

Pro Gradu - tutkielma

**Boreaalisen metsän ennallistamistoimien vaikutukset
maakiitäjäisiin (Coleoptera: Carabidae)**

Tanja Heikkilä



Jyväskylän yliopisto

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Ekologia ja ympäristöhoito

30.5.2012

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos
Ekologia ja ympäristönhoito

HEIKKILÄ, T.: Boreaalisen metsän ennallistamistoimien vaikutukset
maakiitäjäisiin (Coleoptera: Carabidae)

Pro Gradu - tutkielma: 30 s. + 1 Liite
Työn ohjaajat: FT Tero Toivanen, FT Matti Koivula
Tarkastajat: Dos. Atte Komonen, Dos. Leena Lindström
Toukokuu 2012

Hakusanat: ennallistaminen, harventaminen, häiriö, kovakuoriaiset, kulotus, maapuu

TIIVISTELMÄ

Ennallistamisen tavoitteena on nopeuttaa talousmetsäkäytössä olleen boreaalisen metsän palautumista rakenteeltaan, toiminnaltaan ja eliöstöltään luonnontilaisen kaltaiseksi. Ennallistamistoimilla, kuten lahopuun määrän lisäämisellä tai kulotuksella, pyritään jäljittelemään metsän luontaisia häiriöitä, kuten tuulenkaatoja tai metsäpaloja. Intensiivisen metsänhoidon piirissä olevaan tasaikäiseen ja vähälajiseen metsään ihmisavusteinen häiriö, kuten lahopuun lisääminen ja/tai kulotus, luo monimuotoisempaa rakennetta ja uutta kasvutilaa. Tämän tutkimuksen tavoitteena oli testata maakiitäjäisten vasteita ennallistamistoimiin, kun ennallistamisesta oli kulunut seitsemän vuotta eli hieman pidempi aika kuin useimmissa metsän ennallistamista koskevissa tutkimuksissa. Tutkimuksen kohteena toimivat kuoppapyödyksin pyydystetyt maakiitäjäis-heimon kovakuoriaiset (Coleoptera: Carabidae), koska ne ovat ekologisesti hyvin tunnettu ryhmä ja niiden tiedetään vastaavan herkästi metsänhoitotoimenpiteiden aiheuttamiin elinympäristön muutoksiin. Tutkin ennallistamisen vaikutuksia maakiitäjäisten yhteisörakenteen vaihteluun tutkimusaloilla, joita oli kulotettu, harvennettu ja jätetty erilaiset määrät maapuuta. Lisäksi huomioin tutkimusalojen sisällä olleen kosteusgradientin. Tämän tutkimuksen perusteella maakiitäjäislajisto vaikutti selvinneen ennallistamistoimenpiteistä ts. häiriöistä kohtalaiseen hyvin. Tarkempaa tarkastelua varten jaoin lajiston metsän latvuskerroksen sulkeutuneisuuden mukaan metsä-, avomaa- ja generalistilajeihin. Metsälajisto oli säilynyt parhaiten alojen kosteilla ruuduilla, mutta avomaa- ja generalistilajisto näyttivät yleisesti hyötynneen häiriöistä. Kulolajistoa ei löytynyt, joten edes voimakkaimmin palaneet alat eivät tarjonneet niille sopivia resursseja. Luontaisiin häiriöihin sopeutuneet lajit voivat hyötyä mutta metsien herkimmat lajit kärsiä ennallistamisesta, joten metsän historia, rakenne ja lajisto täytyy tuntea ennen ennallistamistoimiin ryhtymistä. Tutkimuksessa saatua tietoa lajien vasteista häiriöihin voidaan hyödyntää metsän ennallistamisessa. Kuitenkin tulosten yleistettävyydestä muihin lajiryhmiin sekä häiriöiden ja ennallistamistoimien pitkäaikaisista vaikutuksista tarvitaan lisää tietoa.

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

Ecology and Environmental Management

HEIKKILÄ, T.: The effects of boreal forest restoration on ground beetles
(Coleoptera: Carabidae)

Master of Science Thesis: 30 p. + 1 Appendix

Supervisors: PhD Tero Toivanen, PhD Matti Koivula

Inspectors: Docent Atte Komonen, Docent Leena Lindström

May 2012

Key Words: beetles, dead wood, disturbance, partial harvesting, prescribed burning

ABSTRACT

The aim of restoration is to speed up the recovery of a former commercial forest to a natural state in terms of structure, function and biota. The goal of restoration methods, such as increasing the amount of decaying wood or introducing prescribed burning, is to mimic natural disturbances such as wind throws or wildfires. The aim of my study was to evaluate the effects of restoration on ground beetles (Coleoptera, Carabidae) seven years after restoration operations, which is longer than in most other studies on forest restoration. Ground beetles are good model species for modeling biological responses because they are ecologically well known and respond sensitively to changes caused by forestry. I studied the variation in ground beetle communities between study plots which had been burned and partially harvested with down-wood retention, or just partially harvested without the fire. At each plot, pitfall traps were placed to collect carabids at dry, intermediate and moist sub-plots. Ground beetles had apparently survived restoration operations well. Forest species peaked in moist sub-plots, but open-habitat and canopy-closure generalist species seemed to benefit from disturbances. No fire specialists were found, so even strongly burned areas did not provide resources to these species. Restoration operations studied here, i.e., increasing the amount of decaying wood and prescribed burning, increase the structural heterogeneity of forests. Species adapted to disturbances benefit but species associated with closed canopy suffer, so restoration planning should be based on knowledge about the history, structure and species of the forest. Results of this study could be used in forest restoration applications. The applicability of results to other species groups and the long-term impacts of disturbances and restoration require additional studies.

Sisältö

| | |
|--|-----------|
| 1. JOHDANTO | 5 |
| 1.1. Metsän monimuotoisuus | 5 |
| 1.2. Boreaalisen metsän häiriödynamiikka | 5 |
| 1.3. Metsäpalojen esiintyminen Pohjois-Euroopassa..... | 6 |
| 1.4. Metsän ennallistaminen | 6 |
| 1.5. Metsien maakiitäjäiset | 7 |
| 1.6. Tutkimuskysymykset | 8 |
| 2. AINEISTO JA MENETELMÄT | 8 |
| 2.1. Tutkimusalat ja koeasetelma..... | 8 |
| 2.2. Aineiston kerääminen | 9 |
| 2.3. Tilastolliset menetelmät..... | 10 |
| 3. TULOKSET | 11 |
| 3.1. Yhteisöanalyysit..... | 11 |
| 3.2. Vaikutukset kokonaisyksilö- ja lajimääriin | 14 |
| 3.3. Vaikutukset avomaalajistoon | 17 |
| 3.4. Vaikutukset metsälajistoon | 18 |
| 3.5. Vaikutukset generalistilajistoon..... | 19 |
| 4. TULOSTEN TARKASTELU | 21 |
| 4.1. Kokonaisyksilö- ja lajimäärät | 21 |
| 4.2. Avomaalajisto | 23 |
| 4.3. Metsälajisto..... | 23 |
| 4.4. Generalistilajisto | 24 |
| 4.5. Maakiitäjäisyhteisön rakenne ja lajitason vasteet | 24 |
| 5. LOPPUPÄÄTELMÄT | 25 |
| KIITOKSET | 26 |
| KIRJALLISUUS | 27 |
| LIITE | |

1. JOHDANTO

1.1. Metsän monimuotoisuus

Suomi on allekirjoittanut biologista monimuotoisuutta koskevan yleissopimuksen Rio de Janeirossa 1992. Sopimuksen tarkoituksena on biologisen monimuotoisuuden suojeleminen ja kestävä käyttö (SopS 78/1994). Suomen luonnon monimuotoisuutta turvaamaan on laadittu kansallinen toimintaohjelma, jonka pohjana on nk. Rion sopimus. Yhtenä ohjelman tavoitteena on, että metsien lajiston ja luontotyyppien uhanalaistumiskehitys pysäytetään kattavan suojelualueverkoston ja talousmetsien luonnonhoidon avulla (Anonyymi 2007).

Suomen metsämaasta on suojeltu 13 prosenttia, josta yhdeksän prosenttia on tiukasti suojeltu, eli alueilla ei harjoiteta metsätaloutta. Suurin osa tiukasti suojelluista metsistä on Pohjois-Suomessa. Suojeltuja metsiä on eteläisessä Suomessa hyvin vähän ja talouskäytön seurauksena suojeltujenkin metsien ominaispiirteet ovat muuttuneet (Kuuluvainen ym. 2002). Suomessa metsien luonnon monimuotoisuuden turvaamista on tehostettu lisäämällä suojeltujen metsien määrää, parantamalla suojeltujen metsien laatua ennallistamistoimin sekä kehittämällä talousmetsien luonnonhoitoa (Metla 2011).

1.2. Boreaalisen metsän häiriödynamiikka

Luonnontilaiselle metsälle on tyypillistä, että puusto vaihtelee lajistoltaan, kooltaan ja kehitysasteiltaan (Kuuluvainen 2002). Luonnontilaisten metsien monimuotoisuutta ja uudistumista ylläpitävät sukkessio ja erilaiset epäsäännöllisesti toistuvat häiriöt, jotka ovat pinta-alaltaan vaihtelevia ja joiden jäljiltä kuolee puita; ennen kaikkea kaikki kuolleet puut jäävät metsään lahoamaan (Kuuluvainen 2002). Metsän häiriöllä tarkoitetaan tapahtumaa, joka muuttaa äkillisesti puuston rakennetta niin, että kasvutilaa vapautuu ja metsän pienilmasto muuttuu (Anonyymi 2000). Pienen mittakaavan häiriöitä ovat esimerkiksi sienten tai hyönteisten aiheuttamat yksittäisten puiden kuolemat, ja laajamittaisten häiriöiden aiheuttajia ovat esimerkiksi metsäpalot (Kuuluvainen 2002).

Metsäpaloilla on ollut historiallisesti tärkeä rooli boreaalisten metsien rakenteen ja kasvillisuuden sukkessioiden muokkaajina (Zackrisson 1977, Pitkänen & Huttunen 1999, Lampainen ym. 2004). Tavallisimmin metsäpalo etenee Fennoskandiassa pintapalona, joka polttaa lähinnä varpuja, jäkälää ja sammalia (Wallenius 2008). Metsäpalot voivat meillä kattaa jopa satoja neliökilometrejä, vaikkakin ovat useimmiten huomattavasti pienialaisempia, mutta osa alueista saattaa palaa vain osittain tai jäädä palamatta, jolloin ne lisäävät metsän rakenteellista monimuotoisuutta enemmän kuin puunkorjuu (Niemelä 1999). Metsän palaminen käynnistää sekundaarisukcession, jonka myötä metsän kasvillisuus kehittyy mosaiikkimaiseksi ja monimuotoiseksi (Zackrisson 1977). Metsäpalojen jäljiltä muodostuu paljon kuollutta puuta, ja palaneen alueen olosuhteet muuttuvat valoisiksi ja lämpimiksi. Tällaiset boreaalisen metsän nuoret sukkessiovaiheet ovat tärkeitä elinympäristöjä monille lahopuusta tavalla tai toisella riippuvaisille lajeille eli saproksyyllilajeille (Wikars 1997, Toivanen & Kotiaho 2007).

Luonnontilaisen metsän ja talousmetsän rakenteelliset erot selittyvät paljolti erilaisten häiriödynamiikoiden kautta (Anonyymi 2000). Talousmetsissä suurimman häiriön aiheuttavat säännöllisesti toistuvat avohakkuut (Kuuluvainen 2002) ja Fennoskandian boreaalisten metsien rakenteeseen ja toimintaan on vaikuttanutkin jo vuosisatojen ajan intensiivinen metsien hyödyntäminen (Esseen ym. 1997, Östlund ym. 1997, Uotila ym. 2002). Nykyaikaisten metsänhoitotoimien jäljiltä metsän puusto on tasaikäistä (Gunnarsson ym. 2004) ja lahopuuta on vähän (Siitonen 2001). Talousmetsissä kuolleen puun määräksi on arvioitu 2 - 10 m³ ha⁻¹, joka on merkittävästi vähemmän kuin vanhoissa luonnonmetsissä: 20 - 120 m³ ha⁻¹ (Siitonen 2001). Metsien uhanalaisista selkärangattomista lähes puolet on kovakuoriaisia, ja merkittävimmät syyt

metsäkovakuoriaisten uhanalaisuuteen ovat lahopuun väheneminen ja puulajisuhteiden muutokset (Rassi ym. 2010).

1.3. Metsäpalojen esiintyminen Pohjois-Euroopassa

Viime vuosina on herännyt kysymyksiä siitä, mitä luonnontilaisella metsällä ja metsän luontaisella palodynamiikalla oikeastaan tarkoitetaan (Lilja & Kuuluvainen 2005, Wallenius 2008). Ihmisellä on ollut merkittävä rooli Fennoskandian metsien muokkaajana koko holoseenikauden ajan, etenkin tiheämmin asutetuissa eteläosissa (Rouvinen ym. 2002, Larjavaara ym. 2005), mutta ihmisen vaikutusta nimenomaan metsäpaloihin on alettu selvittää tarkemmin vasta viime vuosina (Wallenius ym. 2004, Wallenius ym. 2007). Fennoskandian boreaalista metsää palaa nykyään vähän (esim. Esseen ym. 1997, Granström 2001, Wikars 2002). Metsäpalot alkoivat vähetä huomattavasti 1800-luvun puolivälistä alkaen johtuen muutoksista metsien käytössä, kuten kaskenpolton väheneminen, sahateollisuuden nousu ja palontorjunta (esim. Zackrisson 1977, Wikars 2002). Menneinä vuosisatoina ihmisen vaikutus metsäpalojen aiheuttajana on ollut merkittävä (Niklasson & Granström 2000, Rouvinen ym. 2002). Sen lisäksi, että kaskeaminen ja tervanpolto olivat yleisiä Suomessa 1600-luvulta 1800-luvun loppuun, muita syitä ihmisten aiheuttamiin metsäpaloihin olivat varomaton tulenkäsittely, nuotioista karanneet palot ja rautateiden yleistyttyä vetureista lähteneet kipinät (Wallenius ym. 2007, Wallenius 2008). Salamointi on ainut luonnollinen syy metsäpaloihin Fennoskandiassa (Gromtsev 2002), ja salamoinnin arvioidaan aiheuttavan nykyään noin 13 % Suomen metsäpaloista (Larjavaara ym. 2005).

Palojen esiintyvyyteen vaikuttavat tärkeimpinä metsän maantieteellinen sijainti, kasvillisuustyypit, puulajisuhteet ja topografia (Zackrisson 1977, Wallenius ym. 2004). Palot ovat yleisempiä etelässä kuin pohjoisessa, ja yleisempiä mäntyvaltaisissa kuivahkoissa kangasmetsissä kuin kosteissa kuusimetsissä (Zackrisson 1977, Wallenius ym. 2004). Boreaalisen metsän luontaisen palovälin arviointi on ilmeisen haasteellista ja arvioiduissa väleissä on suuria eroja (esim. Zackrisson 1977, Pitkänen & Huttunen 1999, Niklasson & Granström 2000, Larjavaara ym. 2005); tutkimusmenetelmistä riippuen tulokset vaihtelevat vuosikymmenistä satoihin vuosiin. Syinä tähän ovat tutkimusmetsien erilaisuus (kuusi/mäntyvaltaiset metsät), tutkimusten keskittyminen usein palaneille alueille ja se, ettei ihmisten vaikutusta metsäpaloihin ole huomioitu (Wallenius 2008).

1.4. Metsän ennallistaminen

Nykyään monissa maissa pyritään jäljittelemään metsän luontaisia häiriöitä ennallistamisella (Angelstam 1998, Bergeron ym. 2002, Kuuluvainen 2002). Yleisesti termillä tarkoitetaan toimia, joilla pyritään nopeuttamaan ihmisen vaikutuksen alaisen ympäristön muuttumista takaisin luonnontilaisen kaltaiseksi (Anonyymi 2003a). Talousmetsän ennallistamisella pyritään nopeuttamaan metsän palautumista ja luomaan luonnontilaiselle metsäekosysteemille tyypillisiä rakenteita ja ominaisuuksia jäljittelemällä metsän luonnollisia häiriöitä (Kuuluvainen 2002, Kuuluvainen ym. 2002). Ennallistamisen lyhyen aikajänteen tavoitteina ovat palauttaa metsään sen luonnontilaisia rakenteita ja piirteitä, kuten lahopuuta, sekä turvata uhanalaisten lajien säilyminen. Pitkän aikavälin tavoitteena on tuottaa metsään sen luonnontilaisuuden säilymisen kannalta tärkeitä prosesseja, kuten luontainen sukkessio, joka ylläpitää tulevaisuudessa metsän monimuotoisuutta. Ennallistamistoimia voivat olla esimerkiksi metsän kulottaminen, lahopuun tuottaminen tai pienaukottaminen (Anonyymi 2003b). Ennallistamistoimilla, kuten harventamisella ja lahopuiden jättämisellä, voidaan rakenteeltaan köyhään talousmetsään luoda monimuotoisuutta lisäävää pienalaista heterogeenisuutta (Lilja-Rothsten ym. 2008).

Kulottamisen avulla metsään saadaan lisää kuollutta puuta ja metsän rakenne monimuotoistuu; samalla luodaan avoimia ja lämpimiä ympäristöjä ja myöhemmin lehtipuuvaltaisia nuoria sukessiovaiheita (Kuuluvainen ym. 2002). Kulotuksen merkitystä boreaalisen metsän rakenteeseen ja lajiston monimuotoisuuteen on tutkittu paljon. Esimerkiksi Muonan ja Rutasen (1994) ja Hyvärisen ym. (2005) tutkimusten mukaan kovakuoriaisten lajimäärät lisääntyivät kulotuksen jälkeen. Etenkin lahopuu- ja kulolajien havaittiin hyötyvän kulotuksista kohentuneiden ravinto- ja habitaattiolosuhteiden vuoksi (Muona & Rutanen 1994, Wikars 1997, Toivanen & Kotiaho 2007). Palon voimakkuudesta riippuen metsästä kuolee vaihteleva määrä kasvillisuutta (Wallenius 2008), ja metsän rakenne monimuotoistuu kulotuksen seurauksena: lahopuun määrä ja laatu lisääntyvät (Siitonen 2001, Lilja ym. 2005). Palaneille alueille muodostuu valoisia ja lämpimiä ympäristöjä ja myöhemmin lehtipuuvaltaisia nuoria sukessiovaiheita (Kuuluvainen ym. 2002). Palaneen metsän kehittymistä voidaan tarkastella nopeasti uusia elinympäristöjä valtaavien lajien, kuten kovakuoriaisten avulla.

1.5. Metsien maakiitäjäiset

Maakiitäjäiset ovat ekologisesti hyvin tunnettu ryhmä, ja niitä on helppo kerätä riittäviä määriä kuoppapyydysmenetelmällä (Niemelä ym. 2000). Maakiitäjäisiä on tutkittu paljon metsäympäristöissä (esim. Niemelä 2001, Koivula 2002), ja niiden on havaittu reagoivan herkästi metsänhoitotoimenpiteiden aiheuttamiin elinympäristön muutoksiin (Rainio & Niemelä 2003), etenkin tutkittaessa metsäekosysteemin häiriöitä paikallistasolla (Pearce & Venier 2006). Metsän maakiitäjäisten on havaittu säilyvän tai jopa menestyvän avohakkuuta seuraavissa varhaisissa sukessiovaiheissa (Heliölä ym. 2001). Martikainen ym. (2006) havaitsivat tutkimuksessaan, että maakiitäjäislajeja ja -yksilöitä oli runsaammin niillä harvennetuilla aloilla, jotka oli kulotettu kuin kulottamattomilla aloilla. Yhtenä syynä voisi olla se, että jotkin metsälajit ovat sopeutuneet aukkoisuutta lisääviin häiriöihin, kuten metsäpalot tai tuulenkaadot (Martikainen ym. 2006). Toisaalta maakiitäjäiset voivat olla myös harhailijoita läheisistä metsistä tai jäänteitä sukupuuttoa lähestyvistä populaatioista (Koivula 2002). Koivula (2002) havaitsi, että lajisto säilyy pienhakuualoilla paremmin kuin suurilla avohakkuualoilla.

Maassamme ei ole uhanalaisia sulkeutuneen metsän maakiitäjäislajeja, mutta metsäpaloista riippuvaisia silmällä pidettäviä ja uhanalaisia maakiitäjäisiä tunnetaan (Martikainen ym. 2006). Esimerkiksi palosysikiitjäinen (*Pterostichus quadriveolatus*) on silmällä pidettävä ja kulokurekiitjäinen (*Sericoda bogemannii*) on vaarantunut laji (Rassi ym. 2010). Lisäksi on paloja suosivia yleisiä lajeja, kuten *Sericoda quadripunctata* ja *Pterostichus adstrictus*, joita on löydetty runsaasti vuosi-pari kulotuksen jälkeen (Koivula ym. 2006, Martikainen ym. 2006). Useimmissa kulotuksia koskevissa tutkimuksissa käsitellään eliöstön lyhyen aikavälin vasteita, joten kulojen pitkän aikavälin vaikutuksista metsälajeille on yleisesti ottaen vähän tietoa (Niemelä ym. 2007). Esimerkiksi Muonan ja Rutasen (1994) tutkimuksen mukaan maakiitäjäisten määrät lisääntyvät kulotuksen jälkeen. Toisaalta Kanadassa tehdyssä lyhyen aikavälin tutkimuksessa maakiitäjäislajisto reagoi kulotukseen negatiivisesti (Saint-Germain ym. 2005). Lajiston häiriön jälkeistä palautumista koskevassa pitkän aikajänteen tutkimuksessa ilmeni, että maakiitäjäislajeja on enemmän muutaman vuoden ikäisillä kuloaloilla kuin kymmeniä vuosia aiemmin palaneissa metsissä (Buddle ym. 2006). Lajimäärän kasvu johtuu yleensä kulo- ja avomaalajien runsastumisesta (Muona & Rutanen 1994, Martikainen ym. 2006).

Vaikka maakiitäjäisiä on tutkittu paljon erilaisissa metsäympäristöissä, esimerkiksi lahopuun merkitys näille lajeille tunnetaan puutteellisesti (Niemelä ym. 2007, Work ym. 2008). Joidenkin maakiitäjäisten on todettu jossain määrin epäsuorasti hyödyntävän

kuollutta maapuuta esimerkiksi munimiseen, ravinnonhankintaan tai päiväaikaisena suojapaikkana (Work ym. 2008). Useimmille maakiitäjäislajeille lahopuu ei kuitenkaan ole merkittävä resurssi (Martikainen ym. 2006).

1.6. Tutkimuskysymykset

Tämän työn tarkoituksena oli selvittää boreaalisen metsän maakiitäjäisten (Coleoptera: Carabidae) vasteita metsän ennallistamistoimiin ja lajiston selviytymistä häiriöistä. Tutkin maakiitäjäisyhteisöjen eroja tutkimusaloilla, joista osa oli kulotettu, harvennettu eriasteisesti ja joihin oli jätetty vaihteleva määrä maapuuta (Kuva 1). Lisäksi huomioin tutkimuksessa kunkin tutkimusalan sisällä vaihtelevan kosteusgradientin. Tutkimuksen tavoitteena oli selvittää ennallistamistoimien vaikutuksia maakiitäjäisiin tilanteessa, jossa ennallistamisesta oli kulunut seitsemän vuotta. Tämä on pidempi aika kuin useimmissa metsän ennallistamista koskevissa aiemmissä tutkimuksissa. Tutkimuksen tavoitteena oli myös tuottaa potentiaalisesti metsäluonnonsuojelussa ja metsänhoidossa hyödynnettävää tietoa.

Tutkimuskysymykset ja hypoteesit olivat:

1. Ovatko ennallistamisen aiheuttamat lajistomuutokset sitä suurempia, mitä suurempi häiriö on kyseessä? Hypoteesina oli, että ero harventamattomaan, kulottamattomaan verrokkiin on suurempi kulotetuissa ympäristöissä ja sitä suurempi, mitä suurempi harvennuksen intensiteetti on ollut. Aiempien tutkimusten valossa oletuksena oli, että metsälajisto kärsii kulotuksesta eniten.
2. Esiintyykö alueilla vielä kulolajeja, kun kulotuksista oli kulunut seitsemän vuotta?
Esimerkiksi kulolajien *S. quadripunctata* ja *P. quadrifoveolatus* tiedetään esiintyneen tässä tutkimuksessa mukana olevilla tutkimusaloilla 1-2 vuotta palon jälkeen (Toivanen & Kotiaho 2007).
3. Millainen vaikutus maapuun määrällä on maakiitäjäislajistoon? Oletuksena oli, että lahoava maapuusto lisää pohjakerroksen rakenteellista monimuotoisuutta, millä puolestaan voisi olla positiivinen vaikutus maakiitäjäislajistoon.
4. Miten tutkimusalojen sisäinen kosteusgradientti vaikuttaa maakiitäjäislajistoon? Hypoteesina oli, että maakiitäjäislajisto on erilainen alojen kuivissa ja kosteissa ruuduissa, koska eri lajit suosivat luontaisesti erilaisia mikrohabitaatteja (Lindroth 1985, 1986) ja että häiriöiden vaikutus on erilainen kosteusgradientista riippuen, koska tutkimusalojen kosteilla ruuduilla kasvillisuus on todennäköisesti selvinnyt häiriöistä paremmin kuin kuivilla ruuduilla.

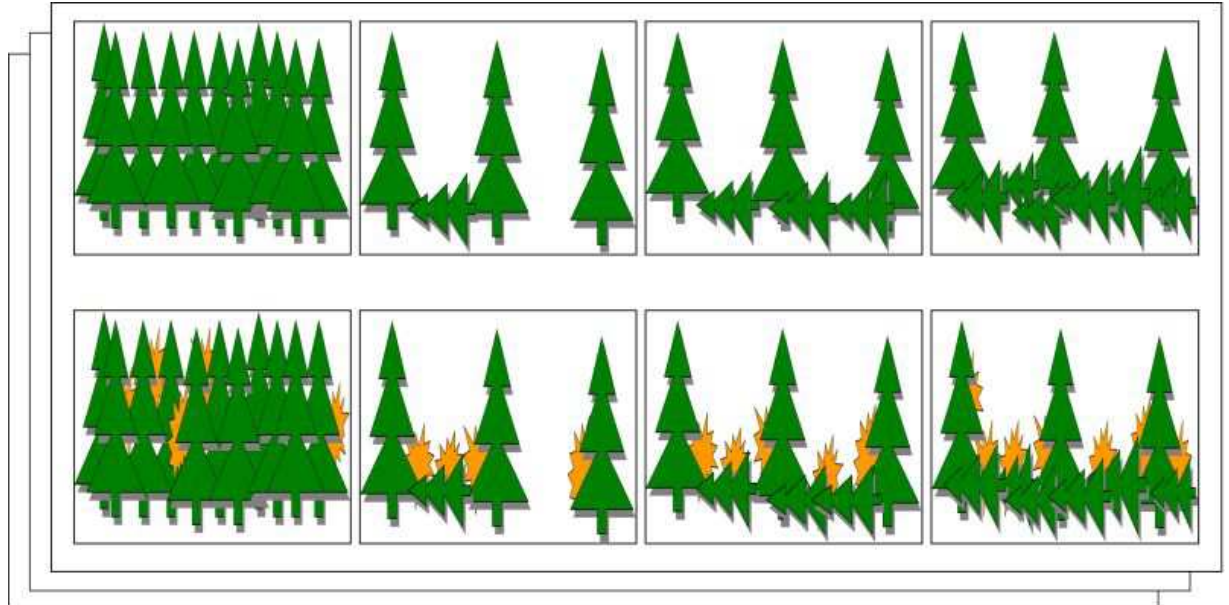
2. AINEISTO JA MENETELMÄT

2.1. Tutkimusalat ja koeasetelma

Tutkimusalat sijaitsivat Etelä-Suomessa, Hämeenlinnassa (entinen Lammin kunta) ja Padasjoella (61° N, 25° E). Alat olivat kooltaan 1–3 hehtaaria, ja vallitseva puusto oli kuusivaltaista, iältään ennen ennallistamistoimia keskimäärin 80 vuotta. Aloista suurin osa oli metsätyypiltään mustikkatyyppejä ja osalla aloista oli myös käenkaali-mustikkatyypin piirteitä (Cajander 1949, Lilja ym. 2005). Koeasetelman tavoitteena oli luoda tutkimusaloista rakenteeltaan luonnonmetsän nuoria sukkessiovaiheita muistuttavia aloja.

Ennallistamistoimina olivat metsän harventaminen ja maapuiden jättäminen ts. puuston käsittely sekä kulotus. Tutkimusaloja oli yhteensä 24 kappaletta, joista

harvennetuille aloille (18 kpl) jätettiin pystypuita $50 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ ja maapuuta 5, 30 tai $60 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Kuusi tutkimusalaa jätettiin harventamattomiksi kontrollialoiksi. Puolet tutkimusaloista kulotettiin harvennuskäsittelyjen jälkeen. Tutkimusasetelma muodostui siis kahdeksasta käsittelystä, joista kutakin oli yhteensä kolme kappaletta (Kuva 1). Metsänhakuut oli tehty talvella 2001/02 ja kulotukset kesällä 2002.



Kuva 1. Tutkimusaloilla toteutetut käsittelyt. Ylhäällä kulottamattomat ja alhaalla kulotetut alat. Puuston käsittely vasemmalta oikealle: harventamaton ala sekä harvennetut alat, joissa maapuuta $5 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, $30 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ ja $60 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. $N = 3$ kaikissa käsittelykombinaatioissa.

2.2. Aineiston kerääminen

Maakiitäjäisiä kerättiin aloilta kuoppapyydysmenetelmällä (Lange ym. 2011) kesän 2009 aikana. Kuoppapyydykset olivat n. 9 cm syvyisiä ja suun halkaisijaltaan 7 cm muovimukeja, jotka oli kaivettu suutaan myöten maahan. Pyydyksissä käytettiin säilöntäaineena vedellä laimennettua propyleeniglykolia (glykolia 30 %), jossa hieman astianpesuainetta pintajännityksen rikkojana. Pyydyksiä suojasivat sateelta ja roskilta kooltaan $10 \times 10 \text{ cm}$ muoviset kannet, jotka oli aseteltu 2-3 cm maahan kaivetun mukin suun yläpuolelle.

Pyydykset olivat maassa neljän ryhminä (neliönä tai ”salmiakkimaisesti”, 4 m/sivu) ja jokaisella tutkimusalalla oli kolme ryhmää. Pyydysryhmät oli sijoitettu kullekin alalle noin 20 metrin välein kolmeen, kosteudeltaan toisistaan eroavaan kohtaan alalla. Kosteassa, usein rahkasammalpeitteisessä, kohdassa oli yksi pyydysryhmä (tekstissä jatkossa: kostea), kuivalla toinen (kuiva) ja kolmas näiden kahden välimaastossa (väli) (ts. yhteensä 12 pyydystä/ala). Tutkimuksen ruudut muodostuivat siis tutkimusalojen kosteusgradientin mukaisesti: kostea, väli ja kuiva. Aloja oli yhteensä 24, joten pyydyksiä oli yhteensä 288 kappaletta. Pyydykset olivat paikoillaan 11.5.–3.9.2009, ja niitä tyhjennettiin tuona aikana viisi kertaa. Lajittelin aineiston ja määritin maakiitäjäiset syksyn ja talven aikana 2009–2010.

Kaikilla aloilla tehtiin syksyllä 2009 puustolaskenta, jossa mitattiin jokaisen pyydysryhmän keskipisteen ympäriltä 10 metrin säteellä kaikki rinnankorkeuslöpimitaltaan yli 5 cm paksuiset elävät puut ja kuolleista puista löpimitaltaan yli 10 cm paksuiset puut. Laskennassa huomioitiin erikseen puulajeittain kuolleet pysty-, maa- ja katkenneet puut,

elävät puut sekä taimet. Elävistä yli 5 cm paksuisista puista mitattiin läpimitta rinnankorkeudelta eli 1,3 metrin korkeudelta. Kuolleista pystypuista mitattiin myös rinnankorkeusläpimitta, katkenneista pystypuista läpimitta ja korkeus (arvio). Kokonaan ympyrällä olevista maapuista mitattiin läpimitta rinnankorkeudelta. Jos osa puusta oli ympyrän ulkopuolella, mitattiin ympyrällä olevan puun pituus sekä kaksi läpimittaa (leikkauspiste/et ja tyvi tai latva). Vähintään 1,5 metrin korkuisten, läpimitaltaan alle 5 cm paksuisten taimien lukumäärät laskettiin pyydysryhmän keskipisteestä 5 metrin säteeltä. Elävistä ja kuolleista pystypuista laskettiin tilavuudet puulajikohtaisilla tilavuusyhtälöillä (Laasasenaho 1982). Katkenneiden pystypuiden tilavuuden laskemiseen käytettiin sylinterin laskukaavaa ja maapuiden tilavuus laskettiin katkaistun kartion kaavalla.

2.3. Tilastolliset menetelmät

Yksilöitä tai lajistoa oletettiin löytyvän vähemmän voimakkaan häiriön tutkimusaloilla, että voimakas häiriö vaikuttaisi erityisesti metsälajien määriin, ja että maapuun määrä rikastuttaisi maakiitäjäislajistoa. Näitä hypoteeseja testattiin varianssianalyysillä, mitä varten maakiitäjäiset luokiteltiin kolmeen ekologiseen ryhmään: metsä-, avomaa- ja generalistilajeihin (Lindroth 1985 ja 1986). Generalisti tarkoittaa tässä yhteydessä metsän sukkesiovaiheen suhteen generalistia eli lajia, joka voi elää latvuspeittävyydeltään vaihtelevissa metsissä. Avomaalajit suosivat sukkesion alkuvaiheen metsiä ja metsälajit puolestaan vaativat sulkeutunutta latvuskerrosta.

Ennallistamistoimien ja kosteusgradientin vaikutuksia maakiitäjäisten yksilö- ja lajimääriin ruututasolla ($n = 72$) tarkasteltiin hierarkkisella varianssianalyysillä (Nested Anova). Riippuvana muuttujana oli yksilö- tai lajimäärä ja riippumattomina muuttujina kulutus, puuston käsittely ja tutkimusruudun kosteus sekä satunnaistekijänä tutkimusala. Aineisto ei täyttänyt maakiitäjäisten yksilömäärien suhteen varianssianalyysin vaatimia normaalisuus- eikä varianssin samankaltaisuusoletuksia, joten yksilömäärille tehtiin $\log(x+1)$ -muunnos.

Ennallistamistoimien vaikutuksia maakiitäjäisten lajimääriin testattiin myös alueittain ($n = 24$) kaksisuuntaisella varianssianalyysillä (2-Anova). Lajimäärät siis testattiin sekä ruuduittain Nested Anovalla että alueittain 2-Anovalla. Näin tehtiin, koska lajimäärän vaste käsittelyihin voi olla erilainen eri mittakaavatasoilla. Vaikutus yksilömäärään sen sijaan ei riipu mittakaavasta.

Mahdolliset parittaiset vertailut (post hoc) tehtiin Bonferroni-testillä silloin, kun muuttujan vaikutus oli tilastollisesti merkitsevä ja haluttiin selvittää tarkalleen, mitkä käsittelytasot erosivat toisistaan. Varianssianalyysit tehtiin SPSS-ohjelmiston versiolla 17.0 (SPSS Inc).

Hypoteeseja, että voimakas häiriö muuttaisi maakiitäjäisyhteisöä eniten ja että kosteusgradientti vaikuttaisi yhteisön rakenteeseen, testattiin monimuuttujamenetelmiin kuuluvalla ordinaatioanalyysillä nimeltään ei-metrinen moniulotteinen skaalaus (non-metric multi-dimensional scaling, NMDS). Ordinaatioanalyysien lähtökohtana on sijoittaa koealat moniulotteisessa avaruudessa muutaman, useimmiten kahden tai kolmen, ulottuvuuden suhteen niin, että alojen alkuperäiseen etäisyysmatriisiin perustuva järjestys säilyy mahdollisimman hyvin (Lenkkeri 2008). NMDS:n avulla hahmotetaan koealojen välisiä suhteita niiden lajistollisen samankaltaisuuden avulla (Lenkkeri 2008). Koealojen lajiston väliset todelliset etäisyydet mitataan etäisyysmatriisin avulla, esim. Sørensenin etäisyysmitalla (toiselta nimeltään Bray-Curtis-mitta), joka soveltuu hyvin ekologisten lajiaineistojen analysointiin, koska se painottaa poikkeavia havaintoja vähän ja toimii heterogeenistenkin aineistojen kanssa (Anonyymi 2006). NMDS sijoittaa koealat koordinaatistoon toistamalla ordinaatiota (= iteroimalla), kunnes yhteensopivuus alkuperäisen etäisyysmatriisin kanssa on mahdollisimman suuri. Yhteensopivuuden eli

ordinaation onnistumisen mittana käytetään stressiarvoa, joka on 0 yhteensopivuuden ollessa täydellinen (Lenkkeri 2008). Stressiarvon ollessa 5-10 ordinaatiota pidetään hyvänä ja väärintulkinnan mahdollisuus on pieni, mutta ekologisilla aineistoilla stressiarvoltaan 10–20 ordinaatiota pidetään käyttökelpoisena (Anonyymi 2010 ja viitteet siinä).

NMDS-ordinaatiokuvat ilmentävät aineiston sisältämää yhteisörakenteen vaihtelua eri paikkojen välillä. Lajisto on sitä erilaisempi, mitä kauempana havainnot sijaitsevat toisistaan koordinaatistossa. NMDS-analyysin avulla tarkasteltiin siis lajiston sijoittumista moniulotteisessa avaruudessa eri muuttujien suhteen ja sitä kuinka voimakas vaikutus muuttujilla oli lajistoon. Aineistossa olivat mukana vain ne maakiitäjäislajit, jotka esiintyivät vähintään kahdessa eri pyydysryhmässä (yht. 27 lajia). Analyysissa olivat luokittelevina muuttujina kulotus, harvennus ja kosteusgradientti sekä jatkuvina muuttujina elävien puiden, maapuun, taimien ja kekomuurahaisten (*Formica rufa*-ryhmä) määrä.

Aineiston rakenteen tilastollista vahvuutta testattiin suhteuttamalla oikealla aineistolla tehtyjen kymmenen ajon stressiarvot Monte Carlo-permutaatioiden (sata ajoa) avulla satunnaistettujen aineistojen antamiin stressiarvoihin. NMDS-analyysit tehtiin PC-ORD-ohjelman versiolla 5.21 (McCune & Mefford 2006).

3. TULOKSET

Tutkimusaloilta löytyi kaikkiaan 2951 maakiitäjäisyksilöä ja 33 lajia. Avomaalajien yksilöitä oli 81, mitkä kuuluivat 12 eri lajiin, metsälajien yksilöitä oli 1147 ja lajeja 11, sekä generalisteja oli 1723 yksilöä ja lajeja 10. Generalistilajit *Pterostichus oblongopunctatus* ja *P. niger* sekä metsälaji *Agonum fuliginosum* olivat kolme yleisintä lajia muodostaen 54,5 % kokonaisyksilömäärästä. Ainut laji, jota löytyi kaikilta koealoilta oli *P. oblongopunctatus*. Kulonsuosija-lajeja ei löytynyt.

Taulukko 1. Maakiitäjäisten yksilö- ja lajimäärät luokiteltuna puusto- ja kulotuskäsittelyjen mukaan, suluissa suhteelliset osuudet (%).

| Harvennus ja maapuun määrä | Yksilömäärä | Lajimäärä | Kulottamattomat | | Kulutetut | |
|------------------------------------|-------------|-----------|-----------------|-----------|-------------|-----------|
| | | | Yksilömäärä | Lajimäärä | Yksilömäärä | Lajimäärä |
| 5 m ³ ha ⁻¹ | 869 | 25 | 553 | 21 | 316 | 21 |
| 30 m ³ ha ⁻¹ | 752 | 26 | 442 | 20 | 310 | 23 |
| 60 m ³ ha ⁻¹ | 435 | 20 | 149 | 12 | 286 | 18 |
| Harventamaton | 895 | 23 | 489 | 15 | 406 | 22 |
| Yhteensä | 2951 | 33 | 1633 | 26 | 1318 | 31 |

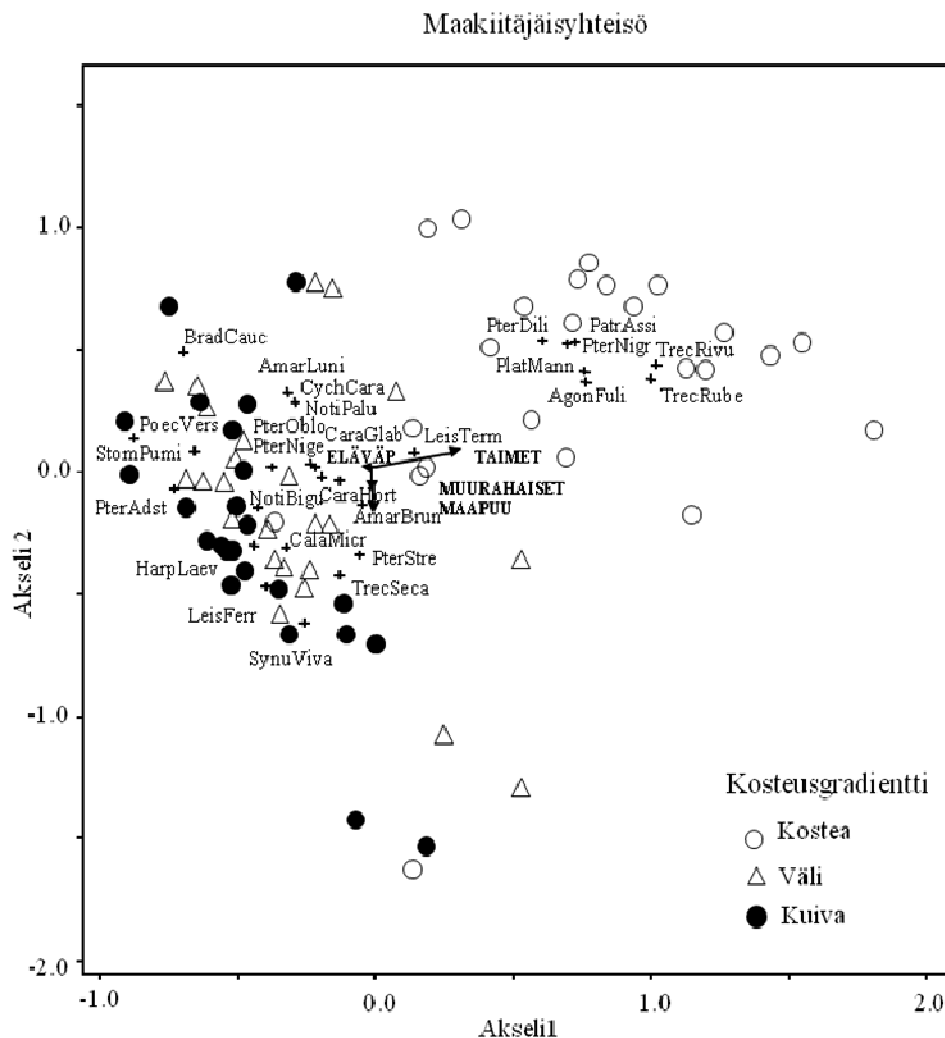
3.1. Yhteisöanalyysit

Permutaatiotestin antamista pienistä merkitsevyysarvoista ilmeni, että aineiston rakenne poikkesi satunnaisesta ja pienen stressiarvon (13) perusteella kolmiulotteinen NMDS-ordinaatio vastasi varsin hyvin alkuperäistä aineistoa. Ordinaation ensimmäinen akseli selitti vaihtelusta 48 prosenttia, toinen 25 prosenttia ja kolmas akseli 17 prosenttia. Yhteensä kolmiulotteinen ordinaatio selitti siis 90 prosenttia maakiitäjäisaineiston kokonaisvaihtelusta.

Tutkimusruudut ryhmittivät ordinaatiossa selkeimmin kosteusgradientin mukaan akseleilla 1 ja 2 (Kuva 2). Erityisesti kosteat tutkimusruudut erosivat lajiston rakenteeltaan

selvästi kuivista ja keskimääräisistä ruuduista. Ympäristömuuttujista varsinkin taimien määrä korreloi kosteusgradientin kanssa. Kosteille ruuduille tyypillisiä lajeja olivat kuvassa oikealla yläkulman suunnalla olevat lajit, kuten *Trechus rivularis*, *A. fuliginosum* ja *Platynus mannerheimii* (Kuva 2). Kuvan vasemman laidan keskeltä löytyi kuivia habitaatteja suosivia lajeja kuten avomaalajeista *Poecilus versicolor*, *Pterotichus adstrictus* ja *Stomis pumicatus* (Kuva 2)

Aloilla, jotka oli sekä harvennettu että kulotettu, sijaitsevat tutkimusruudut erottuivat omaksi ryhmäkseen ordinaation akselilla 3. Nämä ruudut erosivat lajiston rakenteeltaan erityisesti harventamattomilla aloilla (sekä kulotetuilla että kulottamattomilla) sijaitsevista ruuduista. Muiden ennallistamiskäsittelyjen välillä ordinaatiossa ei ollut selviä eroja. Ympäristömuuttujista elävät puut ja taimet korreloivat voimakkaasti akselin 3 kanssa: elävien puiden suuri määrä oli tyypillistä kulottamattomille ja taimien suuri määrä kulotetuille aloille (Kuva 3). Metsälajit, kuten *Carabus hortensis*, *Calathus micropterus* ja *Notiophilus biguttatus* olivat ordinaation mukaan tyypillisiä harventamattomille aloille.



3.2. Vaikutukset kokonaisyksilö- ja lajimääriin

Kulotuksella ei ollut merkitsevää päävaikutusta maakiittäjäisten kokonaisyksilömäärään. Puuston käsittely vaikutti yksilömäärään siten, että $60 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ maapuuta sisältävillä aloilla oli vähemmän yksilöitä kuin kaikilla muilla aloilla (Bonferroni, $p < 0,05$). Alan kosteudella ei ollut päävaikutusta yksilömäärään.

Kulotuksen ja puuston käsittelyn välillä oli yhdysvaikutus: puuston käsittelyllä oli vaikutusta vain kulottamattomilla aloilla. Lisäksi kosteuden ja puuston käsittelyn välillä oli yhdysvaikutus: kosteus vaikutti yksilömäärään kontrollialoilla siten, että yksilömäärät olivat kosteilla ruuduilla muita alempia.

Kulotuksella ei ollut päävaikutusta ruutukohtaiseen lajimäärään. Puuston käsittely vaikutti lajimäärään siten, että lajeja oli enemmän $5 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ ja $30 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ kuin $60 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ maapuuta sisältävillä aloilla. Bonferroni-testit: 5 vs. 60 ($p < 0,01$) ja 30 vs. 60 ($p < 0,001$) sekä suurempi $30 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ maapuuta sisältävillä kuin kontrollialoilla (Bonferroni $p < 0,05$). Kulotuksella ja puuston käsittelyllä oli yhdysvaikutus lajimäärään: puuston käsittelyn vaikutus oli merkitsevä vain kulottamattomilla aloilla. Lisäksi kosteuden ja puuston käsittelyn välillä oli yhdysvaikutus: kosteus vaikutti lajimäärään positiivisesti $5 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ maapuuta sisältävillä aloilla.

Tarkasteltaessa vaikutuksia alakohtaisesti, kulottamisella ja puuston käsittelyllä oli tilastollisesti merkitsevät päävaikutukset lajimäärään (Taulukko 4.a). Kulotetuilla aloilla oli enemmän lajeja, ja lajimäärät olivat suurempia $5 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ ja $30 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ maapuuta sisältävillä aloilla kuin $60 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ maapuuta sisältävillä aloilla ja kontrollialoilla (kaikki Bonferroni-testit $p < 0,05$). Kulotuksen ja puuston käsittelyn välillä oli kuitenkin yhdysvaikutus: kulotuksen vaikutus oli selkeä vain $60 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ maapuuta sisältävillä aloilla ja kontrollialoilla. Puuston käsittelyllä ei ollut merkitsevää vaikutusta kulotetuilla aloilla.

Taulukko 2. Kulotuksen, puuston käsittelyn (= Puusto) ja kosteuden vaikutukset maakiittäjäisten yksilömääriin. Vaikutukset on testattu ruuduittain ($n = 72$) hierarkkisella varianssianalyysillä (Nested Anova). Aineistolle on tehty $\log(x+1)$ –muunnos.

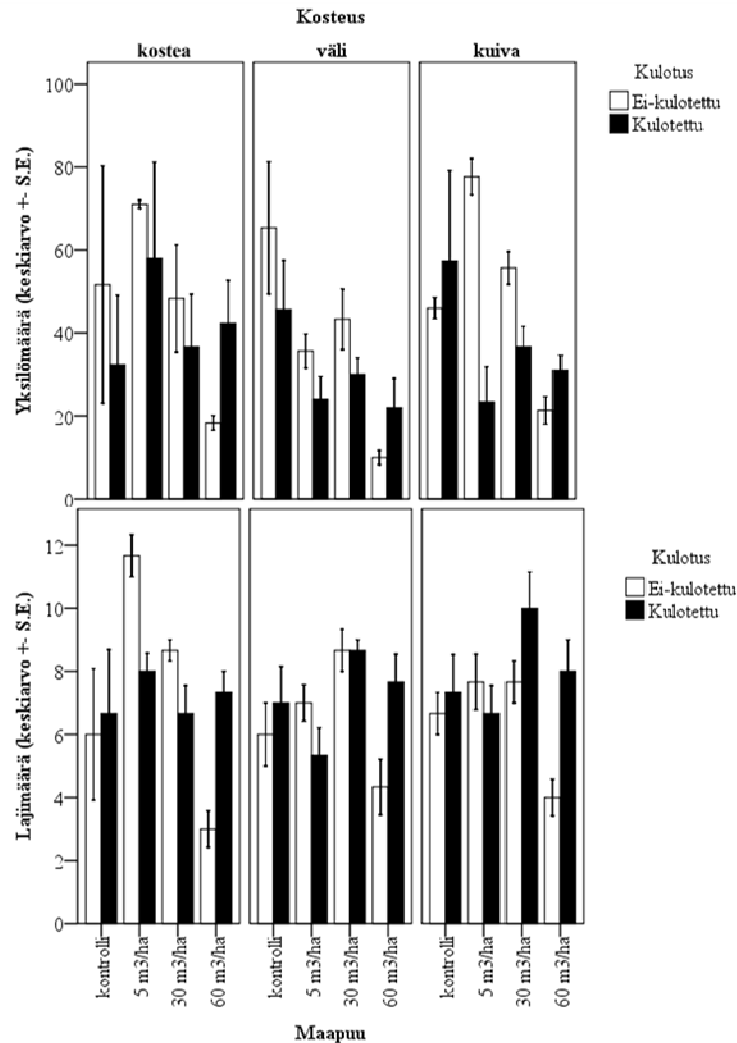
| | Käsittely | df | MS | F | p |
|-------------------------------------|----------------------|----|-------|-------|-------|
| a) Kaikki lajit, yksilömäärä | Kulo | 1 | 0,433 | 1,005 | 0,331 |
| | Puusto | 3 | 1,596 | 3,706 | 0,034 |
| | Kulo*Puusto | 3 | 1,374 | 3,191 | 0,052 |
| | Virhe | 16 | 0,430 | | |
| | Kosteus | 2 | 0,436 | 1,502 | 0,238 |
| | Kulo*Kosteus | 2 | 0,122 | 0,420 | 0,661 |
| | Puusto*Kosteus | 6 | 0,721 | 2,486 | 0,043 |
| | Kulo*Puusto* Kosteus | 6 | 0,137 | 0,472 | 0,824 |
| | Alue (kulo*puusto) | 16 | 0,430 | 1,485 | 0,166 |
| | Virhe | 32 | 0,290 | | |

| | | | | | |
|---|---------------------------------------|------|-------|--------|---------|
| b) Avomaalajit, yksilömäärä | Kulo | 1 | 5,078 | 17,506 | 0,001 |
| | Puusto | 3 | 0,452 | 1,558 | 0,238 |
| | Kulo*Puusto | 3 | 0,619 | 2,135 | 0,136 |
| | Virhe | 16 | 0,290 | | |
| | Kosteus | 2 | 1,820 | 11,901 | < 0,001 |
| | Kulo*Kosteus | 2 | 1,216 | 7,947 | 0,002 |
| | Puusto*Kosteus | 6 | 0,113 | 0,736 | 0,624 |
| | Kulo*Puusto* Kosteus | 6 | 0,261 | 1,706 | 0,152 |
| | Alue (kulo*puusto) | 16 | 0,290 | 1,896 | 0,060 |
| | Virhe | 32 | 0,153 | | |
| | c) Metsälajit, yksilömäärä | Kulo | 1 | 0,452 | 0,770 |
| Puusto | | 3 | 2,038 | 3,470 | 0,041 |
| Kulo*Puusto | | 3 | 1,987 | 3,383 | 0,044 |
| Virhe | | 16 | 0,587 | | |
| Kosteus | | 2 | 1,789 | 3,258 | 0,052 |
| Kulo*Kosteus | | 2 | 1,293 | 2,356 | 0,111 |
| Puusto*Kosteus | | 6 | 1,393 | 2,538 | 0,040 |
| Kulo*Puusto* Kosteus | | 6 | 0,249 | 0,454 | 0,837 |
| Alue (kulo*puusto) | | 16 | 0,587 | 1,070 | 0,419 |
| Virhe | | 32 | 0,549 | | |
| d) Generalistit, yksilömäärä | | Kulo | 1 | 1,277 | 1,680 |
| | Puusto | 3 | 1,457 | 1,917 | 0,167 |
| | Kulo*Puusto | 3 | 2,018 | 2,655 | 0,084 |
| | Virhe | 16 | 0,760 | | |
| | Kosteus | 2 | 1,117 | 5,738 | 0,007 |
| | Kulo*Kosteus | 2 | 0,607 | 3,115 | 0,058 |
| | Puusto*Kosteus | 6 | 0,332 | 1,705 | 0,152 |
| | Kulo*Puusto* Kosteus | 6 | 0,245 | 1,261 | 0,303 |
| | Alue (kulo*puusto) | 16 | 0,760 | 3,903 | 0,001 |
| | Virhe | 32 | 0,195 | | |

Taulukko 3. Kulotuksen, puuston käsittelyn (= Puusto) ja kosteuden vaikutukset maakiittäjäisten lajimääriin. Vaikutukset on testattu ruuduittain (n = 72) hierarkkisella varianssianalyysillä (Nested Anova).

| | Käsittely | df | MS | F | p |
|-----------------------------|----------------------|-----------|-----------|----------|----------|
| a) Kokonaislajimäärä | Kulo | 1 | 8,000 | 2,035 | 0,173 |
| | Puusto | 3 | 25,111 | 6,389 | 0,005 |
| | Kulo*Puusto | 3 | 27,630 | 7,029 | 0,003 |
| | Virhe | 16 | 3,931 | | |
| | Kosteus | 2 | 1,389 | 0,592 | 0,559 |
| | Kulo*Kosteus | 2 | 4,167 | 1,775 | 0,186 |
| | Puusto*Kosteus | 6 | 8,222 | 3,503 | 0,009 |
| | Kulo*Puusto* Kosteus | 6 | 2,074 | 0,884 | 0,518 |
| | Alue (kulo*puusto) | 16 | 3,931 | 1,675 | 0,105 |

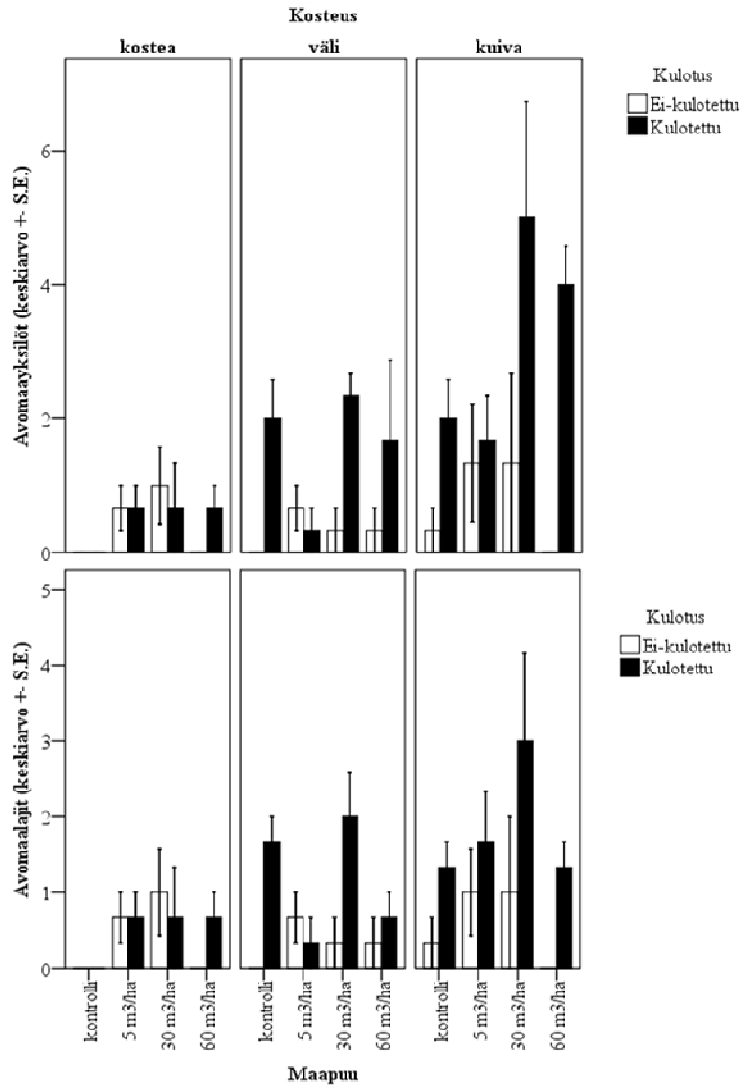
| | | | | | |
|----------------------------|----------------------|------|-------|-------|-------|
| | Virhe | 32 | 2,347 | | |
| b) Avomaalajit | Kulo | 1 | 9,389 | 8,895 | 0,009 |
| | Puusto | 3 | 2,611 | 2,474 | 0,099 |
| | Kulo*Puusto | 3 | 0,833 | 0,789 | 0,517 |
| | Virhe | 16 | 1,056 | | |
| | Kosteus | 2 | 3,431 | 6,676 | 0,004 |
| | Kulo*Kosteus | 2 | 2,097 | 4,081 | 0,026 |
| | Puusto*Kosteus | 6 | 0,486 | 0,946 | 0,477 |
| | Kulo*Puusto* Kosteus | 6 | 0,708 | 1,378 | 0,253 |
| | Alue (kulo*puusto) | 16 | 1,056 | 2,054 | 0,041 |
| | Virhe | 32 | 0,514 | | |
| | c) Metsälajit | Kulo | 1 | 0,222 | 0,205 |
| Puusto | | 3 | 4,000 | 3,692 | 0,034 |
| Kulo*Puusto | | 3 | 3,185 | 2,940 | 0,065 |
| Virhe | | 16 | 1,083 | | |
| Kosteus | | 2 | 0,056 | 0,072 | 0,931 |
| Kulo*Kosteus | | 2 | 1,556 | 2,018 | 0,149 |
| Puusto*Kosteus | | 6 | 3,500 | 4,541 | 0,002 |
| Kulo*Puusto* Kosteus | | 6 | 0,741 | 0,961 | 0,467 |
| Alue (kulo*puusto) | | 16 | 1,083 | 1,405 | 0,201 |
| Virhe | | 32 | 0,771 | | |
| d) Generalistilajit | | Kulo | 1 | 0,056 | 0,039 |
| | Puusto | 3 | 7,722 | 5,451 | 0,009 |
| | Kulo*Puusto | 3 | 9,796 | 6,915 | 0,003 |
| | Virhe | 16 | 1,417 | | |
| | Kosteus | 2 | 3,347 | 3,150 | 0,056 |
| | Kulo*Kosteus | 2 | 1,931 | 1,817 | 0,179 |
| | Puusto*Kosteus | 6 | 1,181 | 1,111 | 0,378 |
| | Kulo*Puusto* Kosteus | 6 | 0,505 | 0,475 | 0,822 |
| | Alue (kulo*puusto) | 16 | 1,417 | 1,333 | 0,237 |
| | Virhe | 32 | 1,063 | | |



Kuva 4. Puuston käsittelyn, kosteuden ja kulotuksen vaikutukset maakiitäjäisten yksilö- ja lajimääriin (keskiarvo ± keskivirhe). Maapuu tarkoittaa puuston käsittelyä eri tutkimusaloilla: osa harvennettu ja jätetty eri määrät maapuuta, osa harventamattomia (kontrolli).

3.3. Vaikutukset avomaalajistoon

Tarkasteltaessa vaikutuksia ruutukohtaisesti ($n = 72$), kulotuksella ja kosteusgradientilla oli tilastollisesti merkitsevä vaikutus sekä avomaalajien yksilö- (Taulukko 2.b) että lajimääriin (Taulukko 3.b). Kulotetuilla aloilla oli keskimäärin enemmän yksilöitä ja lajeja kuin kulottamattomilla aloilla (Kuva 5). Kuivilla ruuduilla oli enemmän yksilöitä ja lajeja kuin keskimääräisillä ja kosteilla, ja keskimääräisillä enemmän kuin kosteilla ruuduilla. Kulotuksella ja kosteudella oli myös yhdysvaikutus sekä avomaalajien yksilö- (Taulukko 2.b) että lajimäärään (Taulukko 3.b) siten, että kosteudella oli enemmän merkitystä kulotetuilla aloilla ja että kulotetut alat erosivat kulottamattomista kuivilla ja keskimääräisillä ruuduilla. (Kuva 5). Tarkasteltaessa vaikutuksia alakohtaisesti, kulotuksella oli tilastollisesti merkitsevä positiivinen vaikutus avomaalajien määrään (Taulukko 4.b).



Kuva 5. Puuston käsittelyn, kosteuden ja kulotuksen vaikutukset avomaalajien yksilö- ja lajimääriin (keskiarvo ± keskivirhe). Maapuu tarkoittaa puuston käsittelyä eri tutkimusaloilla: osa harvennettu ja jätetty eri määrät maapuuta, osa harventamattomia (kontrolli).

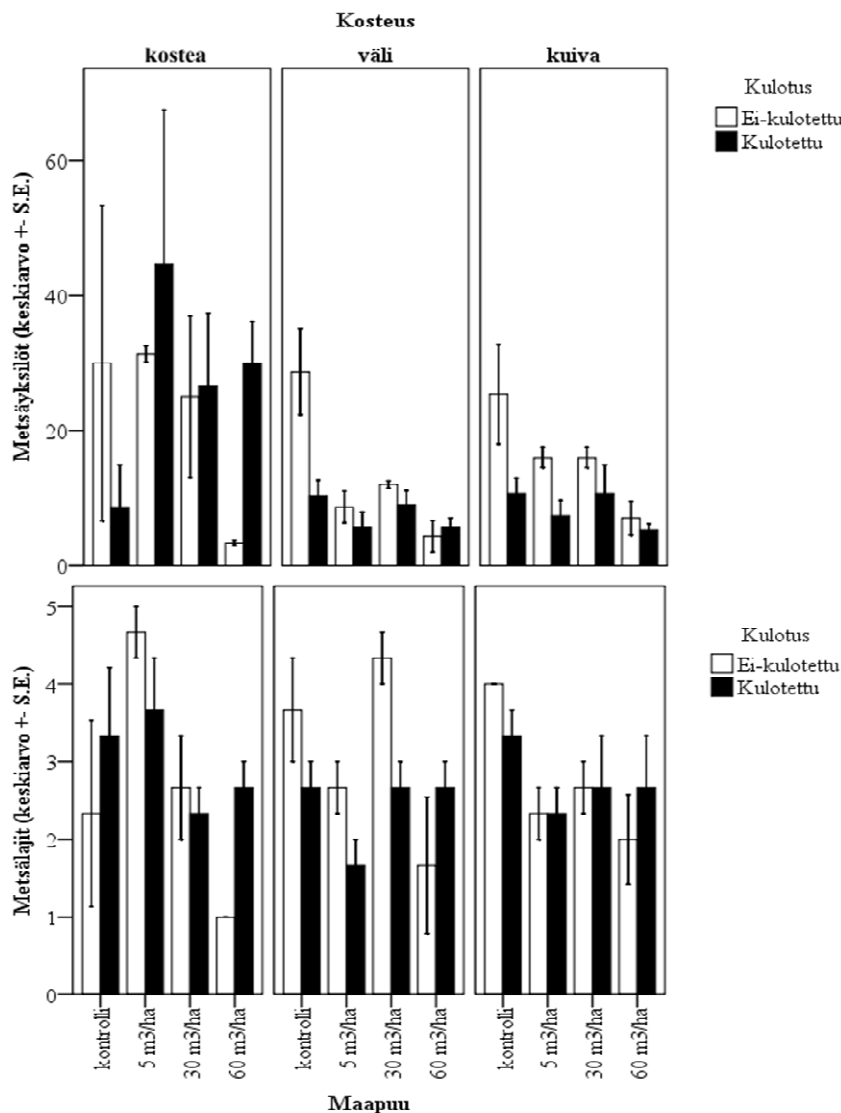
3.4. Vaikutukset metsälajistoon

Puuston käsittelyllä oli tilastollisesti merkitsevä ja kosteusgradientilla suuntaa-antava vaikutus metsälajien yksilömäärään (Taulukko 2.c). Metsälajien yksilömäärä oli suurempi harvennetuilla, maapuuta 30 m³ ha⁻¹ sisältävillä aloilla kuin maapuuta 60 m³ ha⁻¹ sisältävillä aloilla (Bonferroni p < 0,05) (Kuva 6). Yksilömäärät olivat korkeimpia kosteilla ruuduilla.

Puuston käsittelyllä ja kulotuksella oli yhdysvaikutus metsälajien yksilömäärään (Taulukko 2.c). Kulotus vaikutti negatiivisesti yksilömäärään kontrollialoilla ja positiivisesti 60 m³ ha⁻¹ maapuuta sisältävillä aloilla. Kulottamattomilla aloilla yksilömäärä oli 60 m³ ha⁻¹ maapuuta sisältävillä aloilla pienempi kuin muilla aloilla. Myös puuston käsittelyllä ja kosteusgradientilla oli yhdysvaikutus yksilömäärään niin, että kosteilla ruuduilla kontrolleilla oli vähemmän yksilöitä kuin muilla aloilla mutta keskimääräisillä ja kuivilla ruuduilla enemmän (Kuva 6).

Tarkasteltaessa vaikutuksia ruutukohtaisesti, puuston käsittelyllä oli merkitsevä päävaikutus metsälajien lajimäärään. Lajimäärä oli suurempi kontrollialoilla kuin 60 m³

ha⁻¹ maapuuta sisältävillä aloilla (Bonferroni $p < 0,01$) (Taulukko 3.c ja Kuva 6). Puuston käsittelyllä ja kulotuksella oli yhdysvaikutus: puuston käsittelyllä oli vaikutusta vain kulottamattomilla aloilla ja toisaalta kulotuksella oli positiivinen vaikutus 60 m³ ha⁻¹ maapuuta sisältävillä aloilla. Myös puuston käsittelyllä ja kosteusgradientilla oli yhdysvaikutus: kontrollialojen kuivissa ruuduissa oli enemmän lajeja kuin muilla aloilla ja kosteilla ruuduilla 5 m³ ha⁻¹ maapuuta sisältävillä aloilla oli enemmän lajeja kuin muilla aloilla. Tarkasteltaessa vaikutuksia alakohtaisesti, kulotuksella ja puuston käsittelyllä ei ollut merkittävää vaikutusta metsälajien lajimäärään (Taulukko 4.c).



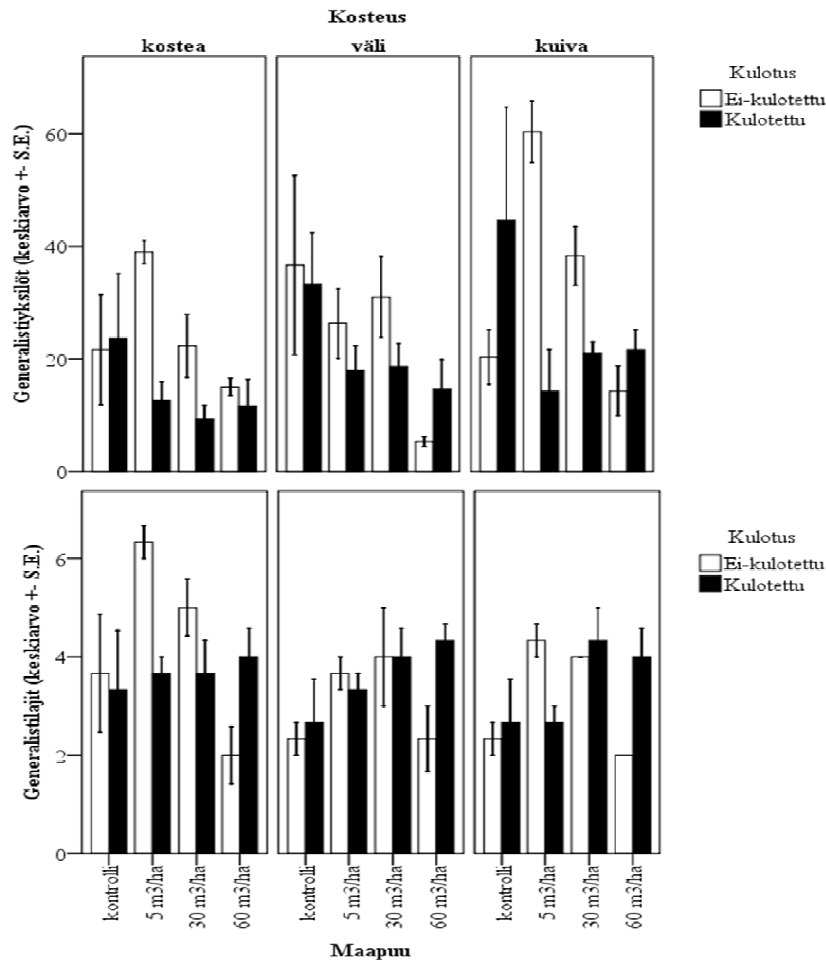
Kuva 6. Puuston käsittelyn, kosteuden ja kulotuksen vaikutukset metsälajien yksilö- ja lajimääriin (keskiarvo ± keskivirhe). Maapuu tarkoittaa puuston käsittelyä eri tutkimusaloilla: osa harvennettu ja jätetty eri määrät maapuuta, osa harventamattomia (kontrolli).

3.5. Vaikutukset generalistilajistoon

Kosteudella oli tilastollisesti merkitsevä päävaikutus generalistien yksilömäärään (Taulukko 2.d): kuivien alueiden yksilömäärä oli kosteita suurempi (Bonferroni $p < 0,01$ ja Kuva 7). Kulotuksella ja puuston käsittelyllä oli yhdysvaikutus: kulotus vähensi generalistien määrää harvennetuilla aloilla, joilla oli maapuuta 5 ja 30 m³ ha⁻¹.

Yhdysvaikutus oli myös kulotuksen ja kosteuden välillä: kosteuden vaikutus oli voimakkaampi kulotetuilla aloilla.

Ruututasolla puuston käsittelyllä oli tilastollisesti merkitsevä päävaikutus generalistien lajimäärään (Taulukko 3.d). Harvennettujen 30 m³ ha⁻¹ maapuuta sisältävien alojen lajimäärä oli suurempi kuin kontrollialoilla (Bonferroni p < 0,01) (Kuva 7). Puuston käsittelyllä ja kulotuksella oli yhdysvaikutus generalistien lajimäärään (Taulukko 3.d): kulotus vaikutti lajimäärään positiivisesti 60 m³ ha⁻¹ maapuuta sisältävillä aloilla ja kontrollialoilla mutta negatiivisesti 5 m³ ha⁻¹ maapuuta sisältävillä aloilla (Kuva 7). Tarkasteltaessa alakohtaisesti, puuston käsittelyllä oli merkitsevä päävaikutus lajimäärään (Taulukko 4.d). Harvennettujen 30 m³ ha⁻¹ maapuuta sisältävien alojen lajimäärä oli suurempi kuin kontrollialoilla (Bonferroni p < 0,01).



Kuva 7. Puuston käsittelyn, kosteuden ja kulotuksen vaikutukset generalistien yksilö- ja lajimääriin (keskiarvo ± keskiarvo). Maapuu tarkoittaa puuston käsittelyä eri tutkimusaloilla: osa harvennettu ja jätetty eri määrät maapuuta, osa harventamattomia (kontrolli).

Taulukko 4. Kulotuksen ja puuston käsittelyn (= Puusto) vaikutukset maakiitäjäisten lajimääriin. Vaikutukset on testattu alueittain (n = 24) kaksisuuntaisella varianssianalyysillä (2- Anova).

| Käsittely | df | MS | F | p |
|----------------------------|----|--------|--------|-------|
| a) LAJIMÄÄRÄ | | | | |
| Kulo | 1 | 42,667 | 9,66 | 0,007 |
| Puusto | 3 | 24,611 | 5,572 | 0,008 |
| Puusto | 3 | 12,889 | 2,918 | 0,066 |
| Virhe | 16 | 4,417 | | |
| Kokonaismäärä | 24 | | | |
| b) AVOMAALAJIT | | | | |
| Kulo | 1 | 15,042 | 18,050 | 0,001 |
| Puusto | 3 | 2,708 | 3,250 | 0,050 |
| Kulo*Puusto | 3 | 0,819 | 0,983 | 0,425 |
| Virhe | 16 | 0,833 | | |
| Kokonaismäärä | 24 | | | |
| c) METSÄLAJIT | | | | |
| Kulo | 1 | 1,500 | 0,837 | 0,374 |
| Puusto | 3 | 2,111 | 1,178 | 0,349 |
| Kulo*Puusto | 3 | 3,833 | 2,140 | 0,135 |
| Virhe | 16 | 1,792 | | |
| Kokonaismäärä | 24 | | | |
| d) GENERALISTILAJIT | | | | |
| Kulo | 1 | 2,042 | 1,581 | 0,227 |
| Puusto | 3 | 5,486 | 4,247 | 0,022 |
| Kulo*Puusto | 3 | 2,486 | 1,925 | 0,166 |
| Virhe | 16 | 1,292 | | |
| Kokonaismäärä | 24 | | | |

4. TULOSTEN TARKASTELU

4.1. Kokonaisyksilö- ja lajimäärät

Kulotetuilta aloilta ei seitsemän vuotta kulotuksen jälkeen löytynyt kulonsuosija- tai kulonvaatijalajeja. Välittömästi palon jälkeen tutkimusaloilla esiintyneet kulonvaatijat *S. quadripunctata* ja *P. quadrifoveolatus* (Toivanen & Kotiaho 2007) olivat siis todennäköisesti jo hävinneet aloilta. Tulos on odotettu, koska esimerkiksi *S. quadripunctatan* on havaittu esiintyvän runsaana vain kahden-kolmen palon jälkeisen vuoden ajan (Koivula ym. 2006). Kulotetut alat ovat siis kulonvaatijalajeille hyvin lyhytaikaisia elinympäristöjä.

Kulottamisella oli tutkimusalatasolla lajimäärää lisäävä vaikutus etenkin niissä puuston käsittelyryhmissä, joissa oli eniten puuta, eli kontrollialoilla ja toisaalta maapuuta runsaasti (60 m³ ha⁻¹) sisältäneillä aloilla. Taustalla vaikuttanee alojen heterogeenisuus, jolloin lajimäärien kasvu selittynee sillä, että avomaalajit suosivat kuivia ruutuja ja metsälajit ovat säilyneet kosteilla ruuduilla. Martikainen ym. (2006) havaitsivat

kulotettujen säästöpuulaikkujen lisäävän maakiitäjäisten mahdollisten ravintokohteiden saatavuutta lisäämällä esimerkiksi hyppyhäntäisille tärkeän karikkeen määrää maastossa.

Vertailtaessa kulottamattomia aloja lajeja oli selvästi enemmän vähän ($5 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$) ja keskimääräisesti ($30 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$) maapuuta sisältävillä aloilla kuin paljon ($60 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$) maapuuta sisältävillä ja kontrollialoilla. Kontrollialojen vähäiseen lajimäärään voi olla syynä se, että useimmat maakiitäjäislajit suosivat avoimia ja lämpimiä habitaatteja (Lindroth 1985, 1986). Syynä voi olla myös kontrollialojen vakaisissa olosuhteissa. Tutkimusaloista kontrollialojen on todettu olevan lajistoltaan varsin homogeenisia verrattuna harvennettuihin aloihin (Lilja-Rothsten ym. 2008). Kontrollimetsissä voisi siis olla vähemmän erilaisia mikrohabitaatteja, mikä ilmenee näillä aloilla maakiitäjäislajien, kenties myös avomaalajien vähäisenä määränä.

Kulottamattomien alojen maapuun määrän negatiivinen vaikutus maakiitäjäisten lajimäärään on yllättävä. Tulosta voi selittää se, että kulottamattomilla, paljon maapuuta sisältävillä aloilla oli myös moninkertainen määrä kekomuurahaisia (*Formica rufa*-ryhmä) verrattuna muihin harvennettuihin aloihin (Liite 1). Muurahaisten suuri määrä yhdessä vähäisen maakiitäjäisten määrän kanssa saattaa kertoa lajien välisestä kilpailusta (Hawes ym. 2002). Syy voi kuitenkin olla yksinkertaisesti myös se, että muurahaiset ja maakiitäjäiset suosivat erilaisia habitaatteja (Heliölä ym. 2001). Yleisesti ottaen kekomuurahaiset suosivat suhteellisen kuivia habitaatteja (Punttila ym. 1996) ja metsien maakiitäjäiset puolestaan kosteampia alueita esimerkiksi ravinnon saatavuuden vuoksi (Lindroth 1985 ja 1986). Tässä tutkimuksessa ei kuitenkaan ollut havaittavissa, että runsaasti maapuuta sisältävät alat olisivat olleet muita aloja kuivempia.

Runsaan lahoavan puuston olisi olettanut jossain määrin lisäävän lajimäärää pohjakerroksen rakenteellisen monimuotoisuuden kasvaessa. Toisaalta tiedetään, että suurimmalle osalle maakiitäjäisistä lahopuu ja hakkuutähteet eivät sinänsä ole varsinainen resurssi, joista ne olisivat riippuvaisia (Martikainen ym. 2006). Kuitenkin joidenkin maakiitäjäisten on todettu epäsuorasti hyödyntävän kuollutta maapuuta esimerkiksi ravinnonhankinta-, muninta- tai päiväaikaisena suojapaikkana (Work ym. 2008). Tämän tutkimuksen metsäalojen vallitseva puulaji oli kuusi, ja harventamisesta ja kulotuksista oli kulunut seitsemisen vuotta. Kuolleiden kuusimaapuiden puuaines oli kuivaa ja kovaa, valtaosan ollessa vain vähän lahonnutta, ja niistä oli irronnut laajalti kaarnaa, joten niiden merkitys maakiitäjäisille oli luultavasti vähäinen. Suurella maapuun määrällä voi siis teoriassa olla negatiivinen vaikutus esimerkiksi ravintokohteiden esiintyvyyteen ja sitä kautta maakiitäjäisiin. Tämän tutkimuksen lajeista suurin osa on petoja ja niiden ravintokohteiden, kuten hyppyhäntäisten, tiedetään viihtyvän runsaskarikkeisissa paikoissa (Loranger ym. 2001). Eläinravintoa käyttävät maakiitäjäiset eivät ole suoraan riippuvaisia esimerkiksi ravintokasveista, mutta metsikön rakenteellinen monimuotoisuus voi lisätä maakiitäjäisten saalistamien eliöiden määrää, ja siten epäsuorasti vaikuttaa maakiitäjäisten yksilömääriin (Halme & Niemelä 1993).

Puuston käsittelyn ja kosteusgradientin yhdysvaikutusta yksilömäärään voi kuvailla niin, että kosteus vaikutti positiivisesti harvennetuilla mutta negatiivisesti harventamattomilla aloilla. Kontrollialojen lajimäärät olivat kaikissa kosteusgradien-teissa samalla tasolla. Ympäristössä, joka on rakenteeltaan yksinkertainen, harvemman lajin elinympäristövaatimukset täyttyvät ja niiden määrät muodostuvat vallitseviksi (Hanski ym. 1998). Maakiitäjäisten lajimäärä on pieni suljetun latvuserroksen havumetsissä, ja syynä tähän on arveltu olevan esimerkiksi se, että havumetsä olisi maakiitäjäisille epäsuotuisa ympäristö valoisuuden ja lämpötilan suhteen ja vain muutamat lajit olisivat sopeutuneet ylläpitämään metsäpopulaatioita (Niemelä 1993 ja viitteet siinä). Varttuneen havumetsän vakaisissa oloissa on todettu olevan vähän eri maakiitäjäislajeja, mutta yksilömäärältään runsaina (Niemelä 1993).

4.2. Avomaalajisto

Avomaalajit tuntuivat jossain määrin hyötyneen kuivista kulotetuista aloista, jotka oli harvennettu ja joissa oli paljon maapuuta (Kuva 5). Avomaalajien menestyminen metsien kuivissa ruuduissa oli odotettua, koska ne suosivat pääasiassa avaria, kuivia ja niukasti kasvillisuutta sisältäviä alueita (Lindroth 1985 ja 1986, Heliölä ym. 2001, Koivula 2002). Ympäristön sopivuus avomaalajeille voi riippua esimerkiksi palon intensiteetistä. Palon voimakkuuteen vaikuttaa mm. se, että harvennetut alat ovat kontrollialoja kuivempia. Lisäksi maapuun määrä, toisin sanoen nk. palokuorma, on vaikuttanut kulon voimakkuuteen siten, että ennen kulotusta harvennetut ja paljon maapuuta sisältäneet alat olivat palaneet voimakkaammin kuin vähän maapuuta sisältäneet harvennetut alat ja kontrollialat (Lilja ym. 2005). Siten tällaiset voimakkaasti palaneet, harvennetut alat voivat olla edelleen avomaalajeille sopivia, avoimia ja lämpimiä elinympäristöjä. Avomaalajien suuri määrä sukkession alkuvaiheessa on todettu aiemmissakin tutkimuksissa (Koivula ym. 2002, Martikainen ym. 2006). Kuivahkoja ja kuivia ruutuja suosivia lajeja olivat esimerkiksi avomaalajeista *Poecilus versicolor* ja generalisti *Harpalus laevipes*. Huomion arvoista kuitenkin oli, että esimerkiksi avomaalajeja *Pterotichus adstrictus* ja *Bradycellus caucasicus* ja muita avomaalajeja löytyi vähän, joskin lajeja sinänsä olikin suhteellisen runsaasti (yhteensä 12 lajia). Avomaalajeista mainitsemisen arvoinen on myös *Stomis pumicatus*, sillä se on Suomessa vielä suhteellisen uusi tulokas. Lajia on löydetty pääasiassa eteläisimmistä osista Suomea, mutta havaintoja tunnetaan jo myös idästä Parikkalaan asti pohjoiseen (Luonnontieteellinen keskusmuseo 2011). Lajin on todettu hyötyvän ihmistoiminnasta, ja sitä on löydetty esimerkiksi puistoista ja avoimista lehtimetsistä (Lindroth 1986). Tässä tutkimuksessa *S. pumicatus* löytyi kulotetulta ja harvennetulta alalta, jossa maapuuta oli keskimääräisesti ($30 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$), joten se on jossain määrin voinut hyötyä ennallistamistoimista, joskin kyseistä lajia löytyi vain kaksi yksilöä (Liite 1).

Maakiitäjäisten avomaalajien on todettu hyötyvän ihmisen aiheuttamista häiriöistä metsässä, kuten metsänhakkuista ja kulotuksista (Heliölä ym. 2001 ja Martikainen ym. 2006). Heliölä ym. (2001) olivat havainneet vast'ikäen avohakatuilla metsäaloilla enemmän maakiitäjäislajeja kuin hakkaamattomissa 80–100-vuotiaissa metsissä, ja lajimäärän nousun takana olivat nimenomaan avomaalajit. Myös Koivulan ym. (2002) avohakkuun jälkeistä sukkessiota koskevassa tutkimuksessa ilmeni, että avomaalajeja on runsaasti, kunnes metsän latvuskerros alkaa umpeutua, s.o. 20–30 vuotta hakkuista. On myös huomattava se, että vaikka avomaalajit näyttivät hyötyneen kulotuksesta ja alojen kuivista ruuduista, olivat niiden laji- ja yksilömäärät kaikkiaan pieniä. Tämä saattaa kertoa siitä, että avomaalajit ovat alkaneet jo kärsiä avonaisten alojen umpeutumisesta. Harvennetut ja kulotetut alat muuttuvat taimettumisen ja kasvillisuuden kehittymisen myötä varjoisemmiksi ja kosteammiksi. Suoran vaikutuksen lisäksi sukkessio voi vaikuttaa avomaalajeihin myös lajien välisen kilpailun kautta. Avomaalajit vaikuttavat olevan metsän pioneerilajeja, jotka siis ovat tehokkaita levittäytymään uusille alueille, mutta huonoja kilpailemaan muiden lajien kanssa (Begon ym. 1996). Alojen muuttuessa sukkession myötä metsäisemmiksi, alkavat generalistit ja seuraavaksi metsälajit saapua paikalle (Pearce & Venier 2006) ja runsastua syrjäyttäen jo muutoinkin ”ahtaalla olevat” avomaalajit.

4.3. Metsälajisto

Yksilö- ja lajimäärissä oli eroa kulottamattomilla aloilla eri puustokäsittelyjen välillä, kun taas kulotetuilla aloilla puustokäsittelyjen aiheuttama vaihtelu oli vähäisempää. Palaminen ei ollut voimakasta kontrollialoilla ts. pystymetsissä (Lilja ym. 2005), mutta kulotettujen kontrollialojen yksilömäärä oli silti selvästi kulottamattomia pienempi (Kuva 6). Kenties

kulutus on tuhonnut metsälajeille tärkeitä sammalia ja kasvillisuutta, mikä on puolestaan saattanut vaikuttaa kohonneen lämpötilan ja kuivuuden, ja niiden myötä välillisesti ravinnon, kautta metsälajien yksilömääriin.

Kosteilla ruuduilla harventamiskäsittelyllä ei juuri ollut vaikutusta yksilömääriin, mutta väli- ja kuivilla ruuduilla harventaminen vähensi metsälajien yksilömääriä verrattuna harventamattomiin aloihin. Kulottamattomien, paljon maapuuta sisältävien alojen kaikissa kosteusluokissa oli vähiten metsälajeja ja -yksilöitä. Toisaalta paljon maapuuta sisältävien alojen kosteilla ruuduilla kulotuksella vaikuttaisi olevan positiivinen vaikutus metsälajien ja – yksilöiden määriin.

Tämän tutkimuksen metsälajeista suurin osa oli lentokyvottomia (Lindroth 1985, 1986). Silti häiriöt, jopa kulutus, näyttivät lisänneen metsälajien määrää kosteissa ruuduissa. Toisaalta muilla kuin kosteilla ruuduilla häiriöllä näytti olleen negatiivinen vaikutus. Tästä voisi päätellä, että ainakin paikallisesti metsälajit olivat selvinneet ennallistamistoimista kohtalaisesti, ja että selviytymiseen vaikutti merkittävästi mikroympäristön laatu. Lilja-Rothsten ym. (2008) ovat todenneet, että paljon maapuuta sisältävillä harvennetuilla aloilla palaminen on voimakkainta suuren palokuorman vuoksi. Kulotuksen ja mikroympäristön kosteuden yhdysvaikutuksen seurauksena oli metsäalojen sisäisten pienympäristöjen vaihtelu. Alojen kosteat ruudut olivat palaneet vain osittain, ja tällainen heterogeenisuus lienee lajien häiriöstä selviytymisen kannalta hyvin keskeistä. Tässä tapauksessa maakiitäjäisten metsälajit ovat luultavasti säilyneet hengissä juuri alojen pienympäristöjen vaihtelun vuoksi. Holliday (1991) havaitsi metsäpaloja koskevassa tutkimuksessaan, että lentokyvottomien maakiitäjäisten määrä on vähäinen useita vuosia metsäpalojen jälkeen. Lentokyvottomia maakiitäjäislajeja on pidetty huonoina levittäytyjinä ja hitaasti lisääntyvinä, nk. K-strategisteina (Holliday 1991 ja viitteet siinä). Toimenpiteistä oli kuitenkin kulunut jo seitsemän vuotta, joten lentokyvottomillakin lajeilla lienee ollut aikaa levittäytyä ja runsastua.

4.4. Generalistilajisto

Generalistilajistoa oli odotetusti monenlaisissa ympäristöissä. Kuten avomaalajistoa, myös generalisteja oli runsaammin kuivilla kuin kosteilla ruuduilla. Etelä-Suomen maakiitäjäislajiston on todettu koostuvan muutamasta yksilömäärältään hyvin runsaasta lajista, kuten *Pterostichus oblongopunctatus* (Niemelä 1993, Haila ym. 1994). Tämänkin tutkimuksen runsain, jokaiselta tutkimusalalta löytynyt laji *P. oblongopunctatus* sekä kolmanneksi runsain laji *P. niger* kuuluvat metsän latvuspeittävyuden suhteen generalistilajeihin (Lindroth 1985).

4.5. Maakiitäjäisyhteisön rakenne ja lajitason vasteet

NMDS-analyysissä tutkimusruudut erottuivat selkeimmin toisistaan kosteusgradientin mukaisesti. Kosteille ruuduille tyypillisiä lajeja olivat mm. *Trechus rivularis*, *Agonum fuliginosum* ja *Platynus mannerheimii*. Viimeksi mainitun esiintyminen suljetun latvuserroksen kosteiden painanteiden metsissä on todettu aiemmissakin tutkimuksissa (esim. Niemelä ym. 1988, Niemelä ym. 2007). Tässä tutkimuksessa laji löytyi odotetusti etupäässä alojen kosteimmilta, rakkasammalpeitteisiltä ruuduilta, joskin yksilöitä löytyi enemmän avoimilta kuin sulkeutuneilta ruuduilta. Kenties metsän sulkeutuneisuus ei sinänsä ole tälle lajille niin tärkeä tekijä kuin elinympäristön kosteus, joskin lajia on perinteisesti pidetty vanhojen korpien lajina, joka kärsii ja voi kadota metsänhakuun yhteydessä (Niemelä ym. 1987 ja Niemelä ym. 1994; mutta katso Koivula ym. 2002, Koivula 2006). Lajeja *P. mannerheimii* ja *A. fuliginosum* löytyi samantyyillisiltä ruuduilta, ja lajin *A. fuliginosum* onkin todettu olevan riippuvainen ennemminkin metsän kosteista mikroympäristöistä kuin latvuserroksen peittävydestä (Niemelä ym. 2007). Kulotuksen

on todettu nostavan pohjaveden pintaa (Gustafsson ym. 2006), mikä voisi selittää sitä, että kosteutta suosivia lajeja löytyi kulotetuilta aloilta. Metsälajit *C. hortensis*, *Amara brunnea* ja *N. biguttatus* olivat odotetusti siellä, missä harvennuksilta oli säästynyt runsaimmin eläviä puita. Metsähoidon on todettu vaikuttavan tällaisiin erikoistuneisiin metsälajeihin (esim. Koivula 2002), mutta runsaampien lajien määrään se ei välttämättä vaikuta.

5. LOPPUPÄÄTELMÄT

Ennallistamistoimilla voidaan luoda nopeasti luonnontilaisen kaltaisia suksession alkuvaiheen metsikkörakenteita, joissa on vaihtelevia määriä kuollutta ja elävää puuta sekä erilaisia mikrohabitaatteja. Tämän tutkimuksen perusteella maakiitäjäislajisto osoitti kahdenlaista vastetta ennallistamistoimiin ts. häiriöihin. Toisaalta metsälajisto oli kärsinyt häiriöistä ja säilynyt parhaiten alojen kosteilla ruuduilla, mutta toisaalta häiriöt hyödyttivät avomaa- ja generalistilajistoa. Kulolajistoa ei löytynyt, joten edes voimakkaasti palaneet alat eivät enää tarjonneet ko. lajistolle sopivia resursseja. Puuston käsittelyillä oli odotetusta hieman poikkeava vaikutus, sillä suuri maapuun määrä vaikutti maakiitäjäisiin negatiivisesti. Maakiitäjäisten negatiivinen vaste saattaa johtua maapuista, muurahaisista tai joidenkin muuttujien yhdysvaikutuksesta. Yksiselitteistä syytä tähän on vaikea löytää. Täytyy kuitenkin muistaa, että ennallistamistoimien lisäksi tutkimusalojen omalla sisäisellä kosteusgradientilla oli suuri merkitys maakiitäjäisten esiintyvyyden kannalta.

Jos metsä on ollut intensiivisen metsänhoidon piirissä ja rakenteeltaan köyhää, luo myös ihmisavusteinen luontaista jäljittelevä häiriö, kuten lahoppuun lisääminen ja/tai kulotus metsään monimuotoisempaa rakennetta ja uutta kasvutilaa. Tämä hyödyttää luontaisiin häiriöihin sopeutuneita lajeja, mutta metsien herkkimmät lajit kärsivät, joten metsän historia, rakenne ja lajistoa on tunnettava ennen ennallistamistoimiin ryhtymistä. Metsän dynamiikan ja erilaisten rakenteiden, kuten kosteusgradientin tunteminen on tärkeää, koska esimerkiksi tässä tutkimuksessa kosteiden korpipainanteiden lajia *P. mannerheimii* löytyi kosteimmilta ruuduilta myös niiltä aloilta, jotka oli harvennettu ja kulotettu. Kulolajit toki hyötyvät kulotuksesta (Wikars 1995), mutta mahdollisen ennallistamisen kohteeksi päätyvän metsäalan läheisyydessä tulisi olla lähihistorian aikana palanutta metsää, josta kulolajit voivat siirtyä uudelle kohteelle, ns. kulojatkumo. Kulolajien lisäksi esimerkiksi lahoppulajien ja harvinaisten ja uhanalaisten lajien on havaittu hyötyvän kulotuksista (esim. Hyvärinen ym. 2005, Toivanen & Kotiaho 2007). Jos edellisistä metsänhoitotoimenpiteistä on kulunut jo pidempi aika, lienee parasta antaa metsän suksession ja luontaisten häiriöiden edetä omaan tahtiin. Voimakas häiriö, kuten kulotus, voi koitua etenkin herkkien metsälajien kohtaloksi, kuten tässä harventamattomien ja kulotettujen alojen maakiitäjäisten metsälajistolle oli ilmeisesti käynyt.

Maakiitäjäisten sopivuus metsänhoitotoimenpiteistä kertovina indikaattorilajeina on ollut esillä eri tutkimuksissa (Rainio & Niemelä 2003, Martikainen ym. 2006, Koivula 2011). Maakiitäjäisiin liittyvien tulosten soveltuvuus esimerkiksi luonnonsuojelutarkoituksiin ja tulosten yleistettävyyys esimerkiksi lahoppuusta riippuvaisiin eliöihin vaativat lisätutkimuksia (esim. Martikainen ym. 2006, Koivula 2011). Tämän tutkimuksen puutteena voi pitää sitä, että tutkimusalojen kasvillisuutta ei oltu kartoitettu. Tiedot alojen kasvillisuudesta (esim. lajit, peittävyudet) olisivat voineet auttaa selittämään enemmän maakiitäjäisyhteisön rakenteellista vaihtelua. Yksi havaittuihin tuloksiin teoriassa vaikuttava seikka on, että hyönteiset ovat aktiivisempia avoimilla ja lämpimillä paikoilla kuin varjoisissa metsissä (Hyvärinen ym. 2005). Metsälajisto oli kuitenkin avomaalajistoa moninkertaisesti runsaampi, joten avomaalajien määrät eivät tässä tutkimuksessa vääristäneet tulosta lajimäärien suhteen.

Tutkimusaloilla tehdyistä ennallistamistoimista oli kulunut seitsemän vuotta, mikä on pidempi aika verrattuna useimpiin metsän ennallistamista tai kulotusta koskeviin tutkimuksiin. Jatkossa kuitenkin tarvitaan lisää tutkimuksia, joissa seurataan ennallistamisen vaikutuksia kymmenien vuosien ajan. Pidemmän aikavälin tutkimusten avulla saadaan luotettavaa tietoa ennallistamisen hyödyistä ja haitoista. Metsän sukkessiokehitys on hidas prosessi, joten ennallistamisen jälkeisen sekundäärisukcession seuraamiseen keskittyneillä pitkäaikaisilla ja kattavilla tutkimuksilla saataisiin tietoa metsäyhteisön rakenteen ja dynamiikan kehittymisestä.

KIITOKSET

Suuret kiitokset sitkeille ohjaajilleni FT Tero Toivaselle ja FT Matti Koivulalle. Sain apua ja neuvoja aina kun niitä tarvitsin sekä kannustavia kommentteja kaikkien näiden vuosien varrella. Kiitos puustolaskenta-avusta Asta Vaso ja Anni Markkanen. Isoin kiitos parhaimmalle tyypille ikinä, valitettavasti jo edesmenneelle, iki-ihanalle Laku-kissalle. Kiitokset sukulaisille ja ystäville sekä kannustuksesta että kritiikistä. Kiitos myös Biologian Seura Vanamolle saamastani apurahasta.

KIRJALLISUUS

- Angelstam, P. 1998. Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes. *J. Veg. Sci.* 9: 593–602.
- Anonyymi. 2000. Metsien suojelun tarve Etelä-Suomessa ja Pohjanmaalla. Etelä-Suomen ja Pohjanmaan metsien suojelun tarve-työryhmän mietintö. Suomen ympäristö 437. Ympäristöministeriö. 284 s.
- Anonyymi. 2003a. Ennallistaminen suojelualueilla. Ennallistamistyöryhmän mietintö. Suomen ympäristö 618. Ympäristöministeriö. 220 s.
- Anonyymi. 2003b. Metsien ennallistamisopas. Metsähallituksen luonnonsuojelujulkaisuja, sarja B 58. Metsähallitus. 87 s.
- Anonyymi. 2006. Kyrönjoen yläosan vesistöiden vaikutus ja Kyrönjoen tila vuosina 1975–2003. Suomen ympäristö 18/2006. Länsi-Suomen ympäristökeskus. 174 s.
- Anonyymi 2007. Suomen luonnon monimuotoisuuden suojelun ja kestävä käytön strategia ja toimintaohjelma 2006–2016. Suomen ympäristö 35/2007. Ympäristöministeriö. 162 s.
- Anonyymi. 2010. (toim. Juutilainen, R.) Lähteikköjen ennallistamistarve – hyönteislajiston tarkastelu ja koko hankkeen yhteenveto. Metsähallituksen luonnonsuojelujulkaisuja. Sarja A 193. Metsähallitus. 133 s.
- Begon, M., Harper, J., L. & Townsend, C., R. 1996. Ecology. Wiley-Blackwell. 1068 s.
- Bergeron, Y., Leduc, A., Harvey, B.D. & Gauthier, S. 2002. Natural fire regime: a guide for sustainable management of the Canadian boreal forest. *Silva Fennica* 36: 81-95.
- Buddle, C., Langor, D., Pohl, G. & Spence, J. 2006. Arthropod responses to harvesting and wildfire: Implications for emulation of natural disturbance in forest management. *Biol. Conserv.* 128: 346-357.
- Esseen, P.-A., Ehnström, B., Ericson, L. & Sjöberg, K. 1997. Boreal forests. *Ecol. Bull.* 46: 16-47.
- Granström, A. 2001. Fire Management for Biodiversity in the European Boreal Forest. *Scand. J. Forest Res. Suppl.* 3: 62-69.
- Gromtsev, A. 2002. Natural disturbance dynamics in the boreal forests of European Russia: A review. *Silva Fennica* 36: 41-55.
- Gustafsson, J., Kinnunen, T., Kivimäki A-L., Suomela T. 2006. Vesiensuojelun suuntaviivat vuoteen 2015. Taustaselvitys, Osa V, Pohjavesien suojelu. Suomen ympäristökeskus. <http://www.ymparisto.fi/download.asp?contentid=49819>. (Luettu 14.1.2012).
- Gunnarsson, B., Hake, M. & Hultengren, S. 2004. A functional relationship between species richness of spiders and lichens in spruce. *Biodivers. Conserv.* 13: 685-693.
- Haila, Y., Hanski, I., K., Niemela, J., Punttila, P., Raivio, S. & Tukka H. 1994. Forestry and the Boreal Fauna - Matching Management with Natural Forest Dynamics. *Ann. Zool. Fennici.* 31: 187-202.
- Halme, E. & Niemelä, J. 1993. Carabid beetles in fragments of coniferous forest. *Ann. Zool. Fennici.* 30: 17-30.
- Hanski, I., Lindström, J., Niemelä, J., Pietiäinen, H. & Ranta E. 1998. Ekologia. WSOY, Juva. 580 s.
- Hawes, C., Stewart A. & Evans, H. 2002. The impact of wood ants (*Formica rufa*) on the distribution and abundance of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in a Scots pine plantation. *Oecologia* 131: 612-619.
- Heliölä, J., Koivula, M. & Niemelä, J. 2001. Distribution of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) across a boreal forest-clearcut ecotone. *Conserv. Biol.* 15: 370-377.
- Holliday, N., J. 1991. Species responses of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) during post-fire regeneration of boreal forest. *Can. Ent.* 123: 1369-1389.
- 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.
- Koivula, M. 2002. Alternative harvesting methods and boreal carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). *For. Ecol. Manage.* 167: 103-121.
- Koivula, M. J. 2006. Effects of forest roads on spatial distribution of boreal carabid beetles (Coleoptera: Carabidae). *Coleopterists Bulletin* 59: 465-487.

- Koivula, M.J. 2011. Useful model organisms, indicators, or both? Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) reflecting environmental condition. *ZooKeys* 100: 287–317.
- Koivula, M., Kukkonen, J. & Niemelä, J. 2002. Boreal carabid-beetle (Coleoptera, Carabidae) assemblages along the clear-cut originated succession gradient. *Biodivers. Conserv.* 11: 1269-1288.
- Koivula, M.J., Cobb, T., Déchéne, A.D., Jacobs, J. & Spence, J.R. 2006: Responses of two Sericoda Kirby, 1837 (Coleoptera: Carabidae) species to forest harvesting, wildfire, and burn severity. *Entomol. Fennica* 17: 315-324.
- Kuuluvainen, T. 2002. Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia. *Silva Fennica* 36: 97-125.
- Kuuluvainen, T., Aapala, K., Ahlroth, P., Kuusinen, M., Lindholm, T., Sallantausta, T., Siitonen J. & Tukia, H. 2002. Principles of ecological restoration of boreal forested ecosystems: Finland as an example. *Silva Fennica* 36: 409- 422.
- Laasasenaho, J. 1982. Taper curve and volume functions for pine, spruce and birch. *Comm. Inst. For. Fenn.* 108: 1–74.
- Lampainen, J., Kuuluvainen, T., Wallenius, T.H., Karjalainen, L., Vanha-Majamaa, I. 2004. Long-term forest structure and regeneration after wildfire in Russian Karelia. *J. Veg. Sci.* 15: 245-25
- Lange, M., Gossner, M. M. & Weisser, W. W. 2011. Effect of pitfall trap type and diameter on vertebrate by-catches and ground beetle (Coleoptera: Carabidae) and spider (Araneae) sampling. *Methods in Ecology and Evolution* 2: 185–190.
- Larjavaara, M., Kuuluvainen, T. & Rita H. 2005. Spatial distribution of lightning-ignited forest fires in Finland. *For. Ecol. Manage.* 208: 177-188.
- Lenkkeri, J. 2008. Kasvupaikkatyypin yhteys fosforin esiintymismuotoihin ojitetuilla turvemaidilla. Pro Gradu-työ, Helsingin yliopisto: metsäekologian laitos, soiden ekologia ja suometsätiede. 60s.
- Lilja, S. & Kuuluvainen, T. 2005. Structure of old *Pinus sylvestris* dominated forest stands along a geographic and human impact gradient in mid-boreal Fennoscandia. *Silva Fennica* 39: 407-428.
- 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. *Scand. J. Forest Res. Suppl.* 6: 68-78.
- Lilja-Rothsten, S., de Chantal, M., Peterson, C., Kuuluvainen, T., Vanha-Majamaa, I. & Puttonen, P. 2008. Microsites before and after restoration in managed *Picea abies* stands in southern Finland: effects of fire and partial cutting with dead wood creation. *Silva Fennica* 42: 165-176.
- Lindroth, C. H. 1985: The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. Vol. 15, part 1. Fauna Entomologica Scandinavica. Leiden, Copenhagen. 227 s.
- Lindroth, C. H. 1986: The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. Vol. 15, part 2. Fauna Entomologica Scandinavica. Leiden, Copenhagen. 272 s.
- Loranger, G. Bandyopadhyaya I. Razaka, B. & Ponge, J.-F. 2001. Does soil acidity explain altitudinal sequences in collembolan communities? *Soil biology and biochemistry* 33: 381-393.
- Luonnontieteellinen keskusmuseo, Helsingin yliopisto 2011. Hyönteistietokanta. <http://hyonteiset.luomus.fi/insects/main/EntDatabase.html> (Luettu 14.10.2011).
- Martikainen, P., Kouki, J. & Heikkala, O. 2006. The effects of green tree retention and subsequent prescribed burning on ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in boreal pine-dominated forests. *Ecography.* 29: 659 - 670.
- McCune, B., & Mefford, M., J. 2006. PC-ORD: multivariate analysis of ecological data, version 5.21. MJM Software, Gleneden Beach, Oregon, USA.
- Metla. 2011. Metsätalastollinen vuosikirja 2011. Metsäntutkimuslaitos. <http://www.metla.fi/metinfo/tilasto/julkaisut/vsk/2011/> (Luettu 17.5.2012).
- Muona, J. & Rutanen I. 1994. The short-term impact of fire on the beetle fauna in boreal coniferous forest. *Ann. Zool. Fennici.* 31: 109-121.

- Niemelä, J. 1993. Mystery of the missing species: species-abundance distribution of boreal ground beetles. *Ann. Zool. Fennici*. 30: 169-172.
- Niemelä, J. 1999. Management in relation to disturbance in the boreal forest. *For. Ecol. Manage.* 115: 127-134.
- Niemelä, J. 2001. Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) and habitat fragmentation: a review. *Eur. J. Entomol.* 98: 127-132.
- Niemelä J., Haila Y., Halme E., Pajunen T., Punntila P., & Tukia H. 1987. Habitat preferences and conservation status of *Agonum mannerheimii* Dej. in Häme, southern Finland. *Notulae Entomol.* 67: 175–179.
- Niemelä, J., Haila, Y., Halme, E., Lahti, T., Pajunen, T. & Punntila, P. 1988. The distribution of carabid beetles in fragments of old coniferous taiga and adjacent managed forest. *Ann. Zool. Fennici*. 25: 107–119.
- Niemelä, J., Spence, J.R., Langor D., Haila Y. & Tukia H. 1994. Hakkuun vaikutukset havumetsän maakiitäjäisiin kahdella mantereella. (English summary: The effect of logging on carabid beetles on two continents). *Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja* 482: 105-110.
- Niemelä, J., Kotze, J., Ashworth, A., Brandmayr, P., Desender, K., New, T., Penev, L., Samways, M. & Spence, J. 2000. The search for common anthropogenic impacts on biodiversity: a global network. *J. Insect Conserv.* 4: 3-9.
- Niemelä, J., Koivula, M. & Kotze, D., J. 2007. The effects of forestry on carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) on boreal forests. *J. Insect Conserv.* 11: 5-18.
- Niklasson, M. & Granström, A. 2000. Numbers and sizes of fires: long-term spatially explicit fire history in a Swedish boreal landscape. *Ecology* 81: 1484-1499.
- Pearce, J. & Venier, L. 2006. The use of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Araneae) as bioindicators of sustainable forest management: A review. *Ecological Indicators* 6: 780 - 793.
- Pitkänen, A. & Huttunen P. 1999. A 1300-year forest-fire history at a site in eastern Finland based on charcoal and pollen records in laminated lake sediment. *Holocene* 9: 311-320.
- Punntila, P., Haila, Y. & Tukia, H. 1996. Ant communities in taiga clear-cuts: habitat effects and species interactions. *Ecography* 19: 16-28.
- Rainio, J. & Niemelä, J. 2003. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as Bioindicators. *Biodivers. Conserv.* 12: 487-506.
- Rassi, P., Hyvärinen, E., Juslén, A. & Mannerkoski, I. (toim.) 2010: Suomen lajien uhanalaisuus - Punainen kirja 2010. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus. Edita, Helsinki. 685 s.
- Rouvinen, S., Kuuluvainen, T. & Karjalainen, L. 2002. Coarse woody debris in old *Pinus sylvestris* dominated forests along a geographic and human impact gradient in boreal Fennoscandia. *Can. J. For. Res.* 32: 2184–2200.
- Saint-Germain, M., Larrivee, M., Drapeau, P., Fahrig, L. & Buddle, C.M. 2005. Short-term response of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) to fire and logging in a spruce-dominated boreal landscape. *For. Ecol. Manage.* 212: 118-126.
- Siitonen, J. 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecol. Bull.* 49: 11-41.
- SopS 78/1994. Biologista monimuotoisuutta koskeva yleissopimus (biodiversiteettisopimus), 1992 . www.finlex.fi/fi (Luettu 17.5.2012).
- Toivanen, T. & Kotiaho, J. S. 2007. Mimicking natural disturbances of boreal forests: the effects of controlled burning and creating dead wood on beetle diversity. *Biodivers. Conserv.* 16: 3193-3211.
- Uotila, A., Kouki, J., Kontkanen H. & Pulkkinen P. 2002. Assessing the naturalness of boreal forests in eastern Fennoscandia. *For. Ecol. Manage.* 161: 257-277.
- Wallenius, T. 2008. Menneet metsäpalot Kalevalan kankailla. Metsähallituksen luonnonsuojelujulkaisuja, sarja A 176. Metsähallitus 46 s.
- Wallenius, T. H., Kuuluvainen, T. & Vanha-Majamaa, I. 2004. Fire history in relation to site type and vegetation in Vienansalo wilderness in eastern Fennoscandia, Russia. *Can. J. For. Res.* 34: 1400-1409.

- Wallenius, T. H., Lilja, S. & Kuuluvainen, T. 2007. Fire history and tree species composition in managed *Picea abies* stands in southern Finland: Implications for restoration. *For. Ecol Manage.* 250: 89-95.
- Wikars, L-O., 1995. Clear-cutting before burning prevents establishment of the fire-adapted *Agonum quadripunctatum* (Coleoptera: Carabidae). *Ann. Zool. Fennici* 32: 375-384.
- Wikars, L-O. 1997. Effects of forest fire and the ecology on fire-adapted insects. Comprehensive summaries of Uppsala dissertations from the faculty of science and technology 272. Acta Universitatis Upsaliensis. Uppsala.
- 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.
- Work, T. T., Koivula, M., Klimaszewski, J., Langor, D., Spence, J., Sweeney, J. & Hébert, C. 2008. Evaluation of carabid beetles as indicators of forest change in Canada. *Can. Entomol.* 140: 393-414.
- Zackrisson, O., 1977. Influence of forest fires on the North Swedish boreal forest. *Oikos* 29: 22-32.
- Östlund, L., Zackrisson, O. & Axelsson A-L. 1997. The history and transformation of a Scandinavian boreal forest landscape since the 19th century. *Can. J. For. Res.* 27: 1198-1206.

LIITE 1.

Kesän 2009 aikana pyydystetyt maakiitäjäiset ja kekomuurahaiset. Habit. = kirjallisuuteen pohjautuva (Lindroth 1985 ja 1986) maakiitäjäisten luokittelu: avomaalajit (A), metsälajit (M) ja generalistit (G). Suluissa on mainittu lajin esiintyvyys kulotetuilla aloilla; yhteensä-sarakkeessa suhteelliset osuudet.

| Lajit/lajiryhmä | Habit. | Tuotetun maapuun määrä | | | | Yhteensä (kulo %) |
|--------------------------------|--------|------------------------|---|--|--|----------------------|
| | | Kontrolli (kulo) | 5 m ³ ha ⁻¹ (kulo) | 30 m ³ ha ⁻¹ (kulo) | 60 m ³ ha ⁻¹ (kulo) | |
| Kekomuurahaiset | | 26077 (14220) | 2640 (363) | 4608 (155) | 43494 (5577) | 76819 (26,5) |
| <i>Pterostichus</i> | | | | | | |
| <i>oblongopunctatus</i> | G | 411 (220) | 132 (25) | 112 (20) | 68 (29) | 723 (41) |
| <i>Agonum fuliginosum</i> | M | 82 (11) | 161 (100) | 125 (73) | 85 (78) | 453 (58) |
| <i>Pterostichus niger</i> | G | 32 (16) | 256 (59) | 119 (40) | 23 (23) | 430 (32) |
| <i>Carabus glabratus</i> | M | 82 (45) | 100 (36) | 101 (49) | 19 (18) | 302 (49) |
| <i>Calathus micropterus</i> | M | 128 (9) | 32 (1) | 35 (9) | 36 (5) | 231 (10) |
| <i>Trechus secalis</i> | G | 28 (19) | 39 (1) | 78 (31) | 70 (26) | 215 (36) |
| <i>Pterostichus nigrita</i> | G | 32 (19) | 23 (19) | 32 (12) | 16 (15) | 103 (63) |
| <i>Pterostichus diligens</i> | G | 12 (11) | 29 (24) | 25 (10) | 35 (25) | 101 (69) |
| <i>Pterostichus strenuus</i> | G | 2 (2) | 21 (3) | 19 (7) | 19 (10) | 61 (36) |
| <i>Harpalus laevipes</i> | G | 6 (4) | 7 (1) | 26 (25) | 16 (15) | 55 (82) |
| <i>Trechus rivularis</i> | M | 2 (2) | 25 (24) | 16 (1) | 10 (10) | 53 (70) |
| <i>Notiophilus palustris</i> | A | 6 (5) | 7 (3) | 12 (8) | 17 (16) | 42 (76) |
| <i>Cychnus caraboides</i> | M | 6 (5) | 12 (6) | 8 (3) | 9 (9) | 35 (66) |
| <i>Patrobus assimilis</i> | G | 16 (14) | 4 (3) | 8 (0) | - | 28 (61) |
| <i>Carabus hortensis</i> | M | 19 (2) | - | - | - | 19 (11) |
| <i>Notiophilus biguttatus</i> | M | 13 (6) | - | 4 (0) | 1 (0) | 18 (33) |
| <i>Amara lunicollis</i> | A | 4 (4) | 2 (1) | 7 (5) | 2 (2) | 15 (80) |
| <i>Amara brunnea</i> | M | 5 (5) | 4 (4) | 1 (1) | 4 (0) | 14 (71) |
| <i>Platynus mannerheimii</i> | M | 3 (3) | 2 (1) | 4 (0) | 2 (2) | 11 (55) |
| <i>Leistus terminatus</i> | M | 1 (1) | 5 (1) | 3 (2) | 1 (1) | 10 (50) |
| <i>Synuchus vivalis</i> | A | 2 (2) | 1 (0) | 3 (3) | - | 6 (83) |
| <i>Trechus rubens</i> | G | 2 (0) | - | 3 (2) | 1 (1) | 6 (50) |
| <i>Leistus ferrugineus</i> | A | - | - | 5 (3) | - | 5 (60) |
| <i>Pterostichus adstrictus</i> | A | - | 1 (0) | 2 (2) | - | 3 (67) |
| <i>Bradycellus caucasicus</i> | A | - | 2 (2) | - | - | 2 (100) |
| <i>Poecilus versicolor</i> | A | - | 1 (1) | 1 (1) | - | 2 (100) |
| <i>Stomis pumicatus</i> | A | - | - | 2 (2) | - | 2 (100) |
| <i>Badister lacertosus</i> | M | - | - | 1 (1) | - | 1 (100) |
| <i>Bemb.quadrimaculatum</i> | A | - | 1 (1) | - | - | 1 (100) |
| <i>Bembidion lampros</i> | A | 1 (1) | - | - | - | 1 (100) |
| <i>Dyschirius globosus</i> | A | - | - | - | 1 (1) | 1 (100) |
| <i>Loricera pilicornis</i> | G | - | 1 (0) | - | - | 1 (0) |
| <i>Pterostichus melanarius</i> | A | - | 1 (0) | - | - | 1 (0) |
| Maakiitäjäiset, yksilöt | | 895 (406) | 869 (316) | 752 (310) | 435 (286) | 2951 (45) |
| Maakiitäjäiset, lajit | | 23 | 25 | 26 | 20 | 33 |