

Pro Gradu -tutkielma

**Kääpien käyttökelpoisuus orvakkalajiston indikaattoreina
erilaisissa metsäelinympäristöissä**

Katja-Leena Juutilainen



Jyväskylän yliopisto

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Ekologia ja ympäristöhoito

15.5.2008

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos
Ekologia ja ympäristöhoito

JUUTILANEN, K-L.: Kääpien käyttökelpoisuus orvakkalajiston indikaattoreina erilaisissa metsäelinympäristöissä

Pro Gradu -tutkielma: 28 s., 2 liitettä
Työn ohjaajat: FM Panu Halme, Dos. Heikki Kotiranta, Prof. Mikko Mönkkönen

Tarkastajat: FT Jari Haimi, Prof. Mikko Mönkkönen
Toukokuu 2008

Hakusanat: Aphyllporales, boreaalinen havumetsä, Corticiaceae *s.l.*, indikaattorilajit, luonnonsuojelu, pieniläpimittainen lahopuu, Polyporaceae *s.l.*

TIIVISTELMÄ

Intensiivisen metsänkäsittelyn myötä luonnontilaisille metsille ominaiset rakennepiirteet puuttuvat tai ovat vähentyneet metsistämme. Tämä on johtanut metsäluonnon monimuotoisuuden vähenemiseen sekä useiden metsälajien uhanalaistumiseen. Etenkin lahpuusta riippuvaisten eliöiden elinmahdollisuudet ovat heikentyneet sopivien pienelinympäristöjen puutteen ja lahoppuujatkumon katkeamisen vuoksi. Eri eliöryhmien indikaattoriominaisuuksia tutkimalla pyritään löytämään kustannustehokkaita menetelmiä luonnontilaisimpien ja lajistoltaan arvokkaimpien metsäalueiden saattamiseksi suojelun piiriin. Indikaattorilajit kuitenkin ilmentävät metsän luonnontilaisuuden tai rakennepiirteiden jatkumon eri tasoja, joten tulkintaa vaikeuttaa havaintojen heikko yleistettävyyden eliöryhmien välillä. Lahottajasienistä etenkin kääpiä on käytetty menestyksekkäästi havumetsien luonnontilaisuuden ja suojeluarvon mittareina, sillä indikaattorikäyvät ilmentävät uhanalaisten kääpälaajien esiintymistä alueella. On kuitenkin epäselvää, voidaanko kääpien lajirunsauden tai havaittujen lajien harvinaisuusasteen perusteella tehdä yleistyksiä muiden lahottajasienten esiintymisestä tai runsaudesta alueella. Pro gradu -tutkimukseni tarkoitus oli verrata kahden kääväkkäisiin kuuluvan lahottajasieniryhmän (käävät ja orvakat) lajimäärää, havaintojen määrää sekä uhanalaisten, harvinaisten ja indikaattorilajien esiintymistä valtapuulajin (kuusi/mänty) ja luonnontilaisuuden (luonnontilainen/talousmetsä) suhteen erilaisissa havumetsissä; tavoitteena oli selvittää, voidaanko kääpiä käyttää luotettavina indikaattoreina toiselle lahottajasieniryhmälle. Tutkimuksessa analysoiduilta 25 629 lahoppuunkappaleelta kertyi yhteensä 1206 sienihavaintoa. Tarkastettuun pinta-alaan (0,42 ha) nähden havaittu kokonaislajimäärä (134 lajia) sekä harvinaisten lajien määrä on suuri (10 lajia). Luonnontilaiset kuusikot olivat sekä kääpien että orvakoiden kannalta runsaslajisimpia elinympäristöjä. Metsän luonnontilaisuus ja valtapuulaji vaikuttivat kääpien laji- ja havaintomääriin tilastollisesti merkitsevästi. Orvakoiden lajimäärään vaikutti tilastollisesti merkitsevästi ainoastaan metsän luonnontilaisuus, havaintomääriin puolestaan pieniläpimittaisen lahoppuun määrä. Kun analyysiin lisättiin kääpien lajimäärä kovariaatiksi lahoppuunmuuttujan ohelle, havaittiin kääpälaajimäärän selittävän orvakkalajimäärän vaihtelua

tilastollisesti erittäin merkitsevästi. Tulosten perusteella tietyn alueen kääpäälajimäärää voidaan pitää toimivana orvakoiden lajistollisen monimuotoisuuden korvikemittana. Metsän luonnontilaisuuden ja suojeluarvon mittaaminen on kääpäälajistoon perustuvien inventointimenetelmien avulla mahdollista, mutta alueen todellisen lajirunsauden ja lahottajasieniyhteisön rakenteen selvittämiseksi on tärkeää tutkia orvakkalajistoa erikseen. Jotta inventoitavien metsäalueiden lajistonsuojelullinen arvo saadaan luotettavammin mitattua, on erittäin tärkeää huomioida ja tarkastaa myös pieniläpimittaisella lahopuulla elävää sienilajistoa. Tutkimuksessa käytetty uusi inventointimenetelmä on erittäin tarkka ja antaa luotettavamman kuvan tietyn alueen kääväkläjiston monimuotoisuudesta aiempiin tutkimuksiin verrattuna.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Science

Department of Biological and Environmental Science

JUUTILAINEN, K-L.: The usability of polypores as indicators for corticoid fungi in different boreal forest habitats

Master of Science Thesis: 28 p., 2 appendices

Supervisors: MSc Panu Halme, Doc. Heikki Kotiranta, Prof. Mikko Mönkkönen

Inspectors: PhD Jari Haimi, Prof. Mikko Mönkkönen

May 2008

Key Words: Aphyllporales, coniferous, conservation, Corticiaceae *s.l.*, dead wood, fine woody debris, indicator species, Polyporaceae *s.l.*

ABSTRACT

Intensive forestry practices have caused deterioration or even disappearance of old-growth forests' structural components, which has led to decline in biodiversity and has made several forest-dwelling species prone to extinction. Especially, sharp decline in the amount of dead wood associated with lack of proper microhabitats within has weakened the capability of dead wood associated species to survive. Indicator properties of different species or higher taxonomic groups have been investigated as a means to find a cost-efficient way to select the most species-rich and valuable forest stands for conservation purposes. Different bioindicators represent different levels of forest naturalness and continuity of a forest's characteristics. Hence, interpretation of results can be difficult because observed patterns can not be readily generalized to other taxonomic groups. Wood-inhabiting fungi, particularly polypores, have widely been used in determining the level of naturalness and conservation value of boreal coniferous forests, because the species richness of endangered polypores correlates with the number of indicator polypore species. However, it is unclear whether the overall diversity of wood-inhabiting fungi can be extrapolated from the observed indicator species richness. The aim of this thesis was to compare the number of species and observations, as well as the occurrence of endangered, rare, and indicator species of two groups of aphyllporous wood-inhabiting fungi (corticoids and polypores) in boreal forest stands differing in their level of naturalness (old-growth vs. managed forests) and dominant tree species (spruce vs. pine). The objective was to find out if polypores can be considered reliable indicators for corticoid fungi. Analyzed material included 25 629 pieces of dead wood from which 1206 observations of fungi was made. In relation to examined area (0,42 ha), the observed species richness (134 species) and the number of rare species (10 species) were high. Old-growth spruce-dominated forests were the most species rich habitats for both polypores and corticoid fungi. The number of polypore species and observations were statistically significantly affected by the naturalness and the dominant tree species of the forest stand. The level of naturalness had a significant effect on the corticoid species richness, whereas the number of observations of corticoid fungi was affected by the amount of fine woody debris. The species richness of the corticoids was also analyzed by adding the number of polypores as a covariate along with the amount of

woody debris. The number of polypores explained largely the variation of the corticoid species richness. The results indicate that the polypore species richness of a certain area can be considered as a workable surrogate for corticoid species diversity. It is possible to use inventory methods based on polypore species when assessing naturalness and conservational value of a forest stand. Still, the actual species diversity and the detailed composition of the fungal community can only be detected by inventorying corticoid species as well. Thus, to measure the conservational value of a forest stand reliably, it is very important to take into account of fungal species also living in fine woody debris. A new and accurate inventory method is introduced in this study; compared with previous studies, it gives a more reliable estimation of the species diversity of wood-inhabiting fungi of a given area.

Sisältö

1. Johdanto	7
1.1. Boreaalisten havumetsien tila Suomessa.....	7
1.2. Lahopuun merkitys metsäekosysteemissä.....	7
1.3. Indikaattorit ja korvikemitat.....	9
1.4. Orvakat	10
1.5. Tutkimuskysymykset.....	10
2. Aineisto ja menetelmät	11
2.1. Tutkimusalue	11
2.2. Koeasetelma ja tutkimusaineiston keruu	12
2.3. Lajiston määrittäminen	14
2.4. Tilastollinen analysointi	14
3. Tulokset.....	15
3.1. Yleisiä havaintoja	15
3.2. Lahopuumuuttujien valinta.....	16
3.3. Käävääkkäiden laji- ja havaintomääriä selittävät tekijät.....	18
4. Tulosten tarkastelu	24
kiitokset.....	26
kirjallisuus	26
Liite 1. Tutkimuksessa havaitut lajit ja ylemmän tason taksonit metsätyyppiluokittain.....	29
Liite 2. Harvinaiset, silmälläpidettävät ja indikaattorilajit metsätyyppiluokittain.....	32

1. JOHDANTO

1.1. Boreaalisten havumetsien tila Suomessa

Suurin osa Suomen metsistä on metsätaloudellisessa käytössä. Metsänhoitotoimenpiteiden tavoitteena on mahdollistaa hyvä- ja tasalaatuisen puuaineksen tuottaminen vähin kustannuksin. Metsän käsittely johtaa kuitenkin luonnontilaiselle metsälle ominaisten rakennepiirteiden köyhtymiseen, kun mm. kituen kasvavat alispuut sekä patogeenien vaivaamat ja kaatuneet puut poistetaan, ja metsiä luonnollisesti uudistavien palojen syttyminen estetään. Metsän rakennepiirteiden köyhtyminen vaikuttaa voimakkaasti alueen eliölajistoon: biologinen monimuotoisuus vähenee, yhteisörakenne muuttuu ja herkät tai elintavoiltaan pitkälle erikoistuneet lajit korvautuvat häiriöitä sietävillä lajeilla (mm. Renvall 1995, Siitonen 2001).

Metsät ovat Suomen uhanalaisten lajien kannalta tärkeimpiä elinympäristöjä; niissä elää yhteensä yli tuhat uhanalaista ja silmälläpidettävää lajia. Muutokset metsien käytössä, puulajisuhteissa ja ikärakenteessa, sekä metsien lahoppuun väheneminen ovat tärkeimpiä syitä uhanalaisuuteen. Samat tekijät uhkaavat lajeja myös tulevaisuudessa, joten jäljellä olevien luonnontilaisten ja luonnontilaisen kaltaisten metsäalueiden merkitys lajiston selviämisen kannalta on suuri (Rassi ym. 2001). Käytännön suojelutyössä on tärkeää löytää lajistollisesti arvokkaimmat metsäalueet suojelualueiden perustamista sekä metsätalous- ja luonnonhoitotoimien ohjaamista varten.

1.2. Lahoppuun merkitys metsäekosysteemissä

Lahoppuun määrä luonnontilaisissa metsissä on Fennoskandian eteläosissa keskimäärin 60–90 m³/ha ja vähenee asteittain pohjoisen puurajametsiköiden 20 kuutiometriin hehtaarilla. Sekä alueen tuottavuus, kuolleen puun hajoamisnopeus, että eri suuruusluokkien häiriöt, kuten metsäpalot, myrskytuhot ja tuulenskaadot, vaikuttavat lahoppuun määrään. Laajamittaisen häiriön myötä lahoppuun määrä voi nousta jopa moninkertaiseksi. Luonnonmetsissä syntyy myös laadultaan monipuolista lahoppuuta, sillä eri puulajit käyttäytyvät eri tavoin kuoltuaan: mänty kuolee usein pystyyn ja keloutuu, kuusi kaatuu juurineen tai murtuu tyveltä, lehtipuiden rungot puolestaan murtuvat usein korkeammalta (Siitonen 2001).

Talousmetsissä lahoppuuta on keskimäärin 2–10 m³/ha, mutta Etelä-Suomessa määrä nousee harvoin yli kahteen kuutiometriin hehtaarilla. Lahoppuun alueellinen jakautuminen on erittäin epätasaista: suurimmat tilavuusosuudet löytyvät yli 140 vuotiaista, normaalin metsätaloudellisen kiertoajan ylittäneistä talousmetsistä sekä avainbiotooppien ympäristöistä. Metsän käsittely on vähentänyt etenkin suuriläpimittaisen lahoppuun (*coarse woody debris*, CWD) määrää, mutta pieniläpimittaisen lahoppuun (*fine woody debris*, FWD) määrä on pysynyt liki muuttumattomana tai jopa kasvanut harvennuskäytäntöjen vuoksi. Kokonaisuudessaan lahoppuun määrä metsämaisemassa on vähentynyt jopa 90–98 % (Siitonen 2001).

Etenkin suuriläpimittaisella lahoppuulla on tärkeä rooli useissa metsäekosysteemin toimintaan liittyvissä ekologisissa prosesseissa: Puu toimii elinaikanaan hiilen, ravinteiden ja energian nieluna, mutta muuttuu kuoltuaan näiden pitkäaikaiseksi lähteeksi, kun puuta lahottavat eliöt palauttavat ravinteet ja hiilen kiertoon ja saavat hajottamastaan selluloosasta ja ligniinistä energiaa elintoimintoihinsa (mm. Harmon ym. 1986, Franklin ym. 1987). Lahoppuun,

etenkin ruskolahon, jäänteet muodostavat suuren osan metsän pohjan orgaanisesta humuskerroksesta ja parantavat maaperän vedenpidätyskykyä, pH:ta sekä lieventävät lämpötilaeroja havupuille suotuisammiksi (Ryvarden & Gilbertson 1993 viitteinen). Lahopuun jäänteet maaperässä siis edesauttavat metsän uudistumista; etenkin pitkälle lahonneista lahoppuunjäänteistä kasvavien kuusentaimien hyvinvointi ja kasvuvoima parantuvat (Holmgaard 1993) sekä ektomykorritsayhteyksien muodostuminen ja sienijuuren aktiivisuus lisääntyvät (Harvey ym. 1979). Lahopuuta ei kuitenkaan muodostu ilman lahottajaeliöitä, joista tärkeimpiä ovat suursieniin kuuluvat kääväkkäät (Aphylloporales).

Saproksyyleillä tarkoitetaan eliölajeja, jotka ovat jossain elinkiertonsa vaiheessa riippuvaisia kuolleesta tai kuolevasta puusta, puuta lahottavista sienistä tai muiden saproksyytilajien läsnäolosta. Näitä lahoppuusta riippuvaisia lajeja arvioidaan Suomessa olevan jopa 5000 eli lähes neljännes koko metsälajiston määrästä. Runsaalajisimpia ovat suursienet (1500 lajia), joista enemmistö kuuluu puuta lahottaviin kotelosieniin ja kääväkkäisiin. Myös saproksyylihyönteisiä, etenkin kovakuoriaisia, kaksisiipisiä ja pistiäisiä, on runsaasti. Intensiivisen metsätalouden aikaansaama suuriläpimittaisen lahoppuun vähyys vaikuttaa suoraan saproksyytilajien elinmahdollisuuksiin, joten suuri osa lajistosta on vaarassa kuolla sukupuuttoon sopivan pienelinympäristön puuttuessa. Myös lajimäärän ja pinta-alan suhdetta tarkasteltaessa sukupuuttojen uhka on ilmeinen: elinympäristön vähentyessä 90 % voi jopa puolet lajistosta hävitä (Siitonen 2001).

Lahoava puu on elinympäristönä erittäin monimuotoinen; jo yksi runko voi sisältää satoja erilaisia pienelinympäristöjä. Rungon eliöyhteisön muodostumiseen vaikuttavat voimakkaimmin puulaji ja lahottajasieniyhteisön rakenne. Lisäksi puun läpimitta, lahoaste sekä ympäristötekijät tuovat oman lisänsä vaihteluun. Erilaiset lahoppuusukessioreitit määräytyvät pääasiassa puun kuolintavan perusteella. Primäärilahottaja -useimmiten kääpä- vaikuttaa rungon yhteisörakenteen kehittymiseen myös lahoamisen myöhemmissä vaiheissa, sillä lahotus muuttaa kuolleen puun rakennetta, kosteuspitoisuutta ja kemiallista koostumusta ja luo jatkuvasti uusia ekologisia lokeroita, mikä mahdollistaa muun muassa erilaisten edeltäjä- ja seuraajalajien keskinäisten vuorovaikutussuhteiden muodostumisen (Renvall 1995, Berglund ym. 2005). Lahottajien toiminta johtaa lopulta lahottajan elinympäristön häviämiseen. Lahottajien onkin kyettävä levittäytymään uudelle kasvualustalle ennen kuin on liian myöhäistä. Luonnonmetsissä tämä onnistuu, sillä ominaisuuksiltaan monipuolista kuollutta puuta syntyy jatkuvasti. Etenkin talousmetsien lahoppu on elinympäristönä laikuittain esiintyvä ja väliaikainen, mikä luo haasteita lahoppuueliöstön suojelulle. Kaikkien erilaisten lahoppuun pienelinympäristöjen saatavuus, riittävä määrä sekä ajallinen jatkumo tulisi turvata, jotta lahoppuueliöstö säilyy (Renvall 1995, Jonsson 2000).

Suuri- ja pieniläpimittaisen lahoppuun suhteellisesta tärkeydestä lahoppuueliöille on hyvin rajallisesti tutkimustietoa. Suuriläpimittaisen lahoppuun uskotaan olevan tärkeää erityisesti boreaalisen havumetsän uhanalaisille ja harvinaisille lahottajasienille (mm. Bader ym. 1995, Penttilä ym. 2004), joista etenkin käävät tarvitsevat järeää puuta lahotettavakseen. Pieniläpimittaisen lahoppuun tärkeys korostuu tarkasteltaessa sienten kokonaislajimäärää lahoppuun tilavuusyksikköä kohden. Lajimäärää kasvattavat etenkin kotelosienet ja orvakat, joista monet suosivat pieniläpimittaista lahoppuuta (Kruys & Jonsson 1999, Nordén ym. 2004, Küffer & Senn-Irlet 2005). Suuriläpimittaisessa lahoppuussa lajeja on kuitenkin runsaammin suhteessa tarkasteltuun lahoppuun pinta-alaan (Kruys & Jonsson 1999), tai verrattaessa lajimäärää havaittujen yksilöiden määrään (Nordén ym. 2004).

1.3. Indikaattorit ja korvikemitat

Usein käytetyn määritelmän mukaan hyvä indikaattorilaji on eliölaji, joka on kohtuullisen helppo löytää ja tunnistaa ja jonka ekologia sekä elinympäristövaatimukset tunnetaan niin hyvin, että lajin esiintyminen tietyllä alueella antaa arvokasta tietoa alueen laadusta (esim. Karström 1992, Bader ym. 1995). Biologisissa tutkimuksissa käytetyt indikaattorit voidaan jakaa kolmeen päätyyppiin: ympäristön tilan indikaattoreihin, jotka ilmentävät ympäristön tilassa tapahtunutta muutosta; ekologisiin indikaattoreihin, jotka ilmentävät ympäristön muutoksen vaikutusta elinympäristöön, eliöyhteisöön tai ekosysteemiin; sekä biodiversiteetin indikaattoreihin, jotka kuvastavat laji- tai ylempään tason taksonomista monimuotoisuutta alueella. Koska mahdollisia sovelluksia indikaattorilajien käytölle on lukemattomia, tulee määritelmää tarkentaa tapauskohtaisesti (McGeoch 1998). Etenkin ekologiaa ja biodiversiteetin indikaattoreita on usein käytetty synonyymeinä, sillä indikaattorilajien ja alueen lajistollisen monimuotoisuuden välillä havaittua yhteyttä on käytetty perusteena metsän luonnontilaisuuden ja suojeluarvon mittaamiselle (mm. Karström 1992, Kotiranta & Niemelä 1996).

Ekologiaa indikaattoreita on käytetty menestyksekkäästi boreaalisen metsäluonnon suojelutyössä jo liki kahden vuosikymmenen ajan: Kattavien lajilistojen kokoaminen kohteilta on aikaa vievää ja etenkin uhanalaisten lajien osalta erityisosaamista vaativaa työtä, joten pyrkimys löytää edustavia, metsän luonnontilaisuutta ja sen jatkumoa ilmentäviä lajeja on ollut useiden tutkimusten tavoitteena (mm. Noss 1990, Karström 1992, Bader ym., 1995, Nilsson ym. 1995, Jonsson & Jonsell 1999, Berglund ym. 2005, Similä ym. 2006). Metsän luonnontilaisuutta ilmentävien eliölajien oletetaan tarvitsevan elääkseen luonnontilaisen metsän tarjoamia pienelinympäristöjä, kuten lahoppua tai ikivanhoja puuyksilöitä, sekä kosteusolosuhteiltaan vakaata pienilmastoa. Monet tällaiset lajit vaativat myös pirstoutumatonta metsämaisemaa, ilmeisesti huonon leviämiskykynsä vuoksi.

Myös metsän rakenne voi ilmentää alueen suojeluarvoa. Metsän rakennepiirteisiin liittyvien korvikemittojen käyttöä perustellaan kustannustehokkaana vaihtoehtona, sillä laajat lajistoinventoinnit vaativat osaamista ja työvoimaa (Juutinen ym. 2006). Rakennepiirteistä etenkin lahoppuun laadun ja määrän sekä metsätaloudellisen käyttöhistorian on todettu ilmentävän hyvin lahoppuusta riippuvaisten eliöiden runsautta alueella (Bader ym. 1995, Jonsson & Jonsell 1999, Penttilä ym. 2004, Similä ym. 2006). Tämä ei ole yllättävää, sillä lahoppuun laatu ja määrä vaikuttavat suoraan lahoppuusta riippuvaisten eliölajien elinmahdollisuuksiin. Pelkkien metsän rakennepiirteiden perusteella ei kuitenkaan voida tehdä luotettavaa tulkintaa alueen luonnontilaisuuden jatkumoista. Vaikka metsä olisikin inventointihetkellä luonnontilaisen kaltainen ja lahoppuustoltaan edustava, jatkumon katkeamisen vuoksi vaateliias lajisto on voinut alueelta hävitä (Nilsson 1995, Renvall 1995). Nykykäsityksen mukaan parhaaseen ja luotettavimpaan tulokseen alueen suojeluarvosta päästään, kun käytetään rinnakkain luonnontilaisuuden (ekologiaa) indikaattorilajeja sekä metsän rakennetta kuvaavia korvikemittoja (mm. Noss 1990, Similä ym. 2006).

Indikaattorilajien käyttö taksonomisen monimuotoisuuden mittareina on ongelmallisempaa: Käytännön inventointityössä keskitytään yleensä vain yhden indikaattorilajiryhmän selvittämiseen. Yhden indikaattorilajiryhmän perusteella saatujen havaintojen yleistettävyyttä muihin eliöryhmiin on tutkittu vasta vähän, eivätkä tulokset ole yksiselitteisiä, sillä eri lajiryhmät voivat ilmentää luonnontilaisuuden tai jatkumon eri tasoja (Nilsson 1995, Jonsson & Jonsell 1999, Svedrup-Thygeson 2001, Anand ym. 2005, Fleishman ym. 2005, Sætersdal ym. 2005, Wolters ym. 2006). Useita eri eliöryhmiä tarkasteltaessa

lajiryhmien välillä on havaittu vain harvoja selviä yhteyksiä.: Esimerkiksi Jonsson & Jonsell (1999) selvittivät putkilokasvi-, sammal-, lahottajasieni-, jäkälä- ja kovakuoriaislajistoa metsikkötasolla (1 ha) ja havaitsivat putkilokasvien kokonaislajimäärän ennustavan hyvin sekä sammalien että lahottajasienten lajimäärää. Myös lahottajasienten ja lahoppuusta riippuvaisten kovakuoriaisten välillä havaittiin positiivinen korrelaatio sekä kokonaislajimäärän että indikaattorilajien suhteen. Pienemmässä mittakaavassa (0,25 ha näyteala) vastaavaa yhteismitallisuutta ei kuitenkaan löytynyt. Indikaattorilajin tai -lajiryhmän valinnassa tulisikin taksonomisen aseman lisäksi kiinnittää huomiota myös tutkimuksen maantieteelliseen mittakaavaan (Noss 1990).

Lajistonsuojellinen indikaattoriarvo ei tutkimusten mukaan ole selvä edes lajiryhmien sisällä: ainoastaan indikaattoreina pidettyjen kääväkkäiden (Aphyllporales, Basidiomycota), ja niistä lähinnä kääpien (Polyporaceae *s.l.*) lajirunsauden ja uhanalaisten kääpälajien määrän alueella on havaittu muuttuvan samassa suhteessa (Bader ym. 1995, Lingren 2001, Bondartseva ym. 2003, Similä ym. 2006). Kääpälajiston perusteella tehtyjä havaintoja on tutkimuksissa yleistetty koskemaan myös muita kääväkkäitä tai lahottajasieniä, vaikka julkaistua tutkimustietoa aiheesta ei ole.

1.4. Orvakat

Orvakat (Corticaceae *s.l.*) ovat kääväkkäisiin kuuluva polyfyleettinen ryhmä sieniä, joiden alapinnan rakenne vaihtelee sileästä ryppyiseen ja hampaisesta nystyiseen (Kotiranta 2001). Suomesta on löydetty 422 orvakkalajia (Kotiranta ym. 2008), Ruotsista vastaavasti 445 (Kotiranta 2001). Ryhmän taksonomiassa ja lajien ekologiassa on vielä paljon selvitettävää, ja Suomesta uskotaankin löytyvän vielä useita uusia lajeja. Suurin osa orvakoista on kääpien tapaan puuaineksen lahottajia. Orvakat ovat kuitenkin keskimäärin pienempikokoisia kuin käävät eivätkä tarvitse yhtä järeää puuta lahotettavakseen. Monet lajit kasvavat jopa ohuilla oksilla ja risuilla. Itiöemät ovat ulkonäöltään huomiota herättämättömiä: useimmat lajit ovat väritykseltään vaaleita ja kasvavat pieninä alustanmyötäisinä laikkuina, toisinaan miltei paljain silmin näkymättömissä. Itiöemän ulkoasun perusteella voikin maastossa tehdä vain alustavan, suuntaa antavan tulkinnan lajista, ja lähes poikkeuksetta lopullinen lajinmääritys tehdään vasta mikroskooppisten tuntomerkkien avulla (Eriksson & Ryvarden 1987, Kotiranta 2001).

Orvakkalajistosta on kerätty tietoa useiden lahottajasieniin liittyvien tutkimusten yhteydessä, mutta joko tiedonkeruu on painottunut harvoihin helposti havaittaviin indikaattorilajeihin tai inventointitarkkuudesta johtuen suuri osa lajistosta on jäänyt kokonaan havaitsematta. Tutkimuksissa on yleensä rajattu pois läpimitaltaan alle 5 tai 10 cm paksut puut, jolloin kääpälajisto on luultavasti saatu inventoitua kattavasti, mutta suuri osa orvakoista on voinut jäädä huomaamatta (esim. Renvall 1995, Jonsson & Jonsell 1999, Bondartseva ym. 2003, Berglund ym. 2005, Junninen ym. 2006). Saatuja tutkimustuloksia ei täten voida yleistää koskemaan kaikkia kääväkkäitä. Vain erityyppisistä metsistä tarkasti kerätyn, kattavan lajistotiedon avulla voidaan selvittää, ovatko samat alueet kaikkien kääväkkäiden kannalta arvokkaimpia tai runsaslajisimpia elinympäristöjä.

1.5. Tutkimuskysymykset

Tutkimuksen tarkoituksena on verrata kääpien ja orvakoiden laji- ja havaintomääriä sekä uhanalaisten (Rassi ym. 2001), harvinaisten (<10 havaintoa Suomesta; Heikki Kotiranta, suullinen tiedonanto) ja vanhan metsän indikaattorilajien (Kotiranta & Niemelä 1996) esiintymistä erilaisissa metsäelinympäristöissä. Aiemmat tutkimustulokset osoittavat

talousmetsissä olevan yhtä paljon tai jopa enemmän pieniläpimittaista lahoppuuta kuin luonnonmetsissä (Siitonen 2001). Pienikokoisella lahoppuulla elävän orvakalajiston kannalta talousmetsät voivatkin olla hyvin erityyppinen elinympäristö kuin lähinnä järeällä lahoppuulla elävien kääpien kannalta. Tutkimuksessani pyrin selvittämään, (1) onko luonnontilaisten ja talousmetsien välillä eroa orvakoiden laji- ja havaintomäärissä.

Tutkimusten perusteella tiedetään, että osa kääpälajeista elää ainoastaan kuusella tai männyllä tai ainakin suosii tiettyä isäntäpuuta. Pääsääntöisesti kuusikoissa tavattavia kääpiä on enemmän kuin männiköissä tavattavia (Niemelä 2005); luonnontilaisten kuusikoiden on havaittu olevan kääpien (Kotiranta & Niemelä 1996) sekä muidenkin kääväkkäiden kannalta männiköitä runsaslajisempia (Renvall 1995). Lahossa lehtipuussa kasvavien orvakoiden joukossa on useita isäntäpuun suhteen erityisen tarkkoja lajeja, mutta havupuussa kasvavien lajien on uskottu olevan kasvualustansa suhteen vähemmän rajoittuneita (Eriksson & Ryvarden 1987). Pyrin tutkimuksessani selvittämään, (2) onko havumetsän valtapuulajilla havaittavissa vaikutusta orvakoiden laji- ja havaintomääriin myös pienessä näytealan mittakaavassa.

Koska läpimitaltaan erikokoisen lahoppuun suhteellisesta tärkeydestä eri lahottajasieniryhmille on erittäin rajallisesti tutkimustietoa (Bader ym. 1995, Kruys & Jonsson 1999, Nordén ym. 2004, Heilmann-Clausen & Christensen 2004, Penttilä ym. 2004, Küffer & Senn-Irlet 2005), selvitän myös (3) onko lahoppuun laadulla ja määrällä vaikutusta orvakoiden laji- ja havaintomääriin boreaalisissa havumetsissä.

Vanhan metsän indikaattorikäväkkäiden ja uhanalaisten kääpälajien määrän välillä on havaittu selkeä positiivinen yhteys (Bader ym. 1995, Lingren 2001, Bondartseva ym. 2003, Similä ym. 2006). Kääpälajiston perusteella tehtyjä havaintoja ei kuitenkaan voida yleistää koskemaan myös muita kääväkkäitä tai lahottajasieniä, sillä julkaistua tutkimustietoa aiheesta ei ole. Tutkimuksessani pyrin selvittämään, (4) voidaanko kääpiä käyttää luotettavina orvakalajiston indikaattoreina boreaalisissa havumetsissä.

Systemaattisesti ja erityisen tarkasti kerätyn aineiston avulla havaitaan ovatko samat alueet sekä kääpien että orvakoiden kannalta arvokkaimpia tai runsaslajisimpia elinympäristöjä. Tällöin selviää, voidaanko kääpälajistoon perustuvien inventointimenetelmien avulla suojella kattavasti myös muita lahottajasieniä. Jos eroavaisuuksia lajiryhmien välillä havaitaan, saadaan myös selville, minkälaisissa elinympäristöissä on erityisen tärkeää selvittää erikseen orvakalajistoa alueen luonnonsuojellisen arvon ilmentäjänä. Tutkimuskysymysten selvittäminen tuottaa lisäksi uutta ja tärkeää tietoa heikosti tunnettujen lahottajasienten esiintymisestä sekä elinympäristö- ja kasvupaikkavaatimuksista Keski-Suomessa.

2. AINEISTO JA MENETELMÄT

2.1. Tutkimusalue

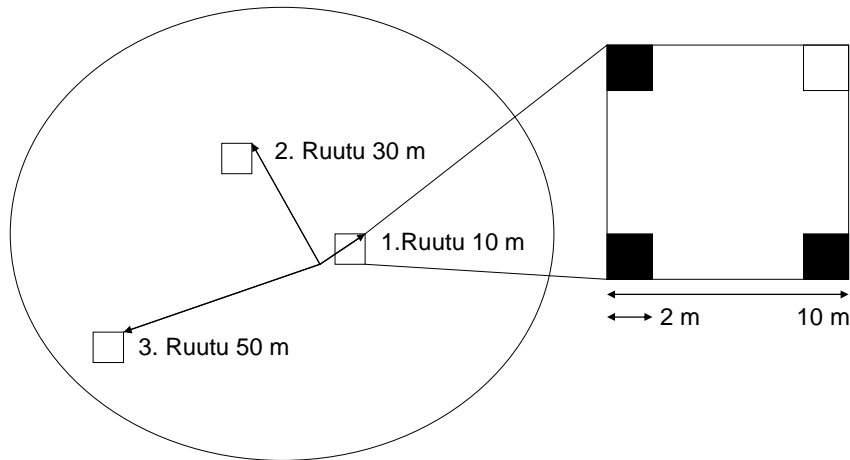
Tutkimusalue sijaitsee Keski-Suomessa Päijänteen ympäristössä Jyväskylän ja Jämsän kaupunkien, Jyväskylän maalaiskunnan sekä Korpilahden, Kuhmoisten, Leivonmäen ja Toivakan kuntien alueella. Eliömaantieteellisesti tutkimusalue kuuluu etelä-boreaaliseen vyöhykkeeseen (Ahti ym. 1968), tutkimusmetsät sijoittuvat Etelä- ja Pohjois-Hämeen sekä Etelä-Savon eliömaakuntiin. Tutkimuksen vertailukohteina on neljä havupuuvältaista boreaalisen metsän elinympäristötyyppiä: vanha luonnontilainen kuusikko, metsätalouden piirissä oleva hakkuukypsä kuusikko, vanha luonnontilainen männikkö sekä metsätalouden piirissä oleva hakkuukypsä männikkö.

Kustakin elinympäristötyypistä valittiin neljä keskenään vertailukelpoista metsäkohdetta. Luonnontilaisten kuusikko- ja männikkökohteiden valinnassa käytettiin apuna Metsähallituksen SutiGis-tietojärjestelmää. Valintaperusteina käytettiin mm. kuusen/männyn suhteellista osuutta elävästä puustosta (vähintään 60 %), valtapuuston ikää (yli 120 v.) sekä lahopuun määrää (yli 20 m³/ha). Kohteiden luonnontilaisuus (mm. elävän puuston ikä- ja kokorakenne, lahopuun määrä ja laatu sekä puulajisuhteet) ja soveltuvuus tutkimukseen arvioitiin myös maastossa paikan päällä. Luonnontilaisten kuusikoiden valtapuuna on kuusi (*Picea abies*), sekapuuna esiintyy mäntyä (*Pinus sylvestris*), koivua (*Betula* spp.), harmaaleppää (*Alnus incana*), pihlajaa (*Sorbus aucuparia*), metsäraitaa (*Salix caprea*) ja haapaa (*Populus tremula*). Metsätyypiltään kuusikot ovat mustikka- tai käenkaali-mustikkatyypin tuoreita kangasmetsiä. Luonnontilaisten männiköiden valtapuuna on mänty; sekapuuna kasvaa usein kuusta, koivua, pihlajaa ja katajaa (*Juniperus communis*). Männikkökohteet sijaitsevat kuivilla, kallioisilla rinteillä tai louhikkoisessa maastossa. Metsätyypiltään ne kuuluvat karuihin puolukka- ja kanervatyypin kankaisiin (Cajander 1949). Suurin osa kohteista sijaitsee Metsähallituksen hallinnoimilla luonnonsuojelu- ja kansallispuistoalueilla ja loput yksityisten tai metsäyhtiöiden omistamilla mailla.

Tutkimukseen kuuluvat talousmetsäkohteet valittiin silmämääräisesti maastossa. Kohteiksi kelpuutettiin vähälahopuustoiset metsäalueet, joissa puusto on yhden puulajin (kuusi/mänty) dominoimaa ja tasaikäistä (yli 80 v.). Joissain talousmänniköissä kasvaa valtapuulajin ohella satunnaisesti kuusta, koivua, harmaaleppää ja pihlajaa, talouskuusikoissa yksittäisiä pihlajan taimia. Talouskuusikot ovat sammaleisia mustikkatyypin kangasmetsiä, talousmänniköt puolestaan kuivia puolukkatyypin kankaita. Tutkimusmetsät sijaitsevat korkeintaan 80 km:n etäisyydellä toisistaan, jolloin maantieteellisestä vaihtelusta johtuvat lajistolliset erot ja niiden vaikutus tutkimusaineistoon pysyvät mahdollisimman vähäisinä.

2.2. Koeasetelma ja tutkimusaineiston keruu

Tutkimusaineiston keruu toteutettiin uudella ja aiempiin tutkimuksiin verrattuna erittäin tarkalla menetelmällä. Kuhunkin metsikköön sijoitettiin kolme neliön muotoista näytealaa, joiden sivun pituudeksi valittiin kymmenen metriä. Näytealojen sijainti metsässä satunnaistettiin kompassisuuntien avulla: Ensin hakeuduttiin valitun metsäkuvion tai sopivan metsäalueen keskelle. Keskipisteestä vedettiin satunnaisesti arvottuihin kompassisuuntiin kolme linjaa (10 m, 30 m, 50 m), joiden päätepisteet merkittiin näytealojen koilliskulmiksi. Ruutujen sivut vedettiin mittanauhan ja kompassin avulla päällensuuntien mukaisiksi. Eripituisten linjojen ja satunnaisten kompassisuuntien avulla pyrittiin ehkäisemään näytealojen sijoittuminen päällekkäin. Mikäli linjan päätepisteessä metsätyyppi vaihtui tai ruudun paikka havaittiin muuten ominaisuuksiltaan sopimattomaksi (avokallio, tie jne.), vedettiin uusi linja uuteen kompassisuuntaan. Näytealoja perustettiin yhteensä 48 (Kuva 1).



Kuva 1. Metsikkökohtainen näkymä tutkimusasetelmasta. Analyyseissä ovat mukana kunkin näyteruudun keskiosan sekä koilliskulman lahopuu- ja lajitiedot.

Näytealojen kulmiin linjattiin neljä pienempää ruutua ("kulmat"), joiden sivun pituudeksi mitattiin kaksi metriä (Kuva 1). Kustakin kulmasta kaikki neulasta suuremmat lahopuun kappaleet tarkastettiin ja jaoteltiin puulajeittain läpimitan perusteella viiteen kokoluokkaan: alle 0,5 cm, 0,5-<1 cm, 1-<2 cm, 2-<5 cm ja vähintään 5 cm. Myös kuusen ja männyn kävyt tarkastettiin ja laskettiin. Läpimitaltaan yli 2 cm paksuista lahopuukappaleista mitattiin myös lahoaste; yli 5 cm paksuista vastaavasti myös puutyyppi (maapuu/pystyyn kuollut/kanto). Näytealan keskiosasta tarkastettiin kaikki läpimitaltaan vähintään 2 cm paksut lahopuukappaleet. Lahopuulla kasvavat käävökkäiden itiömät inventoitiin ja määritettiin lajilleen. Niin pysty- ja maapuurungoilla, oksilla, risuilla kuin kävyilläkin kasvavat itiömät huomioitiin. Tarkastettavien lahopuiden lisäksi myös elävät puut sekä karike inventoitiin silmämääräisesti. Tutkimuksessa keskityttiin kääpä- ja orvakkalajistoon, mutta mukana oli myös muutamia jakokantaisia kantasieniä, sillä joitain lajeja on maastossa mahdotonta erottaa orvakoista niiden samankaltaisen ulkomuodon ja kasvutavan perusteella. Jos lajinmääritys jäi maastossa epävarmaksi tai puutteelliseksi, itiöemästä otettiin talteen pieni näyte joka kuivattiin sienikuivurilla mikroskooppista määrittystä varten. Samalla lahopuukappaleella kasvavat saman lajin itiömät laskettiin yhdeksi havainnoksi. Maastotyöt toteutettiin 22.8.–31.10.2007.

Analyyseissä käytetyt lahopuu- ja lajihavainnot edustavat vain osaa aineistosta: maastosta kerätystä valtavasta näytemäärästä oli pro gradu -työn puitteissa mahdollista määrittää ainoastaan kunkin näyteruudun koilliskulman ja ruudun keskiosan lajisto (Kuva 1). Koska muiden kulmien havainnot puuttuvat lajitiedoista, myös lahopuutiedot näistä kulsista on jätetty analyysien ulkopuolelle. Näytealojen yhteenlaskettu pinta-ala kattaa 0,48 hehtaaria. Kun analyysien ulkopuolelle jätetyt alueet vähennetään tästä, jää inventoidun pinta-alan kokonaismääräksi 0,42 hehtaaria.

2.3. Lajiston määrittäminen

Maastotöissä kerätyt näytteet (n. 800 kpl) määritettiin mikroskoopin avulla marraskuun alun 2007 ja helmikuun lopun 2008 välisenä aikana. Määrittämisessä käytettiin 40–1000X suurentavaa valomikroskooppia. Kerätyt näytteet määritettiin mahdollisuuksien mukaan lajitasolle. Sienilajien määrittämisperusteina käytetään pääasiassa sienien suvullisen vaiheen muodostamia rihmastotuntomerkkejä ja lisääntymisrakenteita, joten toisinaan itiöemän nuoren kehitysasteen tai huonon kunnan vuoksi jouduttiin tyytymään sukutasolle. Osa näytteistä koostui pelkästään steriilistä sienirihmastosta, jonka tarkempi määrittäminen on lähes poikkeuksetta mahdotonta. Tällaiset näytteet merkittiin luokittelemattomiksi kantasielihavainnoiksi. Käytetty nimistö on pääosin Kotirannan (2001) ja Niemelän (2005) mukainen. Vertailunäytteet tutkimuksessa tavatusta lajistosta on talletettu kirjoittajan henkilökohtaiseen kokoelmaan (KJ) sekä Jyväskylän yliopiston museon Luonnontieteellisen osaston (JYV) kokoelmiin. Määrittäykset tehtiin valtaosin kirjoittajan toimesta. Heikki Kotiranta varmisti tai määrittä n. 70 näytettä.

2.4. Tilastollinen analyysi

Kääväkkäiden lajistollista monimuotoisuutta tutkittiin vertaamalla kääpien ja orvakoiden 1) lajimäärää, 2) havaintojen määrää sekä 3) uhanalaisten, harvinaisten ja indikaattorilajien lukumäärää eri metsätyyppiluokkien (luonnontilainen-/talousmetsä, kuusikko/männikkö) välillä. Analyysien varten rakennettiin kovarianssianalyysiin perustuva sekamalli (mixed model ANCOVA), jotta tutkimusasetelman sisäkkäinen rakenne tulisi huomioitua. Kiinteinä faktoreina mallissa käytettiin metsätyyppien (valtapuuna kuusi vs. mänty) ja luonnontilaisuusluokkien (luonnontilainen vs. talousmetsä) pää- ja yhdysvaikutuksia. Kovariaattina malleihin sisällytettiin yksi lahoppuuntuja (ks. alla).

Koska erityisesti orvakoiden osalta ei ole olemassa luotettavaa tietoa lajien kasvualustavaatimuksista, lahoppuun laadun vaikutusta kääväkkäiden laji- ja havaintomääriin tutkittiin eksploratiivisesti: jatkuvana kovariaattina toimivia lahoppuuluokkia (halkaisijan mukaan: ”<0,5 cm”, ”0,5-<1 cm”, ”1-<2 cm”, ”2-<5 cm”, ”<5 cm yhteensä” ja ”vähintään 5 cm”) vaihtelemalla pyrittiin löytämään aineistossa esiintyvää vaihtelua parhaiten selittävä muuttuja. Lahoppuuntuja syötettiin malleihin yksitellen selittämään vaihtelua kääväkkäiden laji- ja havaintomäärissä. Parhaassa mallissa oleva lahoppuuntuja valittiin sekamalliin kovariaatiksi. Parhaan mallin valintaperusteena käytettiin mahdollisimman alhaista Akaiken informaatiokriteerin arvoa (AIC). AIC-arvon suuruus ei itsessään ole informatiivinen, vaan mallien paremmuusjärjestystä tulkitaan vertaamalla kunkin eri mallivaihtoehdon AIC-arvon ja pienimmän AIC-arvon välistä erotusta. Mitä suuremmaksi erotus kasvaa sitä huonompi on mallin sopivuus (MacKenzie ym. 2006). Käytännössä mallit, joiden AIC-arvojen erotus jää alle 2 ovat varsin hyvin aineistoon sopivia ja erotuksen ollessa 2-7 mallit saavat vielä kohtalaisesti tukea aineistosta. Kun erotus ylittää 7, ei mallia voida enää pitää aineistoon sopivana (Burnham & Anderson 2002). Eksploratiivisen lähestymistavan vuoksi analyyseissä käytettyjen lahoppuuntujujen tilastollisilla merkitsevyyksillä ei ole niin suurta painoarvoa kuin perinteisissä testaavissa lähestymistavoissa.

Kääpien käyttökelpoisuutta orvakoiden laji- ja havaintomäärän indikaattoreina selvitettiin vastaavasti lisäämällä kääpien lajimäärä (tai havaintomäärä) kovariaatiksi aiemmin valitun lahoppuuluokan kanssa. Myös kääpien ja orvakoiden laji- ja havaintomäärien väliset korrelaatiot analysoitiin. Kaikki analyysit tehtiin SPSS 14.0 -ohjelmalla.

3. TULOKSET

3.1. Yleisiä havaintoja

Tutkimuksessa tarkastettiin yhteensä 111 341 lahoppuunkappaletta, joista 25 629 kerättiin näytealojen koilliskulman ja keskiosan alueelta ja on täten sisällytetty analyysiin. Näistä lahoppuunkappaleista 24 664 oli tyhjiä; sienihavaintoja kertyi 965 lahoppuunkappaleelta. Kun tyhjien lahoppuunkappaleiden yhteismäärää tarkasteltiin metsätyypeittäin, kuusikoiden havaittiin olevan kappalemäärien perusteella lahoppuustoisempia kuin männiköiden (Taulukko 1), mutta metsän luonnontilaisuudella ei ollut tilastollisesti merkitsevää vaikutusta lahoppuun määrään (Taulukko 1). Kokonaismäärästä ainoastaan 128 lahoppuunkappaletta (1 %) voitiin luokitella suuriläpimittaiseksi (halkaisija vähintään 5 cm). Lahoppuunkappaleista 24 536 luokiteltiin pieniläpimittaiseksi (halkaisija <5 cm), mikä kattaa 99 % kokonaismäärästä. Suurin osa pieniläpimittaisesta lahoppuusta koostuu halkaisijaltaan alle puolisenttisistä kappaleista (Taulukko 2).

Taulukko 1. Läpimitaltaan erikokoisen lahoppuun määriin vaikuttavat tekijät. Tilanteesta riippuen jakajan vapausasteet (Df2) vaihtelevat 16 ja ~48 välillä. Lahoppuluokalle ”2-<5 cm” analyysiä ei voitu suorittaa iteroinnin konvergointiongelmiin vuoksi. FWD yht. = pieniläpimittainen lahoppu (<5 cm, kävyt mukaan luettuina), CWD = suuriläpimittainen lahoppu (vähintään 5 cm).

Vaihtelun lähde	Df2	F	p
Lahoppuluokka ”<0,5 cm”			
Vakio	16,000	52,789	<,001
Luonnontilaisuusluokka	16,000	1,040	,323
Metsätyyppi	16,000	12,646	,003
Luonnontil. * Metsätyyppi	16,000	,413	,530
Lahoppuluokka ”0,5-<1 cm”			
Vakio	47,941	130,606	<,001
Luonnontilaisuusluokka	47,941	2,593	,114
Metsätyyppi	47,941	12,725	,001
Luonnontil. * Metsätyyppi	47,941	,780	,381
Lahoppuluokka ”1-<2 cm”			
Vakio	47,913	36,622	<,001
Luonnontilaisuusluokka	47,913	,775	,383
Metsätyyppi	47,913	,775	,383
Luonnontil. * Metsätyyppi	47,913	,981	,327
Lahoppuluokka ”FWD yht.”			
Vakio	16,000	63,406	<,001
Luonnontilaisuusluokka	16,000	,887	,360
Metsätyyppi	16,000	9,853	,006
Luonnontil. * Metsätyyppi	16,000	,292	,596
Lahoppuluokka ”CWD”			
Vakio	16,002	42,226	<,001
Luonnontilaisuusluokka	16,002	1,484	,241
Metsätyyppi	16,002	5,938	,027
Luonnontil. * Metsätyyppi	16,002	2,639	,124

Sienihavaintojen yhteismäärä inventoiduilta alueilta oli 1206, havainnot jakautuivat 146 taksoniin. Lajitason taksoneita havaittiin 134, sienisukuja puolestaan 68 (Liite 1).

Kokonaislajimäärästä 99 lajia (73,9 %) kuului orvakoihin. Kääpiä havaittiin 33 lajia (24,6 %) ja jakokantaisia kantasieniä kaksi lajia (1,5 %). Orvakoiden osuus kokonaishavaintomäärästä oli 959 (79,5 %), kääpien vastaavasti 78 (6,5 %). Steriilejä - ja täten määrittelykelvottomia - kantasieninäytteitä sisältyi kokonaishavaintomäärään 163 kappaletta (13,4 %). Jakokantaisia kantasieniä havaittiin yhteensä 8 kappaletta (0,6 %).

Uhanalaisia lajeja ei aineistosta havaittu; silmälläpidettäviä lajeja kuitenkin löytyi kuusi ja vanhan metsän indikaattorilajeja 11. Harvinaisia lajeja tavattiin yhteensä kymmenen (Liite 2).

Taulukko 2. Lahopuunkappaleet läpimittaluokan ja metsätyyppin mukaan jaoteltuina. Käytetyt lyhenteet:

LK=luonnontilainen kuusikko, LM=luonnontilainen männikkö, TK=taloussuusikko, TM=talousmännikkö, FWD=pieniläpimittainen lahopuu (<5 cm, kävyt mukaan luettuina), CWD= suuriläpimittainen lahopuu (vähintään 5 cm).

Lahopuuluokka		Metsätyyppiluokka				Yhteensä
		LK	LM	TK	TM	
< 0,5 cm	summa	6814	2479	9287	3040	21620
	keskiarvo	567,8	206,6	773,9	253,3	
0,5-<1 cm	summa	463	703	240	638	2044
	keskiarvo	38,6	58,6	20,0	53,2	
1-<2 cm	summa	32	31	15	32	110
	keskiarvo	2,7	2,6	1,3	2,7	
2-<5 cm	summa	45	34	8	22	109
	keskiarvo	3,8	2,8	0,7	1,8	
FWD yht.	summa	7410	3407	9694	4025	24536
	keskiarvo	617,5	283,9	807,8	335,4	
CWD	summa	30	22	58	18	128
	keskiarvo	2,5	1,8	4,8	1,5	
FWD+CWD	summa	7440	3429	9752	4043	24664

3.2. Lahopuumuuttujien valinta

Tarkasteltaessa lahopuun laadun vaikutusta kääpien lajimäärään oli parhaassa aineistoon sopivassa mallissa kovariaattina lahopuuluokka ”1-<2 cm”. Muiden mallien AIC-arvojen erotukset sijoittuivat välille 1,1–3,4; mallit lahopuuluokilla ”>5 cm” ja ”0,5-<1 cm” sopivat myös aineistoon hyvin ja loputkin malleista kohtalaisesti (Taulukko 3). Kääpien havaintomäärän osalta lahopuumuuttujien eksploratiivinen selvitys ei kaikilta osin onnistunut (mallien iteroinnissa konvergoitongelmia), ilmeisesti havaintojen määrän pienen otoskoon vuoksi. Paras lahopuumuuttuja valittiin niiden mallien joukosta, jotka kyettiin sovittamaan aineistoon. Parhaassa kääpähavaintomäärää selittävässä mallissa kovariaattina oli lahopuuluokka ”alle 0,5 cm”. Mallien sovittaminen lahopuuluokilla ”1-<2 cm” ja ”2-<5 cm” ei onnistunut. Muiden mallien AIC-arvojen erotukset sijoittuivat välille 0,4–1,4; kaikki lahopuuluokkamallit selittivät kääpähavaintomäärän vaihtelua varsin hyvin (Taulukko 3).

Orvakoiden lajimäärää tutkittaessa parhaassa aineistoon sopivassa mallissa kovariaattina oli lahopuuluokka ”1-<2 cm”. Muiden mallien AIC-arvojen erotukset sijoittuivat välille 1,8–8,3; myös mallit lahopuuluokilla ”0,5-<1 cm” ja ”2-<5 cm” sopivat aineistoon kohtalaisen hyvin (Taulukko 3). Parhaassa orvakoiden havaintomäärää selittävässä mallissa oli kovariaattina lahopuuluokka ”0,5-<1 cm”. Muiden mallien AIC-arvojen erotukset sijoittuivat

välille 2,7–14,3; parhaan mallin lisäksi vain mallit lahoppuuluokilla ”1-<2 cm” ja ”FWD yhteensä” selittivät orvakkahavaintomäärän vaihtelua kohtalaisesti (Taulukko 3).

Harvinaisten ja silmälläpidettävien lajien havaintomäärien osalta lahoppuumuuttujien eksploratiivinen selvitys ei kaikilta osin onnistunut (mallien iteroinnissa oli konvergointiongelmia). Syynä oli ilmeisesti näiden lajien pieni otoskoko. Parhaaksi lahoppuumuuttujaksi valittiin se, jolle malli kyettiin sovittamaan ja jonka tuottama AIC-arvo oli pienin. Ainoassa onnistuneesti sovitetussa harvinaisten lajien havaintomäärää selittävässä mallissa oli kovariaattina lahoppuuluokka ”0,5-<1 cm”. Myös silmälläpidettävien lajien havaintomäärän kohdalla ainoastaan yksi mallinsovitus onnistui. Ainoassa käyttökelpoisessa mallissa kovariaattina oli tässäkin tapauksessa lahoppuuluokka ”0,5-<1 cm” (Taulukko 3). Vanhan metsän indikaattorilajien havaintomäärää parhaiten selittävässä mallissa kovariaattina oli lahoppuuluokka ”0,5-<1 cm”. Muiden mallien AIC-arvojen erotukset sijoittuivat välille 0,2–1,3 joten kaikki mallit sopivat aineistoon hyvin (Taulukko 3).

Kun kääpälajimäärä lisättiin kovariaatiksi lahoppuuluokkien ohelle, orvakoiden lajimäärää parhaiten selittävässä mallissa oli tässäkin tapauksessa lahoppuuluokka ”1-<2 cm”. Muiden mallien AIC-arvojen erotukset sijoittuivat välille 0,7–4,6; kaikki mallit lukuun ottamatta lahoppuuluokkaa ”yli 5 cm” sopivat aineistoon hyvin (Taulukko 3). Orvakoiden havaintomäärien osalta (kun kovariaatiksi lisättiin kääpien havaintomäärä lahoppuuluokkien ohelle) lahoppuumuuttujien eksploratiivinen selvitys ei lainkaan onnistunut. Mallien iteroinnissa oli jälleen konvergointiongelmia.

Taulukko 3. AIC-arvot (AIC) ja niiden erotukset ($\Delta AIC = AIC - AIC_{min}$). Luvut on pyöristetty kolmesimaalisista lähtöarvoista. ¹Orvakkalajimäärä, kun kääpälajimäärä kovariaattina lahoppuuluokan lisäksi.

		Lahoppuuluokka mallissa						
		<0,5 cm	0,5-<1 cm	1-<2 cm	2-<5 cm	FWD yht.	CWD	
Kääpälajim	AIC	180,3	179,1	177,6	181,0	180,8	178,7	
	ΔAIC	2,7	1,4	0,0	3,4	3,2	1,1	
Kääpähavm	AIC	199,9	201,3	.	.	200,3	201,3	
	ΔAIC	0,0	1,4	.	.	0,4	1,4	
Orvakkalajim	AIC	286,6	280,9	278,3	280,1	286,2	285,0	
	ΔAIC	8,3	2,6	0,0	1,8	7,9	6,7	
Orvakkahavm	AIC	379,4	372,5	375,2	386,0	377,6	386,8	
	ΔAIC	6,9	0,0	2,7	13,6	5,1	14,3	
Indik havm	AIC	160,7	159,4	160,3	160,4	160,6	159,6	
	ΔAIC	1,3	0,0	0,9	1,0	1,2	0,2	
Harv havm	AIC	.	140,8	
	ΔAIC	.	0,0	
NT havm	AIC	.	107,2	
	ΔAIC	.	0,0	
Orvakkalajim ¹	AIC	264,9	263,7	262,9	263,6	264,4	267,5	
	ΔAIC	2,2	0,8	0,0	0,7	1,6	4,6	

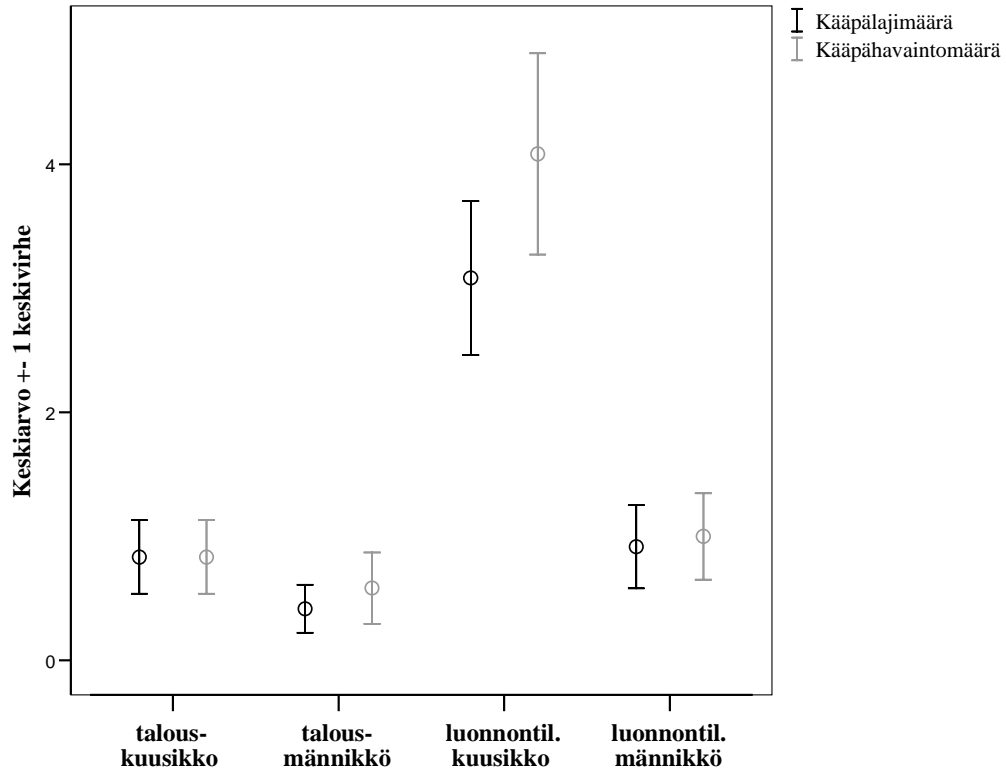
3.3. Kääväkkäiden laji- ja havaintomääriä selittävät tekijät

Sekä metsän valtapuulaji että luonnontilaisuus vaikuttivat kääpien lajimäärään tilastollisesti merkitsevästi (Taulukko 4); kuusikoissa havaittiin enemmän lajeja kuin männiköissä ja luonnontilaisissa metsissä enemmän lajeja kuin vastaavissa talousmetsissä (Kuva 2). Lahopuun määrän päävaikutus sekä metsätyypin ja luonnontilaisuuden yhdysvaikutus eivät olleet tilastollisesti merkitseviä (Taulukko 4). Kääpien havaintomäärän kannalta tilastollisesti merkitseviä faktoreita olivat metsätyypin ja luonnontilaisuuden päävaikutukset sekä näiden yhdysvaikutus. Lahopuun määrällä ei havaittu tilastollisesti merkitsevää vaikutusta (Taulukko 4). Sekä luonnontilaisista että talouskuusikoista kertyi enemmän kääpähavaintoja kuin vastaavista männiköistä. Luonnontilaisten metsien kääpähavaintomäärä oli niin ikään talousmetsiä korkeampi (Kuva 2).

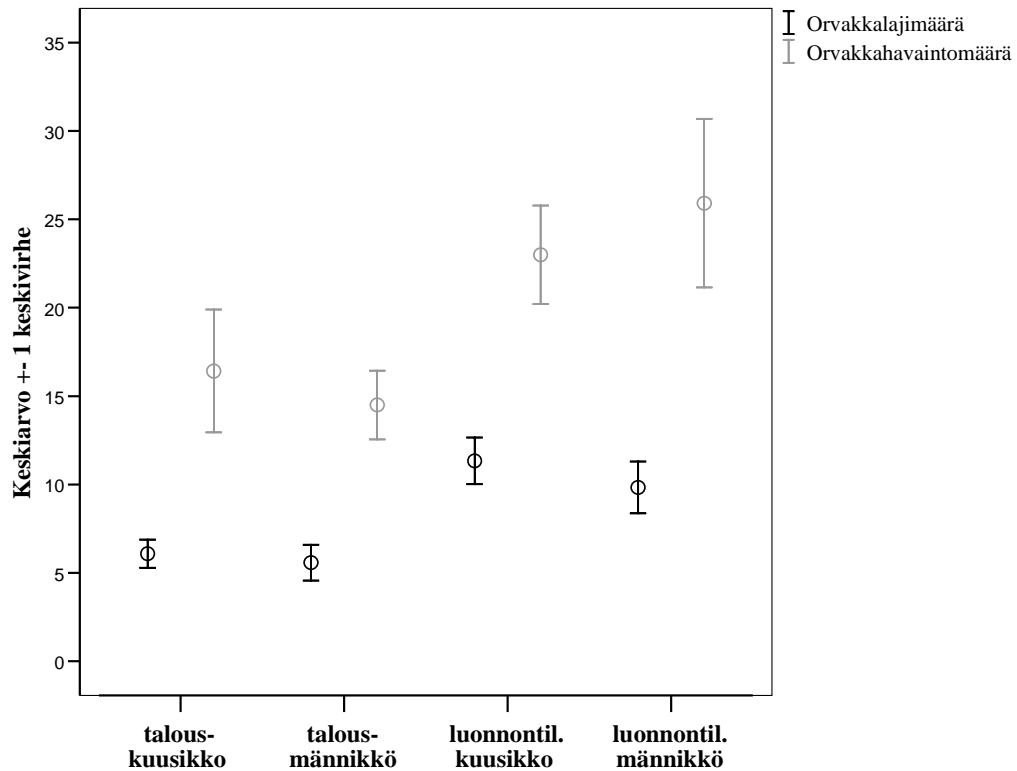
Orvakoiden lajimäärän kannalta metsän luonnontilaisuudella oli tilastollisesti erittäin merkitsevä vaikutus (Taulukko 4). Luonnontilaisissa metsissä havaittiin orvakkalajeja liki kaksinkertainen määrä talousmetsiin verrattuna (Kuva 3). Lahopuun määrän vaikutus oli lähes tilastollisesti merkitsevä; metsätyypin päävaikutus sekä metsätyypin ja luonnontilaisuuden yhdysvaikutus eivät olleet tilastollisesti merkitseviä (Taulukko 4). Orvakoiden havaintomääriin vaikutti tilastollisesti erittäin merkitsevästi lahopuun määrä (Taulukko 4). Luonnontilaisista metsistä kertyi enemmän orvakkahavaintoja kuin talousmetsistä (Kuva 3), mutta ero ei ollut tilastollisesti merkitsevä. Myöskään metsätyypin päävaikutus sekä metsätyypin ja luonnontilaisuuden yhdysvaikutus eivät olleet tilastollisesti merkitseviä (Taulukko 4).

Taulukko 4. Kääpien ja orvakoiden laji- ja havaintomääriin vaikuttavat tekijät.

Vaihtelun lähde	Df2	F	p
Kääpälajimäärä			
Vakio	28,270	16,821	<,001
Luonnontilaisuusluokka	15,899	11,223	,004
Metsätyyppi	15,689	13,148	,002
Luonnontil. * Metsätyyppi	16,019	4,154	,058
Lahopuu "1-<2 cm"	6,213	3,151	,125
Kääpähavaintomäärä			
Vakio	27,760	27,512	<,001
Luonnontilaisuusluokka	14,704	10,808	,005
Metsätyyppi	19,266	13,726	,001
Luonnontil. * Metsätyyppi	14,416	6,816	,020
Lahopuu "<0,5 cm"	39,499	2,831	,100
Orvakkalajimäärä			
Vakio	44,931	105,482	<,001
Luonnontilaisuusluokka	46,186	17,852	<,001
Metsätyyppi	45,494	1,625	,209
Luonnontil. * Metsätyyppi	46,617	,001	,976
Lahopuu "1-<2 cm"	5,609	5,779	,056
Orvakkahavaintomäärä			
Vakio	43,383	14,444	<,001
Luonnontilaisuusluokka	16,606	4,256	,055
Metsätyyppi	20,643	2,866	,106
Luonnontil. * Metsätyyppi	15,863	1,717	,209
Lahopuu "0,5-<1 cm"	46,787	18,599	<,001
Orvakkalajimäärä, kun myös kääpälajimäärä kovariaattina			
Vakio	17,200	53,092	<,001
Luonnontilaisuusluokka	39,729	6,482	,015
Metsätyyppi	8,105	,509	,496
Luonnontil. * Metsätyyppi	39,351	1,888	,177
Lahopuu "1-<2 cm"	43,217	5,530	,023
Kääpälajimäärä	9,703	20,450	,001

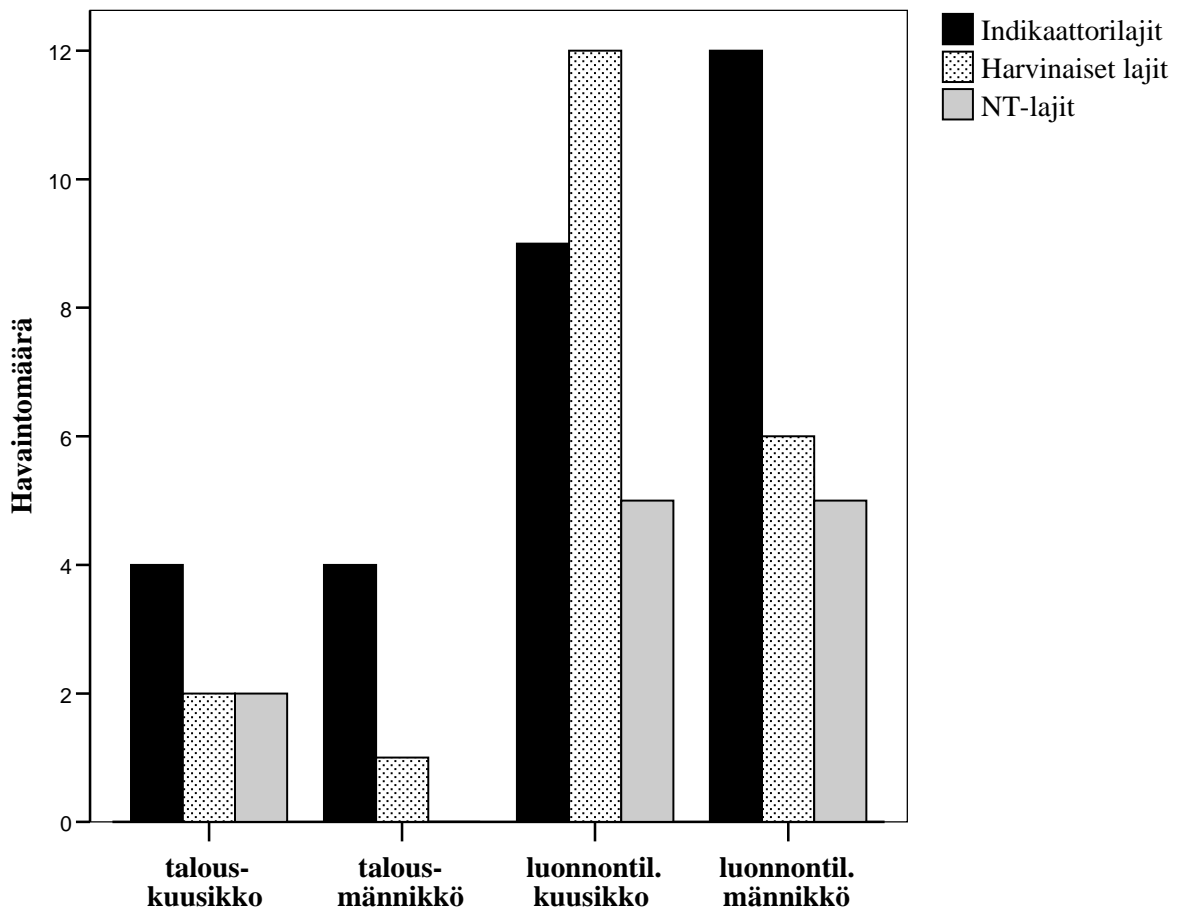


Kuva 2. Kääpien laji- ja havaintomäärien keskiarvot (± 1 keskivirhe) metsätyyppiluokittain.



Kuva 3. Orvakoiden laji- ja havaintomäärien keskiarvot (± 1 keskivirhe) metsätyyppiluokittain.

Harvinaisia lajeja havaittiin eniten luonnontilaisista metsistä. Harvinaisten lajien osalta kuusikoiden laji- ja havaintomäärät olivat vastaavia männiköitä suuremmat (Kuva 4). Yhdelläkään parametreista ei kuitenkaan ollut tilastollisesti merkitsevää vaikutusta (Taulukko 5). Silmälläpidettäviä lajeja havaittiin runsaammin luonnontilaisista metsistä kuin talousmetsistä (Kuva 4); ainoastaan luonnontilaisuuden päävaikutus oli tilastollisesti merkitsevä (Taulukko 5). Myös vanhan metsän indikaattorilajeja havaittiin enemmän luonnontilaisissa metsissä kuin talousmetsissä (Kuva 4). Eniten lajeja ja havaintoja kertyi luonnontilaisista männiköistä (Kuva 4). Suurin osa havaituista indikaattorilajeista kuuluu arvokkaiden luonnontilaisten männiköiden, ei siis kuusikoiden indikaattorilajilistaan (Kotiranta & Niemelä 1996). Indikaattorilajien havaintomäärän kannalta metsän luonnontilaisuudella, valtapuulajilla, näiden yhdysvaikutuksella sekä lahopuun määrällä ei kuitenkaan havaittu tilastollista merkitsevyyttä (Taulukko 5).

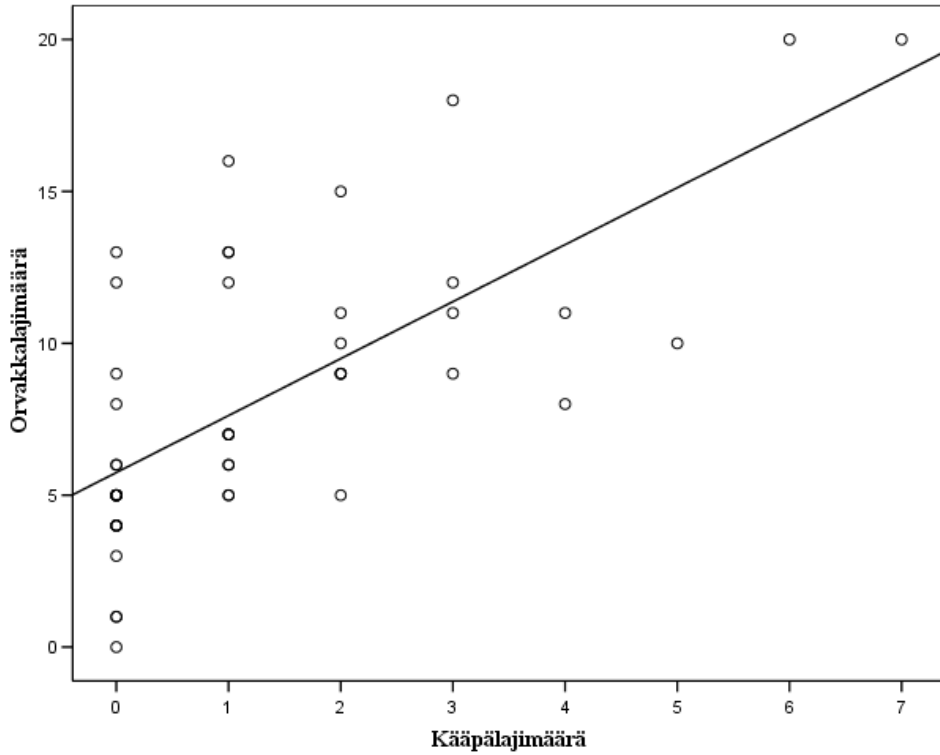


Kuva 4. Harvinaisten, silmälläpidettävien (NT) ja indikaattorilajien havaintomäärät metsätyyppiluokittain.

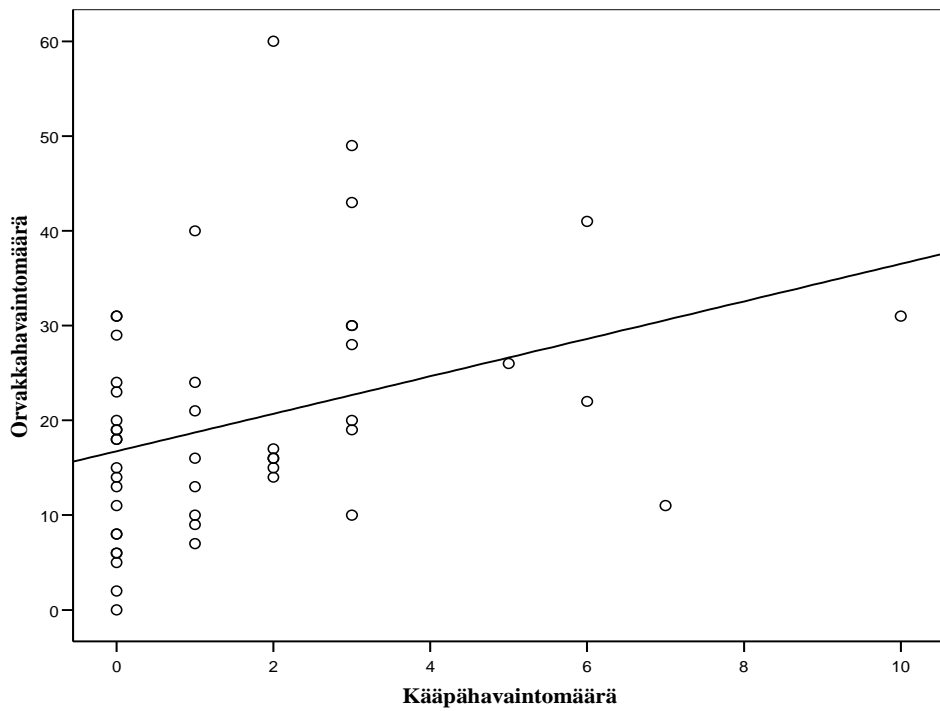
Taulukko 5. Harvinaisten, silmälläpidettävien ja indikaattorilajien havaintomääriin vaikuttavat tekijät.

Vaihtelun lähde	Df2	F	p
Harvinaiset lajit			
Vakio	44,868	,036	,851
Luonnontilaisuusluokka	45,915	4,046	,050
Metsätyyppi	45,580	3,705	,061
Luonnontil. * Metsätyyppi	46,808	,355	,554
Lahopuu "0,5-<1 cm"	24,006	3,587	,070
Silmälläpidettävät lajit			
Vakio	44,717	4,512	,039
Luonnontilaisuusluokka	46,013	4,180	,047
Metsätyyppi	45,585	,007	,936
Luonnontil. * Metsätyyppi	47,045	,160	,691
Lahopuu "0,5-<1 cm"	27,321	,527	,474
Indikaattorilajit			
Vakio	43,571	10,096	,003
Luonnontilaisuusluokka	17,064	3,681	,072
Metsätyyppi	21,132	,849	,367
Luonnontil. * Metsätyyppi	16,313	,052	,822
Lahopuu "0,5-<1 cm"	46,818	1,790	,187

Korrelaatio kääpä- ja orvakalajimäärien välillä oli varsin voimakas (Pearson $r=0.680$, $P<0.001$, $r^2=0.46$); kääpälaajimäärän runsastuessa myös orvakalajimäärä kasvaa (Kuva 5). Kun kääpälaajimäärä lisättiin kovariaatiksi lahopuuluokan "1-<2 cm" ohelle, havaittiin kääpälaajimäärän selittävän orvakalajimäärän vaihtelua tilastollisesti erittäin merkitsevästi. Myös metsän luonnontilaisuudella ja lahopuun määrällä oli tilastollisesti merkitsevä vaikutus (Taulukko 4). Luonnontilaiset metsät olivat orvakalajistoltaan talousmetsiä rikkaampia; tulos oli samansuuntainen kuin käytettäessä korrelaattina pelkkää lahopuuluokkaa. Valtapuulajin päävaikutus sekä metsätyypin ja luonnontilaisuuden yhteisvaikutus eivät olleet tässäkään tapauksessa tilastollisesti merkitseviä (Taulukko 4). Myös kääpien ja orvakoiden havaintomäärät korreloivat keskenään (Pearson $r=0.349$, $p=0.015$, $r^2=0.12$). Korrelaatio on samansuuntainen kuin laajimäärien kohdalla, muttei yhtä voimakas (Kuva 6).



Kuva 5. Kääpä- ja orvakkalajimäärien välinen korrelaatio (Pearson). Kuvaan on sovitettu regressiosuora, jonka kulmakerroin $r^2=0,46$.



Kuva 6. Kääpä- ja orvakkahavaintomäärien välinen korrelaatio (Pearson). Kuvaan on sovitettu regressiosuora, jonka kulmakerroin $r^2=0,12$.

4. TULOSTEN TARKASTELU

Tulokset tukevat uskomusta kääpien indikaattoriarvosta lajiryhmän sisällä: tietyn alueen kääpälajien määrää voidaan pitää hyvänä korvikemittana orvakoiden lajirunsaudelle alueella. Positiivinen korrelaatio lajiryhmien välillä on selkeä; kääpien lajimäärän runsastuessa myös orvakoiden lajimäärä kasvaa. Kääpien ja orvakoiden havaintomäärien suhteen korrelaatio on samansuuntainen, mutta kääpien pienen havaintomäärän vuoksi vastaavaa kovarianssianalyysiä ei voitu tehdä. Aiempien tutkimusten perusteella tiedetään, että indikaattorikääpien ja uhanalaisten kääpälajien määrien välillä on positiivinen yhteys (Bader ym. 1995, Lingren 2001, Bondartseva ym. 2003, Similä ym. 2006). Tämän tutkimuksen tulosten perusteella kääpälajimäärää itsessään voidaan pitää käyttökelpoisena orvakoiden lajistollisen monimuotoisuuden mittana: kääpäinventoinnit tuovat sellaista lisätietoa orvakalajimäärästä, jota ei voida päätellä metsäalueen puustorakenteesta tai luonnontilaisuudesta (metsähistoria/lahopuudiversiteetti). Mahdollisesti käävät ja orvakat reagoivat samankaltaisesti johonkin sellaiseen ympäristökijään, jota ei tässä tutkimuksessa mitattu (esimerkiksi maiseman rakenne). Kääpälajiston perusteella saadaan kuitenkin ainoastaan hahmotelma orvakoiden alueellisesta lajiston monimuotoisuudesta. Tarkka lajimäärä, orvakayhteisön rakenne sekä mahdolliset harvinaiset lajit jäävät havaitsematta, jos inventointi perustuu pelkkään kääpälajistoon.

Luonnontilaiset metsät ovat tulosten perusteella sekä kääpien että orvakoiden kannalta runsaslajisimpia ja luonnonsuojelullisesti arvokkaimpia elinympäristöjä Keski-Suomessa. Orvakalajiston kannalta metsän luonnontilaisuus vaikuttaa lajimäärään, kääpien kannalta lajimäärän lisäksi myös havaintomäärään. Metsän luonnontilaisuuden ja valtapuulajin vaikutus kääpälajistoon saa vahvistusta myös tämän tutkimuksen tuloksista. Luonnontilaiset kuusikot ovat kääpien kannalta arvokkaimpia ja runsaslajisimpia elinympäristöjä niin laji- kuin havaintomäärilläkin mitattuna. Tulos on samansuuntainen aiempien kääväkkäitä koskevien tutkimusten kanssa ja painottaa jäljellä olevien luonnontilaisten metsien tärkeyttä boreaalisen metsäluonnon monimuotoisuuden säilyttämisessä (mm. Bader ym. 1995, Siitonen 2001, Penttilä ym. 2004, Junninen ym. 2006).

Pieniläpimittaisen lahopuun määrällä on metsän luonnontilaisuuden ohella selkeä vaikutus etenkin orvakoiden laji- ja havaintomääriin. Tulos on samansuuntainen aiempien tutkimustulosten kanssa (Kruys & Jonsson 1999, Nordén ym. 2004, Küffer & Senn-Irlet 2005). Käytännössä tulos tarkoittaa, että luonnontilaisissa metsissä orvakoiden laji- ja havaintomäärät ovat korkeammat kuin talousmetsissä vaikka lahopuun määrä pysyisi molemmissa samana. Syynä tähän voivat olla esimerkiksi luonnontilaisen metsän rakenteeseen liittyvät historialliset tekijät, kuten katkeamaton lahopuujatkumo tai suurempi lahopuun laadullinen vaihtelu.

Suuriläpimittaisen lahopuun uskotaan olevan tärkeää erityisesti boreaalisen havumetsän uhanalaisille ja harvinaisille kääville (mm. Bader ym. 1995, Penttilä ym. 2004). Tässä tutkimuksessa suuriläpimittaisen lahopuun ja kääpien lajirunsauden välillä ei havaittu yhteyttä. Pienen näytealakoon vuoksi järeiden runkojen sijoittuminen mitta-alueelle on hyvin satunnaista, jolloin otos metsäalueen todellisesta suuriläpimittaisen lahopuun määrästä voi olla virheellinen. Tutkimuksen mittakaava vaikuttaa tuloksiin eikä tietyn mittakaavatason aineiston perusteella tulisikaan tehdä varauksia yleistyksiä, etenkin ylemmälle mittakaavatasolle (Noss 1990).

Tutkimuksessa tarkastettujen lahoppuunkappaleiden lukumäärä on inventoituun pinta-alaan nähden erittäin suuri. Kuusikot ovat männiköitä lahoppuustoisempia, kun vertailuperusteena on lahoppuunkappaleiden määrä. Syynä on todennäköisesti kuusikoiden suurempi puuston tiheys, minkä vuoksi etenkin halkaisijaltaan alle puolisenttistä lahoppuuta syntyy runsaasti kuivien ja kuolleitten oksankärkien katkeillessa. Talousmetsissä havaittu lahoppuun kappalemäärä on yllättävän suuri eikä eroa tilastollisesti merkitsevästi luonnontilaisten metsien lahoppuun määrästä. Valtaosa talousmetsien lahoppuunkappaleista on kuitenkin halkaisijaltaan alle puolisenttisiä. Suuriläpimittaisen lahoppuun näennäisen suuri määrä alueilla selittyy metsien käyttöhistorialla: vanhoja sahauskantoja on talousmetsäkohteissa runsaasti. Luonnontilaiset metsät ovat kuitenkin lahoppuustoltaan monimuotoisempia: lahoppuusto heijastelee elävän puuston puulajisuhteita ja on kooltaan monipuolista. Valtaosa etenkin pieniläpimittaisista lahoppuunkappaleista vaikuttaa kuitenkin olevan tyhjiä, mutta tyhjiys voi olla näennäistä: jos sieni elää lahoppuunkappaleessa pelkkänä rihmastona eikä ole havaitsemisaikaan muodostanut puun pinnalle itiöemää, on sen läsnäoloa puussa mahdotonta huomata. Sienilajistoon keskittyvissä tutkimuksissa on totuttu havainnoimaan vastaan tulevaa lajistoa juuri itiöemien läsnäolon perusteella. Menetelmä on yleisesti käytetty ja saadut tulokset vertailukelpoisia aiempien tutkimusten kanssa (mm. Bader ym. 1995, Renvall 1995, Krus & Jonsson 1999, Heilmann-Clausen & Christensen 2004, Nordén ym. 2004, Penttilä ym. 2004, Küffer & Senn-Irlet 2005, Junninen ym. 2006). Rihmastojen erottelu puusta on toki mahdollista, mutta se on kallista ja hyöty on kyseenalainen, sillä sieniä ei ole totuttu määrittämään geneettisin menetelmin.

Tutkimuksessa inventoitujen metsäalueiden laatu voi vaikuttaa tuloksiin: Luonnontilaisten ja talousmetsien välinen ero aineistossa on suurempi kuusikoiden kuin männiköiden välillä. Tutkimusasetelman luonnontilaiset kuusikot ovat puustorakenteeltaan erittäin edustavia ja ero monotonisiin talouskuusikoihin on suuri. Luonnontilaisia männiköitä on kuitenkin eteläisestä Keski-Suomesta vaikea löytää; jäljellä olevat alueet ovat varsin pienikokoisia ja sijaitsevat vähätuottoisilla kalliorinteillä tai louhikoissa. Luonnontilaiset vanhat männiköt ovat lisäksi puustorakenteeltaan luonnostaan avoimia, mikä vähentää rakenteellista eroa talousmännikköön.

Tutkimuksessa käytetty uusi inventointimenetelmä on erittäin tarkka ja antaa luotettavamman kuvan tietyn alueen kääväkäslajiston monimuotoisuudesta aiempiin tutkimuksiin verrattuna. Inventoituun pinta-alaan (0,42 ha) nähden havaittu kääväkäiden lajimäärä (135 lajia) on erittäin korkea samoin kuin havaittujen harvinaisten lajien määrä (10 lajia). Koska eri lahottajasienet käyttävät kasvualustanaan erikokoista kuollutta puuta, tulisi tutkimuksissa tarkastaa kaiken kokoiset lahoppuunkappaleet pienistä tikuista järeisiin runkoihin, jotta suurin osa tutkimusalueella esiintyvistä sienilajeista havaittaisiin (Lodge ym. 2004). Perinteisissä kääpiin keskittyvissä inventointimenetelmissä on rajattu pois läpimitaltaan alle 5 tai 10 cm paksut lahoppuunkappaleet. Tällöin järeiden runkojen kääpälajisto on saatu varsin kattavasti selvitettyä, mutta ohuemmalla lahoppuulla viihtyvät lajit ovat jääneet aineistoissa aliedustetuiksi. Jotta luonnonsuojelutarkoituksissa inventoitavien metsäalueiden lajistonsuojelullinen arvo saadaan luotettavammin mitattua, on erittäin tärkeää huomioida ja tarkastaa myös pieniläpimittaisella lahoppuulla elävää sienilajistoa. Laajassa mittakaavassa toteutettuna pieniläpimittaisen lahoppuun inventointi on erittäin työlästä, aikaa vievää ja usein kustannussyistä mahdotonta toteuttaa. Satunnaisesti sijoitettu pieni näyteruutu tai pari metsikköä kohden laajemman perinteisen inventoinnin ohella voi toimia järkevänä kompromissiratkaisuna: rajallisen aikataulun puitteissa suurikin metsäpinta-ala on mahdollista käydä läpi, mutta tarkemmin inventoitujen näyteruutujen lajitietojen perusteella päästään

tarkemmin selville alueen todellisesta lajistollisesta monimuotoisuudesta. Etenkin monien harvinaisten orvakkalajien havaitseminen perinteisin menetelmin on liki mahdotonta.

KIITOKSET

Ensiksi haluan kiittää ohjaajiani: Panu Halmeelle suuret kiitokset kaikesta tuesta ja neuvoista koko graduntekoprosessin ajalta, aina tutkimuksen suunnittelusta taulukoiden kanssa taisteluun saakka. Heikki Kotirantaa haluan kiittää korvaamattomasta avusta hankalien näytteiden määrittämisessä, Mikko Mönkköstä puolestaan tilastollisten analyysien valintaan ja tulkintaan liittyvistä neuvoista sekä arvokkaista kommentteista kirjalliseen työhön liittyen. Metsähallituksen suojelubiologi Panu Kuokkasta kiitän avusta metsäkohteiden valinnassa. Lämpimät kiitokset myös vanhemmilleni: Timo Sarkkista kiitän auton lainasta ja maastoseurasta, Kaarina Juutilaista henkisestä ja taloudellisesta tuesta niin graduprosessin kuin koko opiskelu-urani ajalta. Tutkimuksen maastotyöosuuden rahoittivat Suomen Biologian Seura Vanamo ja Societas pro Fauna et Flora Fennica. Kryptogamen ry:n jäsenet ansaitsevat erityiskiitoksen: Jukka Salmela aiheutti tinkimättömällä asenteellaan peruuttamattoman muutoksen ajatusmaailmassani vuonna 2005; tuolloin sain kipinän luonnontutkimukseen ja urani lajintuntemuksen parissa käynnistyi. Panu Halme ja Kunttu perehdyttivät minut käävääkkäiden maailmaan enkä ole päivääkään katunut valintaani työskennellä haastavien lajiryhmien parissa. Muiden lajintuntijakollegoiden innoittava esimerkki ja tunteen palo luonnon monimuotoisuuden tutkimista kohtaan ovat osaltaan lisänneet motivaatiotani ja vahvistaneet tuntemukseni oikeasta uravalinnasta. Kiitos!

KIRJALLISUUS

- Ahti, T., Hämet-Ahti, L. & Jalas, J. 1968. Vegetation zones and their sections in northwestern Europe. *Annales Botanici Fennici* 5: 167–211.
- Anand, M., Laurence, S. & Rayfield, B. 2005. Diversity Relationships among Taxonomic Groups in Recovering and Restored Forests. *Conservation Biology* 19(3): 955–962.
- 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.
- Berglund, H., Edman, M. & Ericson, L. 2005. Temporal variation of wood- fungi diversity in boreal old- growth forests: implications for monitoring. *Ecological Applications* 15(3): 970–982.
- Bondartseva, M., Krutov, V. & Lositskaya, V. 2003. Aphyllporous fungi in pine forests in the Kostomuksha area, Republic of Karelia. *Suomen Ympäristö* 485: 164–169.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 2002. *Model Selection and Multimodal Inference*, 2nd Ed. Springer-Verlag, New York. (ref. MacKenzie ym. 2006)
- Cajander, A.K. 1949. Forest types and their significance. *Acta Forestalia Fennica* 56: 1–69.
- Eriksson, J. & Ryvarden, L. 1987. *The Corticiaceae of North Europe 1: Introduction and Keys*. Fungiflora, Oslo, 59 s.
- Fleishman, E., Thomson, J.R., Mac Nally, R., Murphy, D.D. & Fay, J.P. 2005. Using Indicator Species to Predict Species Richness of Multiple Taxonomic Groups. *Conservation Biology* 19(4): 1125–1137.
- Franklin, J.F., Shugart, H.H. & Harmon, M.E. 1987. Tree death as an ecological process. The causes, consequences, and variability of tree mortality. *BioScience* 37: 550–556. (ref. Siitonen 2001)
- Harmon, M.E., Franklin, J.F., Swandon, F.J., Sollins, P., Gregory, S.V., Lattin, J.D., Anderson, N.H., Cline, S.P., Aumen, N.G., Sedell, J.R., Lienkaemper, G.W., Cromack, J. & Cummins, K.W. 1986. Ecology of Coarse Woody Debris in Temperate Ecosystems. *Advances in Ecological Research* 15:133–302. (ref. Junninen 2007)

- Harvey, A.E. 1979. Comparative distribution of ectomycorrhizae in soils of three western Montana forest habitat types. *Forest Science* 25:3359–358. (ref. Junninen 2007)
- Heilmann-Clausen, J. & Christensen, M. 2004. Does size matter? On the importance of various dead wood fractions for fungal diversity in Danish beech forests. *Forest Ecology and Management* 201: 105–117.
- Holfgaard, A. 1993. 50 years of change in a Swedish boreal old-growth *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science* 4:773–782. (ref. Siitonen 2001)
- Jonsson, B.G. 2000. Patterns of availability of coarse woody debris in a boreal old-growth *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science* 11:51–56.
- Jonsson, B.G. & Jonsell, M. 1999. Exploring potential biodiversity indicators in boreal forests. *Biodiversity and Conservation* 8: 1417–1433.
- Junninen, K. 2007. Conservation of polypore diversity in managed forests of boreal Fennoscandia. Väitöskirja. *Dissertationes forestales* 39, Joensuun yliopisto, Joensuu.
- Junninen, K., Similä, M., Kouki, J. & Kotiranta H. 2006. Assemblages of wood-inhabiting fungi along the gradients of succession and naturalness in boreal pine-dominated forests in Fennoscandia. *Ecography* 29: 75–83.
- Juutinen, A., Mönkkönen, M. & Sippola A- L. 2006. Cost- Efficiency of Decaying Wood as a Surrogate for Overall Species Richness in Boreal Forests. *Conservation Biology* 20 (1): 74–84.
- Karström, M. 1992. Steget före- en presentationen. *Svensk Botanisk Tidskrift* 86: 103–114.
- Kotiranta, H., Saarenoksa, R. & Kytövuori, I. 2008: Aphylloporales of Finland. Ecology, distribution, abundance and threat categories. (manuscript)
- Kotiranta, H. 2001. Corticiaceae of Finland. Väitöskirja. Helsingin yliopiston kasvitieteen julkaisuja 32.
- Kotiranta, H. & Niemelä T. 1996. Uhanalaiset käävät Suomessa. Toinen, uudistettu painos. *Ympäristöopas* 10, Suomen ympäristökeskus, 184 s.
- Kryus, N. & Jonsson, B.G. 1999. Fine woody debris is important for species richness on logs in managed boreal spruce forests of northern Sweden. *Canadian Journal of Forest Research* 29 (8): 1295–1299.
- Küffer, N. & Senn-Irlet, B. 2005. Influence of forest management on the species richness and composition of wood-inhabiting basidiomycetes in Swiss forests. *Biodiversity and Conservation* 14: 2419–2435.
- Lindgren, M. 2001: Polypore (Basidiomycetes) species richness and community structure in natural boreal forests of NW Russian Karelia and adjacent areas in Finland. *Acta Botanica Fennica* 170, 41 s.
- Lodge, D.J., Ammirati, J.F., O'dell, T.E., Mueller, G.M., Huhndorf, S.M., Wang, C-J., Stokland, J.N., Schmit, J.P., Ryvarde, L., Leacock, P.R., Mata, M., Umaña, L., Wu, Q. & Czederpilz, D.L. 2004. Terrestrial and Lignicolous Macrofungi 127–172. Teoksessa: Mueller, G.M., Bills, G.F. & Foster, M.S. (toim.) 2004. *Biodiversity of Fungi: Inventory and Monitoring Methods*. Elsevier Academic Press. 777 s.
- MacKenzie, D., Nichols, J.D., Royle, J.A., Pollock, K.H., Bailey, L.L. & Hines, J.E. 2006. *Occupancy Estimation and Modeling. Inferring Patterns and Dynamics of Species occurrence*. Elsevier Academic Press. 324 s.
- McGeoch, M.A. 1998. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Reviews* 73: 181–201.
- Niemelä, T. 2005. Käävät, puiden sienet. Kasvimuseo, luonnontieteellinen keskusmuseo, Helsinki. 319 s.
- Nordén, B., Ryberg, M., Götmark, F. & Olausson, B. 2004. Relative importance of coarse woody debris for the diversity of wood-inhabiting fungi in temperate broadleaf forests. *Biological Conservation* 117: 1–10.
- Noss, R. F. 1990. Indicators of monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology* 4: 355–364.

- 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.
- Rassi, P., Alanen, A., Kanerva, T. & Mannerkoski I.(toim.) 2001. Suomen lajien uhanalaisuus 2000. Ympäristöministeriö ja Suomen ympäristökeskus, Edita. 432 s.
- Renvall, P. 1995. Community structure and dynamics of wood- rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland. *Karstenia* 35: 1–51.
- Ryvarden, L. & Gilbertson, R.L.1987. European Polypores Part 1: Abortiporus – Lindtneria. *Fungiflora*, Oslo, 387 s.
- Sætersdal, M., Gjerde, I. & Blom, H.H. 2005. Indicator species and the problem of spatial inconsistency in nestedness patterns. *Biological Conservation* 122: 305–316.
- Siitonen, J. 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forest as an example. *Ecological Bulletins* 49: 11–41.
- Siitonen, J., Martikainen P., Puntila P. & Rauh, J. 2000. Coarse wood debris and stand characteristics in mature managed and old- growth boreal mesic forests in southern Finland. *Forest ecology and management* 128: 211–225.
- Simberloff, D. 1998. Flagships, umbrellas, and keystones: is single- species management passé in the landscape era? *Biological Conservation* 83: 247–257.
- Similä, M., Kouki, J., Mönkkönen, M., Sippola A- L. & Huhta, E. 2006. Co- variation and indicators of species diversity: Can richness of forest- dwelling species be predicted in northern boreal forests? *Ecological indicators* 6: 686–700.
- Svedrup-Thygeson, A. 2001. Can ‘continuity indicator species’ predict species richness or red- listed species of saproxylic beetles? *Biodiversity and Conservation* 10: 815–832.
- Wolters, V., Bengtson, J. & Zaitsev, A.S. 2006. Relationships among the species richness of different taxa. *Ecology* 87(8): 1886–1895.

Liite 1. Tutkimuksessa havaitut lajit ja ylemmän tason taksonit metsätyypiluokittain.

Laji	Luonnontil. kuusikko	Luonnontil. männikkö	Talous- kuusikko	Talous- männikkö	Yhteensä
<i>Amphinema byssoides</i>	9	5	26	6	46
<i>Amyloxenasma allantospora</i>	1				1
<i>Amyloxenasma lloydii</i>		1		1	2
<i>Anomoporia kamtschatica</i>				1	1
<i>Antrodia serialis</i>	4				4
<i>Antrodia sinuosa</i>	1				1
<i>Aphanobasidium pseudotsugae</i>	3	2		1	6
<i>Athelia acrospora</i>		2			2
<i>Athelia bombacina</i>	5	1			6
<i>Athelia decipiens</i>	2	4			6
<i>Athelia epiphylla</i>	1	13		1	15
<i>Athelia fibulata</i>		1			1
<i>Basidioradulum radula</i>	2	5	2	1	10
<i>Boidinia furfuracea</i>	1				1
<i>Botryobasidium candians</i>				2	2
<i>Botryobasidium candicans</i>	1		1		2
<i>Botryobasidium cf.candicans</i>		1			1
<i>Botryobasidium obtusisporum</i>		1			1
<i>Botryobasidium subcoronatum</i>	9	2	1		12
<i>Botryobasidium vagum</i>	1			1	2
<i>Botryohypochnus isabellinus</i>	5				5
<i>Brevicellium olivascens</i>	1				1
<i>Byssocorticium pulchrum</i>	1				1
<i>Byssoporia mollicula</i>			1		1
<i>Ceraceomyces eludens</i>	3	2	4	1	10
<i>Ceraceomyces microsporus</i>		2			2
<i>Ceraceomyces tessulatus</i>	1				1
<i>Conferticium ochraceum</i>			1		1
<i>Coniophora arida</i>	1	1			2
<i>Coniophora olivacea</i>	4				4
<i>Coniophora puteana</i>		1			1
<i>Coronicium alboglaucum</i>	4				4
<i>Corticium cf.boreoroseum</i>	3				3
<i>Cristinia helvetica</i>	2				2
<i>Dacryobolus sudans</i>				2	2
<i>Datronia mollis</i>	1			1	2
<i>Exidia pithya</i>	1				1
<i>Fomes fomentarius</i>	5				5
<i>Fomitopsis pinicola</i>	4				4
<i>Globulicium hiemale</i>	1				1
<i>Gloeoporus pannocinctus</i>	1				1
<i>Gloiothele citrina</i>	2				2
<i>Hapalopilus rutilans</i>	1				1
<i>Heterobasidium parviporum</i>	1				1
"Hyphoderma"		1			1
<i>Hyphoderma argillaceum</i>	1				1
<i>Hyphoderma setigerum</i>			1		1
<i>Hyphodontia aspera</i>	1	3			4

Hyphodontia barba-jovis	1				1
Hyphodontia borealis	2				2
Hyphodontia breviseta	2	4	6		12
Hyphodontia crustosa	2		1		3
Hyphodontia hastata		1			1
Hyphodontia paradoxa	1		1		2
Hyphodontia rimosissima	1				1
Hyphodontia sp. 1 Langer		5			5
Hyphodontia sp. 2 Saarenoksa	1	2			3
Hyphodontia subalutacea	12	32		14	58
Hyphodontiella multiseptata	2				2
Hypochnicium eichleri	1				1
Junghuhnia lacera	2				2
Kavinia alboviridis	1				1
Leptosporomyces galzinii		10	2	7	19
Leptosporomycesseptentrionalis	3				3
Odonticium romellii		2			2
Oligoporus rennyi				1	1
Oligoporus sericeomollis		2	1		3
Oliveonia nodosa	1				1
Peniophora incarnata	1				1
Peniophora pithya			1	1	2
Peniophorella pallida	1				1
Peniophorella praetermissa		1			1
Peniophorella pubera	3				3
Phanerochaete laevis	1				1
Phanerochaete sanguinea	5		3	1	9
Phanerochaete sordida	5		2		7
Phellinus chrysoloma	1				1
Phellinus conchatus		1			1
Phellinus laevigatus	1				1
Phellinus pini	1				1
Phellinus viticola	4		2		6
Phlebia cretacea	1	6		1	8
Phlebia nitidula	1				1
Phlebiella borealis		2			2
Phlebiella cf.borealis			1		1
Phlebiella christiansenii	1	3	1		5
Phlebiella sulphurea	12	13	7	8	40
Piloderma byssinum	3	4	3	2	12
Piloderma fallax	64	104	57	90	315
Piptoporus betulinus	2	4			6
Postia caesia	2				2
Postia fragilis		1			1
Postia leucomallella	1				1
Postia tephroleuca			1		1
Pseudochaete tabacina	2	1			3
Pseudomerulius aureus			1		1
Pseudotomentella mucidula			1		1
Pycnoporellus fulgens	1				1
Resinicium bicolor		1	1		2

Resinicium furfuraceum	1	7	1		9
Scopuloides rimosa	1				1
Scytinostroma galactinum	2				2
Sistotrema alboluteum			1		1
Sistotrema brinkmannii	3				3
Sistotrema coroniferum		3			3
Sistotrema octosporum	12	12	9	1	34
Sistotremastrum suecicum		2		2	4
Skeletocutis amorpha	1				1
Skeletocutis biguttulata				4	4
Stereum hirsutum	1				1
Stereum rugosum	5			1	6
Stereum sanguinolentum	1		1	1	3
Tomentella galzinii	1				1
Tomentellopsis echinospora			1	2	3
Tomentellopsis submollis		2		1	3
Trametes ochracea	1				1
Trechispora byssinella		4		9	13
Trechispora cohaerens	3				3
Trechispora farinea	4	3	5	1	13
Trechispora hymenocystis	3		1		4
Trechispora invisitata	1				1
Trechispora lunata		1			1
Trechispora subsphaeospora	1	1			2
Trichaptum abietinum	10	2	2		14
Trichaptum fuscoviolaceum		1			1
Tubulicrinis accedens		1			1
Tubulicrinis glebulosus	3	7			10
Tubulicrinis medius	2	2			4
Tubulicrinis sororius	1	1		1	3
Tubulicrinis subulatus	12	16	3	7	38
Tulasnella subglobispora	1		2		3
Tylospora asterophora	4		1		5
Tylospora fibrillosa	6		3		9
Vararia investiens				1	1
Yhteensä	309	312	159	174	954
Sukutason havainnot					
Botryobasidium sp.		1		1	2
Hyphodontia sp.		6			6
Sistotrema sp.			2	2	4
Tomentella sp.	17	2	48	2	69
Tubulicrinis sp.	1	1		1	3
Vararia sp.				1	1
Yhteensä	18	10	50	7	85

Korkeammat taksonit

Heterobasidiomycetes sp.	1	1	2		4
Polyporaceae sp.		1			1
Basidiomycota sp.	49	36	42	35	162
Yhteensä	50	38	44	35	167
Havainnot yhteensä	377	360	253	216	1206

Liite 2. Harvinaiset, silmälläpidettävät ja indikaattorilajit metsätyypiluokittain.

Laji	Luonnontil. kuusikko	Luonnontil. männikkö	Talous- kuusikko	Talous- männikkö	Yhteensä
Harvinaiset lajit					
Amyloenasma allantospora	1				1
Amyloenasma lloydii		1		1	2
Bysocorticium pulchrum	1				1
Coronicium alboglaucum	4				4
Hyphodontia sp. 2 Saarenoksa	1	2			3
Hyphodontiella multiseptata	2				2
Oliveonia nodosa	1				1
Phlebiella christiansenii	1	3	1		5
Pseudotomentella mucidula			1		1
Trechispora invisitata	1				1
Yhteensä	12	6	2	1	21
Indikaattorilajit					
Anomoporia kamtschatica				1	1
Odonticium romellii		2			2
Oligoporus sericeomollis		2	1		3
Phellinus chrysoloma	1				1
Phellinus pini	1				1
Phellinus viticola	4		2		6
Phlebia cretacea	1	6		1	8
Postia leucomallella	1				1
Pseudomerulius aureus			1		1
Pycnoporellus fulgens	1				1
Sistotremastrum suecicum		2		2	4
Yhteensä	9	12	4	4	29
NT-lajit					
Gloeoporus pannocinctus	1				1
Kavinia alboviridis	1				1
Odonticium romellii		2			2
Phlebiella christiansenii	1	3	1		5
Scytinostroma galactinum	2				2
Sistotrema alboluteum			1		1
Yhteensä	5	5	2	0	12