. Erityishuomion kohteena olivat metsätuholaisiksi luokitellut lajit kirjanpainaaja ja kuusentähtikirjaaja. Kaarnakuoriaisten runsautta arvioitiin ikkunapyyntien avulla tutkimusalojen sisällä, tutkimuspuiden rungoilla ja käsittelyalojen ulkopuolella. Tutkittavana ajanjaksona oli ennallistamisvuotta seuraava vuosi. Sekä poltto että hakkuu- ja maapuukäsittely lisäsivät kaarnakuoriaisten määrää tutkimusaloilla. Lahopuun määrän ja kaarnakuoriaisten runsauden suhde ei kuitenkaan ollut lineaarinen. Poltetuilla aloilla kaarnakuoriaisten yksilömäärät olivat korkeimmillaan siellä, missä hakkuilla tuotetun lahopuun määrä oli alhaisin. Näillä alat olivat palaneet vähemmän intensiivisesti. Kaarnakuoriaisten runsaus oli palaneilla pystyrungoilla alhaisempi kuin polttamattomien alojen kaulaamalla tapetuilla pystyrungoilla. Metsän poltto lisää kaarnakuoriaisten lisääntymisresurssin määrää, mutta myös heikentää sen laatua. Käsittelyt vaikuttivat kaarnakuoriaisten yksilömääriin myös tutkimusaloja ympäröivän metsän reuna-alueella: joidenkin käsittelyjen yhteydessä yksilömäärät olivat vielä 25–50 metrin päässä alan ulkopuolella kontrollialoja korkeammalla tasolla. Tutkittujen ennallistamiskäsittelyjen vaikutus kaarnakuoriaisten runsauteen vaimeni kuitenkin nopeasti käsitellyn alueen ulkopuolella. Kaarnakuoriaiset eivät levittäyty voimakkaasti ennallistamisalan ulkopuolelle. Näiden tulosten perusteella kaarnakuoriaistuhot ennallistamisalueiden ympäristössä vaikuttavat epätodennäköisiltä.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Science

Department of Ecological and Environmental Science

LIIKANEN, V.: The effect of forest restoration on bark beetle populations and on the risk of forest damage

Master of Science Thesis: 32 p.

Supervisors: PhD Janne Kotiaho, PhD Tero Toivanen

Inspectors: PhD Jussi Päivinen, PhD Tero Toivanen

February 2008

Key Words: dead wood, dispersal, forest damage, forest fire, *Ips typographus*, *Pityogenes chalcographus*, restoration, Scolytinae

ABSTRACT

Forest restoration aims to increase the quality and quantity of habitat for threatened forest species. Dead wood creation and controlled burning are the most frequently used restoration methods in Finland. Bark beetles (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) have a major ecological role in the decomposition of wood and they are among the first colonizers of fresh dead wood. Certain bark beetle species are also important forest pests capable of inflicting large scale forest damage in high densities. The amount of dead wood created in restoration can greatly exceed the forest hygienic risk limits specified by law. Yet, the effects of dead wood creation and controlled burning on the abundance and dispersal of different bark beetle species are largely unexplored. Here the effects of controlled burning and partial harvesting combined with down wood retention were studied in spruce forest stands. Special attention was given to two forest pest species, *Ips typographus* and *Pityogenes chalcographus*. The abundance of bark beetles inside the study plots, on standing study trees and in the surroundings of the study plots was estimated by flight-intercept trapping. The sampling was conducted during the year following restoration. Both burning and harvesting increased the abundance of bark beetles at the study plots. The volume of down wood retention had no significant effect. Among the burned plots bark beetles were most abundant in the plots where the volume of down wood was lowest. In these plots the fire had been less intensive. The abundance of bark beetles was lower on the burnt standing trees than on the girdled standing trees on unburnt plots. Controlled burning increases the amount of resource for bark beetles, but apparently it also decreases its quality. Treatments also affected the abundances of bark beetles along a border zone surrounding the study plots: with some treatments the abundances were elevated as far as 25-50 m from the study plot. Nevertheless the effect of the treatments decreased rapidly outside the study plot. The bark beetles did not disperse aggressively from the restoration plot. According to these results, it seems unlikely that restoration would cause any risk of bark beetle damage in surrounding forests.

Sisältö

1. JOHDANTO	5
2. AINEISTO JA MENETELMÄT	8
2.1. Tutkittavat lajit	8
2.2. Tutkimusalat	9
2.3. Koeasetelma	10
2.4. Kaarnakuoriaisten pyynti	10
2.5. Aineiston analyysimenetelmät	11
3. TULOKSET	12
3.1. Kaarnakuoriaisten runsausvaihtelu tutkimusalojen välillä.....	12
3.2. Runkopyydykset: käsittelyjen vaikutus resurssin laatuun.....	12
3.3. Linjapyydykset: kaarnakuoriaisten levittäytyminen	20
4. TULOSTEN TARKASTELU	21
4.1. Kaarnakuoriaispopulaatiot ennallistamisaloilla	25
4.2. Käsittelyjen vaikutus resurssin laatuun	26
4.3. Kaarnakuoriaisten levittäytyminen.....	27
4.4. Johtopäätöksiä	27
Kiitokset	28
Kirjallisuus	29

1. JOHDANTO

Viime vuosisadalla aloitettu nykyaikainen metsätalous on muokannut voimakkaasti boreaalisia metsiä Suomessa ja muualla Fennoskandiassa. Metsänhoidollisten toimenpiteiden tuloksena on syntynyt talousmetsiä, joiden rakenne on merkittävästi yksinkertaisempi kuin luonnontilaisissa boreaalisisissa metsissä (Fries ym. 1997, Nordlind & Östlund 2003). Vanhoja, yli 140-vuotiaita metsikköjä on Etelä-Suomessa jäljellä vain vähän, 1,6 % koko metsämaan pinta-alasta (Peltola & Ihalainen 2006), eikä luonnontilaisia nuorempia metsiä ole käytännössä lainkaan (Hanski 2000).

Tapahtuneet muutokset ovat heikentäneet monien metsälajien elinoloja. Viimeisimmän uhanalaisuusarvioinnin (Rassi ym. 2000) mukaan metsät ovat uhanalaisten lajien tärkein elinympäristö. Noin 60 metsälajia on hävinnyt Suomen metsistä, ja 564 uhanalaisen lajin ensisijainen elinympäristö on metsä. Hanskin (2000) esittämän karkean arvion mukaan uhanalaisten osuus kaikista tunnetuista ja tuntemattomista metsälajeista voisi olla 6 %. Joissakin lajiryhmissä uhanalaisten osuus on huomattavasti korkeampi: esimerkiksi 671:sta riittävän hyvin tiedoin arvioidusta kääpälajista 115 on luokiteltu uhanalaisiksi (Rassi ym. 2000).

Metsälajien uhanalaistumisen taustalla ovat etupäässä metsien käytössä ja käsittelyssä tapahtuneet muutokset (Rassi ym. 2000). Fennoskandiassa ihminen on hyödyntänyt metsiä vuosisatojen ajan (Lilja ym. 2005). Ennen nykyaikaisen metsätalouden syntyä valikoivat hakkuut vähensivät järeän lahopuuaineksen määrää metsissä (Linder & Östlund 1998). Modernit metsänhoidolliset toimenpiteet, kuten avohakkuut, harvennukset, maanmuokkaus ja puulajien valinta, ovat heikentäneet metsiköiden luonnollista heterogeenisyyttä entisestään (Fries ym. 1997, Nordlind & Östlund 2003 ref. Lilja ym. 2005). Seurauksena on ollut vanhojen metsien häviämisen ja habitaattien pirstoutumisen lisäksi merkittäviä muutoksia metsäekosysteemin luonnollisessa häiriödynamiikassa (Kouki ym. 2001, Kuuluvainen ym. 2002). Paloalueiden ja muiden luonnollisten häiriöympäristöjen häviäminen ja lahopuun määrän romahtaminen hoidetuissa metsissä kuuluvat metsien monimuotoisuuden kannalta kriittisimpien muutosten joukkoon (mm. Hyvärinen ym. 2005). Häiriöiden seurauksena syntyvien nuorten sukkessiovaiheiden merkitystä uhanalaisten lajien habitaattina on viime aikoina erityisesti korostettu (esim. Jonsell ym. 1998).

Luonnontilaisten metsien ominaispiirteistä riippuvaisten lajien tulevaisuus näyttää synkältä ainakin eteläisessä Suomessa, jossa luonnontilaisen kaltaisten metsien osuus on hyvin alhainen. Todennäköisesti tähän joukkoon kuuluu useita lajeja, jotka eivät voi ylläpitää elinkykyistä populaatiota nykyisenkaltaisessa metsämaisemassa Etelä-Suomessa. Niiden lajien, jotka tulevat häviämään jo tapahtuneiden ympäristömuutosten takia, määrää on nimitetty sukupuuttovelaksi (Tilman ym. 1994). Hanski (2000) arvioi Etelä-Suomen metsien sukupuuttovelan olevan 1000 lajin suuruusluokkaa.

Monimuotoisuuden suojeleminen on erityisen ongelmallista sellaisilla alueilla, joissa habitaattien laatu on heikentynyt suojelualoillakin (Kuuluvainen ym. 2002). Esimerkiksi eteläisessä Suomessa suojelualueilla on runsaasti metsiä, joiden ominaispiirteet ovat muuttuneet talouskäytön seurauksena. Tällaisten tilanteiden vuoksi boreaalisten metsien monimuotoisuuden suojelun keskeiseksi keinoksi on noussut metsien ennallistaminen (Kouki ym. 2001, Kuuluvainen ym. 2002). Ennallistamisella pyritään nopeuttamaan ihmisen muuttaman ekosysteemin palautumista luonnontilaisen kaltaiseksi. Metsien ennallistamisen ensisijaisena tavoitteena on luontaisten puulajisuhteiden, puuston rakenteiden ja luontaisten sukkessiokehityksen palauttaminen (Ennallistamistyöryhmä 2003). Alkuperäisten metsämaisemien ominaispiirteiden palauttamiseen tarvitaan

ennallistamismenetelmiä, jotka jäljittelevät luonnontilaisille metsille tyypillisiä häiriöitä ja häiriödynamiiikkaa (Kuuluvainen ym. 2002). Boreaalisen metsän luonnollisia häiriöitä jäljittelemällä luodaan luontaisen kaltaisia uusiutumisympäristöjä. Ajan myötä nämä ympäristöt kehittyvät metsäksi, jonka rakennepiirteet vastaavat paremmin luonnontilaisiin metsiin sopeutuneiden eliöiden elinympäristövaatimuksia.

Vuoden 2002 loppuun mennessä Suomen suojelualueilla oli ennallistettu noin 1 300 hehtaaria metsiä, ja ennallistamistarvetta arvioinut ennallistamistyöryhmä on esittänyt noin 29 000 lisähehtaaria ennallistettavaksi vuosien 2003–2012 aikana (Ennallistamistyöryhmä 2003). Käytetyimmät ennallistamismenetelmät ovat olleet lahopuun määrän lisääminen ja metsän kontrolloitu polttaminen, ja näitä menetelmiä on tarkoitus käyttää jatkossakin. Lahopuun syntymistä voidaan edesauttaa katkaisemalla tai puskemalla puita nurin yksittäin tai ryhmissä. Hitaampaan kuolemaan johtavia vaurioita saadaan aikaiseksi esimerkiksi kaulaamalla. Erilaisten menetelmien käyttö samalla alueella on suotavaa monipuolisen lahopuujatkumon synnyttämiseksi. Kontrolloidun polton avulla voidaan monipuolistaa puustorakennetta ja aikaansaada aukkoja, paahdeympäristöjä sekä nuoria lehtipuuvaltaisia sukkessiovaiheita (Kuuluvainen ym. 2002). Metsäpalo lisää myös voimakkaasti lahopuun määrää. Vain osa puita selviää palosta, loput kuolevat heti tai vaurioituvat ja menehtyvät seuraavina vuosina.

Kuolevan tai kuolleen puuston määrän voimakas, äkillinen lisääntyminen voi luoda otolliset olosuhteet myös metsätuholaisina pidettyjen hyönteisten lisääntymiselle. Suurin osa näistä lajeista on kovakuoriaisia, ja merkittävin ryhmä ovat kaarnakuoriaiset (Ennallistamistyöryhmä 2003). Kaarnakuoriaispopulaatioiden runsastuminen lahopuun syntymisen myötä kuuluu metsän normaaliin dynamiikkaan (Ennallistamistyöryhmä 2003, Wermelinger 2004). Monilla lajeilla on tärkeä ekologinen rooli boreaalisen metsän primäärihahottajina ja ne voivat olla välttämättömiä joidenkin lahopuihin myöhemmin tulevien lajien kannalta. Kaarnakuoriaiset voivat toimia avainlajeina myös aiheuttamalla puukuolemien myötä pienen ja suuren mittakaavan häiriöitä ja metsien sukkessiota (Martikainen ym. 1999). Kaarnakuoriaisten käytävissä elää myös joukko erilaista seuralaislajistoa (Weslien & Regnander 1992, Ennallistamistyöryhmä 2003). Näin kaarnakuoriaiset, jotka itsekin muodostavat yhden runsaslajisimmista lahonsyöjäkovakuoriaisten ryhmistä, ylläpitävät huomattavaa osaa metsäekosysteemin lajirikkaudesta (Martikainen ym. 1999). Itse ennallistamiskohteissa tai niitä ympäröivillä suojelualueilla niistä ei siis ole haittaa.

Kaarnakuoriaisten joukossa on kuitenkin myös lajeja, joiden tiedetään aiheuttaneen merkittäviä metsätuhoja häiriöiden aiheuttaman kannan runsastumisen seurauksena (ks. esim. Wermelinger 2004). Nämä lajit ovat tyypillisesti lahopuiden pioneerilajeja, r-strategisteja, jotka kykenevät lisääntymään nopeasti sopivan resurssin ilmaantuessa. Sopivissa oloissa populaatiokoko voi kasvaa erittäin suureksi, ja kelvollisen kuolleen puun huvettua kaarnakuoriaiset saattavat hyökätä elävien puiden kimppuun. Tällaisessa epideemisessä tilanteessa tietyt kaarnakuoriaislajit voivat muodostaa vakavan uhan talousmetsiköille (ks. esim. Wermelinger 2004).

Kaarnakuoriaistuhojen syntyminen riippuu sekä kaarnakuoriaispopulaation tiheydestä että puuston alttiudesta: mitä alhaisempi puun vastustuskyky on, sitä pienempi hyökkäyspaine vaaditaan hyökkäyksen onnistumiseen ja puun kuolemaan (Annala 2001, Wermelinger 2004). Elävässä puussa kaarnakuoriaisten kolonisaation katsotaan tapahtuvan kahdessa vaiheessa: ensin pioneerikaarnakuoriaiset voittavat puun puolustusjärjestelmät hyökkäyksillään ja sitten sekundaariset lajit aloittavat kolonisaationsa (Lieutier 2002). Puun kuolema ei johdu pelkästään kaarnakuoriaisten käytävien aiheuttamista vaurioista: jotkut lajit, erityisesti kirjanpainaja, kantavat mukanaan lahottavaa sinistäjärsientä (Krokene & Solheim 1996, Lieutier 2002).

Puiden tappamiseen tai vaurioittamiseen kykenevät kaarnakuoriaislajit luetaan metsätuhohyönteisten joukkoon (kts. Metla 2003). Annilan (2001) mukaan metsätaloudellista merkitystä on vain kirjanpainajalla (*Ips typographus*), kuusentähtikirjaajalla (*Pityogenes chalcographus*), havupuun tikaskuoriaisella (*Trypodendron lineatum*) ja männyn ytimennävertäjillä (*Tomicus sp.*). Vaarallisinkaan näistä, kirjanpainaja, ei kuitenkaan ole aiheuttanut laaja-alaista tuhoa Suomessa (Annila 2001, Eriksson ym. 2005). Epideemisiä ja laajoja kaarnakuoriaistuhoja on kuitenkin esiintynyt Suomen kaltaisissa ilmasto-oloissa ainakin Skandinaviassa ja Venäjällä (Christiansen & Bakke 1988, Eidmann 1992, Annila 2001).

Kaarnakuoriaislajit voidaan ryhmitellä primaari- ja sekundaarilajeihin sen mukaan, pystyvätkö ne tappamaan eläviä puita. Ei-epideemisissä oloissa sekundaariset kaarnakuoriaislajit vaikuttavat olevan huomattavasti primaarisia runsaampia: vanhoja metsiä ja kypsiä hoitometsiä tutkittaessa vain noin 1 % pyydetyistä yksilöistä oli primaarilajeja (Martikainen ym. 1999). Metsänhoidolliset toimenpiteet ovat vaikuttaneet eri tavalla eri lajeihin. Monet sekundaariset lajit välttävät talousmetsäalueille tyypillisiä reunavyöhykkeitä ja harvennettuja metsiköitä (Martikainen ym. 1996, Peltonen ym. 1997). Metsänhoidon myötä hakkuutähteillä ja avoimemmilla alueilla menestyvät lajit, kuten primaarilajeihin lukeutuva kuusentähtikirjaaja, ovat ilmeisesti runsastuneet ja sisäosien varjoisia habitaatteja suosivat lajit vähentyneet (Nuorteva 1956a, 1968, Martikainen ym. 1996). Toisaalta hoidosta kärsineiden lajien joukkoon näyttäisi kuuluvan myös metsätuholaisiin lukeutuva, lehtipuilla elävä lehtitikaskuoriainen, *Trypodendron signatum* (Martikainen ym. 1996).

Potentiaalisten kaarnakuoriaistuholaisten kannat näyttävät pysyvän ei-epideemisellä tasolla runsaslahopuustoisilla luonnontilaisilla metsäalueilla, mikäli suuria tuoretta kuollutta puuta synnyttäviä häiriöitä ei tapahdu (Martikainen ym. 1999). Luonnontilaisilla alueilla kilpailu sekundaarilajien kanssa, suurempi kaarnakuoriaisten luonnollisten vihollisten määrä ja epäsuotuisa mikroilmasto voivat rajoittaa primaarikaarnakuoriaisten populaatioita (Martikainen ym. 1996, Nuorteva 1956b). On esitetty, että hakkuutähteiden, tuulenskaatojen ja varastoidun puutavaran suurempi määrä sekä sopiva paahteisempi habitaatti voisivat johtaa jopa siihen, että useimpien potentiaalisten tuholaislajien kannat olisivat hoidetuilla alueilla suurempia kuin luonnonmetsissä (Schlyter & Lundgren 1993, Martikainen ym. 1996).

Laajimmin käytetty keino kaarnakuoriaistuhojen ehkäisemiseksi on hyönteisten kolonisoimien tai kolonisaatiolle alttiiden puiden poistaminen metsästä (Wermelinger 2004). Suomessa vuonna 1991 säädetty laki metsän hyönteis- ja sienituhojen torjunnasta velvoittaa maanomistajan poistamaan metsästä myrskyn, lumen, metsäpalon tai muun tuhonaiheuttajan vahingoittamat havupuut, mikäli niitä on hehtaaria kohti enemmän kuin 10 % puuston runkoluvusta tai mikäli ne muodostavat vähintään 20 rungon ryhmän (Anonyymi 1991). Nämä ns. metsähygieeniset toimenpiteet vähentävät metsiin luonnollisten häiriöiden myötä syntyvän lahopuun määrää. Ennallistamistoimenpiteet puolestaan tuottavat usein lahopuumääriä, jotka ylittävät lain määrittelemät riskirajat. Erityisesti metsän kulottamisen yhteydessä vahingoittuneiden tai kuolleiden runkojen lukumäärä voi olla erittäin suuri. On mahdollista, että ennallistamisen yhteydessä runsastuneet kaarnakuoriaislajit leviävät ympäröiviin talousmetsiin. Mikäli ne aiheuttavat tuhoa talouskäytössä olevalla alueella, voidaan soveltaa lainkohtaa, jonka mukaan suojelukäytössä olevalta alueelta levinneiden tuhohyönteisten aiheuttamat vahingot korvaisi valtio (Anonyymi 1991, Ennallistamistyöryhmä 2003).

Ennallistamistoimien vaikutuksia kaarnakuoriaislajien esiintymiseen ja runsauteen on tutkittu hyvin vähän (Ennallistamistyöryhmä 2003). Suomesta saatavilla on ollut tietoja metsän polttamisen ja hakkuiden yhteydessä toteutetun säästö- ja lahopuun tuottamisen

vaikutuksista hyönteis- ja kovakuoriaislajistoon yleensä (Muona & Rutanen 1994, Hyvärinen ym. 2005, Toivanen & Kotiaho 2007). Maapuiden lisäyksen vaikutusta erityisesti kaarnakuoriaistuholaisiin on tutkittu vain kohteissa, joissa kaadettuja puita oli viisi kappaletta (Hedgren ym. 2003). Suuremman lahopuumäärän lisäyksen vaikutusta kaarnakuoriaistuholaisten runsastumiseen tai niiden ympäröiville metsäalueille aiheuttamaan hyönteistuhoriskiin ei ole aiemmin tutkittu (Eriksson ym. 2006).

Tässä tutkimuksessa selvitän erilaisten ennallistamismenetelmien (metsän polton ja harvennushakkuun yhteydessä käsittelyaloille jätettävän lahopuun määrän) vaikutuksia kaarnakuoriaistuhoriskiin ennallistamisalaa reunustavissa talousmetsissä. Tutkittavana ajanjaksona on ennallistamisvuotta seuraava vuosi, jolloin kaarnakuoriaiset ovat talvehtineet ennallistamisalueella yhden talven. Tutkimuksen pääkysymykset ovat:

- 1) Miten eri ennallistamismenetelmät vaikuttavat kaarnakuoriaisten populaatioihin ennallistamisalueen sisällä?
- 2) Miten eri ennallistamismenetelmät, erityisesti polttaminen, vaikuttavat kaarnakuoriaisten lisääntymisresurssin laatuun ennallistamisalueella?
- 3) Kuinka voimakkaasti kaarnakuoriaiset levittäytyvät ennallistamisalueen ulkopuoliseen talousmetsään? Aiheuttavatko ennallistamistoimenpiteet niin voimakasta kaarnakuoriaisten runsastumista ennallistamisalueen ympärillä, että elävät puut ennallistamisalueen ulkopuolella voivat joutua hyökkäyksen kohteiksi?

2. AINEISTO JA MENETELMÄT

2.1. Tutkittavat lajit

Kaarnakuoriaiset ovat pieniä tai keskikokoisia, lieriömäisiä kovakuoriaisia, jotka muutamaa poikkeusta lukuun ottamatta lisääntyvät puun kuoren alla nilakerroksessa. Ne muodostavat kaarnakuoriaisten alaheimon (Scolytinae) kärsäkkäiden heimossa (Coleoptera, Curculionidae). Suomessa on tavattu 68 kaarnakuoriaislajia (Heliövaara ym. 1998).

Useimmat kaarnakuoriaislajit viettävät pääosan elämästään puun nilakerrokseen kaivamissaan käytävissä. Kukin laji synnyttää oman, tyypillisen syömäkuvionsa, josta voidaan lukea kuoriaisen elinvaiheita. Koiraat parittelevat naaraiden kanssa pariutumiskammiossa, josta naaras tai naaraat kaivavat emokäytävän, jonka reunoille ne munivat munansa. Toukat syövät nilaan omat käytävänsä, jonka päähän, koteloitumispaikkaan, muodostuu joillain lajeilla kotelo-ontelo. Aikuistunut kuoriainen aloittaa parveilulentonsa porauduttuaan kaarnan läpi kuoriutumisreiästä. Yksilöt talvehtivat puussa tai karikkeessa lajista riippuen toukkana tai aikuisena.

Kaarnakuoriaisten kokonaislukumäärän lisäksi tässä tutkimuksessa tarkastellaan kahden kaarnakuoriaislajin, kirjanpainajan ja kuusentähtikirjaajan lajikohtaisia yksilömääriä pyydyksissä. Kummatkin luetaan kuusen tuhohyönteisiksi (Metla 2003), mutta kirjanpainaja on Erikssonin ym. (2006) mukaan käytännössä ainoa merkittävä kuusen kaarnakuoriaistuholainen Suomessa. Se on lahopuiden pioneirilaji, r-strategisti, joka kykenee lisääntymään nopeasti sopivan resurssin ilmaantuessa (Wermelinger 2004). Sopivissa oloissa populaatiokoko voi kasvaa erittäin suureksi, ja kelvollisen kuolleen puun huvettua kirjanpainajat saattavat hyökätä elävien puiden kimppuun. Tällaisessa epideemisessä tilanteessa kirjanpainaja voi muodostaa vakavan uhan kuusivaltaisille metsiköille (Wermelinger 2004). Suomessakin kirjanpainajat tappavat yksittäisiä kuusia mm. aukkojen reunoilla (Peltonen 1999) tai yleisesti kuivien kesien jälkeen (Annala 2001).

Varsinkin Keski-Euroopassa kirjanpainaaja on erittäin vaarallinen metsätuholainen ja sitä on sen vuoksi tutkittu paljon. Wermelingerin (2004) mukaan useimmat kirjanpainaajan biologiset ominaisuudet tunnetaan hyvin, mutta lajin populaatiodynamiikka on yhä puutteellisesti ymmärrettyä ja vaikeasti ennustettavaa.

Yleensä kirjanpainaajatuhot käynnistyvät häiriöiden tai äärimmäisten säätilojen seurauksena. Wermelingerin (2004) mukaan tuhojakson kesto riippuu luontaisten vihollisten vaikutuksista, ihmisen suorittamista metsähygieenisistä toimenpiteistä (kolonisoitujen puiden poisto) sekä elävien puiden puolustuskyvystä, johon sääolot vaikuttavat voimakkaasti. Tyypillinen kesto on 3-6 vuotta.

Kirjanpainaaja suosii lämpimiä elinympäristöjä. Alle 16,5 asteen lämpötilassa kuoriaiset eivät lennä lainkaan (Wermelinger 2004) ja keskieurooppalaisen tutkimuksen mukaan keväisin vaaditaan ainakin 3-4 peräkkäistä lämmintä päivää, jotta hyökkäykset terveisiin puihin onnistuisivat (Weissbacher 1999). Pohjoisempien populaatioiden on todettu dispersoivan vähemmän aktiivisesti kuin eteläisten (Forsse 1991). Korkeissa tiheyksissä lajinsisäinen kilpailu vaikuttaa kirjanpainaajan käyttäytymiseen: emokäytävät lyhenevät ja munienlaskenta vähenee (Anderbrant 1990, Weslien 1994). Optimitiheys emokäytävien suhteen on noin 500 käytävää neliometriä kohti (Schopf & Köhler 1995). Kirjanpainaaja suosii järeää lahoppuuta: sen runsaus kasvaa kuusien läpimitan kasvaessa (Eriksson ym. 2005, 2006).

Kirjanpainaajaysilöt voivat dispersoida useiden kilometrien päähän (Wermelinger 2004). Joidenkin merkintä-takaisinpyynteihin ja feromonipyydyksiin perustuvien tutkimusten perusteella on päätelty, että suuri osa paikallispopulaation yksilöistä lentää ainakin 500 metrin päähän lähtöpaikastaan (Duelli ym. 1997 ref. Wermelinger 2004). Toisaalta Wichmannin & Ravnin (2001) GIS-analyysin perusteella epideemisessä tilanteessa uudet hyökkäyskohteet löytyvät vanhojen läheltä (alle 500 m päästä). Jopa 90 % uusista hyökkäyksistä tapahtui sadan metrin säteellä vanhasta kolonisaatiokohteesta. Koska kirjanpainaajat ovat varsin liikkuvia, kuusen riski tulla kolonisoiduksi ei riipu pelkästään etäisyydestä kirjanpainaajalähteeseen. Toisaalta, mikäli elävien puiden puolustuskyky on samanlainen etäisyydestä riippumatta, voidaan olettaa, että lähellä olevat kuuset joutuvat voimakkaamman hyökkäyksen kohteeksi.

2.2. Tutkimusalat

Tutkimus tehtiin Lammin ja Padasjoen kuntien alueella Etelä-Suomessa (liite 1) Metsäntutkimuslaitoksen, Hämeen ammattikorkeakoulun, Hämeenlinnan kaupungin, metsäyhtiö UPM-Kymmenen ja Metsähallituksen omistamilla metsäaloilla. Metsien hoito- ja palohistorian yleispiirteet tunnetaan kolmen viime vuosisadan ajalta (Juvakka ym. 1995). Seudulla harjoitettiin aktiivisesti kaskiviljelyä 1600- ja 1700-luvuilla, minkä seurauksena metsiköt paloivat noin 50 vuoden välein tuona aikana. 1800-luvun puolivälin jälkeen puita kaadettiin poimintahakkuilla sahateollisuuden tarpeisiin, ja modernit metsänviljelyn menetelmät otettiin käyttöön alueella viime vuosisadan alussa. Tutkimuksen tekohetkellä kaikki tutkittavat metsäalueet olivat olleet talouskäytössä.

Tutkimusta varten 25 x 15 kilometrin alueelta valittiin maanomistajien tietojen ja maastokäyntien perusteella 24 tutkimusalaa, joiden pinta-ala oli 1-3 hehtaaria. Tutkimusalat olivat pääosin mustikkatyyppin kangasmetsää (MT), mutta viidellä tutkimusalalla oli piirteitä myös tuoreesta kangasmetsästä (OMT). Pääpuulajina oli kuusi, jonka lisäksi aloilla kasvoi rauduskoivua, hieskoivua ja mäntyä. Metsiköt olivat 60-100 vuoden ikäisiä (keski-ikä 80 vuotta).

Tutkimusalojen valinnan ja alakohtaisten tietojen keruun suorittivat Helsingin yliopiston Metsäekologian laitoksen tutkijat oman ennallistamistutkimuksensa puitteissa. Lilja ym. (2005) ovat julkaisseet tarkemmat tiedot tutkimusalojen metsien piirteistä.

2.3. Koeasetelma

Kulotuksen ja harvennusalalle jätetyn maapuun määrän vaikutusten vertailua varten tutkimusaloilla tehtiin vuonna 2002 ennallistamiskäsittelyjä. Käsiteltävät alat valittiin satunnaisesti. Ensin helmi-maaliskuussa 18 koealalla suoritettiin harvennushakkuu siten, että metsikön pystytilavuudeksi tuli 50 m³/ha. Osa kaadetuista puista jätettiin lahoamaan maapuiksi. Jätettävän maapuun määrälle asetettiin kolme tasoa: 5 m³/ha, 30 m³/ha ja 60 m³/ha. Harvennukset tehtiin tavallisilla metsätyökoneilla, poistettavat rungot karsittiin hakkuualalla ja hakkuutähteet levitettiin käsittelyalalle tasaisesti. Maapuiksi kaadettuja puita ei karsittu. Poistetun puuston keskimääräinen tilavuus oli 108–168 m³/ha aloille jätetyn maapuun määrästä riippuen. Jäljelle jääneillä kuudella tutkimusaloilla ei tehty minkäänlaisia hakkuuta, vaan ne jätettiin käsittelemättömiksi kontrollialoiksi.

Lahopuun syntymisen näkökulmasta nämä ennallistavat harvennushakkuut jäljittelevät myrskytuhotyyppistä häiriötä, joka tuottaa kerralla runsaasti tuoretta, järeää maapuuta. Käsitelytasoista korkein (60 m³/ha) muistuttaa voimakasta myrskytuhoa ja keskimäinen (30 m³/ha) selvästi pienempää häiriötä. Alinta tasoa (5 m³/ha) voidaan verrata nykyisiin metsänhoidon suosituksiin avohakkuille jätettävän säästöpuun määrästä. Suositusten mukaan säästöpuita jätetään vähintään 5-10 puuta hehtaaria kohden (Metsätalouden kehittämiskeskus Tapio 2006). Tämä määrä koostuu pääosin elävistä puista, joten lahopuun tilavuus koealoilla oli alimmillaankin korkeampi kuin tavallisen talouskäsittelyn saavilla aloilla. Maapuutasot yhdistettiin harvennushakkuukäsittelyn kanssa yhdeksi harvennusfaktoriksi, jolla oli neljä tasoa: ei harvennusta, harvennus + 5 m³/ha maapuuta (MP5), harvennus + 30 m³/ha maapuuta (MP30) ja harvennus + 60 m³/ha maapuuta (MP60).

Polttokäsittelyt tehtiin kesä-, heinä- ja elokuun aikana. Kulotettavat alat valittiin satunnaisesti siten, että puolet kunkin hakkuukäsittelyluokan tutkimusaloista ja hakkaamattomista kontrollialoista kulotettiin. Metsät poltettiin perinteisellä suomalaisella metsänkulutusmenetelmällä (Lemberg & Puttonen 2003). Metsikkö sytytettiin sen ympärillä kiertävältä palokaistalta ja alueen sisäpuolelta siten, että polttoalan reunoilla palo eteni vastatuuleen. Näin riski tulen karkaamisesta pieneni. Reunojen polton jälkeen palon annettiin levitä myötätuuleen alan yli. Olosuhteet polttojen aikana olivat ajankohtien vaihtelusta huolimatta melko samankaltaiset. Kulotukset aloitettiin iltapäivällä (12.40–17.30) ja ne kestivät noin kaksi tuntia (Lilja ym. 2005). Sääoloissa ilman lämpötila vaihteli välillä 21,5–28,9 °C, ilmankosteus välillä 29–40 % ja tuulen nopeus välillä 0,2–1,7 m/s (Lilja ym. 2005). Polttokäsittelyistä muodostettiin polttofaktori, jolla oli kaksi tasoa: ei polttoa ja poltto.

Tutkimusasetelmassa kulottamattomat alat muodostavat kontrolliryhmän polttokäsittelylle ja harventamattomat alat kontrolliryhmän harvennus- ja maapuukäsittelylle. Koska kussakin käsittelyluokassa on kolme toistoa, kolme tutkimusalaa jäi sekä harventamatta että kulottamatta. Nämä kontrollialat edustavat vertailuissa normaalia talousmetsää alueella.

2.4. Kaarnakuoriaisten pyynti

Tutkiaksemme ennallistamiskäsittelyjen vaikutusta kaarnakuoriaiskantoihin pyydystimme kovakuoriaisia ikkunapyydyksillä. Ikkunapyydyks koostui kahdesta ristiin asetetusta läpinäkyvästä pleksilevystä (40 x 60 cm). Levyjen alla oli suppilo ja litran vetoinen säilytysastia, johon hyönteiset putosivat. Säilytysnesteinä käytettiin pesuaineella pehmennettyä suolavettä.

Kaarnakuoriaisten runsautta tutkimusaloilla tutkittiin asettamalla kunkin tutkimusalan sisälle satunnaisesti viisi vapaasti roikkuvaa ikkunapyydyksistä. Vapaasti

roikkuvat pyydykset sijoitettiin avoimeen kohtaan puunrunkojen väliin ja kiinnitettiin naruilla runkoihin siten, että pleksilevyjen alareuna oli noin metrin korkeudella maasta. Selvittääksemme ennallistamiskäsittelyjen vaikutusta kaarnakuoriaisten runsauteen koealoja ympäröivissä talousmetsissä asetimme kuusi vapaasti roikkuvaa ikkunapyydystä suoraan linjaan koealan reunaa vastaan. Ensimmäinen pyydys ripustettiin käsitellyn koealueen sisäpuolelle, 25 metrin etäisyydelle reunasta. Tämä pyydys toimi samalla yhtenä viidestä yllä kuvatusta koealan sisäisestä pyydyksestä. Toinen pyydys laitettiin koealan reunalle ja loput neljä pyydyistä koealan ulkopuolelle 25, 50, 75 ja 100 metrin etäisyydelle koealan reunasta. Pyydyslinjan paikka tutkimusalan reunalla valittiin siten, että pyydyslinja kulki koko matkan tutkimusalojen kaltaisessa yhtenäisessä MT-tyypin metsässä. Valinta sopivien sijoitusvaihtoehtojen kesken tehtiin satunnaisesti. Koskemattomilla kontrollialoilla tehtiin samanlainen kuuden pyydyksen linja satunnaiseen suuntaan alueen sisällä.

Vapaasti roikkuvien ikkunapyydysten lisäksi tutkimusalojen sisään asetettiin kolme pystykuuseen kiinnitettyä runkoikkunapyydyistä. Näiden pyydysten avulla vertailtiin kaarnakuoriaisten runsautta eri tutkimusalojen puunrungoilla. Kulotetuilla alueilla pystykuuset olivat kuolleita tai kuolemassa, ja siksi alttiita kaarnakuoriaisten kolonisaatiolle. Kulottamattomilla alueilla sopivia kuolevia pystykuusia ei ollut, joten kulottamattomilla alueilla pyydyspuut tapettiin kaulaamalla kesäkuussa 2002. Runkoikkunapyydykset kiinnitettiin puunrunkoihin rungonmyötäisesti alle metrin korkeudelle maanpinnasta.

Pyynnit aloitettiin toukokuun puolivälissä. Pyydykset asetettiin paikoilleen 10.5. alkaen ja tämän jälkeen ne käytiin tyhjentämässä kolmen viikon välein. Tutkimusalojen sisällä vapaasti roikkuvien pyydysten pyyntijakso jatkui 10.9. saakka. Runkoikkunapyydykset ja linjapyydykset poistettiin heinäkuun 10. päivä. Pyynnit kattoivat useimpien kaarnakuoriaislajien vilkkaimman parveilulentojakson kokonaisuudessaan (Heliövaara ym. 1998).

Pyydysten kaarnakuoriaislajisto määritettiin Keski-Suomen Luontomuseon tiloissa Jyväskylässä. Määrittämissä käytettiin pääasiassa Suomen kaarnakuoriaiset -teosta (Heliövaara ym. 1998). Aineisto määritettiin lajitasolle saakka.

2.5. Aineiston analyysimenetelmät

Tilastollisia analyysejä varten pyydyille yksilömäärille suoritettiin logaritmimuunnos ($\log_{10}(x+1)$) aineiston heteroskedastisuuden vähentämiseksi. Analyysit tehtiin erikseen kaarnakuoriaisten kokonaismäärille ja tärkeimpien tuholaishajien, kuusentähkikirjaajan ja kirjanpainaajan yksilömäärille.

Kaarnakuoriaisten alakohtaisen runsausvaihtelun tutkimista varten kaikki viiden vapaasti roikkuvan pyydyksen saaliit laskettiin yhteen kullakin tutkimusalalla. Runsauseroja testattiin kaksisuuntaisessa varianssianalyysissä, jossa faktoreina toimivat harvennus- (neljä tasoa) ja polttokäsittely (kaksi tasoa). Käsittelyryhmien keskinäisiä eroja testattiin Tukeyn parittaisvertailuilla. Mikäli faktoreiden välillä havaittiin interaktio, analyysia jatkettiin yksinkertaisten vaikutusten testillä ja parittaisvertailuilla.

Kaarnakuoriaisten resurssipreferenssiä arvioitiin runkopyydysten yhteenlasketulla alakohtaisella pyyntituloksella. Eroja testattiin kaksisuuntaisessa varianssianalyysissä, jossa faktoreina toimivat harvennus- (neljä tasoa) ja polttokäsittely (kaksi tasoa). Mikäli faktoreiden välillä havaittiin interaktio, analyysia jatkettiin yksinkertaisten vaikutusten testillä ja parittaisvertailuilla.

Kaarnakuoriaisten levittäytymisen tutkimusta varten käsittelyt luokiteltiin yhdeksi nelitasoiseksi faktoriksi (ei polttoa eikä harvennusta, harvennus ilman polttoa, poltto ilman harvennusta, harvennus ja poltto). Käsittelyjen ja tutkimusalan etäisyyden vaikutusta

tutkittiin toistomittaus-varianssianalyysin avulla. Tässä testissä etäisyys tutkimusalasta tulkittiin toistomittaukseksi ja luokitellut käsittelyt olivat faktorina. Ryhmien välisiä eroja tutkittiin yksinkertaisten vaikutusten testillä ja parittaisvertailuilla.

Tilastolliset testit tehtiin SPSS 13.0 –ohjelmalla. Kuvien piirtämiseen käytettiin tilastollisen laskennan ohjelmaa R ja taulukkolaskentaohjelmaa Excel.

3. TULOKSET

3.1. Kaarnakuoriaisten runsausvaihtelu tutkimusalojen välillä

Tutkimusalojen sisäisillä ikkunapyydyksillä pyydettiin 21695 kaarnakuoriaisyksilöä. Lajimäärä oli 33. Runsaimmat lajit olivat kuusentähtikirjaaja, kuusenniluri (*Hylastes cunicularius*), kannonhutikirjaaja (*Dryocoetes autographus*) ja tikaskuoriaiset (*Trypodendron sp.*).

Poltto- ja harvennuskäsittely vaikuttivat kaarnakuoriaisten runsauteen tutkimusaloilla, ja käsittelyillä oli myös merkitsevä yhteisvaikutus (taulukko 1a, kuva 1). Harvennus lisäsi kaarnakuoriaisten yksilömääriä polttamattomilla aloilla, mutta eri maapuutasojen välillä ei ollut merkitsevää eroa (taulukko 1b). Polttaminen vaikutti kaarnakuoriaisrunsautteen positiivisesti kaikissa harvennuskäsittelyluokissa (taulukko 1b), paitsi runsaasti maapuuta (60 m³/ha) sisältäviä aloja verratessa (taulukko 2). Poltettuja aloja vertailtaessa harvennuskäsittely ei vaikuttanut kaarnakuoriaismääriin (taulukko 1b).

Poltto- ja harvennuskäsittely vaikuttivat kuusentähtikirjaajan runsauteen tutkimusaloilla (taulukko 1a, kuva 2). Käsittelyjen yhteisvaikutus oli erittäin merkitsevä. Harvennus lisäsi kuusentähtikirjaajan runsautta polttamattomilla aloilla (taulukko 1b), mutta alueelle jätetyn maapuun määrällä ei ollut vaikutusta (taulukko 2). Poltettuja aloja tarkasteltaessa harvennus ei vaikuttanut runsauteen (taulukko 1b). Poltto kasvatti kuusentähtikirjaajan yksilömääriä harventamattomilla aloilla, mutta harvennetuilla aloilla poltolla ei ollut vaikutusta. Aloilla, joille maapuuta jätettiin 5 tai 30 m³/ha, suuntaa-antava vaikutus voitiin kuitenkin havaita (taulukko 1b).

Poltto ja harvennuskäsittely vaikuttivat kirjanpainajan runsauteen tutkimusaloilla (taulukko 1a, kuva 3). Myös yhteisvaikutus oli merkitsevä. Polttamattomilla harvennetuilla aloilla maapuumäärät 5 m³/ha ja 30 m³/ha lisäsivät yksilömäärää kontrollialueisiin verrattuna (taulukko 2). Muita eroja harvennuskäsittelyjen välillä ei ollut. Poltetuilla aloilla yksilömäärä oli korkeampi 5 m³/ha -alueilla kuin muilla tutkimusaloilla, muut alat eivät poikenneet toisistaan (taulukko 2). Poltto lisäsi runsautta harventamattomilla ja harvennetuilla vähämaapuisilla aloilla, mutta harvennetuilla keski- ja runsasmaapuisilla aloilla poltolla ei ollut vaikutusta (taulukko 1b).

3.2. Runkopyydykset: käsittelyjen vaikutus resurssin laatuun

Tutkimuspuiden rungoille kiinnitetyillä pyydyksillä pyydettiin 75404 kaarnakuoriaisyksilöä, jotka edustivat 30 eri lajia. Sekä poltolla että harvennuskäsittelyllä oli vaikutusta runkopyydysten kaarnakuoriaismääriin, yhteisvaikutusta ei ollut (taulukko 3a, kuva 4). Poltto vähensi yksilömäärää runkopyydyksissä. Harvennuskäsittelyjä verrattaessa yksilömäärät olivat MP5-käsittelyn saaneilla aloilla korkeampia kuin hakkaamattomilla harventamattomilla (Tukeyn testit, taulukko 4b). MP5-käsittelyn ero runsasmaapuustoihin MP60-aloihin oli vain suuntaa-antava (Tukeyn testit, taulukko 4b, kuva 4). Erot muiden käsittelytasojen välillä eivät olleet merkitseviä.

Taulukko 1. Polton ja aloille jätetyn maapuun määrän vaikutus kaarnakuoriaislajien runsauteen. a) varianssitaulut, b) yksinkertaiset vaikutukset.

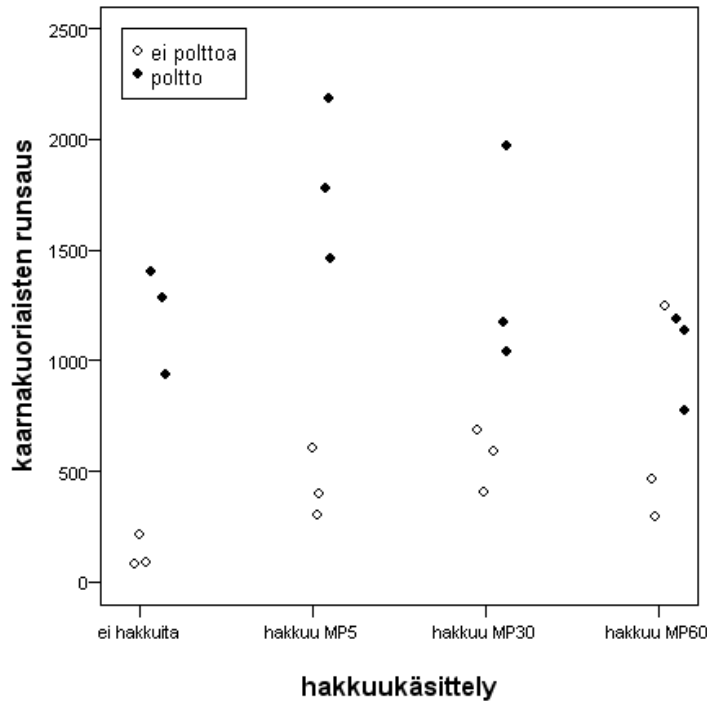
a) varianssitaulut					
		dF	MS	F	P
kaikki lajit	Poltto	1	10,389	65,103	<0,001
	Harvennus ja maapuun tuotto	3	0,956	5,993	0,006
	Yhdysvaikutus	3	0,850	5,325	0,010
	Jäännös	16	0,160		
kuusentähtikirjaaja	Poltto	1	12,616	44,251	<0,001
	Harvennus ja maapuun tuotto	3	5,814	20,392	<0,001
	Yhdysvaikutus	3	4,042	14,177	<0,001
	Jäännös	16	0,285		
kirjanpainaja	Poltto	1	17,915	36,309	<0,001
	Harvennus ja maapuun tuotto	3	2,418	4,901	0,013
	Yhdysvaikutus	3	2,348	4,759	0,015
	Jäännös	16	0,493		
b) yksinkertaiset vaikutukset					
	Faktori	Yksinkertaiset vaikutukset		F	P
kaikki lajit	Poltto	Harventamattomilla		50,428	<0,001
		Harvennus MP5		19,654	<0,001
		Harvennus MP30		7,567	0,014
		Harvennus MP60		3,430	0,083
	Harvennus ja maapuun tuotto	Polttamattomilla		10,262	0,001
		Poltetuilla		1,057	0,395
kuusentähtikirjaaja	Poltto	Harventamattomilla		79,068	<0,001
		Harvennus MP5		3,143	0,095
		Harvennus MP30		4,234	0,056
		Harvennus MP60		0,339	0,569
	Harvennus ja maapuun tuotto	Polttamattomilla		32,206	<0,001
		Poltetuilla		2,363	0,110
kirjanpainaja	Poltto	Harventamattomilla		24,900	<0,001
		Harvennus MP5		22,351	<0,001
		Harvennus MP30		0,377	0,548
		Harvennus MP60		2,958	0,105
	Harvennus ja maapuun tuotto	Polttamattomilla		3,781	0,032
		Poltetuilla		5,879	0,007

Taulukko 2. Polton ja aloille jätetyn maapuun määrän vaikutus kaarnakuoriaislajien runsauteen. Parittaisvertailut. *MD=mean difference, keskimääräinen ero käsittelyiden välillä. Lajirunsauskiin on käytetty logaritmimuunnosta.

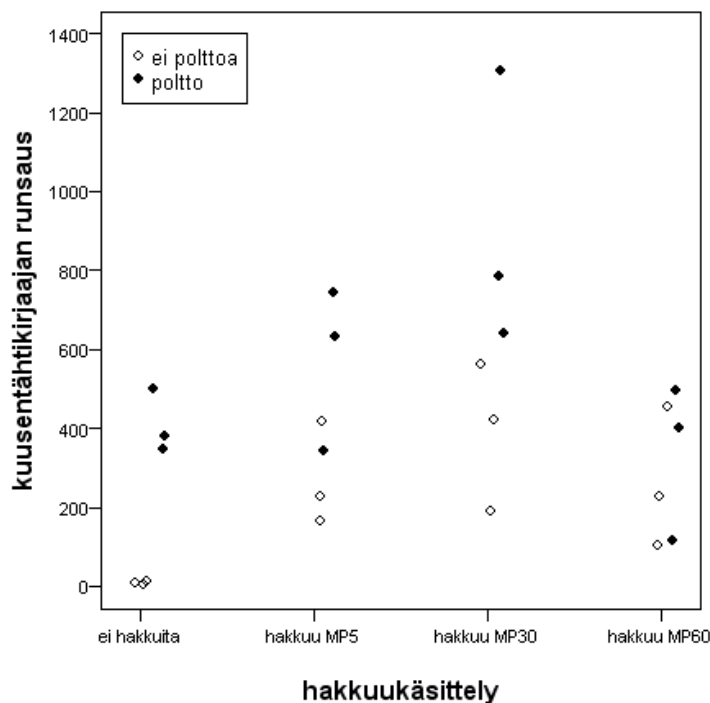
	Vertailu	Polttamat- tomat MD*	P	Poltetut MD*	P
kaikki lajit	harventamattomat – harvennus MP5	-1,274	0,001	-0,404	0,233
	harventamattomat – harvennus MP30	-1,536	<0,001	-0,117	0,723
	harventamattomat – harvennus MP60	-1,555	<0,001	0,157	0,636
	harvennus MP5 – harvennus MP30	-0,262	0,433	0,287	0,393
	harvennus MP5 – harvennus MP60	-0,281	0,402	0,561	0,105
	harvennus MP30 – harvennus MP60	-0,018	0,956	0,275	0,412
kuusentähti- kirjaaja	harventamattomat – harvennus MP5	-3,406	<0,001	-0,303	0,498
	harventamattomat – harvennus MP30	-3,748	<0,001	-0,769	0,097
	harventamattomat – harvennus MP60	-3,274	<0,001	0,349	0,435
	harvennus MP5 – harvennus MP30	-0,342	0,444	-0,466	0,301
	harvennus MP5 – harvennus MP60	0,132	0,765	0,652	0,154
	harvennus MP30 – harvennus MP60	0,474	0,293	1,118	0,021
kirjan- painaja	harventamattomat – harvennus MP5	-1,500	0,019	-1,349	0,032
	harventamattomat – harvennus MP30	-1,804	0,006	0,706	0,236
	harventamattomat – harvennus MP60	-1,111	0,071	0,765	0,201
	harvennus MP5 – harvennus MP30	-0,304	0,603	2,056	0,002
	harvennus MP5 – harvennus MP60	0,389	0,507	2,114	0,002
	harvennus MP30 – harvennus MP60	0,693	0,244	0,059	0,920

Poltto ja harvennuskäsittely vaikuttivat kuusentähtikirjaajan määrään runkopyydyksissä (taulukko 3a, kuva 5). Myös yhteisvaikutus oli erittäin merkitsevä. Poltto vähensi kuusentähtikirjaajan määrää runkopyydyksissä kolmen harvennuskäsittelytason sisällä, vain 30 m³/ha maapuuta sisältävillä aloilla vaikutus ei ollut merkitsevä (taulukko 3b). Polttamattomilla aloilla harvennus vaikutti yksilömääriin siten, että kontrollialoilla yksilöitä oli vähemmän kuin harvennetuilla ja runsasmaapuustoisilla MP60-aloilla vähemmän kuin niukkamaapuustoisilla MP5-aloilla (taulukko 4a). Poltettuja aloja verrattaessa kuusentähtikirjaajan runsaus rungoilla oli alimmillaan MP60-aloilla ja ero oli merkitsevä harventamattomiin ja 30 m³/ha maapuuta sisältäviin aloihin nähden.

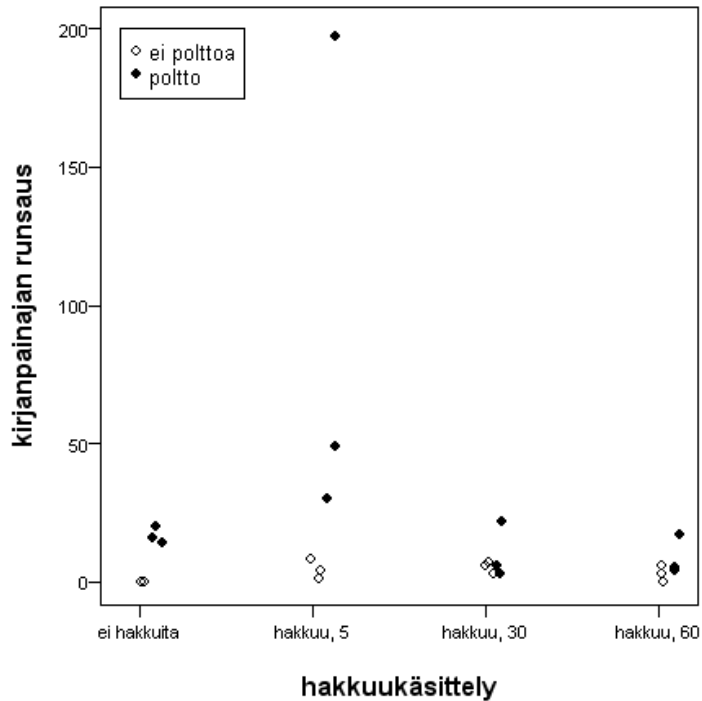
Poltto vähensi ja harvennuskäsittely lisäsi kirjanpainajan määriä tutkimusrungoilla (taulukko 3a, kuva 6). Yhteisvaikutus ei ollut merkitsevä. Tästä huolimatta yksinkertaisten vaikutusten testit paljastivat, että polton vaikutus ei ollut merkitsevä harventamattomilla aloilla ja että harvennuskäsittely lisäsi kirjanpainajan määrää vain polttamattomilla rungoilla (taulukko 3b). Polttamattomilla aloilla harvennus lisäsi kirjanpainajien määrää rungoilla, mutta jätetyn maapuun määrällä ei ollut vaikutusta (taulukko 4a). Ilman yksinkertaisten vaikutusten tarkastelemista harvennuskäsittelyn vaikutus erottui huomattavasti heikommin (Tukeyn testit, taulukko 4b).



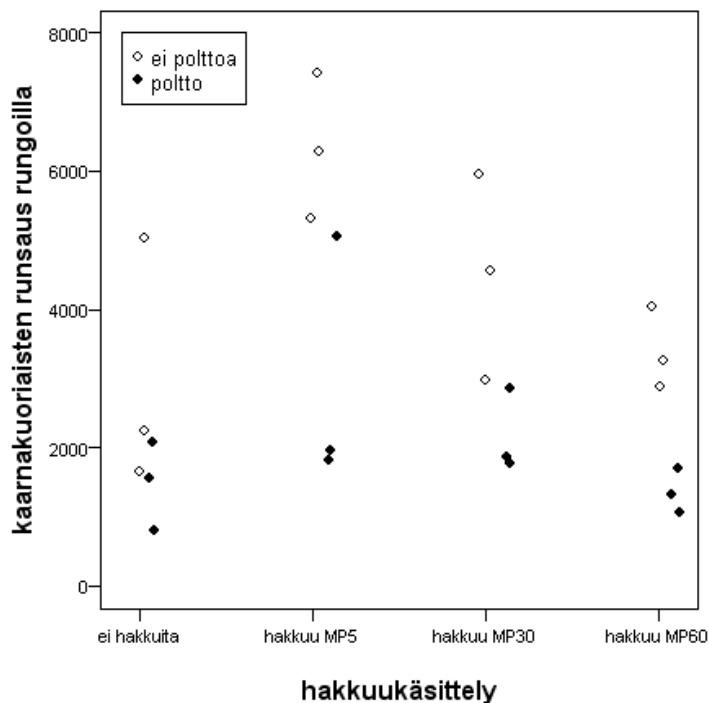
Kuva 1. Kaarnakuoriaisten runsaus tutkimusaloilla. Pystyakselilla kunkin tutkimusalan vapaasti roikkuvien ikkunapyydydysten yhteenlaskettu yksilömäärä. Vaaka-akselilla hakkuukäsittelyt, lyhennykset viittaavat käsittelytasoihin. Mustat pisteet ovat poltettuja tutkimusaloja, valkoiset polttamattomia.



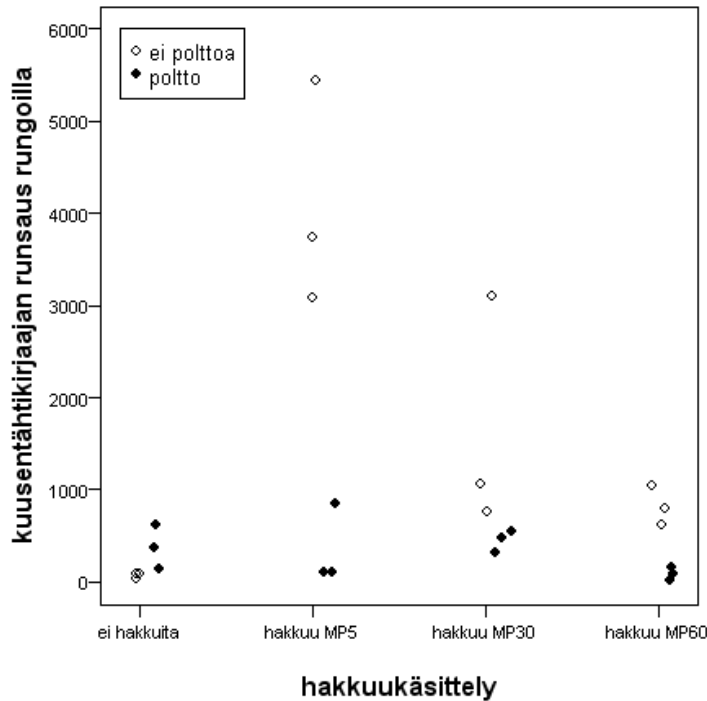
Kuva 2. Kuusentähtikirjaajan runsaus tutkimusaloilla. Pystyakselilla kunkin tutkimusalan vapaasti roikkuvien ikkunapyydydysten yhteenlaskettu yksilömäärä. Vaaka-akselilla hakkuukäsittelyt, lyhennykset viittaavat käsittelytasoihin. Mustat pisteet poltettuja tutkimusaloja, valkoiset polttamattomia.



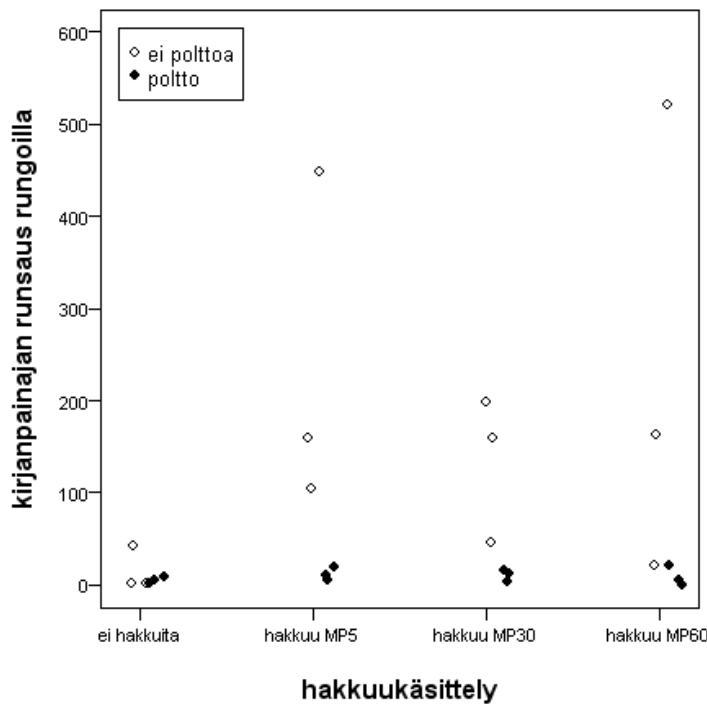
Kuva 3. Kirjanpainajan runsaus tutkimusaloilla. Pystyakselilla kunkin tutkimusalan vapaasti roikkuvien ikkunapyydysten yhteenlaskettu yksilömäärä. Vaaka-akselilla hakkuukäsittelyt, lyhennykset viittaavat käsittelytasoihin. Mustat pisteet poltettuja tutkimusaloja, valkoiset polttamattomia.



Kuva 4. Kaarnakuoriaisten runsaus tutkimusrungoilla. Pystyakselilla kunkin tutkimusalan runkoikkunapyydysten yhteenlaskettu yksilömäärä. Vaaka-akselilla hakkuukäsittelyt, lyhennykset viittaavat käsittelytasoihin. Mustat pisteet poltettuja tutkimusaloja, valkoiset polttamattomia.



Kuva 5. Kuusentähkikirjaajan runsaus tutkimusrungoilla. Pystyakselilla kunkin tutkimusalan runkoikkunapyydysten yhteenlaskettu yksilömäärä. Vaaka-akselilla hakkuukäsittelyt, lyhennykset viittaavat käsittelytasoihin. Mustat pisteet poltettuja tutkimusaloja, valkoiset polttamattomia.



Kuva 6. Kirjanpainajan runsaus tutkimusrungoilla. Pystyakselilla kunkin tutkimusalan runkoikkunapyydysten yhteenlaskettu yksilömäärä. Vaaka-akselilla hakkuukäsittelyt, lyhennykset viittaavat käsittelytasoihin. Mustat pisteet poltettuja tutkimusaloja, valkoiset polttamattomia.

Taulukko 3. Polton ja aloille jätetyn maapuun määrän vaikutus resurssin laatuun. a) varianssitaulut, b) yksinkertaiset vaikutukset.

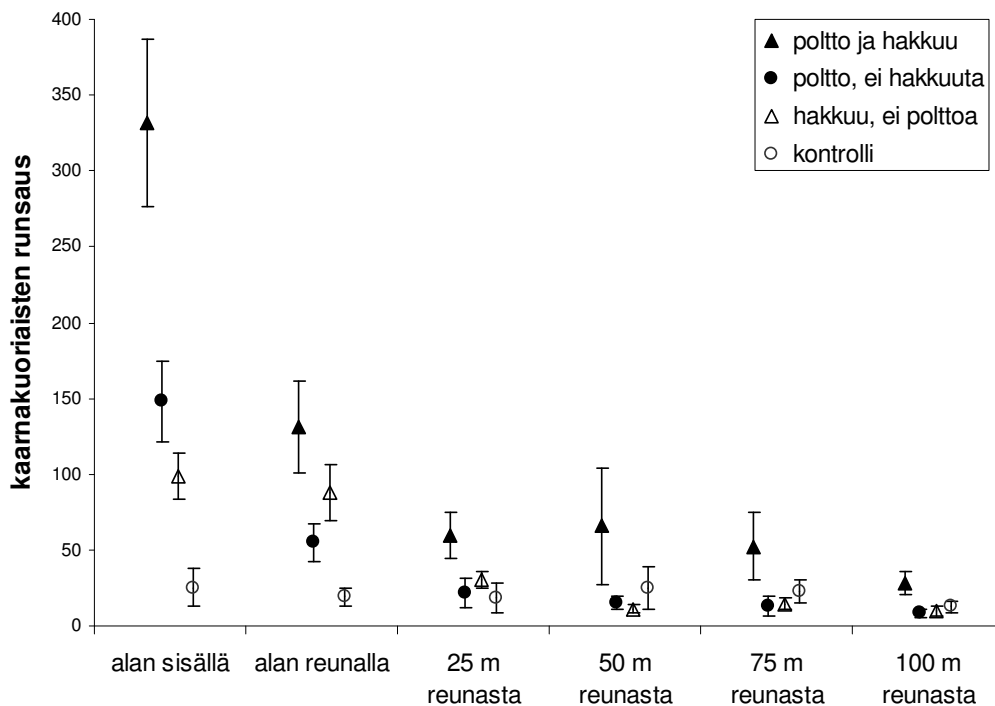
a) varianssitaulut					
		dF	MS	F	P
kaikki lajit	Poltto	1	4,032	23,796	<0,001
	Harvennus ja maapuun tuotto	3	0,749	4,419	0,019
	Yhdysvaikutus	3	0,020	0,117	0,949
	Jäännös	16	0,169		
kuusentähhtikirjaaja	Poltto	1	8,876	19,101	<0,001
	Harvennus ja maapuun tuotto	3	5,240	11,278	<0,001
	Yhdysvaikutus	3	6,179	13,298	<0,001
	Jäännös	16	0,465		
kirjanpainaja	Poltto	1	23,465	25,510	<0,001
	Harvennus ja maapuun tuotto	3	3,984	4,331	0,020
	Yhdysvaikutus	3	1,956	2,127	0,137
	Jäännös	16	0,920		
b) yksinkertaiset vaikutukset					
	Faktori	Yksinkertaiset vaikutukset		F	P
kuusentähhtikirjaaja	Poltto	Harventamattomilla		8,794	0,009
		Harvennus MP5		26,605	<0,001
		Harvennus MP30		5,000	0,040
		Harvennus MP60		18,596	0,001
	Harvennus ja maapuun tuotto	Polttamattomilla		20,597	<0,001
		Poltetuilla		3,979	0,027
kirjanpainaja	Poltto	Harventamattomilla		0,138	0,715
		Harvennus MP5		11,659	0,004
		Harvennus MP30		8,293	0,011
		Harvennus MP60		11,799	0,003
	Harvennus ja maapuun tuotto	Polttamattomilla		6,155	0,006
		Poltetuilla		0,303	0,823

Taulukko 4. Polton ja aloille jätetyn maapuun määrän vaikutus resurssin laatuun. a) parittaisvertailut, b) Tukeyn testit. *MD=mean difference, keskimääräinen ero käsittelyiden välillä. Lajirunsausiksi on käytetty logaritminmuunnosta.

a) parittaisvertailut					
	Vertailu	Polttamat- tomat MD*	P	Poltetut MD*	P
kuusentähti- kirjaaja	harventamattomat – harvennus MP5	-4,173	<0,001	0,348	0,540
	harventamattomat – harvennus MP30	-3,219	<0,001	-0,324	0,569
	harventamattomat – harvennus MP60	-2,572	<0,001	1,479	0,017
	harvennus MP5 – harvennus MP30	0,954	0,106	-0,672	0,245
	harvennus MP5 – harvennus MP60	1,601	0,011	1,131	0,059
	harvennus MP30 – harvennus MP60	0,647	0,262	1,803	0,005
kirjanpainaja	harventamattomat – harvennus MP5	-3,018	0,001	-0,636	0,429
	harventamattomat – harvennus MP30	-2,534	0,005	-0,570	0,477
	harventamattomat – harvennus MP60	-2,587	0,004	-0,188	0,813
	harvennus MP5 – harvennus MP30	0,484	0,545	0,065	0,935
	harvennus MP5 – harvennus MP60	0,431	0,589	0,447	0,576
	harvennus MP30 – harvennus MP60	-0,053	0,947	0,382	0,632
b) Tukeyn testit					
	Vertailu			MD	P
kaikki lajit	harventamattomat – harvennus MP5			-0,749	0,028
	harventamattomat – harvennus MP30			-0,519	0,170
	harventamattomat – harvennus MP60			-0,097	0,977
	harvennus MP5 – harvennus MP30			0,230	0,769
	harvennus MP5 – harvennus MP60			0,653	0,062
	harvennus MP30 – harvennus MP60			0,422	0,319
kirjanpainaja	harventamattomat – harvennus MP5			-1,827	0,021
	harventamattomat – harvennus MP30			-1,552	0,056
	harventamattomat – harvennus MP60			-1,388	0,097
	harvennus MP5 – harvennus MP30			0,275	0,959
	harvennus MP5 – harvennus MP60			0,439	0,856
	harvennus MP30 – harvennus MP60			0,165	0,991

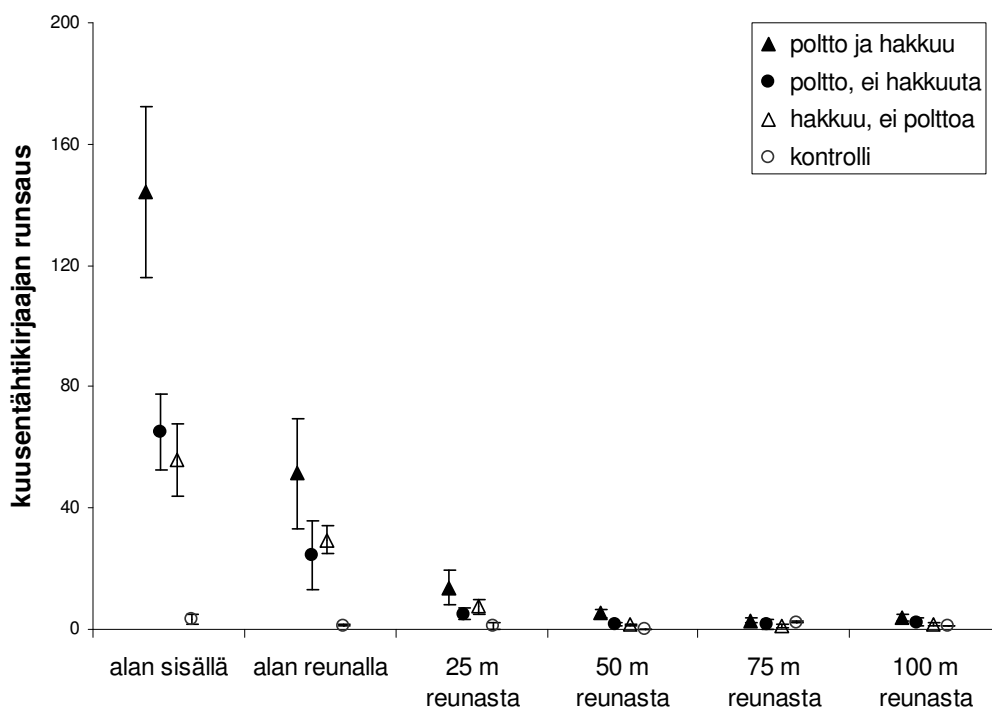
3.3. Linjapyydykset: kaarnakuoriaisten levittäytyminen

Alan käsittelytapa ja pyydyksen etäisyys alasta vaikuttivat kaarnakuoriaisten määrään linjapyydyksissä, ja näillä faktoreilla oli myös yhteisvaikutus (taulukko 5a). Kaksoiskäsittelyn (sekä poltto että harvennus) saaneilla aloilla kaarnakuoriaismäärät olivat merkitsevästi korkeampia kuin kontrollialoilla kolmessa ensimmäisessä pyydyksessä, eli 25 metrin päähän alan reunasta (taulukko 6). Pelkän harvennuskäsittelyn saaneilla aloilla yksilömäärät olivat merkitsevästi kontrollilinjaa korkeampia alalla ja alan reunalla, eli kahdessa ensimmäisessä pyydyksessä (taulukko 6). Harventamattomilla kulutusaloilla käsittely vaikutti vain ensimmäisiä kontrolli- ja käsittelypyydyksiä verratessa, eli alueen sisällä (taulukko 6). 50 metrin etäisyydestä eteenpäin mikään käsittely ei poikennut kontrollilinjan vastaavista pyydyksistä parittaisvertailuissa.



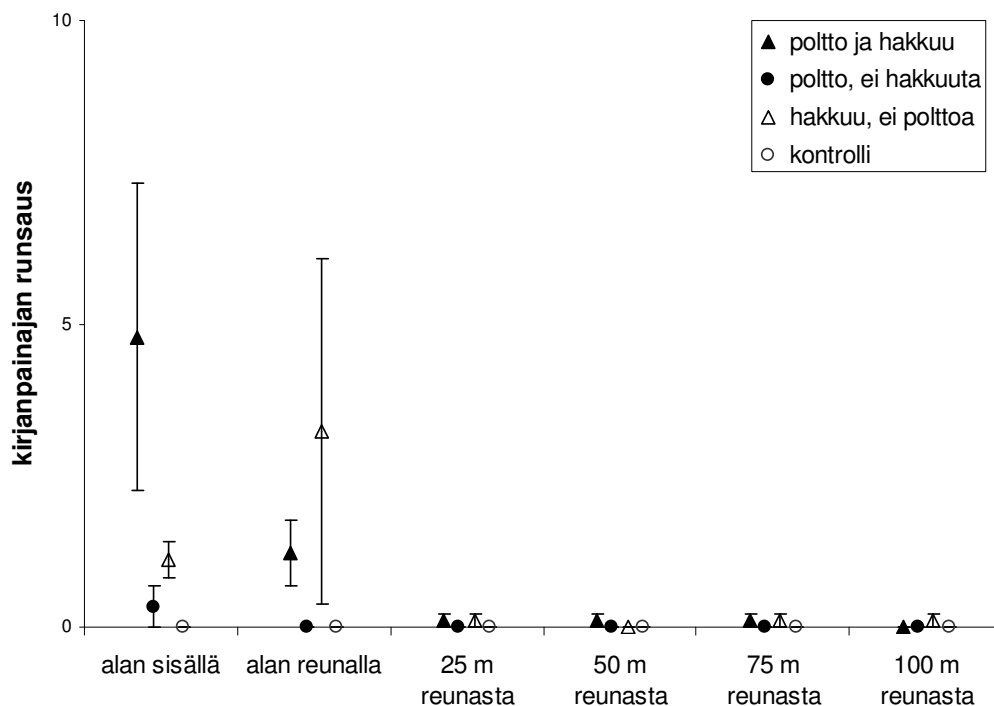
Kuva 7. Kaarnakuoriaisten runsaus tutkimusalan ympäristössä. Pystyakselilla käsittelykohtaisten yksilömäärien keskiarvo ja keskivirhe ikkunapyydyksessä. Vaaka-akselilla pyydyksen etäisyys tutkimusalasta.

Käsittelytapa ja pyydyksen etäisyys vaikuttivat kuusentähtikirjaajan määriin linjapyydyksissä, ja yhteisvaikutuskin oli merkitsevä (taulukko 5a). Aloilla, jotka oli sekä poltettu että harvennettu, kuusentähtikirjaajan yksilömäärät olivat kontrollipyydyksiä korkeammat neljässä ensimmäisessä pyydyksessä, eli 50 metriin saakka (parittaisvertailut, $p \leq 0,001$ kaikissa, taulukko 6). Pelkän harvennuskäsittelyn saaneilla aloilla vaikutus näkyi kolmessa ensimmäisessä pyydyksessä, eli 25 metriin saakka (parittaisvertailut, $p < 0,01$ kaikissa, taulukko 6). Myös pelkkä polttokäsittely ilman harvennushakkuuta kohotti yksilömääriä 25 metriin saakka (parittaisvertailut, $p < 0,05$ kaikissa, taulukko 6). Muilla etäisyyksillä kontrollilinjan pyydykset eivät eronneet vastaavista käsittelypyydyksistä.



Kuva 8. Kuusentähtikirjaajan runsaus tutkimusalan ympäristössä. Pystyakselilla käsittelykohtaisten yksilömäärien keskiarvo ja keskivirhe ikkunapyydyksessä. Vaaka-akselilla pyydyksen etäisyys tutkimusosalasta.

Käsittely ja pyydyksen etäisyys vaikuttivat kirjanpainajan runsauteen, mutta yhteisvaikutus ei ollut merkitsevä (taulukko 5a). Kontrollilinjan ja käsiteltyjen alojen linjapyydysten välillä ei ollut eroja millään etäisyydellä tutkimusalan ulkopuolella (taulukko 5b, taulukko 6). Eroja löytyy kuitenkin käsittelykohtaisia linjapyydyksiä vertailemalla. Aloitilla, jotka sekä harvennettiin että poltettiin, kirjanpainajan runsaus oli suurempi alan sisällä kuin 25–100 metriä alan ulkopuolella, ja reunalla runsaus oli suurempi kuin 100 metrin päässä olleissa pyydyksissä. Polttamattomilla harvennetuilla aloilla kirjanpainajan runsaus alan sisällä oli suurempi kuin reunalla tai 50 metrin päässä olleissa pyydyksissä, ja erot olivat melkein merkitseviä ($0,05 < p < 0,10$) 25, 75 ja 100 metrin etäisyydellä oleviin pyydyksiin nähden. Pelkän polttokäsittelyn saaneiden alojen linjapyydysten välillä ei ollut eroja



Kuva 9. Kirjanpainajan runsaus tutkimusalan ympäristössä. Pystyakselilla käsittelykohtaisten yksilömäärien keskiarvo ja keskivirhe ikkunapyydyksessä. Vaaka-akselilla pyydyksen etäisyys tutkimusalasta.

Taulukko 5. Käsittelyjen ja pyydyn etäisyyden vaikutus kaarnakuoriaisten runsauteen. a) Varianssitaulut (toistomittaus), b) Käsittelyn yksinkertaiset vaikutukset.

a) varianssitaulut (toistomittaus)					
		dF	MS	F	P
kaikki lajit	Pyydys	5,100	11,516	29,676	<0,001
	Käsittely	3,20	11,117	6,204	0,004
	Yhdysvaikutus	15,100	1,123	2,893	0,001
	Jäännös	100,20	0,388, 1,792		
kuusentähtikirjaaja	Pyydys	5,100	22,152	63,596	<0,001
	Käsittely	3,20	13,492	11,573	<0,001
	Yhdysvaikutus	15,100	1,597	4,584	<0,001
	Jäännös	100,20	0,348, 1,166		
kirjanpainaja	Pyydys	5,100	0,673	2,570	0,031
	Käsittely	3,20	0,638	3,776	0,027
	Yhdysvaikutus	15,100	0,193	0,737	0,742
b) Käsittelyn yksinkertaiset vaikutukset					
	Faktori	Yksinkertaisten vaikutusten testi		F	P
kaikki lajit	Käsittely	alan sisällä		17,676	<0,001
		reunalla		6,750	0,003
		25 m reunasta		2,336	0,105
		50 m reunasta		3,966	0,023
		75 m reunasta		2,352	0,103
		100 m reunasta		2,448	0,094
kuusentähtikirjaaja	Käsittely	alan sisällä		21,016	<0,001
		reunalla		9,266	<0,001
		25 m reunasta		3,315	0,041
		50 m reunasta		6,823	0,002
		75 m reunasta		1,888	0,164
		100 m reunasta		1,678	0,204
kirjanpainaja	Käsittely	alan sisällä		1,437	0,262
		reunalla		0,838	0,489
		25 m reunasta		0,208	0,889
		50 m reunasta		0,521	0,673
		75 m reunasta		0,208	0,889
		100 m reunasta		0,521	0,673

Taulukko 6. Käsittelyjen vaikutus kaarnakuoriaisten runsauteen eri etäisyyksillä tutkimusalasta.

*MD=mean difference, keskimääräinen ero käsittelyiden välillä. Lajirunsauksiin on käytetty logaritmimuunnosta.

Etäisyys	Vertailu	kaikki lajit		kuusentähti-kirjaaja		kirjanpainaja	
		MD*	P	MD*	P	MD*	P
alalla	kontrolli – harvennus	-1,553	0,001	-2,705	<0,001	-0,642	0,270
	kontrolli – poltto	-2,014	<0,001	-2,972	<0,001	-0,231	0,742
	kontrolli – poltto+harvennus	-2,729	<0,001	-3,592	<0,001	-1,032	0,083
	harvennus – poltto	-0,460	0,251	-0,267	0,564	0,411	0,476
	harvennus – poltto+harvennus	-1,175	<0,001	-0,887	0,012	-0,390	0,342
	poltto – poltto+harvennus	-0,715	0,081	-0,621	0,187	-0,801	0,172
reunalla	kontrolli – harvennus	-1,405	0,002	-2,462	<0,001	-0,597	0,272
	kontrolli – poltto	-1,040	0,043	-2,221	0,002	0	1
	kontrolli – poltto+harvennus	-1,733	<0,001	-2,672	<0,001	-0,589	0,279
	harvennus – poltto	0,365	0,365	0,240	0,651	0,597	0,272
	harvennus – poltto+harvennus	-0,328	0,252	-0,210	0,577	0,009	0,982
	poltto – poltto+harvennus	-0,693	0,094	-0,450	0,400	-0,589	0,279
25 m	kontrolli – harvennus	-0,538	0,339	-1,422	0,019	-0,077	0,582
	kontrolli – poltto	-0,048	0,944	-1,155	0,107	0	1
	kontrolli – poltto+harvennus	-1,155	0,048	-1,740	0,005	-0,077	0,582
	harvennus – poltto	0,490	0,383	0,267	0,638	0,077	0,582
	harvennus – poltto+harvennus	-0,617	0,128	-0,318	0,431	0	1
	poltto – poltto+harvennus	-1,106	0,058	-0,585	0,308	-0,077	0,582
50 m	kontrolli – harvennus	0,715	0,218	-0,776	0,058	0	1
	kontrolli – poltto	0,250	0,720	-0,963	0,055	0	1
	kontrolli – poltto+harvennus	-0,647	0,264	-1,616	<0,001	-0,077	0,438
	harvennus – poltto	-0,465	0,419	-0,187	0,633	0	1
	harvennus – poltto+harvennus	-1,362	0,003	-0,840	0,006	-0,077	0,277
	poltto – poltto+harvennus	-0,897	0,127	-0,653	0,106	-0,077	0,438
75 m	kontrolli – harvennus	0,668	0,346	0,565	0,178	-0,077	0,582
	kontrolli – poltto	1,045	0,232	0,597	0,242	0	1
	kontrolli – poltto+harvennus	-0,413	0,557	-0,022	0,958	-0,077	0,582
	harvennus – poltto	0,376	0,593	0,032	0,938	0,077	0,582
	harvennus – poltto+harvennus	-1,082	0,039	-0,587	0,054	0	1
	poltto – poltto+harvennus	-1,458	0,048	-0,619	0,142	-0,077	0,582
100 m	kontrolli – harvennus	0,429	0,405	-0,013	0,976	-0,077	0,438
	kontrolli – poltto	0,388	0,538	-0,305	0,570	0	1
	kontrolli – poltto+harvennus	-0,486	0,348	-0,651	0,148	0	1
	harvennus – poltto	-0,042	0,935	-0,292	0,506	0,077	0,438
	harvennus – poltto+harvennus	-0,915	0,019	-0,638	0,050	0,077	0,277
	poltto – poltto+harvennus	-0,873	0,099	-0,345	0,433	0	1

4. TULOSTEN TARKASTELU

Tässä tutkimuksessa tutkittiin kaarnakuoriaispopulaatioiden tilannetta ennallistamisaloilla vuosi ennallistamisen jälkeen. Tässä vaiheessa kaarnakuoriaiset olivat hyödyntämässä ennallistamisalojen resursseja toisen perättäisen kevään ja kesän ajan. Kuoriaiset saattoivat aloittaa vastakuolleiden puiden kolonisoimisen ensimmäisten parveilulentojen aikaan keväällä 2002, ennen koealoilla tehtyjä kulotuksia. Polton myötä kuolevien puiden määrä kulotetuilla aloilla kasvoi. Polttokäsittelyn saaneilla tutkimusaloilla kaarnakuoriaismäärät olivat jo samana kesänä, välittömästi polton jälkeen, hyvin suuria (Aho 2006). Toisen kevään parveilulennon aikaan, keväällä 2003, runsaasti kuolleita ja heikentyneitä puita sisältävien koealojen oletettiin tarjoavan erittäin edullisia lisääntymisympäristöjä primäärikaarnakuoriaisille. Ensimmäisen vuoden voimakkaan kolonisaation vuoksi merkittävä osa vuonna 2003 koealoilla parveilleista kaarnakuoriaisista on ollut peräisin samalta alalta, eikä kaarnakuoriaisten runsaus enää riipu koealojen ulkopuolelta saapuvista yksilöistä. Kevät 2003 oli myös sääoloiltaan kaarnakuoriaisille suotuisa ja lehdissäkin kirjoitettiin kaarnakuoriaistuhojen uhan olevan ajankohtainen Suomessa (Lapintie 2003). Oletan, että näissä olosuhteissa kaarnakuoriaistuhojen riski koealoja ympäröivissä metsissä oli miltei suurimmillaan ja tämän vuoksi mahdollisen metsätuhoriskin tulisi ilmetä myös tuloksissa.

4.1. Kaarnakuoriaispopulaatiot ennallistamisaloilla

Ennallistamiskäsittelyt vaikuttavat kaarnakuoriaisten määrään ennallistamisaloilla. Tutkimukseni tulosten mukaan sekä polttaminen että harvennushakkuut yhdistettynä maapuun lisäämiseen kasvattavat kaarnakuoriaisten yksilömääriä käsittelyjä seuraavana vuotena. Tämä pätee myös keskeisimpien tuholaislajien (kirjanpainaja, kuusentähtikirjaaja) yksilömääriin. Maapuumäärän lisääminen harvennetuilla alueilla ei kuitenkaan johtanut suurempiin kaarnakuoriaismääriin, kuten odottaa saattaisi. Kaarnakuoriaisten runsaus oli suurin alueilla, joissa maapuun määrä oli 5 tai 30 m³/ha. Erot eri maapuukäsittelyjen välillä eivät kuitenkaan olleet merkitseviä. Merkitseviä eroja ei ollut myöskään poltetuilla aloilla eri harvennuskäsittelyjen välillä.

Ainakin polttamattomilla aloilla suuremman maapuumäärän pitäisi tarjota enemmän resursseja kaarnakuoriaisille. Miksi tämä ei näy kaarnakuoriaisten runsaudessa? Mahdollisia selityksiä on ainakin kolme:

- 1) Kaarnakuoriaisten runsautta rajoittaa lähtöpopulaation koko. Paikallinen populaatio ei ehdi hyödyntää kaikkea lisäresurssia ensimmäisen vuoden aikana. Pidemmässä tarkastelussa saatettaisiin havaita eroja eri tavoin käsiteltyjen alojen välillä.
- 2) Hakkuutähteet tasoittavat eroja eri maapuukäsittelyjen välillä. Koska karsittuja oksia ja muita hakkuutähteitä ei kerätty pois tutkimusalueilta, niitä on kaikilla harvennetuilla alueilla suurin piirtein sama määrä. Jotkut kaarnakuoriaislajit, mm. kuusentähtikirjaaja, hyödyntävät intensiivisesti tätä resurssia, runsastuen samalla tavalla kaikilla aloilla. Toisten lajien, kuten kirjanpainajan, runsauteen hakkuutähteillä ei pitäisi olla suurta vaikutusta.
- 3) Avoimuus, paisteisuus ja mikroilmasto ovat tärkeitä tekijöitä kaarnakuoriaisten runsastumisessa. Harvennuksen seurauksena koealat muuttuivat avoimemmiksi, ja tämä vaikutus oli samanlainen maapuumäärästä riippumatta. Kaarnakuoriaisten yhtäläinen runsastuminen ja kolonisaatio voi johtua näistä ympäristön fysikaalisista muutoksista.

Nämä selitykset eivät sulje toisiaan pois, ja toinen ja kolmas tekijä varmasti osaltaan vaikuttavat kaarnakuoriaisten runsastumiseen.

Poltetuilla koealoilla huomioon on otettava myös harvennuskäsittelyjen vaikutus palon intensiteettiin. Palon voimakkuus oli heikoin harventamattomilla kontrollialueilla, joissa palo eteni hitaasti (Lilja ym. 2005). Palo voimistui maapuumäärän lisääntyessä. Palon intensiteetti vaikuttaa kuolleiden pystypuiden määrään, mutta myös palaneen lahoppuun laatuun. Perusteellisemmin palanut puuainees saattaa olla huonompaa lisääntymisainesta kaarnakuoriaisille. Erityisesti primaarikaarnakuoriaisten määrän on havaittu olevan selvästi alhaisempi tulen korventamisissa kuusitukeissa (Wikars 2002). Myös tämän tutkimuksen koealoilla kaarnakuoriaisten runsautta syömäkuvioiden perusteella tutkineet Eriksson ym. (2006) havaitsivat kuusentähtikirjaajan ja kirjanpainajan lisääntymismenestyksen olleen heikkoa palaneilla puilla. Tästä saatiin viitteitä myös tutkimukseni runkoikkunapyydysten avulla.

4.2. Käsittelyjen vaikutus resurssin laatuun

Poltetuilla puilla kaarnakuoriaisten yksilömäärät olivat alhaisempia kuin kaulatuilla puilla. Erityisesti kirjanpainaja oli harvalukuinen palaneilla kuusilla harvennuskäsittelytavasta riippumatta. Kuusentähtikirjaajan runsaus oli erityisen alhainen niillä poltetuilla kuusilla, jotka sijaitsivat runsaasti maapuita sisältävillä koealoilla. Nämä tulokset antavat vahvistusta sille käsitykselle, että kaarnakuoriaiset eivät suosi palanutta puuainesta. Tuli vaurioittaa kuusien kaarnaa, kuivattaa puita ja voi tuhota merkittävän osan kaarnan nilakerroksesta. Muutokset ovat sitä suurempia, mitä intensiivisempi metsäpalo on. Eri kaarnakuoriaislajien palonsietokyvyssä näyttää kuitenkin olevan eroja. Kirjanpainajat, jotka kolonisoivat kuusien järeämpiä osia, kärsivät merkittävästi myös matalan intensiteetin palon aiheuttamista muutoksista puuresurssissa. Kuusentähtikirjaajat puolestaan voivat tehokkaammin hyödyntää myös kuusien latvaosia ja oksistoa. Tulosten perusteella näyttäisi siltä, että niiden käyttämän resurssin laatu heikkenee voimakkaasti vasta voimakkaammassa metsäpalossa. Koealueilla, joissa maapuun määrä oli suurin, palo nousi useammin kuusten latvoihin saakka (Lilja ym. 2005).

Polttamattomilla koealoilla harvennushakkuut lisäsivät kaarnakuoriaisten, erityisesti kirjanpainajan ja kuusentähtikirjaajan, runsautta tutkimuspuilla. Tämä epäilemättä johtuu pitkälti kolonisoivien kaarnakuoriaisten merkittävästi suuremmasta määrästä käsitellyillä aloilla, mikä puolestaan on seurausta koealojen houkuttelevuudesta. (Toisin sanoen kyse on alueen ominaisuudesta.) Harvennettujen habitaattien avoimuus ja paisteisuus saattaa toki vaikuttaa tutkimuspuiden tarjoaman resurssin laatuun. Primaarikaarnakuoriaislajit ovat luultavasti sopeutuneet häiriöympäristöihin ja nämä sopeutumukset vaikuttavat resurssinvalintaan. Kirjanpainajan (Peltonen ym. 1997, Göthlin ym. 2000) ja kuusentähtikirjaajan (Hedgren 2004) on todettu suosivan avoimia alueita ja metsänreunoja umpinaisempien metsähabitaattien sijaan.

Polttamattomille harvennetuille aloille jätetyllä maapuumäärällä ei pitäisi olla vaikutusta tutkimuspuiden resurssiominaisuuksiin, sillä hakkuut tehtiin maapuukäsittelystä riippumatta samalla tekniikalla. Merkille pantavaa on, että esimerkiksi kuusentähtikirjaajan runsaus tutkimuspuilla laski merkittävästi maapuumäärän kasvaessa. Ilmeisesti kuusentähtikirjaajan tiheys lahoppuilla on alhaisempi niillä koealoilla, joissa maapuuta on runsaasti ja kolonisoitavien runkojen määrä suurempi. Kuten aiemmin todettiin, kuusentähtikirjaajan populaatioiden kanssa myöskään ei ollut eroa eri maapuukäsittelyjen välillä. Nämä tulokset viittaisivat siihen, että lähtöpopulaatioiden koko rajoittaa kuusentähtikirjaajan runsautta tutkimusaloilla. Mikäli lähtöpopulaation koko olisi suurempi, kuusentähtikirjaajan tiheys olisi korkeammalla tasolla myös runsasmaapuustoisilla aloilla. Eriksson ym. (2006) saivat samanlaisia tuloksia

kirjanpainajapopulaatioista: kolonisoitujen puiden määrä tutkimusaloilla korreloi negatiivisesti maapuiden kokonaistilavuuden kanssa.

4.3. Kaarnakuoriaisten levittäytyminen

Linjapyyntien tulokset osoittavat, että kaarnakuoriaiset eivät levittäydy voimakkaasti ennallistamisalan ulkopuolelle. Ennallistamistoimien vaikutus kaarnakuoriaisten runsauteen vaimenee nopeasti käsitellyn alueen ulkopuolella. Vaikka kaarnakuoriaisten yksilömäärät olivat huomattavan suuria koealojen sisäpuolella, jo alojen reunoilla pyyntimäärät olivat huomattavasti alhaisempia ja kauemmaksi mentäessä runsaus laski nopeasti lähelle kontrollialojen linjojen tasoa.

Kaarnakuoriaisten dispersaalitapumuksissa näyttäisi olevan selviä lajikohtaisia eroja. Kirjanpainaja esiintyi ennallistamisalojen reunojen ulkopuolella käsittelystä riippumatta yhtä vähälukuisena kuin kontrollialoilla. Käsittelyt eivät myöskään vaikuttaneet kirjanpainajan tappamien kuusten lukumäärään alojen reunalla: kuolleita kuusia löydettiin ylipäättään hyvin vähän, eikä eri tavalla käsiteltyjen alojen välillä ollut eroa (Eriksson ym. 2006). Kuusentähtikirjaajan runsauteen ennallistamiskäsittelyt vaikuttivat vielä 50 m päässä alan ulkopuolella, mutta yksilömäärät olivat tällä etäisyydellä huomattavasti varsinaista ennallistamisaluetta alhaisempia. Kuusentähtikirjaajan runsausvaihtelu oli varsin suurta myös kontrollialojen sisällä. Laji voinee runsastua paikallisesti talousmetsän sisällä "normaaleissa" olosuhteissakin. Koska kuusentähtikirjaaja ei itsekseen ole kovin tehokas elävien puiden tappaja (Hedgren 2004), kohtuullisissa tiheyksissä esiintyessään se ei varmaankaan aiheuta merkittävää vaaraa kuusille.

Kuten aiemmin todettiin, kaarnakuoriaisten levittäytymistä koealoilta ei rajoita ainakaan lentokyvyn puute. Tulosten perusteella vaikuttaa siltä, etteivät tuholaisina pidetyt kaarnakuoriaislajit ole erityisen halukkaita dispersoimaan ennallistamisalojen ympärysmetsiin. Näillä ennallistamiskäsittelyillä synnytyt kaarnakuoriaispopulaatiot eivät aiheuttaneet merkittävää tuhoa myöskään koealojen reunoilla.

4.4. Johtopäätöksiä

Ennallistamistoimenpiteet, maapuun lisääminen ja polttaminen, kasvattavat selkeästi kaarnakuoriaispopulaatioita käsittelyalueilla. Myös metsätuholaislajien populaatiot runsastuvat voimakkaasti. Kaarnakuoriaistuholaiset eivät kuitenkaan levittäydy aggressiivisesti ennallistamisalueen ulkopuolelle. Kaarnakuoriaisten runsastuminen näyttäisi lisäävän puukuolemariskiä ainoastaan aivan ennallistamisalueen reunalla. Kaarnakuoriaisten liikehdinnän voidaan arvioida lisääntyvän korkeintaan parin kymmenen metrin kaistaleella ennallistamisalueen ulkopuolella. Tätä mittakaavaa voidaan verrata boreaalisisissä metsissä havaittuihin reunavaikutuksiin ja niitä vastaaviin suojavyöhykkeiden leveysosuksiin: Selonen & Kotiaho (2006) suosittelevat puronvarsilajiston säilyttämiseksi 23 metrin suojavyöhykettä, Esseen (2006) raportoi metsänreunan vaikuttavan indikaattorijäkälä *Alectoria sarmentosan* esiintymiseen keskimäärin 58 metrin etäisyydellä. Metsikköjen sisäosia suosivat kaarnakuoriaiset *Xylechinus pilosus* ja *Cryphalus saltuarius* välttävät avohakkuun vastaista reuna-aluetta 30 metriä leveällä vyöhykkeellä (Peltonen & Heliövaara 1998).

Metsän poltolla on kahtalaisia vaikutuksia kaarnakuoriaisiin. Yhtäältä poltto lisää kaarnakuoriaisten tarvitseman puuaineksen määrää, toisaalta heikentää puuaineksen laatua. Etenkin intensiiviset palot, joissa rungot palavat perusteellisesti ja liekit yltävät korkealle, heikentävät kaarnan käyttökelpoisuutta kaarnakuoriaisten kannalta. Toisaalta palo lähes väistämättä lisää heikentyneiden tai kuolleiden puiden kokonaismäärää, joten kaarnakuoriaisten voidaan odottaa aina runsastuvan paloalueilla. Sopivalla

polttokäsittelyllä voidaan ehkä tasapainottaa tai rajoittaa lahopuun tuottamista seuraavaa kaarnakuoriaistuholaisten lisääntymistä. Mikäli metsäpalo on voimakkuudeltaan lievempi, kaarnakuoriaisille optimaalisen lisääntymisresurssin määrä on suhteellisesti suurempi. Tutkimuksemme perusteella kaarnakuoriaisten kannalta suotuisimmatkaan ennallistamismenettelyt eivät kuitenkaan näyttäisi merkittävästi vaarantavan ympäröiviä metsäalueita.

Intensiiviset metsänpoltot voivat olla joidenkin ennallistamistavoitteiden kannalta epäsuotuisia. Runkojen perusteellinen palaminen voi heikentää niiden arvoa monien vaarattomien lahottajalajien habitaattivaatimusten suhteen. Metsäpalojen syttymisessä, leviämisessä ja laajuudessa on ollut luonnonoloissa runsaasti vaihtelua (Johnson ym. 1998), joten erilaisten polttojärjestelyjen käyttäminen eri ennallistamisalueilla tai -hoitoalueilla olisi perusteltua monimuotoisuuden suojelemisenkin kannalta. Mikäli käsiteltävän alueen ympärillä arvioidaan olevan kaarnakuoriaistuholle erityisen alttiita metsiköitä, voitaisiin riskiä ehkä rajoittaa intensiivisemmän polton avulla. Kuusimetsissä laajat, kokonaisia metsikköjä uudistavat palot ovat yleisempiä kuin mäntymetsissä (Axelsson & Östlund 2001).

Suomessa lyhyt kasvukausi rajoittaa kaarnakuoriaistuholaisten lisääntymisen yhteen sukupolveen kesässä (Annala 2001). Etelämpänä kaarnakuoriaistuholaiset tuottavat usein kaksi sukupolvea kesässä ja toisen sukupolven ansiosta tuhot leviävät huomattavasti nopeammin. Kuten aiemmin todettiin, metsätuhojen syntymiseen vaikuttaa myös puuston alttius. Annala (2001) arvelee, että Suomen vakaa väli-ilmastotukee puuston säilymistä puolustuskykyisenä. Mantereisemmissä ilmasto-oloissa kuivuusjaksot koettelevat puiden kuntoa ja lisäävät metsien alttiutta kaarnakuoriaistuholle. Näiden tietojen valossa on selvää, ettei tämän tutkimuksen tuloksia voi suoraan yleistää Suomen ulkopuolelle. Tulokset on tulkittava suhteessa alueellisiin metsikkörakenteisiin, puuston puolustuskykyyn ja kaarnakuoriaisten biologiaan. Esimerkiksi Keski-Euroopassa, missä kaarnakuoriaistuholaisilla on yleisesti kaksi sukupolvea vuodessa, samanlaisen koejärjestelyn tulokset voisivat olla varsin toisenlaisia. Ilmaston lämpenemisen myötä kaarnakuoriaisten elinkiertytymi voi muuttua Suomessakin. Mikäli kaarnakuoriaiset voivat lämpenemisen seurauksena tuottaa kaksi sukupolvea kesässä, saattaa kaarnakuoriaistuhojen riski kasvaa dramaattisesti metsissämme. Ilmaston lämpenemiseen liittyvät tuholaisriskit eivät liity vain tulokaslajeihin. Merkittäviä riskejä liittyy myös kotoperäisen lajiston käyttäytymisessä tapahtuviin muutoksiin.

Tämän tutkimuksen tulokset osoittavat, että lähtöpopulaation koko rajoittaa kaarnakuoriaisten lisääntymistä ennallistamisaloilla. Pienikokoiset paikallispopulaatiot eivät pysty hyödyntämään suuria lahopuumääriä täysimääräisesti. Ennallistamistoimenpiteiden myötä kaarnakuoriaiset kuitenkin runsastuvat voimakkaasti. Mikäli tuoretta lahopuuta synnyttäviä ennallistamistoimia tehtäisiin useana peräkkäisenä vuotena, kaarnakuoriaiset voisivat runsastua ja hyödyntää lisääntyviä resursseja tehokkaasti vaiheittain. Tällaisessa tilanteessa kaarnakuoriaistuholaisten levittäytyminen ennallistamisalaa ympäröiviin talousmetsiin voisi olla voimakkaampaa ja puukuolemat todennäköisempiä. Harvinaistuneen lahopuulajiston kannalta peräkkäisinä vuosina ennallistaminen saattaisi kuitenkin olla hyödyllistä. Tällaisiin ennallistamisratkaisuihin liittyvän kaarnakuoriaistuhoriskin arviointi vaatisi lisätutkimusta.

KIITOKSET

Tämä tutkimus tehtiin Helsingin yliopiston metsäekologian laitoksen perustamassa tutkimusasetelmassa, joka rakennettiin Hämeen ammattikorkeakoulun, Hämeenlinnan kaupungin, Metsähallituksen, Metsäntutkimuslaitoksen ja UPM-Kymmenen omistamille

maille. Olen kiitollinen tästä valmiista pöydästä, jonka ääressä sain tehdä lopputyöni. Taloudellisesta tuesta kiitän Vanamo ry:tä ja Metsämiesten Säätiötä. Suurin kiitos tästä työstä kuuluu ohjaajilleni Tero Toivaselle ja Janne Kotiaholle, jotka tarjosivat minulle graduaihetta ja tukea työn tekemisessä. Tero antoi ohjausta aina, kun sitä tarvitsin tai pyysin. Kirjoitusvaiheessa sain hyviä kommentteja myös Sari Iivoselta Mikkelin yliopistokeskuksessa. Aineiston keräämisessä mukana oli hieno tutkimusryhmä, jonka kanssa oli ilo työskennellä niin maastossa kuin museollakin. Teron lisäksi määrittästyötä tekivät ja valmistelivat Jarno Nevalainen, Merja Aho, Satu Kuntsi, Elina Manninen ja Jarmo Halonen: kiitos teille. Apua ja vertaistukea sain myös Hanna-Leena Keskiseltä, Tanja Siippaiselta ja monilta muilta ystäviltäni. Puolisoni Elina on pönkittänyt minua rakkaudella - ja rahalla - tämän pitkäksi venyneen projektin aikana. Poikani Onni on yhtä vanha kuin tämä työ. Koetan kiittää korvaamatonta suomalaista metsäluontoa siirtämällä perillisilleni eteenpäin sen, mitä siitä tiedän ja tunnen.

KIRJALLISUUS

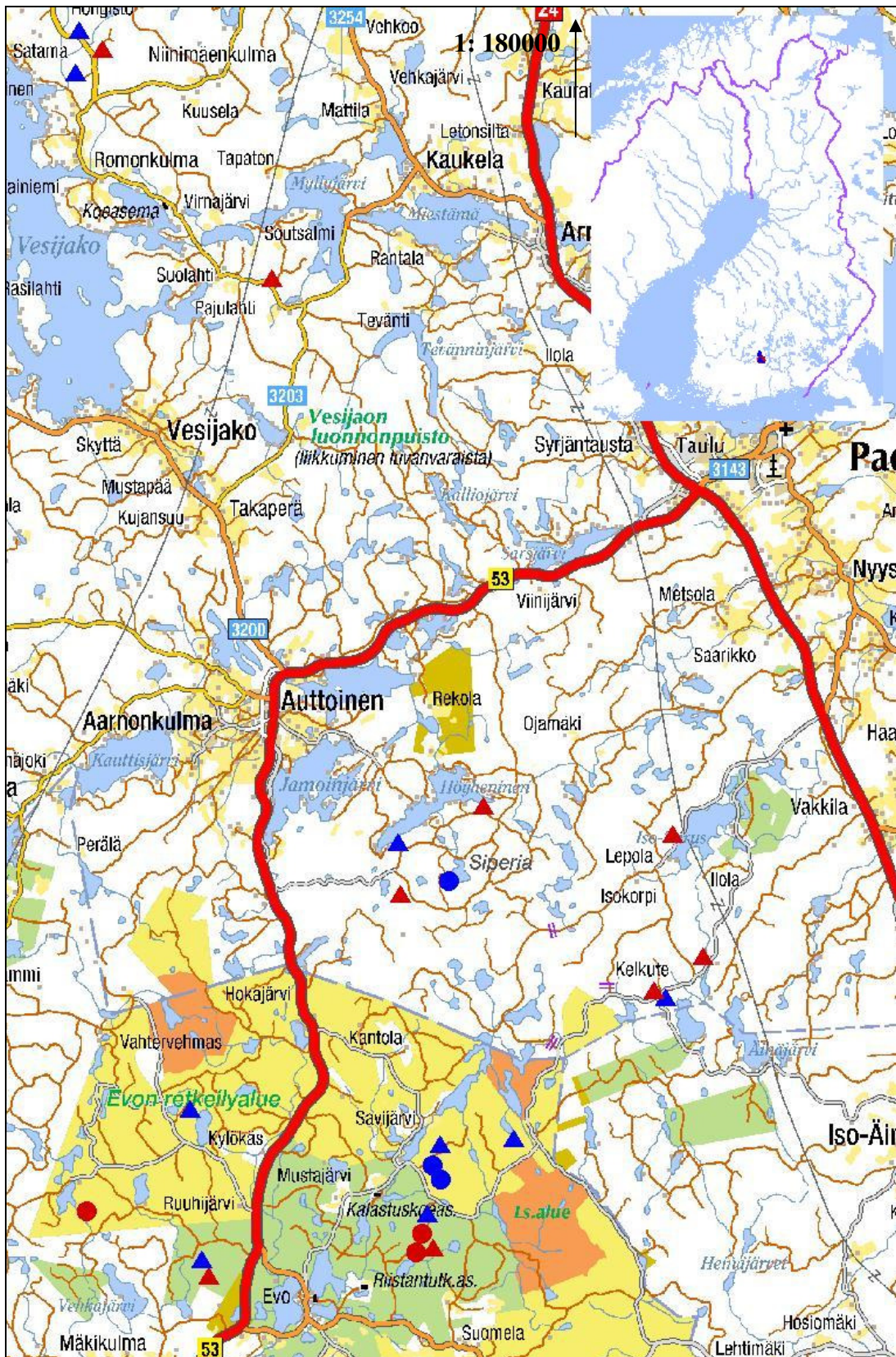
- Aho M. 2006. *Polton sekä harvennushakkuun ja tuotetun lahoppuun vaikutus kovakuoriaisten laji- ja yksilömääriin lyhyellä aikavälillä*. Pro gradu, Jyväskylän yliopisto. 35 s.
- Anderbrant O. 1990. Gallery construction and oviposition of the bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) at different breeding densities. *Ecol. Entomol.* 15: 1–8.
- Annala E. 2001. Kaarnakuoriaistuhot vältettävissä hyvällä metsänhoidolla. *Metsätieteen aikakauskirja* 2/2001: 265-269.
- Anonyymi 1991. Laki metsän sieni- ja hyönteistuhojen torjunnasta. *Suomen Säädöskokoelma* 263: 566-568.
- Axelsson A.-L. & Östlund L. 2001. Retrospective gap analysis in a Swedish boreal landscape using historical data. *For. Ecol. Manage* 147: 109-222.
- Christiansen E. & Bakke A. 1988. The spruce bark beetle of Eurasia. Teoksessa: Berryman A.A. (toim.): *Dynamics of Forest Insect populations*, Plenum Press, New York, 479-503.
- Duelli P., Zahradnik P., Knizek M. & Kalinova B. 1997. Migration in spruce bark beetles (*Ips typographus* L.) and the efficiency of pheromone traps. *J. Appl. Entomol.* 121: 297–303.
- Eidmann H.H. 1992. Impact of bark beetles on forests and forestry in Sweden. *J. Appl. Entomol.* 114: 193-200.
- Ennallistamistyöryhmä 2003. Ennallistaminen suojelualueilla. Ennallistamistyöryhmän mietintö. *Suomen ympäristö* 618. 220 s.
- Eriksson M., Pouttu A. & Roininen H. 2005. The influence of windthrow area and timber characteristics on colonization of wind-felled spruces by *Ips typographus* (L.) *For. Ecol. Manage.* 216: 105-116.
- Eriksson M., Lilja S. & Roininen H. 2006. Dead wood creation and restoration burning: Implications for bark beetles and beetle induced tree deaths. *For. Ecol. Manage* 231: 205-213.
- Esseen P.A. 2006. Edge influence on the old-growth forest indicator lichen *Alectoria sarmentosa* in natural ecotones. *J. Veg. Sci.* 17: 185–194.
- Forsse E. 1991. Flight propensity and diapause incidence in five populations of the bark beetle *Ips typographus* in Scandinavia. *Entomol. Exp. Appl.* 61: 53–57.
- Fries C., Johansson O., Pettersson B. & Simonsson P. 1997. Silvicultural models to maintain and restore natural stand structures in Swedish boreal forests. *For. Ecol. Manage* 94: 89-103.
- Göthlin E., Scroeder L.M. & Lindelöw Å. 2000. Attacks by *Ips typographus* and *Pityogenes chalcographus* on windthrown spruces (*Picea abies*) during the two years following a storm felling. *Scand. J. For. Res.* 15: 542-549.
- Hanski I. 2000. Extinction debt and species credit in boreal forests: modelling the consequences of different approaches to biodiversity conservation. *Ann. Zool. Fenn.* 37: 271-280.

- Hedgren P.O., Schroeder L.M. & Weslien J. 2003. Tree killing by *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) at stand edges with and without colonized felled spruce trees. *Agric. For. Entomol.* 5: 67-74.
- Hedgren P.O. 2004. The bark beetle *Pityogenes chalcographus* (L.) (Scolytidae) in living trees: reproductive success, tree mortality and interaction with *Ips typographus*. *J. Appl. Entomol.* 128: 161–166.
- Heliövaara K., Peltonen M., Mannerkoski I. & Siitonen J. 1998. *Suomen kaarnakuoriaiset*. Helsingin yliopisto, Soveltavan eläintieteen laitoksen julkaisuja. 91 s.
- Hyvärinen E., Kouki J., Martikainen P. & Lappalainen H., 2005. Short-term effects of controlled burning and green-tree retention on beetle (Coleoptera) assemblages in managed boreal forests. *For. Ecol. Manage* 212: 315-332.
- Johnson E.A., Miyanishi K. & Weir J.M.H. 1998. Wildfires in the western Canadian boreal forest: Landscape patterns and ecosystem management. *J. Veg. Sci.* 11: 51-56.
- Jonsell M., Weslien J. & Ehnström B. 1998. Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodiv. Conserv.* 7: 749-764.
- Juvakka M., Viinikainen J., Puputti I. & Kuupakko S. 1995. *Vesijaon tutkimusalue. Hoito- ja käyttösuunnitelma 1994-2003*. Metlan tutkimusmetsien julkaisusarja 5, Vantaa. 248 s.
- Kouki J., Löfman S., Martikainen P., Rouvinen S. & Uotila A. 2001. Forest fragmentation in Fennoscandia: linking habitat requirements of wood-associated threatened species to landscape and habitat changes. *Scand. J. Forest Res. Suppl.* 3: 27-37.
- Krokene P. & Solheim H. 1996. Fungal associates of five bark beetle species colonizing Norway spruce. *Can. J. For. Res.* 26: 2115–2122.
- Kuuluvainen T., Aapala K., Ahlroth P., Kuusinen M., Lindholm T., Sallantausta T., Siitonen J. & Tukia H. 2002. Principles of ecological restoration of boreal forested ecosystems: Finland as an example. *Silva Fennica* 36(1): 409-421.
- Lapintie P. 2003. Kuivuus ja kaarnakuoriaiset tuhoavat kuusikoita. Helsingin Sanomat 6.5.2003.
- Lemberg T. & Puttonen P. 2003. *Kulottajan käsikirja*. Metsälehti kustannus, Helsinki. 113 s.
- Lieutier F. 2002. Mechanisms of resistance in conifers and bark beetle attack strategies. Teoksessa: Wagner M.R., Clancy K.M., Lieutier F. & Paine T.D. (toim.), *Mechanisms and Deployment of Resistance in Trees to Insects*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 31–77.
- Lilja S., De Chantal M., Kuuluvainen T., Vanha-Majamaa I. & Puttonen P. 2005. Restoring natural characteristics in managed Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] stands with partial cutting, dead wood creation and fire: immediate treatment effects. *Scan. J. For. Res.* 20(6): 68-78.
- Linder P. & Östlund L. 1998. Structural changes in three midboreal Swedish forest landscapes, 1885-1996. *Biol. Conservat.* 85: 9-19.
- Martikainen P., Siitonen J., Kaila L. & Punttila P. 1996. Intensity of forest management and bark beetles in non-epidemic conditions: a comparison between Finnish and Russia Karelia. *J. Appl. Entomol.* 120: 257-264.
- Martikainen P., Siitonen J., Kaila L., Punttila P. & Rauh J. 1999. Bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) and associated beetle species in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *For. Ecol. Manage* 116: 233-245.
- Metla 2003. Metsätuho-opas. -<http://www.metla.fi/metinfo/metsienterveys/opas/index.htm> 20.11.2007.
- Metsätalouden kehittämiskeskus Tapio 2006. *Hyvän metsänhoidon suositukset 2006*. Helsinki. 56 s.
- Muona J. & Rutanen I., 1994. The short-term impact of fire on the beetle fauna in boreal coniferous forest. *Ann. Zool. Fenn.* 31: 109-121.
- Nordlind E. & Östlund L. 2003. Retrospective comparative analysis as a tool for ecological restoration: A case study in a Swedish boreal forest. *Forestry* 76: 243-251.
- Nuorteva M. 1956a. Hakkuiden vaikutuksesta kaarnakuoriaisten esiintymiseen eräällä metsäalueella Etelä-Hämeessä. *Acta For. Fenn.* 63: 1-38.
- Nuorteva M. 1956b. Über den Fichtenstamm-Bastkäfer, *Hylurgops palliatus* Gyll., und seine Insektenfeinde. *Acta Ent. Fenn.* 13: 1-118.

- Nuorteva M. 1968. Über Mengenveränderungen der Borckenkäferfauna in einem südfinnischen Waldgebiet in der Zeit von 1953 bis 1964. *Acta Ent. Fenn.* 24: 1-50.
- Peltola A. & Ihalainen A. (toim.) 2006. Metsävarat. Teoksessa: Peltola A. (toim.), *Metsätalustollinen vuosikirja 2006*, 33-74.
- Peltonen M. 1999. Windthrows and dead-standing trees as bark beetle breeding material at forest clearcut edge. *Scand. J. Forest Res.* 14: 505-511.
- Peltonen M. & Heliövaara K. 1998. Incidence of *Xylechinus pilosus* and *Cryphalus saltuarius* (Scolytidae) in forest-clearcut edges. *For. Ecol. Manage* 103: 141-147.
- Peltonen M., Heliövaara K. & Väisänen R. 1997. Forest insects and environmental variation in stand edges. *Silva Fennica* 31: 129-141.
- Rassi P., Alanen A., Kanerva T. & Mannerkoski I. (toim.) 2000. *Suomen lajien uhanalaisuus 2000*. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus, Helsinki. 432 s.
- Schlyter F. & Lundgren U. 1993. Distribution of a bark beetle and its predator within and outside old growth forest reserves: no increase of hazard near reserves. *Scand. J. Forest Res.* 8: 246-256.
- Schopf R. & Köhler U. 1995. Untersuchungen zur Populationsdynamik der Fichtenborckenkäfer im Nationalpark Bayerischer Wald. Teoksessa: *Nationalpark Bayerischer Wald - 25 Jahre auf dem Weg zum Naturwald*. Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald, Neuschönau, 88-110.
- Selonen V.A.O. & Kotiaho J. 2004. Suojavyöhykkeen leveyden ja muodostumisajan vaikutus erityisen tärkeiden puoelinympäristöjen monimuotoisuuteen. Teoksessa: Horne P., Koskela T., Kuusinen M., Otsamo A. & Syrjänen K. (toim.) *Metson jäljillä: Etelä-Suomen metsien monimuotoisuusohjelman tutkimusraportti*. Maa- ja metsätalousministeriö, Vammala, 327-329.
- Tilman D., May R.M., Lehman C.L. & Nowak M.A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65-66.
- Toivanen T. & Kotiaho J.S. 2007. Mimicking natural disturbances of boreal forests: the effects of controlled burning and creating dead wood on beetle diversity. *Biodiv. Conserv.* 16: 3193-3211.
- Weissbacher A. 1999. Borckenkäfer im Nationalpark Bayerischer Wald. *LWF-aktuell* 19: 13-17.
- Wermelinger B. 2004. Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* - a review of recent research. *For. Ecol. Manage* 202: 67-82.
- Weslien J. 1994. Interactions within and between species at different densities of the bark beetle *Ips typographus* and its predator *Thanasimus formicarius*. *Entomol. Exp. Appl.* 71: 133-143.
- Weslien J. & Regnander J. 1992. The influence of natural enemies on brood production in *Ips typographus* (Col.: Scolytidae) with special reference to egg-laying and predation by *Thanasimus formicarius* (Col.: Cleridae). *Entomophaga* 37: 333-342.
- Wichmann L. & Ravn H.P. 2001. The spread of *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae) attacks following heavy windthrow in Denmark, analysed using GIS. *For. Ecol. Manage* 148: 31-39.
- Wikars L.-O. 2002: Dependence on fire in wood-living insects: An experiment with burned and unburned spruce and birch logs. *J. Insect Conserv.* 6: 1-12.

Liite 1. Tutkimusalue

- ▲ Poltto – Hakkuu
- ▲ Ei poltto – Hakkuu
- Poltto – Ei hakkuu
- Ei poltto – Ei hakkuu



© Metsähallitus

© Geodata Oy ja Maanmittauslaitos GEO/2242