

Pro Gradu –tutkielma

**Puiden juurierityksen estämisen vaikutus maaperään ja
maaperäeläimiin**

Niilo Salo



Jyväskylän yliopisto

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Biologian opettajankoulutus

21.6.2017

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Biologian opettajankoulutus

Salo, N.A.J.: Puiden juurierityksen estämisen vaikutus maaperään ja maaperäeläimiin

Pro Gradu –tutkielma: 23 s.

Työn ohjaajat: Dos. Jari Haimi

Tarkastajat: Dos. Elisa Vallius, Dos. Jari Haimi

Kesäkuu 2017

Hakusanat: Maaperäeläimet, mikroniveljalkaiset, sukkulamadot, trenching-käsittely, änkyrimadot

TIIVISTELMÄ

Merkittävä osa kasvien yhteyttämästä hiilestä päätyy maan alle joko kasvibiomassana, symbiontisten sienten biomassana tai juurten erittämänä hiiliyhdisteinä. Maaperäeläimille ja mikrobeille juurista maahan erittyneet hiiliyhdisteet ovat tärkeä energianlähde. Puiden juurieritys vaikuttaa siten myös maaperän eliöyhteisön rakenteeseen ja sitä kautta mahdollisesti kaikkiin maaperän mikrobiologisiin prosesseihin. Tässä tutkimuksessa selvitettiin kuinka puiden juurierityksen estäminen vaikuttaa maaperäeläimien runsauteen sekä tiettyihin maaperän ominaisuuksiin. Tutkimusalueena oli suomalainen mäntymetsä, johon oli perustettu koealoja, joissa luonnollisia ravinne- ja energiavirtoja oli manipuloitu eristämällä koealat maaperään asetetuilla verkoilla. Näitä ns. trenching-käsittelyjä oli kaikkiaan kolme: 1) kontrollina toimivat koealat oli jätetty eristämättä ympäristöstä, 2) 50 µm silmäkoon verkko eristi koealat ympäröivästä maaperästä muilta paitsi sienijuurilta ja sienirihmalta sekä 3) 1 µm silmäkoon verkolla eristettyihin koealoihin eivät kasvien juuret, sienijuuret eivätkä sienirihmat päässeet koealan ympäriltä. Koealoilta kerättiin maaperäkairalla maanäytteitä kesällä ja syksyllä 2016, ja niistä eroteltiin maaperäeläimiä. Tutkimuskohteina olivat änkyrimadot (*Enchytraeidae*), sukkulamadot (*Nematoda*) sekä mikroniveljalkaiset (*Arthropoda*), esimerkiksi punkit (*Acari*) ja hyppyhäntäiset (*Collembola*). Koealoilta selvitettiin myös maaperän ominaisuuksista pH, kosteus ja orgaanisen aineen määrä. Änkyri- ja sukkulamatojen sekä mikroniveljalkaisten runsaudessa ei ollut eroja käsittelyjen välillä, mutta änkyrimatoja ja eräitä mikroniveljalkaisia oli syksyllä enemmän. Koealat oli eristetty ympäröivästä maaperästä 3 vuotta ennen maaperänäytteiden ottamista, joten koealojen pintakasvillisuus oli mahdollisesti kompensoinut puiden juurien erittämän hiilisyötteen, ja koealoille jääneet puiden juuret olivat hajotessaan tuottaneet maaperäeläimille ravintoresurssin, joka vaikutti maaperäeläinten runsauteen.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Mathematics and Science

Department of Biological and Environmental Science

Teacher Training of Biology

Salo N. A. J.: Effects of exclusion of tree root exudation on soil and soil animals

Master of Science Thesis: 23 p.

Supervisors: PhD Jari Haimi

Inspectors: PhD Elisa Vallius, PhD Jari Haimi

June 2017

Key Words: Enchytraeids, microarthropods, nematodes, soil fauna, trenching

ABSTRACT

Significant part of the carbon allocated by forest trees ends up in the soil as biomass of plant or symbiotic fungi, or as excretion by the roots. Carbon, which is allocated belowground is a major energy source for the soil fauna and microbes. Therefore, the carbon allocation of the forest trees affects soil organism community structure and thereby all microbiological processes in the soil. In this study, the effects of exclusion of tree roots exudation on specific soil properties and abundance of soil animals was examined. The study was performed in a Scots pine (*Pinus sylvestris*) stand in central Finland where several different plots were established and where the natural nutrient and energy flows were manipulated by trenching. The study included three different treatments: control plots left intact and two differently trenched plots, in which soil had been trenched either with 50 μm or 1 μm nets to ca. 40 cm depth belowground. 50 μm net allowed fungi to enter the plot and 1 μm net excluded both fungal hyphae and roots. Data of this study was collected twice during the growing season 2016, in the summer and in the autumn. Soil samples were taken with soil corer and soil animals, enchytraeids (*Enchytraeidae*), nematodes (*Nematoda*) and microarthropods (*Arthropoda*), mainly mites (*Acari*) and springtails (*Collembola*), were extracted from the samples and soil properties (pH, moisture and organic matter contents) were measured. The trenching treatment did not affect the abundance of enchytraeids, nematodes or microarthropods nor the soil properties. The abundances of enchytraeids and some microarthropods were higher in the autumn than in the summer. The plots were established 3 years before the sampling and thus the ground vegetation may have compensated the carbon excreted by the trees or the dead roots of the trees left in the soil could have offered resources for the soil animals, and therefore, affected the abundance of the soil fauna.

Sisältö

1. JOHDANTO	5
1.1. Ravinteiden kierto metsämaassa	5
1.2. Mykorritsayhteydet	6
1.3. Metsämaan hajotustoiminta.....	7
1.4. Maaperäeläimet	9
1.4.1. Änkyrimadot	9
1.4.2. Sukkulamadot	10
1.4.3. Niveljalkaiset	10
1.5. Maalaidun eristäminen ympäröivästä maaperästä.....	12
1.6. Tutkimuksen tavoitteet	13
2. AINEISTO JA MENETELMÄT	14
2.1. Koealat ja maanäytteiden otto	14
2.2. Näytteiden käsittely	14
2.3. Aineiston tilastollinen analysointi	15
3. TULOKSET	15
3.1. Maan ominaisuudet	15
3.2. Änkyrimadot.....	16
3.3. Sukkulamadot	17
3.4. Mikroniveljalkaiset.....	19
4. TULOSTEN TARKASTELU	21
KIITOKSET	23
KIRJALLISUUS	23
LIITTEET	

1. JOHDANTO

1.1. Ravinteiden kierto metsämaassa

Aineet ovat ekosysteemeissä jatkuvassa kierrossa. Kasvit ottavat ravinteet maasta ja rakentavat niistä orgaanisia yhdisteitä, jotka palaavat kasvin tai sen osan kuollessa takaisin maahan. Näihin orgaanisiin yhdisteisiin sitoutuneet ravinteet vapautuvat epäorgaanisessa muodossa takaisin maaperään pitkällisten hajotusprosessien seurauksena. Tuottajien eli autotrofien tuottamat hiiliyhdisteet toimivat energianlähteenä kuluttajille eli heterotrofeille (Coleman & Crossley 1996). Sekundaarituotannolla tarkoitetaan kuluttajien uusien kudosten muodostamista primaarituotannon raaka-aineista (Coleman & Crossley 1996, Tirri ym. 2001). Herbivoriasta puhutaan, kun autotrofista tuottajaa hyödynnetään elävänä, kun taas sitä kuollessa hyödynnettäessä puhutaan detritivoriasta (Coleman & Crossley 1996).

Maaperä on erittäin heterogeeninen epäorgaanisesta ja orgaanisesta aineksesta koostuva kolmiulotteinen ympäristö, jossa on ilmaa ja vettä maahiukkasten ympärillä ja niiden välisessä huokostilassa (Coleman & Crossley 1996, Lindroos 2003). Maaperä syntyy kiviaineksen mekaanisen, biologisen ja kemiallisen rapautumisen myötä. Maan orgaanisen aineen määrä lisääntyy, kun jauhautuneeseen kiveen sekoittuu ajan saatossa kasveista peräisin olevaa kuollutta orgaanista ainesta. Maaperän syntyyn vaikuttavat alueen ilmasto, topografia ja aika sekä maassa elävät organismit (FitzPatrick 1986). Maaperällä on merkittävä rooli globaalissa hiilen kierrossa, sillä maaperä on tehokas hiilinielu (Coleman & Crossley 1996, Chen ym. 2015), jonka merkitys hiilidioksidin sidonnassa ja varastoinnissa tulee kasvamaan ilmastomuutoksen edetessä. Pienetkin muutokset maaperään sitoutuneen hiilen varastoinnissa voivat vaikuttaa merkittävästi ilmakehän hiilidioksidipitoisuuteen (Kirschbaum ym. 2000).

Maaperän kuluttajayhteisö (eli hajottajayhteisö) on erittäin monimuotoinen. Sen eliöiden koko voi vaihdella alle 1 µm bakteerista kymmeniä senttejä pitkiin lieroihin (Lee 1985, Coleman & Crossley 1996, Bardgett 2005). Koosta riippumatta kaikki kuluttajat, joista runsaimmat ja monimuotoisimmat ryhmät ovat bakteereja ja sieniä, ovat mukana orgaanisten hiiliyhdisteiden ja niihin sitoutuneiden ravinteiden kuluttamisessa ja niiden jatkomuokkaamisessa omiin tarpeisiinsa hiilihydraateiksi, lipideiksi ja proteiineiksi (Coleman & Crossley 1996, Bardgett 2005). Kemiallisiin sidoksiin sitoutuneesta energiasta 40 % tai enemmän muuttuu muotoaan soluhengityksessä, aineenvaihdunnan ja uusien kudosten muodostuksen yhteydessä ja siirtyy lämpönä ja hiilidioksidina (CO₂) eliöistä ympäristöön (Coleman & Crossley 1996).

Kasvien yhteyttämästä hiilestä merkittävä osa päätyy maan alle joko kasvibiomassana, symbioottisten sienten biomassana tai juurten maahan erittämänä hiiliyhdisteinä. Juurten läheisyydessä eläville ja symbionttisille mikrobeille juurista maahan päätyvät hiiliyhdisteet ovat tärkeä energianlähde ja juuriston läheisyys lisääkin mikrobien määrää ja aktiivisuutta maaperässä (Heinonsalo ym. 2017).

Maaperän mikrobiologiset prosessit ja maaperän mikrobiyhteisön rakenne ovat riippuvaisia puiden maahan syöttämistä hiiliyhdisteistä esimerkiksi ns. priming-vaikutuksen vuoksi. Priming-ilmiössä (Kyzyakov 2000) helppokäyttöisiä hiiliyhdisteitä, kuten juurten erittämiä sokereita vapautuu maaperään, ja tämä aktivoi maassa olevan kuolleen orgaanisen aineen hajotustoimintaa. Priming-ilmiön myötä mikrobit saavat lisäenergiaa, joka edesauttaa mikrobien kykyä tuottaa entsyymejä, joiden avulla ne pystyvät hajottamaan vaikeasti hajotettavia orgaanisia yhdisteitä (Heinonsalo ym. 2017).

Ekologisella häiriöllä tarkoitetaan tilapäisestä häiriöstä johtuvaa muutosta ekosysteemissä, joka vaikuttaa ympäristötekijöihin sekä eliöyhteisöihin ja -populaatioihin. Häiriö ekosysteemissä voi aiheutua esimerkiksi tulipalon, tulvan, myrskyn tai maanjäristyksen kautta (Gerritsen & Patten 1985, Krebs 2009). Tämän seurauksena

elinympäristöjen bioottiset ja abioottiset tekijät muuttuvat ja eliöiden täytyy sopeutua näihin ympäristössään tapahtuneisiin muutoksiin. Keskimääräisen häiriön hypoteesilla (Grime 1973, Horn 1975, Connell 1978) tarkoitetaan sitä, kuinka eliölajien runsaus on suurimmillaan silloin, kun häiriöitä tapahtuu keskimääräisesti; liian vähäinen ja epäsäännöllinen sekä liian usein ja säännöllisesti tapahtuva häiriö vähentävät eliöyhteisön monimuotoisuutta (Townsend ym. 2003, Krebs 2009).

Puiden maaperään tuottamien hiiliyhdisteiden vähenemisestä johtuva häiriö voi olla seurausta monesta eri syystä. Häiriöitä voi syntyä luonnollisesti tai ihmisen toiminnan tuloksena, ja niiden voimakkuus ja frekvenssi voivat vaihdella. Metsät ovat usein sopeutuneet luonnollisista syistä johtuviin häiriöihin, mutta ihmistoiminta aiheuttaa metsiin hyvin erilaisia häiriöitä. Avohakkuut, kantojen korjuu sekä muut metsänhoitotyöt voivat vaikuttaa esimerkiksi metsän ja maaperän ravinteiden kierto. Tämän vuoksi on tärkeää selvittää maaperän hengityksen ja maaperän hajotustoiminnan vaikutuksia ekosysteemeissä, jotta ihmistoiminnan aiheuttamat häiriöt maaperään ja siinä eläviin eliöihin olisi tiedossa ja sen tuomat mahdolliset riskit tunnistettaisiin.

1.2. Mykorrhizasyyhteydet

Puiden juurien kasvaessa maaperässä niiden läheisyydessä tapahtuu lukemattomia muutoksia, jotka vaikuttavat mikrobipopulaatioihin ja -yhteisöihin (Parkinson 1967). Juuristo kiinnittää puun kasvualustansa, josta se ottaa vettä ja ravinteita, mutta juuristo toimii myös johto- ja varastosolukkona sekä tuottaa hormoneja (Helmisaari ym. 2003). Elävä puun juuri erittää orgaanisia ja epäorgaanisia yhdisteitä, jotka yleensä edistävät mikrobien aktiivisuutta. Hiilidioksidi-, happi- ja vesipitoisuudet ovat puunjuuriston läheisyydessä huomattavan erilaiset verrattuna juuriston vaikutusalueen ulkopuoliseen maaperään, ja myös pH:n on havaittu olevan lähempänä neutraalia juurten läheisyydessä (Parkinson 1967). Yleisesti on tiedossa, että puiden maan alle syöttämien orgaanisten yhdisteiden merkitys mikrobien kasvussa on suuri. Nämä yhdisteet ovat hiilihydraatteja, aminohappoja, vitamiineja, orgaanisia happoja, nukleotideja, flavonoideja ja entsyymejä sekä mikrobeille myrkyllisiä saponiineja, glykosideja ja sinihappoja (Parkinson 1967). Ritsosfääri eli juurta ympäröivä maakerros mikrobeineen onkin hyvin elävä ja aktiivinen alue maaperässä.

Sienten tärkein rooli maaperäprosessissa on orgaanisen aineen hajottaminen solunulkopuolisia entsyymejä tuottamalla, mutta ne toimivat myös kasvien patogeeneinä, maan partikkelien sitoijina ja täten maa-aineksen rakenteen vakauttajina sekä monien mikrobeja syövien maaperäeläinten ravintokohteena (Bardgett 2005). Kaikki sienet ovat riippuvaisia orgaanisesta materiaalista kasvaakseen (Warcup 1967), joten yhteyttämiskyvyn puuttuessa niiden kasvutapa eroaa huomattavasti kasvien kasvutavasta, vaikka molemmat tarvitsevat elääkseen energiaa, ravinteita, kosteutta ja sopivan lämpötilan. Toisena tavoina sienet ovatkin läheisempää sukua eläimille kuin kasveille (Timonen & Valkonen 2013). Sienet voidaan jakaa seitsemään kaareen: harppuunasieniin (Microsporidia), itusieniin (Blastocladiomycota), pötsisieniin (Neocallimastigomycota), piiskasiimasieniin (Chytridiomycota), keräsieniin (Glomeromycota), kotelosieniin (Ascomycota) ja kantasieniin (Basidiomycota) (Myllys ym. 2013).

Monisolujen sienten kehityskierron vallitseva vaihe on sienirihmasto, jonka läpimitta on yleensä 2–10 µm (Tirri ym. 2001, Timonen 2013). Sienet lisääntyvät suvullisesti itiöiden avulla, joita levittää esimerkiksi kantasienillä maanpäällinen itiöemä eli sienien lisääntymiselin. Maanpäällisen itiöitä levittävän itiöemän avulla sienilajien tunnistaminen on helpompaa kuin sienirihmaston perusteella ja puhekielessä sieninä pidetäänkin nimenomaan sienirihmaston suvulliseen lisääntymiseen käytettäviä lisääntymiselimiä, vaikka ne ovat vain sienien elämänkierron lisääntymisvaiheita. Sienillä suoraviivaisen sienirihmojen kasvun ja pilkkoutumisen sekä silmikoinnin avulla tapahtuva suvuton

lisääntyminen voi olla yleisesti suvullista lisääntymistä tärkeämpää ja tehokkaampaa, sillä suvuton lisääntyminen kuluttaa vähemmän energiaa suvulliseen verrattuna (Raudaskoski & Salo 2013). Kantasienillä tosin suvuton lisääntyminen ei ole kovin yleistä vaan niillä on paljon vaihtelua elinkierron muissa yksityiskohdissa, kuten itiökannan rakenteessa ja syntyvien kantaitiöiden määrissä (Salo 2013).

Mykorritsa on kokonaisuus, jonka muodostavat kasvin juuri ja sen kanssa symbioosissa elävä sienirihmasto (Tirri ym. 2001, Heinonsalo & Lehto 2013). Mykorritsa on vanhin ja laajimmin levittänyt sienien ja kasvin symbioosimuoto (Finlay 2008). Sienirihmat pystyvät kasvamaan pienemmissä maahuokosissa kuin kasvien juuret, joten sieni tehostaa juuren ravinteiden ja veden ottoa laajentamalla ravinteita ottavaa pinta-alaa sekä suojaamalla niitä taudinaiheuttajamikrobeja vastaan (Heinonsalo & Lehto 2013). Sienet saavat 5–30 % isäntäkasvin maan alle syöttämistä orgaanista hiiliyhdisteistä (hiilihydraateista), jotka kulkevat sakkaroosina juurien soluväliseen tilaan (Coleman & Crossley 1996, Tirri ym. 2001, Heinonsalo & Lehto 2013). Symbioosista olisi tiukan hyödyllinen/haitallinen -jaottelun sijaan varmempaa puhua jatkumosta, jossa liiton hyödyt ja haitat vaihtelevat symbioosin osapuolten ja tilanteen mukaan (Smith & Read 2008, Heinonsalo & Lehto 2013). Mykorritsoilla on myös merkittävä vaikutus muihin maaperäeliöihin (Coleman & Crossley 1996).

Erlaisia sienijuurisymbiooseja on eroteltu niiden morfologisten ominaisuuksien ja sieniosakkaan ja kasvilajien perusteella (Finlay 2008). Sienijuuren rakenne voi vaihdella sieniosakkaan näkyvyyden ja sijainnin mukaan: sieniosakas on juurissa joko päällepäin näkyvänä pintasienijuurena (ektomykorritsa), juuren- tai solunsisäisenä sisäsienijuurena (endomykorritsa) tai näiden yhdistelmänä eli sekatyypin sienijuurena (ektendomykorritsa) (Tirri ym. 2001, Heinonsalo & Lehto 2013). Monilla pohjoisten havumetsien puilla kotelo- ja kantasienien kanssa muodostuva ektomykorritsa on vallitseva symbioosilaji. Siinä sienirihmaston ja puun juuren välin aineiden vaihto tapahtuu kuorikerroksen soluvälien täyttämällä runsaalla sienirihmastolla eli Hartigin verkolla (Hartig net). Hartigin verkko on hyvin tehokas tapa lisätä puun ja sieniosakkaan juuren kontaktipinta-alaa, ja sen myötä myös mikrobiston aktiiviset elinalueet lisääntyvät maaperässä (Finlay 2008, Heinonsalo & Lehto 2013).

Sienillä ja sienijuurilla on suuri vaikutus kasvien monimuotoisuuteen ja tuottavuuteen. Rikkaan ja monimuotoisen endomykorritsalajiston myötä ruohikkoalueiden kasvilajiston monimuotoisuus ja tuottavuus ovat olleet suurempia verrattuna alueisiin, joilla sienijuurilajisto on yksipuolisempaa (van der Heijden ym. 1998). Tämä johtunee siitä, että maanpinnan alaiset muutokset sienirihmastossa ja lajikoostumuksessa muuntavat myös maanpäällisen kasvilajiston kokoonpanoa (Finlay 2008). Toisaalta endomykorritsan lajikoostumuksella katsotaan olevan sen lajien monimuotoisuutta suurempi merkitys kasvien tuottavuuteen ja monimuotoisuuteen (Vogelsang ym. 2006). Sienijuurisymbioosi on yksi ekosysteemin avaintekijä sen toimiessa linkkinä ravinteiden puutteesta kärsivän, mutta hiiliyhdisteistä rikkaan kasvien muodostaman maanpäällisen osan sekä energian puutteesta kärsivän, mutta ravinteikkaan maaperän välillä (Heinonsalo & Lehto 2013).

1.3. Metsämaan hajotustoiminta

Valtaosa maanpäällisestä nettotuotannosta, eläinten kudokset ja ulosteet mukaan luettuna, palaa ennen pitkään takaisin maaperään kuolleena orgaanisena aineena (Coleman & Crossley 1996). Orgaaninen aine vaikuttaa maan fysikaalisiin ominaisuuksiin parantamalla maan rakennetta, jolloin myös maan ilmavuus, veden liikkuminen sekä veden pidätyskyky paranevat (Smolander 2003). Orgaanisen aineen hajoamisessa kaksi vastavuoroista prosessia tapahtuu samanaikaisesti: mineralisaatio ja humifikaatio (Lavelle & Spain 2001). Mineralisaatio tarkoittaa ravinteiden vapautumista hajoavasta orgaanisesta aineesta

mineraaleina eli epäorgaanisina aineina, kuten nitraatti-, fosfaatti- ja sulfaatti-ioneina. Humusta muodostuu humifikaation kautta, kun orgaaninen aines hajoaa ja rakentuu uudelleen monivaiheisessa prosessissa (Lavelle & Spain 2001). Näiden prosessien myötä ravinteet päätyvät kasvien ja muiden maaperässä elävien organismien kannalta käyttökelpoiseen muotoon (Lavelle & Spain 2001). Hajotustoiminnan myötä syntyvät yhdisteet voidaan luokitella kahteen funktionaaliseen kategoriaan: primäärisiin yhdisteisiin, jotka ovat peräisin suoraan kasvisolukoista, mikrobi- tai eläinkudoksista sekä sekundaarisiiin yhdisteisiin, jotka syntyvät orgaanisen tai epäorgaanisen aineen vuorovaikutuksessa, saaden aikaan muutoksia niiden kemiallisissa koostumuksissa (Coleman & Crossley 1996).

Maahengitys on kuluttajien ja tuottajien tuottaman hengityksen summa ja tuottajien osuus siitä voi vaihdella 10–90 % välillä riippuen alueen kasvillisuudesta ja vuodenaajasta (Hanson ym. 2000). Aikaisemmissa tutkimuksissa on havaittu juurten ja juuristomikrobien hengityksen olevan keskimäärin 30–50 % maan kokonaishengityksestä (Högberg ym. 2001). Ravinteiden kiertoa ylläpitävä maaperän hajotustoiminta on ravintoverkkojen toiminnan tulosta. Tässä prosessissa maaperässä olevat orgaaniset yhdisteet muokkautuvat ja tärkeiden pitkäikäisten orgaanisten yhdisteiden ja maaperän muotoutuminen tapahtuu (Coleman & Crossley 1996).

Metsämaan hajottajaeliöitä ovat erilaiset mikrobit eli virukset, bakteerit, sienet ja levät sekä maaperäeläimistö, jotka yhdessä vastaavat maahan kertyneiden kasvi- ja eläinaineksen hajotuksesta ja ylläpitävät näin ravinteiden kiertoa (Martikainen 2003). Mikrobit ovat hajotustoiminnan päätekijöitä, ja typen- ja fosforinkierrossa bakteereilla on suuri rooli hiilen kovalenttisten kolmoissidosten hajottajina (Coleman & Crossley 1996). Näiden hajottajaeliöiden toiminnan myötä orgaanisen aineen määrä säilyy maaperässä suurin piirtein vakiona, huolimatta suuresta kausittaisesta vaihtelusta kuolleen orgaanisen aineen ja juurieritteiden määrässä (Burges 1967).

Suomen metsät kuuluvat pääasiassa boreaaliseen havumetsävyöhykkeeseen (Tirri ym. 2001). Mitä lähemmäs pohjoisnapaa siirrytään päiväntasaajalta, sitä suurempi merkitys mikrobeilla ja mikrotason hajottajaeläimillä on hajotusprosesseissa (Coleman & Crossley 1996). Kostean viileä ilmasto, kallioperän mineraalikoostumus sekä havumetsien kasvillisuus ovat syynä suomalaisen metsämaaperän ja maannosten syntymiselle ja kehittymiselle (Mälkönen & Tamminen 2003)

Suomalaisissa metsissä maaperän tyypillisin maannos on podsoli, jossa on havaittavissa eri kerroksia (Mälkönen & Tamminen 2003). Podsolin ylin kerros, karikekerros (O-horisontti), koostuu osittain hajonneesta orgaanisesta aineesta, kuten karikkeesta, ja siinä elää runsaasti sienirihmasto. Karikekerroksen alla on humuskerros (A1-horisontti), joka on hapan, hajotustoiminnan tuloksena syntyvien happamien humusaineiden, juurikarikkeen sekä juurista aktiivisessa ravinteiden otossa erittyvien H⁺-ionien vuoksi sekä vähäravinteiden ja hitaasti lahoava (Mälkönen & Tamminen 2003). Humuskerroksen alla on ohut huuhtoutumiskerros (A2- tai E-horisontti). Rikastumiskerros (B-horisontti) sisältää humuksen sekä rauta- ja alumiinihydroksidien saostumia, jotka ovat veden mukana huuhtoutuneet alaspäin. Rikastumiskerroksen alla on muuttumaton pohjamaa (C-horisontti), jonka alla ovat pohjavesikerros ja lopulta peruskallio (FitzPatrick 1986). Kerrosten paksuus vaihtelee ilmaston ja vallitsevan metsätyypin mukaan.

Podsolimaa-aines on yleensä hyvin hapan, pH-arvon ollessa alle 4,5 (FitzPatrick 1986), ja se rajoittaa maaperäeläinten menestymistä (Huhta 2003). Tästä syystä maa-ainesten sekoittuminen on vähäistä ja podsolimaannoksen kehittyminen suhteellisen häiriintymätöntä (Mälkönen & Tamminen 2003). Happamuuden lisäksi suomalaisen metsämaan hajottajaeläimistöön ja niiden menestymiseen vaikuttaa niiden saaman ravinnon laatu. Suomen metsiä hallitsevien havupuiden ja niiden tuottaman karikkeen vuoksi havumetsien maaperäeläimistö on yksipuolisempi kuin lehtimetsien, sillä havupuiden

tuottama neulaskarike on lehtipuiden karikkeeseen verrattuna vaikeammin hajoavaa (Huhta 2003).

1.4. Maaperäeläimet

Maaperän eläimissä on kuluttajia monilta eri trofiatasoilta, osan ollessa kasvien juuria syöviä herbivoreja ja suurimman osan käyttäessä ravinnokseen kuollutta orgaanista ainesta ja siinä eläviä mikrobeja. Maaperäeläimissä on myös petoja ja loisia (Coleman & Crossley 1996, Huhta 2003). Tämä hajottajayhteisö pilkkoo, muokkaa ja hajottaa kuollutta eloperäistä ainesta, jonka myötä siihen sitoutuneet ravinteet vapautuvat uudelleen kasvien hyödynnettäviksi. Tämän lisäksi maaperäeläimet osallistuvat ekosysteemi-insinööreinä maaperän fyysisten rakenteiden muokkaamiseen muuttaen aineiden liikkumista maaperässä ja ekosysteemien välillä (Lavelle ym. 1995, Bardgett 2005).

Maaperäeläimiä voidaan luokitella koon ja ruumiin pituuden lisäksi maaperässä tapahtuvan elinkierron vaiheiden (muna-, toukka- ja aikuisvaihe) mukaan, jotka eroavat lajien ja lajiryhmien väleillä (Coleman & Crossley 1996). Osa lajeista elää maassa ohimenevän hetken, esimerkiksi talvehtimisen ajan (transient), osa väliaikaisesti vain toukkavaiheen ajan (temporary), osa kausittaisesti poistuen maaperästä vain lisääntymisen ajaksi (periodic) ja osa pysyy maaperässä koko elinkiertoensa ajan (permanent) (Wallwork 1970, Coleman & Crossley 1996, Huhta 2003).

Suomalaisen metsämaan hajottajaeläimistö koostuu alkueliöistä eli protistoista (*Protozoa*), sukkulamadoista (*Nematoda*), rataseläimistä (*Rotatoria*), karhunkaisista (*Tardigrata*), lieroista (*Lumbricidae*), änkyrimadoista (*Enchytraeidae*), etanoista ja kotiloista (*Mollusca*), punkeista (*Acari*) ja hyppyhäntäisistä (*Collembola*) sekä erilaisista makroniveljalkaisista (*Arthropoda*) (Huhta 2003). Maaperäeläimillä on iso rooli maaperän ominaisuuksien parantamisessa ravinteikkaammaksi. Tällä on suuri merkitys erityisesti kasvien kasvun kannalta. Erityisesti maaperän mikrobit, mutta myös maaperäeläimet hajottavat kuollutta orgaanista ainetta ravinteiksi ja vapauttavat ravinteita kiertoon (Setälä ym. 1991), jolla on kasvien kasvua edistävä vaikutus ravinneköyhissä olosuhteissa (Laakso & Setälä 1999). Maaperäeläinten ulostepelletit lisäävät maaperän orgaanisen aineen määrää. Lisäksi niiden tekemät erikokoiset käytävät vaikuttavat veden liikkeisiin ja varastoitumiseen maaperässä sekä juurten kasvuun ja leviämiseen (Coleman & Crossley 1996).

Tässä tutkimuksessa perehdytään hajottajaeliöstöstä änkyrimatoihin (*Enchytraeidae*), sukkulamatoihin (*Nematoda*) ja mikroniveljalkaisiin (*Arthropoda*).

1.4.1. Änkyrimadot

Änkyrimadot (*Enchytraeidae*) ovat jaokkeellisia, kaikkiruokaisia eli omnivoreja ja pienikokoisia, noin 10 mm mittaisiksi kasvavia harvasukamatoja (Lavelle & Spain 2001). Pääravintonaan ne käyttävät sienirihmastoja, mutta ruokavalio koostuu myös bakteereista, sukkulamadoista ja kuolleesta kasvimateriaalista. Erityisesti toisten eläinten toimesta pieneksi pilkottu kasvimateriaali, joka on usein sienirihmapitoista, on änkyrimatojen pääravintoa, mutta ne syövät myös hyppyhäntäisten ja lierojen ulosteita (Zachariae 1964, Coleman & Crossley 1996). Änkyrimadot ovat monien petopunkkien ja kovakuoriaisten ravintoa.

Änkyrimadot muistuttavat rakenteeltaan lieroja (*Oligochaeta*), mutta ovat niitä huomattavasti pienempiä. Änkyrimadot ovat hermafrodiitteja: niiden 12. ja 13. jaokkeessa on sekä naaraan että koiraan sukurauhaset sekä klitellum. Ensimmäisessä jaokkeessa ovat aivot ja toisessa jaokkeessa on nielu. Sukasia on änkyrimatojen kaikissa jaokkeissa (Coleman & Crossley 1996). Änkyrimadot hengittävät suoraan ihonsa kautta, ja jotta kaasujenvaihto tapahtuisi tehokkaasti, ne tarvitsevat kosteutta ympäristössään (Lavelle &

Spain 2001). Kuivuus onkin pääasiallinen änkyrimatojen elämää rajoittava tekijä (Abrahamsen 1971)

Änkyrimatoja on havaittu olevan erityisen runsaasti happamissa ja runsaasti orgaanista ainetta sisältävissä maaperissä, ja O'Connor (1957 ja 1967) havaitsi 250 000 änkyrimatoyksilöä neliometrillä Pohjois-Walesin havupuumetsissä. Suomessa mäntyvaltaisissa metsissä änkyrimatoja on havaittu 30 000–90 000 yksilöä neliometrillä (Huhta 1984), niiden yksilömäärän vaihdellen vuosittain ja sääolojen mukaan (Huhta ym 1986). Änkyrimatoja on pidetty tärkeänä osana boreaalisten metsien ravintoverkkoa, sillä niiden biomassan osuus voi olla kuusimetsissä jopa 30 % maaperäeläimistön kokonaisbiomassasta (Huhta & Koskenniemi 1975). Suomalaisen metsien änkyrimatolajisto on isoista yksilömääristä huolimatta niukka, sillä 95 % änkyrimadoista ovat kunnatmatoja (*Cognettia sphagnetorum*) (Huhta 2003).

1.4.2. Sukkulamadot

Sukkulamadot (*Nematoda*) on runsas ja lajirikas pääjakso, jonka lajit ovat alle millimetristä useisiin kymmeneen senttimetriin pitkiä, jaokkeettomia, ohuita ja usein sukulanmuotoisia matoja (Lavelle & Spain 2001). Sukkulamatolajien yhteisiin piirteisiin kuuluvat valeruumiinontelo, paksu elastinen epiteeli, voimakas pitkittäislihaksisto, jonka vuoksi niiden liike on sätkivää sekä solunsisäinen kuonaneritys, jossa käyttökeltomat aineet erittyvät soluista suoraan ympäristöön (Coleman & Crossley 1996, Tirri ym. 2001). Sukkulamadon hermostoon kuuluu nielun ympärillä olevan hermorenkaan yksinkertaiset hermoringot, joissa on runsaasti ganglioita (Tirri ym. 2001, Coleman ym. 2004).

Maaperässä vapaasti elävät sukkulamadot ovat alle 0,5 mm mittaisia ja ne voivat olla herbivoreja, bakteerin- tai sienensyöjiä, petoja tai omnivoreja. Sukkulamadot elävät maaperän pintakerroksissa maahiukkasten ja juurten tai muiden vastaavien rakenteiden ympärillä olevassa vesikalvossa (Overgaard Nielsen 1967, Coleman & Crossley 1996). Sukkulamadot voidaan jakaa neljään hajottajayhteisön toiminnan kannalta tärkeään ravintobiologiseen ryhmään: 1) lajeihin, jotka syövät sienirihmoja ja kasvinjuuria, 2) bakteerinsyöjiin, 3) omnivoreihin sekä 4) petolajeihin, jotka syövät pääasiassa toisia sukkulamatoja (Huhta 2003). Näiden lajien tunnistaminen tapahtuu pääasiassa suosia vertailemalla (Huhta 2003, Coleman ym. 2004). Sukkulamatoja on käytetty elinympäristönsä yleisen ekologisen tilan indikaattoreina (Bongers 1990, Ettema & Bongers 1993, Freckman & Ettema 1993) niiden monimuotoisen ruokavalionsa vuoksi (Coleman & Crossley 1996).

Suomalaisen metsämaan pintakerroksessa sukkulamatoja voi olla useita miljoonia yksilöitä neliometrillä; mäntyvaltaisissa metsissä sukkulamatojen yksilömäärän on havaittu olevan neliometrillä kahden miljoonan yksilön tuntumassa (Huhta ym. 1986). Sukkulamadot ovat ympäristön muutoksiin hyvin sopeutuneita ja sitkeitä maaperäeläimiä, jotka voivat selvitä erilaisin keinoin pitkistä kuivuusjaksoista (Lavelle & Spain 2001).

1.4.3. Niveljalkaiset

Niveljalkaiset (*Arthropoda*) ovat eläinkunnan runsaslajisin pääjakso, joilla on jaokkeellinen kitiinikutikulan peittämä ruumis ja nivelikkäät raajat. Niveljalkaisten hermosto on ns. tikapuuhermosto ja raajalisäkkeet ovat erikoistuneet monenlaisiin tehtäviin (Tirri ym. 2001).

Niveljalkaisiin maaperäeläimiin voidaan lukea mikroskooppisen pienet punkit (*Acari*), hyppyhäntäiset (*Collembola*) sekä makroskooppiset siirat (*Isopoda*), kovakuoriaiset (*Coleoptera*), ja muut hyönteiset, kuten esimerkiksi sääskien ja kärpästen (Nematocera) toukat, hämähäkit (*Araneae*), juoksujalkaiset (*Chilopoda*), kaksoisjalkaiset (*Diplopoda*) tai valeskorpionit (*Pseudoscorpionida*). Hyppyhäntäisiä, punkkeja sekä valikoimaa muita pieniä hyönteisiä kutsutaan yleisesti mikroniveljalkaisiksi (Coleman & Crossley 1996).

Hyppyhäntäiset ja punkit ovat yksilömäärältään runsaimpia mikroniveljalkaisia (Coleman & Crossley 1996, Huhta 2003), mutta niillä on vähäinen tai olematon vaikutus maaperän rakenteeseen toisin kuin makroskooppisilla niveljalkaisilla (Coleman ym. 2004), sillä mikroniveljalkaiset pääsevät liikkumaan pienen kokonsa puolesta maan rakenteiden välitiloissa ilman, että maan rakenne muuttuu.

Punkit (*Acari*) ovat hyvin monimuotoinen laho hämähäkkieläinten luokassa. Määritelmän mukaan ne ovat yleensä pieniä ja pallomaisia eläimiä, joiden etu- ja takaruumis ovat täydellisesti yhtyneet ja kelikeerit eli ensimmäiset suuosaraajaparit ovat sopeutuneet pistämään, imemään tai puremaan. Punkkien kehitys tapahtuu munasta kuusijalkaisen toukkavaiheen ja erilaisten nymfvaiheiden kautta aikuiseksi (Tirri ym. 2001). Maaperässä punkit voivat edistää kasvien kasvua syömällä kasvien patogeeneinä toimivaa sienirihmastoja sekä kasveja ravintonaan käyttäviä sukkulamatoja (Gerson ym. 2003, Coleman ym. 2004). Punkkeja tunnetaan noin 30 000 lajia, jotka luokitellaan kolmeen lahkoon ja useisiin alalahkoihin, maaperässä erityisesti sammalpunkkeihin (*Oribatida*), petopunkkeihin (*Mesostigmata*), ja *Prostigmata*-punkkeihin (Coleman & Crossley 1996, Huhta 2003).

Sammalpunkit (*Oribatida*) ovat metsämaaperän tyypillisiä punkkeja, jotka syövät pääasiassa sienirihmastoja, hajoavaa orgaanista ainetta tai molempia (Huhta 2003). Coleman & Crossleyn (1996) mukaan sammalpunkit ovat erikoinen maaperäeläinryhmä, sillä ne ovat yksilömäärältään suuri ryhmä, ne ovat nuoruusvaiheiden suhteen monimuotoisia sekä niillä on suhteellisen hidas lisääntymissykli. Sammalpunkkeilla on yleisesti yhdestä kahteen sukupolvea vuodessa, ja naaraat eivät muni kovin montaa munaa kerrallaan (Coleman ym. 2004). Sammalpunkkien yksilömäärä on suurimmillaan kesäkuukausien aikana, ja huippu on aikuisten osalta syyskuussa (Reeves 1967, Wallwork 1967, Coleman & Crossley 1996). Suomalaisissa mäntymetsissä sammalpunkkeja voi neliömetrillä olla keskimäärin 200 000–350 000 yksilöä (Huhta ym. 1986), ja niillä on oletettu olevan metsän sienirihmaston ja bakteerien kasvun suhteen suuri ekologinen merkitys (Engelmann 1961). Sammalpunkit vaikuttavat orgaanisen aineen hajoamiseen ja ravinteiden kiertoon epäsuorasti laiduntamalla mikrobipopulaatioita tai pienentämällä kasveista peräisin olevaa kariketta (Petersen & Luxton 1982, Seastedt 1984).

Sammalpunkkeilla on kalkista ja proteiineista koostuva ulkoinen tukiranka, kutikula, jonka rakennusaineokset ovat peräisin sammalpunkkien syömän sienirihman sisältämistä kalkkikiteistä (Coleman & Crossley 1996). Sammalpunkit voidaan jakaa tutkimusten perusteella ruokavalion mukaan viiteen erilaiseen ryhmään: kasvinlaiduntajat (herbivorous grazers), sienenlaiduntajat (fungivorous grazers), kasvin- ja sienenlaiduntajat (herbo-fungivorous grazers), sienenimijät (fungivorous browsers) ja opportunistiset kasvin- ja sienenlaiduntajat (opportunistic herbo-fungivores) (Siepel & de Ruiter Dijkman 1993, Coleman & Crossley 1996). Näissä laiduntajapunkit (grazers) pystyvät sulattamaan sekä solukalvon että solusisällön – imijät (browsers) pelkästään solusisällön.

Petopunkit (*Mesostigmata*) ovat sammalpunkkeihin verrattuna huomattavasti vähälajisempi ja yksilömäärältään pienempi punkkiryhmä. Niiden suosat eli kelikeerit ovat erikoistuneet lävistämiseen, imemiseen ja repimiseen (Wallwork 1967). Suomalaisessa mäntymetsämaassa petopunkkeja voi olla 10 000–20 000 yksilöä neliömetrillä (Huhta ym. 1986). Maaperässä elävistä petopunkteista lähes kaikki ovat saalistajia, mutta myös muutamia sienirihmaa ja kasvimateriaalia ravintonaan käyttäviä lajeja on olemassa (Wallwork 1967, Coleman & Crossley 1996). Suurimmat lajit elävät pienillä niveljalkaisilla ja niiden munilla, kun taas pienemmät lajit syövät yleensä sukkulamatoja. Useiden petopunkkilajien on havaittu elävän läheisessä yhteydessä eräiden hyönteislajien kanssa, mistä johtuen osa lajeista on myös hyviä habitaatin ja maaperän tilan bioindikaattoreita (Karg 1982, Hunter & Rosario 1988, Coleman & Crossley 1996).

Kolmas metsämaaperässä yleinen punkkiryhmä on *Prostigmata*. Niitä voi olla suomalaisessa mäntymetsämaassa 30 000–80 000 yksilöä neliometrillä (Huhta ym. 1986). *Prostigmata*-punkkilajeista monet ovat petoja, mutta osa elää sieniravinnolla (Wallwork 1967, Coleman & Crossley 1996). Sieniä syöville *Prostigmata*-punkeilla kelikeerit ovat pienet ja stiletin omaiset, joilla ne pääsevät lävistämään soluseinän, isompien punkkien keskittyessä muiden niveljalkaisten ja sukkulamatojen syömiseen (Coleman & Crossley 1996). *Prostigmata*-punkkien merkityksestä maaperän toimintaan tiedetään vain vähän. Maaperässä niiden biomassassa on harvoin suuri ja tästä johtuen niiden osuus maahengityksessä jää pieneksi (Luxton 1981, Kethley 1990). Populaatioiden koon kasvaessa niillä voi olla merkitystä niiden ruokavalioon kuuluviin sieniin, sukkulamatoihin tai mikroniveljalkaisiin, mutta tämän vaikutuksen suuruutta ei tunneta (Coleman ym. 2004).

Hyppyhäntäiset (*Collembola*) ovat pienten kuusijalkaisten muodostama niveljalkaislahko (Tirri ym. 2001, Huhta 2003). Niiltä puuttuvat verkkosilmät, malpighinputket ja primaarisesti myös siivet. Lisäksi erona muihin kuusijalkaisiin ovat suosat, jotka eivät ole hyppyhäntäisillä raajasyntyyisiä vaan päänsisäisesti syntyneitä. Hyppyhäntäisten vatsapuolella takaruumiin neljännessä jaokkeessa on kaksihaarainen lisäke, hyppyhanko, jonka avulla eläin pakenee vaaran uhatessa. Lepoasennossa hyppyhanko on kolmannen jaokkeen lisäkkeiden lukitsemana ja tarvittaessa eläin laukaisee lukituksen, jolloin hanko oikenee ja eläin ponnahtaa nopeasti ilmaan (Tirri ym. 2001, Huhta 2003).

Useat hyppyhäntäislajit ovat opportunisteja, jotka kykenevät nopeaan populaatiokasvuun suotuisissa oloissa (Coleman & Crossley 1996). Osa lajeista on biseksuaaleja ja osa lisääntyy partenogeneettisesti (Lavelle & Spain 2001). Hyppyhäntäisiä voi tavata suurina määrinä erityisesti loppupalven aikaan lumihangen päällä (Coleman & Crossley 1996), mutta tämä erikoisuus koskee vain muutamaa lajia. Suomessa hyppyhäntäisten yksilömäärä mäntyvaltaisissa metsissä asettuu keskimäärin 40 000–80 000 yksilön väliin neliometrillä (Huhta ym. 1986).

Hyppyhäntäiset elävät karikkeessa tai maaperän ylimmän 10–15 cm kerroksen maainesten välisissä huokosissa, joissa niiden pääasialliseen ruokavalioon kuuluvat hajoava kasviaines ja siinä elävät mikrobit, mutta myös sukkulamadot ja sienirihmat (Coleman & Crossley 1996, Lavelle & Spain 2001)). Vaikka hyppyhäntäisiä pidetään monien saalistajien pääasiallisena ravintona, niiden merkitys on pelkkänä saaliina olemista suurempi: suuren populaatiokoon ja kasvun nopeuden perusteella arvellaan, että hyppyhäntäisillä on suuri rooli mikrobien ja sienirihmaston dynamiikassa. Hyppyhäntäisten on havaittu suosivan tiettyjä sienilajeja ravintonaan, jolla on vaikutusta sieniyhteisöön ja siten epäsuorasti maaperän hajotustoimintaan ja aineiden kiertoon (Moore ym. 1987, Coleman & Crossley 1996). Toisaalta sienten syöminen voi lisätä sienirihmaston kasvua ja aktiivisuutta (Coleman & Crossley 1996). Lisäksi on havaittu, että hyppyhäntäisillä on merkitystä myös typen mineralisaatiossa, maahengityksessä, liunneen orgaanisen hiilen huuhtoutumisessa ja kasvien kasvamisessa (Filser 2002, Coleman ym. 2004).

1.5. Maalaikun eristäminen ympäröivästä maaperästä

Maalaikun eristäminen (Trenching-käsittely) tapahtuu kenttäoloissa rajaamalla tai ”aitaamalla” koealueiden maaperä ympäröivästä maaperästä. Maalaikun eristämisen avulla pyritään selvittämään esimerkiksi autotrofisen ja heterotrofisen hengityksen suhdetta maaperän hengityksessä. Maapala rajataan ympäröivästä maaperästä kaivamalla kapea ura terävällä terällä koealan ympärille ja koeala eristetään ympäristöstä esimerkiksi kankaalla, joka estää juurten (ja sienijuurten) kasvun, mutta sallii kuitenkin veden ja ravinteiden virtauksen ympäristöstä koealalle ja päinvastoin.

Tomotsune ym. (2013) rajasi koealat 40 cm syvyydelle maahan asetetulla, 0,5 cm paksulla, polyetyleenilevyllä erottaakseen maaperähengityksen osatekijät eli juurten ja kuluttajien hengityksen toisistaan. Tomotsune ym. (2013) käyttivät menetelminä myös juurten biomassan regressiomenetelmää (Wang ym. 2009) ja juurten poistamismenetelmää (Ruehr & Buchmann 2010). Käyttämällä maaperän hiilidioksidipäästöä ja juurten biomassaa muuttujina, juurten biomassan regressiomenetelmässä lineaarisella regressioyhtälöllä lasketaan kuluttajien hengityksen osuus maahengityksestä. Juurten poistamismenetelmässä maahan asetetaan pussi, jonka sisään juuret eivät pääse kasvamaan ja jonka sisäpuolelle asetetusta juurettomasta maasta mitataan kuluttajien hengitystä. Maaperän eristämisen havaittiin kuitenkin olevan paras tapa selvittää kuluttajien hengityksen osuutta (Tomotsune ym. 2013).

Siira-Pietikäinen ym. (2003) havaitsivat, että maaperän eristäminen aiheutti muutoksia boreaalisen metsän sienten yhteisörakenteessa sekä hyppyhäntäisten populaatioissa vähentämällä niiden yksilömääriä. Tämän lisäksi sienten biomassa väheni maaperän orgaanisessa pintakerroksessa käsittelyn myötä. Tutkimuksessa havaittiin myös, että männyn taimien typpipitoisuus lisääntyi maaperän eristämisen vaikutuksesta. Mykorritsayhteyksien eristäminen koealasta selittää osaltaan hajottajaeliöiden ja hajotusprosessien muutoksia, joita tapahtuu maaperän mekaanisen häiritsemisen, esimerkiksi maan muokkauksen seurauksena (Siira-Pietikäinen ym. 2003).

Maaperän eristämällä on kuitenkin havaittu olevan menetelmänä joitakin haasteita (Hanson ym. 2000, Kuzyakov 2006, Tomotsune ym. 2013). Katkotut juuret voivat selviytyä ja jatkaa hengittämistä vielä jonkin aikaa leikkaamisen jälkeen, koealueen olot voivat erota eristetyn ja eristämättömien alojen välillä esimerkiksi maaperän lämpötilan ja vesiolojen suhteen sekä koealan orgaanisen aineen määrä voi lisääntyä maalaikun eristämisen aiheuttamien kuolleiden juurten tuottaman orgaanisen aineen vuoksi. Toisaalta maaperän eristämällä saadaan kohtuullisen pienellä vaivalla ja tarkemmin havaittua kausittaisen vaihtelun merkitys maahengityksessä, joten metsämaahan perustetuilla koealoilla maaperän eristämistä pidetään sopivana menetelmänä maahengityksen osatekijöiden selvittämisessä (Tomotsune ym. 2013).

1.6. Tutkimuksen tavoitteet

Tutkimuksen tavoitteena oli selvittää, miten puiden, niiden sienijuurten ja metsän muun kasvillisuuden välisten yhteyksien manipuloiminen näkyy maaperän hajottajaeläinyhteisön runsaudessa ja rakenteessa. Tutkimuksessa aiheutettiin häiriö maaperän luonnollisiin energia- ja ravinnevirtoihin, ja se toteutettiin maastossa ns. trenching-käsittelyjen avulla, jolla tarkoitetaan koealojen maaperän eristämistä ympäristöstään tietyn silmäkoon verkoilla. Tutkimuksessani selvitettiin, kuinka puiden juurierityksen estäminen vaikuttaa maaperän eläimistä änkyrimatojen, sukkulamatojen ja mikroniveljalkaisten runsauteen sekä maaperän happamuuteen, kosteuteen ja orgaanisen aineen määrään. Hypoteesini mukaan maaperäeläinten runsaus pienenee, kun puiden syöttämien hiiliyhdisteiden määrä maaperässä vähenee. Eristämisen myötä maaperän ravintoresurssit vähenevät, kun puiden tuottama hiilisyöte katkeaa.

Tutkimukseni on osa Dosentti Jussi Heinonsalon (Helsingin yliopisto) ym. tutkimusprojektia (The interactions between trees and ground vegetation for organic nitrogen uptake via ericoid and ectomycorrhizal fungi (NITROFUNGI)), jossa on tarkoituksena tutkia kenttäoloissa, miten puiden maan alle syöttämät hiiliyhdisteet vaikuttavat maaperästä vapautuviin kaasuihin, aluskasvillisuuteen, orgaanisen aineen hajotukseen sekä sienijuurten välityksellä tapahtuvaan orgaanisen typen kierto.

2. AINEISTO JA MENETELMÄT

2.1. Koealat ja maanäytteiden otto

Aineisto kerättiin Juupajoen Hyytiälän SMEAR II-tutkimusasemalle perustetuilta koealoilta (ETRS - TM35FIN: N:6860178,750, E:357267,500). Tutkimusalue sijoittuu pohjoiselle havumetsävyöhykkeelle, jonka valtapuulajina on metsämänty (*Pinus sylvestris*), ja jonka kenttäkerroksen yleisimmät varvut ovat puolukka (*Vaccinium vitis-idaea*) ja mustikka (*V. myrtillus*). Maaperä koealoilla on kivistä moreenia.

Koealat oli käsitelty kolmella eri tavalla: ei eristämistä, 50 µm trenching-kangas (kankaan silmäkoko on 50 µm) ja 1 µm trenching-kangas (kankaan silmäkoko on 1 µm). Koealat, joilla kankaita ei ole, toimivat kontrollialoina. Jokaista käsittelyä oli kuusi toistoa, kaksi kullakin lohkolle, joten kokeen N = 18. 50 µm kankaasta pääsee sienirihmasto läpi, putkilokasvien juuret eivät, 1 µm kankaasta ei pääse kumpikaan läpi.

Koealoilta on aiemmin mitattu säännöllisesti hiilidioksidi- (CO₂), metaani- (CH₄), typpioksiduuli- (N₂O) ja VOC-kaasupitoisuuksia (volatile organic compound; haihtuvat orgaaniset yhdisteet). Tämän lisäksi hiilen isotooppimäärityksiä on tehty autotrofisen ja heterotrofisen hengityksen erottamiseksi toisistaan.

Koealojen koko on 90 x 90 cm, ja niiden keskellä on kaulus tutkimuksen aikaisemman vaiheen kaasumittauksia varten. Kauluksen halkaisija on 30 cm. Koealat oli perustettu siten, että koealojen reunoille maahan oli kaivettu urat vähintään 40 cm syvyyteen asti, johon 50 ja 1 µm-silmäkoon kankaat oli asetettu. Koeala on siis rajattu kankaalla maanpinnan alapuolelta, lukuun ottamatta kontrollialoina toimivia koealoja, joissa kangasta ei ole. Tämän tutkimuksen koealoille oli jätetty koealan luontainen pintakasvillisuus.

Aineisto hankittiin kyseisestä kokeesta ottamalla maanäytteitä, joista eroteltiin tutkittavat eläimet. Aineistoa kerättiin koealoilta kahdesti. Ensimmäiset näytteet otettiin 13.6.2016 ja toiset 4.10.2016. Näytteet kerättiin koealoilta, jotka sijaitsevat kolmella eri lohkolle samassa metsikössä.

Jokaiselta koealalta otettiin molemmilla näytteenottokerroilla satunnaisesti kuusi maaperäkairallista (25 cm²) maanäytteitä vähintään 4 cm syvyydelle. Nämä näytteet satunnaistettiin neljään muovipussiin siten, että kolmeen tuli yksi maanäyte ja yhteen kolme kairallista näytettä. Näistä kolme näytettä sisältävän pussin maa-aines homogenoitiin, ja siitä määritettiin maaperän ominaisuuksia sekä sukkulamatojen yksilömäärä. Kaksi kolmesta yksittäisestä näytteestä käytettiin änkyrimatojen yksilömäärän sekä koon selvittämiseen, ja viimeisestä näytteestä selvitettiin mikroniveljalkaisten yksilömäärä. Maanäytteet kuljetettiin näytteenoton jälkeen kylmälaukuissa laboratorioon, ja näytteet säilytettiin kylmähuoneessa (+4 °C) ennen analyysijä.

2.2. Näytteiden käsittely

Sukkulamadot eroteltiin märkäsoppilomenetelmällä (Sohlenius 1979) homogenoidun maanäytteen kahdesta 5 g:n osanäytteestä, jotka levitettiin tasaisesti metalliverkon päällä oleville huokoisille papereille. Verkko asetettiin vedellä täytettyyn suppilon siten, että vedenpinta oli juuri maanäytteen tasalla. Erottelu kesti noin 12 tuntia. Sukkulamadot kulkeutuivat vedellä kyllästetystä maanäytteestä suppilon alla olevaan koeputkeen. Sukkulamatojen yksilömäärät laskettiin näytteistä preparointimikroskoopin avulla, sukkulamatojen ollessa vielä elävinä. Kesän laskenta tapahtui 14.6.2016 ja syksyn 10.–13.10.2016. Sukkulamatojen yksilömäärät muunnettiin 10 g maanäytettä vastaaviksi, jotta erilaisia vertailuja olisi havainnollisempi tehdä.

Änkyrimadot eroteltiin kahdesta maanäytteestä märkäsoppilomenetelmällä (O'Connor 1957), jossa maaperänäyte laitettiin verkkokorissa kylmällä vedellä täytettyyn suppilon ylösalaisin, ja johon liitettyyn koeputkeen änkyrimadot päätyivät hehkulamputilla

(teho 40 W) lämmitettävästä maanäytteestä. Menetelmä perustuu änkyrimatojen omaan liikkeeseen pois lämpenevästä maanäytteestä. Hehkulamppujen tehoa säädettiin siten, että näytteitä lämmitettiin ensin pienellä teholla tunnin ajan ja tehoa lisättiin puolen tunnin välein siten, että viimeisen tunnin hehkulamput lämmittivät täydellä teholla. Erottelu kesti kaikkiaan neljä tuntia. Elävien änkyrimatojen yksilömäärät laskettiin kokoluokittain preparointimikroskoopin avulla. Kesän näytteet laskettiin 14.6.2016 ja syksyn 6. – 7.10.2016.

Änkyrimatojen pituudet muunnettiin biomassaksi kaavalla, jossa änkyrimadon pituudesta saadaan tuoremassa mikrogrammoina ($6,21 * \text{änkyrimadon pituus (mm)}^{1,83} = \text{änkyrimadon tuoremassa } (\mu\text{g})$) (Abrahamsen 1973). Muunnos tehtiin kokoluokittain lajiteltujen änkyrimatojen keskimääräisen pituuden ja yksilömäärän perusteella.

Mikroniveljalkaisten erottelemisessa käytettiin kuivasuppilomenetelmää (high gradient -menetelmä) (Macfadyen 1961), jossa näytteitä lämmitettiin hitaasti ja lämpötilaa tietokoneen avulla kontrolloiden, kunnes maanäytteet olivat kuivia ja noin +42 °C:n lämpöisiä (23.6.2016 ja 13.10.2016). Erotellut maaperäeläimet säilöttiin 70 % etanoliin tunnistusta odottamaan. Molempien näytteenottokertojen näytteiden tunnistus ja yksilömäärien laskeminen tehtiin preparointimikroskoopin avulla marraskuun 2016 aikana.

Molemmilla näytteenottokerroilla maaperästä mitattiin myös maa-aineksen kosteus, orgaanisen aineen määrä sekä pH. Maa-aineksen kosteus määritettiin punnitsemalla osanäytteet ennen ja jälkeen kuivattamisen (70 °C). Maaperän orgaanisen aineen määrä selvitettiin punnitsemalla kuivatut osanäytteet ennen ja jälkeen polttamisen (4 tuntia, 550 °C). Maaperän pH mitattiin 5 g maaperänäytteestä pH-mittarilla (VWR Phenomenal pH 1000 H). Maaperän pH:n mittauksessa kunkin koalan homogenoidusta maanäytteestä valmisteltiin kaksi näytettä mitattavaksi. Viiden gramman osanäyte sekoitettiin 50 ml ionivaihdettua vettä ja näytteiden annettiin seistä tunti, jonka jälkeen pH mitattiin. Kesän mittaukset tehtiin 15.–16.06.2016 ja syksyn 14.10.2016.

2.3. Aineiston tilastollinen analysointi

Tutkimusaineisto koostui kahtena näytteenottokertana (kesä ja syksy) hankituista maanäytteistä, jotka otettiin 18:lta eri koelalalta ja joita oltiin käsitelty kolmella eri tavalla. Eri käsittelyjen (0 = kontrolli – ei verkkoa, 1 = 50 µm:n verkko, ja 2 = 1 µm:n verkko ympäröimässä koelalaa) ja näytteenottoajankohdan (kesä 13.6.2016 ja syksy 4.10.2016) vaikutusta maaperäeläinten runsauteen testattiin toistomittausten varianssianalyysillä (ANOVA). Parittaiset vertailut tehtiin Tukeyn HSD -testillä. Testien oletuksiin kuuluvat aineiston normalisuus (Kolmogorov-Smirnovin testi) ja varianssien yhtäsuuruus (Levenen testi) testattiin ennen varsinaisten testien tekemistä. Kutakin koelalaa edusti tilastollisissa analyyseissä keskiarvo. Tilastolliset testit tehtiin IBM SPSS statistics-ohjelmistolla (versio 24).

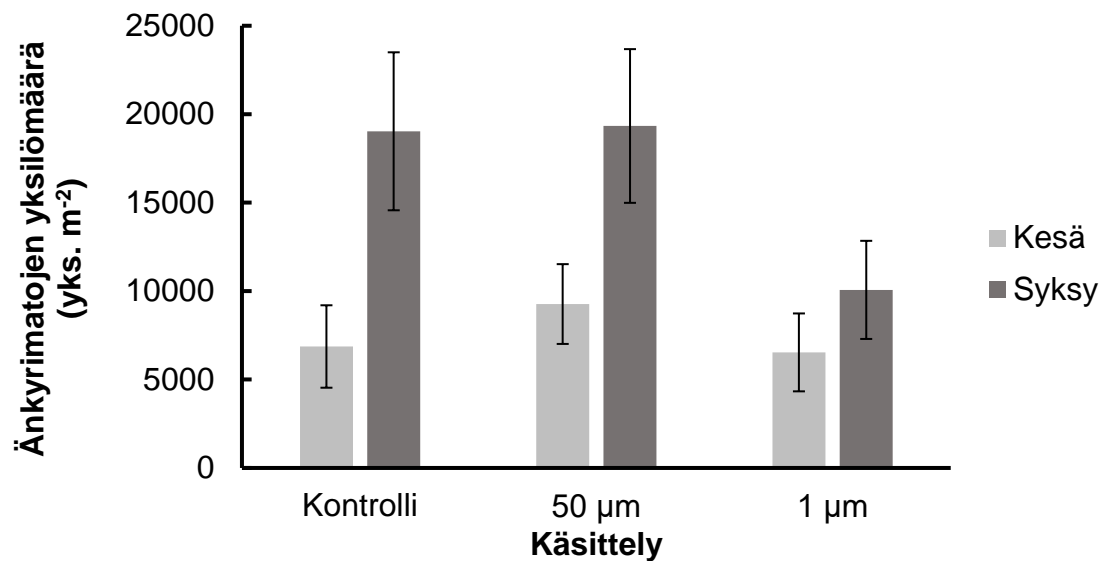
3. TULOKSET

3.1. Maan ominaisuudet

Maan orgaanisen pintakerroksen happamuudessa, kosteudessa eikä orgaanisen aineen määrässä ollut eroja käsittelyjen välillä (Taulukko 1). Maaperän pH oli keskimäärin 4,4 ($\pm 0,12$ S.D.) kesän ja syksyn mittauksissa. Maaperän kosteusprosentti oli keskimäärin 57 % ($\pm 9,6$ S.D.). Maanäytteistä oli 62 % ($\pm 14,8$ S.D.) orgaanista ainetta.

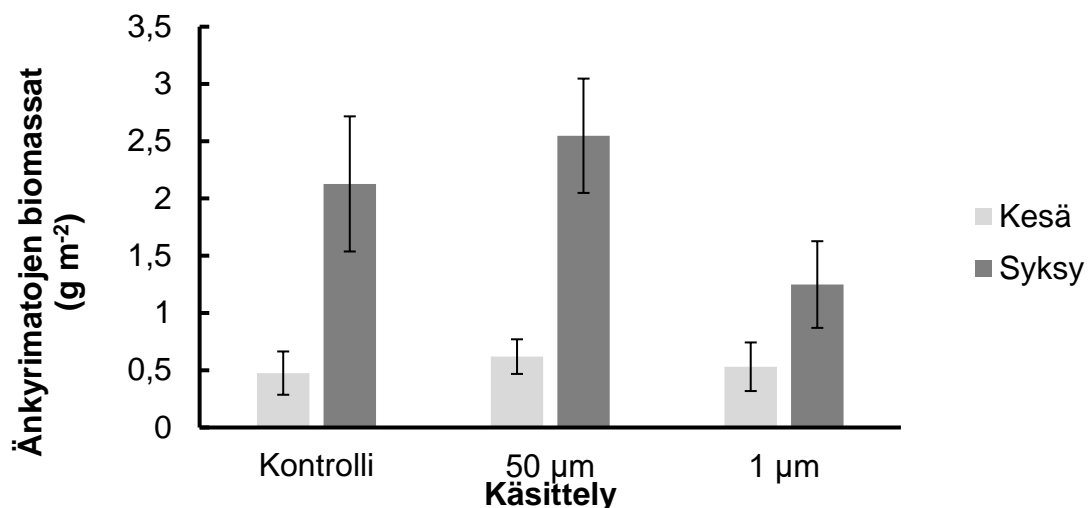
3.2. Änkyrimadot

Änkyrimatojen yksilömäärissä ei havaittu eroa käsittelyjen välillä (Kuva 1, Taulukko 2). Änkyrimatoja oli enemmän syksyllä kuin kesällä (Kuva 1, Taulukot 2 & 3).



Kuva 1. Änkyrimatojen (*Enchytraeidae*) yksilömäärät kesän ja syksyn näytteenotoissa ($\bar{x} \pm S.E.$). Käsittelyt (n = 6): Kontrolli = ei verkkoa, 50 µm = 50 µm silmäkoon verkko ja 1 µm = 1 µm silmäkoon verkko maassa koealan ympärillä.

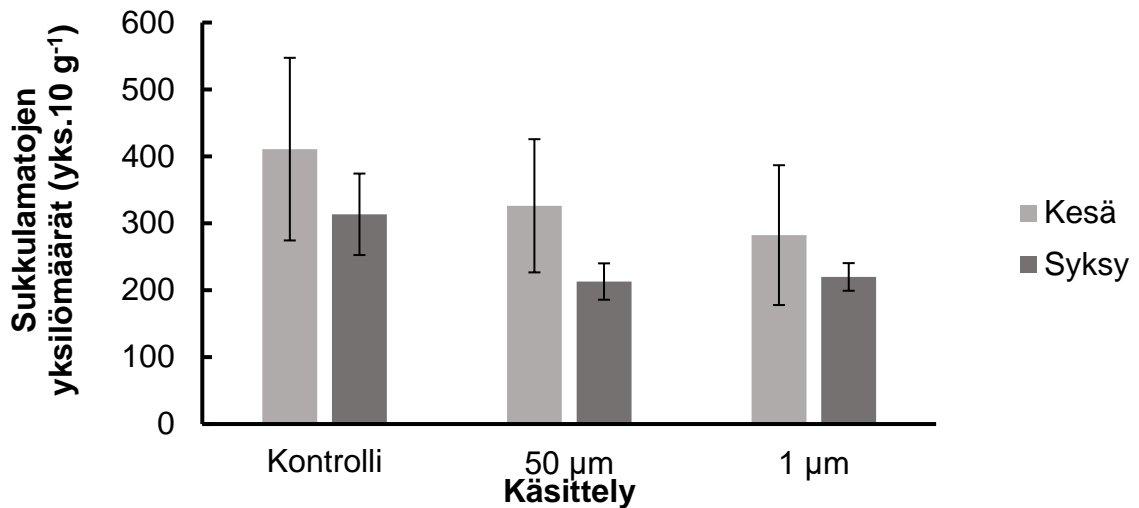
Änkyrimatojen biomassoissa ei ollut eroa käsittelyjen välillä (Kuva 2, Taulukko 2). Änkyrimatojen biomassa oli yksilömäärän tavoin suurempi syksyn ($\bar{x} = 0,54 \text{ g m}^{-2} \pm 0,18$ (S.E.)) näytteenotossa verrattuna kesän ($\bar{x} = 1,97 \text{ g m}^{-2} \pm 0,49$ (S.E.)) näytteenottoon (Kuva 2, Taulukko 2).



Kuva 2. Änkyrimatojen (*Enchytraeidae*) tuomassat kesän ja syksyn näytteenotoissa ($\bar{x} \pm S.E.$). Käsittelyt (n = 6): Kontrolli = ei verkkoa, 50 µm = 50 µm silmäkoon verkko, ja 1 µm = 1 µm silmäkoon verkko maassa koealan ympärillä.

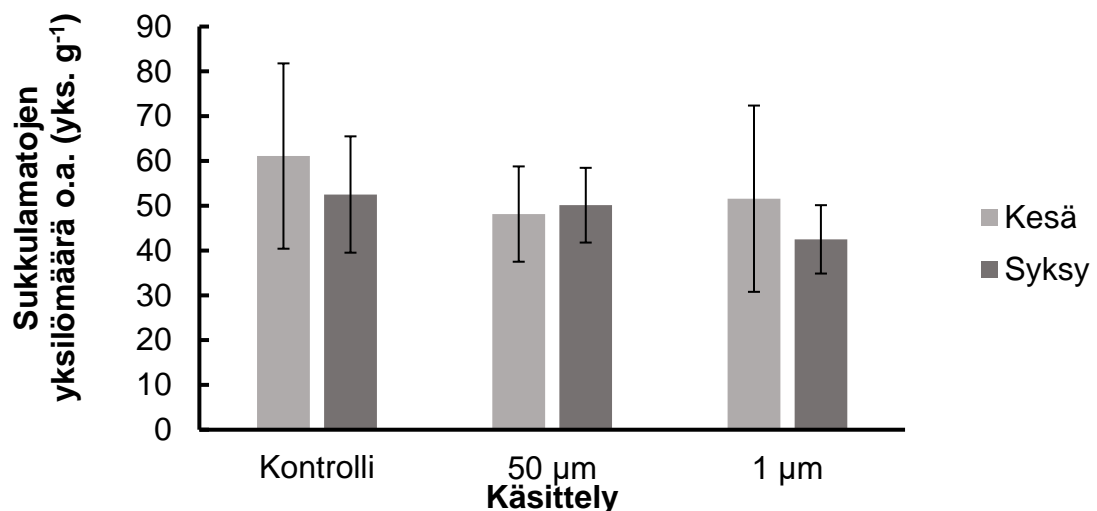
3.3. Sukkulamadot

Sukkulamatojen yksilömäärät eivät eronneet käsittelyjen välillä (Kuva 3, Taulukko 2). Eroa sukkulamatojen yksilömäärässä ei ollut myöskään ajan suhteen (Taulukko 2). Koealojen maaperän 10 g maanäytteessä sukkulamatoja oli keskimäärin 294 ± 75 (S.E.) yksilöä (Taulukko 3).



Kuva 3. Sukkulamatojen (*Nematoda*) yksilömäärät kesän ja syksyn näytteenotoissa ($\bar{x} \pm$ S.E.). Käsittelyt ($n = 6$): Kontrolli = ei verkkoa, 50 μm = 50 μm silmäkoon verkko, ja 1 μm = 1 μm silmäkoon verkko maassa koealan ympärillä.

Sukkulamatojen yksilömäärät maan orgaanisen aineen määrään suhteutettuna eivät myöskään eronneet käsittelyjen välillä eivätkä ajan suhteen (Kuva 4, Taulukko 2). Yhdessä grammassa orgaanista ainetta oli keskimäärin 51 ± 14 (S.E.) sukkulamatoa (kesällä 54 ± 17 (S.E.) ja syksyllä 48 ± 10 (S.E.)).



Kuva 4. Sukkulamatojen (*Nematoda*) yksilömäärät maaperän orgaaniseen aineeseen (o.a.) suhteutettuna kesän ja syksyn näytteenotoissa ($\bar{x} \pm$ S.E.). Käsittelyt ($n = 6$): Kontrolli = ei verkkoa, 50 μm = 50 μm silmäkoon verkko, ja 1 μm = 1 μm silmäkoon verkko maassa koealan ympärillä.

Taulukko 1. Toistomittausanalyysien tulokset (F (p)) maaperän ominaisuuksille. Käsittelyt (n = 6): kontrolli, 50 µm:n verkko ja 1 µm:n verkko. Mittausajankohtien lukumäärä on kaksi (2) (kesä ja syksy).

	Käsittely	Aika	Interaktio (käsittely x aika)
	F (p)	F (p)	F (p)
Maaperän pH	0,57 (0,575)	7,03(0,018)	0,17(0,849)
Maaperän kosteus (%)	0,85 (0,448)	1,02 (0,328)	0,74 (0,495)
Maaperän orgaaninen ainemäärä (%)	0,92 (0,420)	3,62 (0,076)	1,20 (0,328)

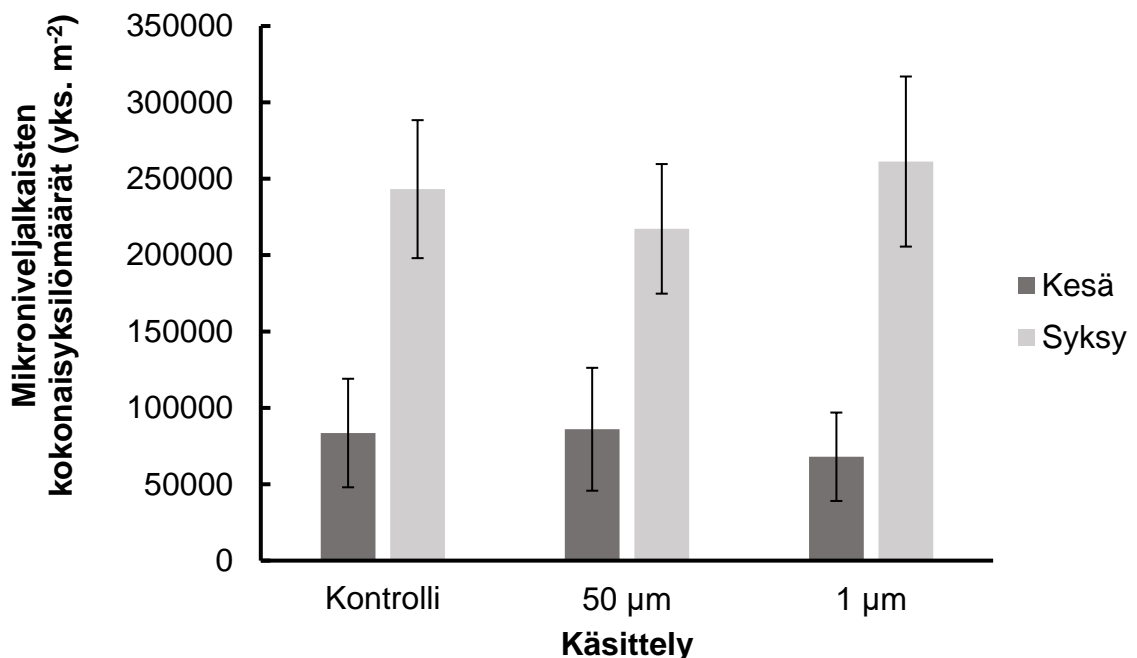
Taulukko 2. Toistomittausanalyysien (ANOVA) tulokset (F (p)) maaperäeläinten yksilömäärille ja biomassoille. Käsittelyt (n = 6): kontrolli, 50 µm:n verkko ja 1 µm:n verkko. Mittausajankohtien lukumäärä on kaksi (2) (kesä ja syksy).

	Käsittely	Aika	Interaktio (käsittely x aika)
	F (p)	F (p)	F (p)
Änkyrimatojen (<i>Enchytraeidae</i>) yksilömäärä	1,95 (0,401)	35,17 (<0,001)	3,22 (0,069)
Änkyrimatojen (<i>Enchytraeidae</i>) biomassa	1,25 (0,314)	35,4 (<0,001)	2,32 (0,133)
Sukkulamatojen (<i>Nematoda</i>) yksilömäärä	0,97 (0,401)	2,57 (0,130)	0,09 (0,919)
Sukkulamadot (<i>Nematoda</i>) orgaanista ainetta kohti	0,15 (0,861)	0,56 (0,466)	0,27 (0,770)
Mikroniveljalkaisten (<i>Arthropoda</i>) kokonaisyksilömäärä	0,09 (0,913)	39,19 (<0,001)	0,44 (0,655)
Punkkien (<i>Acari</i>) kokonaisyksilömäärä	0,03 (0,971)	19,6 (<0,001)	0,67 (0,698)
<i>Oribatida</i> -punkit	0,01 (0,993)	11,07 (<0,005)	0,27 (0,768)
<i>Mesostigmata</i> -punkit	0,49 (0,624)	45,74 (<0,001)	0,09 (0,912)
<i>Prostigmata</i> -punkit	0,94 (0,414)	21,6 (<0,001)	1,30 (0,301)
Nuoret punkit (juvenile)	0,17 (0,845)	13,7 (0,002)	0,71 (0,506)
Hyppyhäntäisten (<i>Collembola</i>) yksilömäärä	0,85 (0,449)	89,29 (<0,001)	0,46 (0,638)
Muiden mikro- ja makroniveljalkaisten sekä nilviäisten yksilömäärä	0,19 (0,827)	3,34 (0,088)	2,93 (0,084)
Kaikki mikro- ja makroniveljalkaiset sekä nilviäiset yhteensä	0,05 (0,950)	29,0 (<0,001)	0,43 (0,661)

3.4. Mikroniveljalkaiset

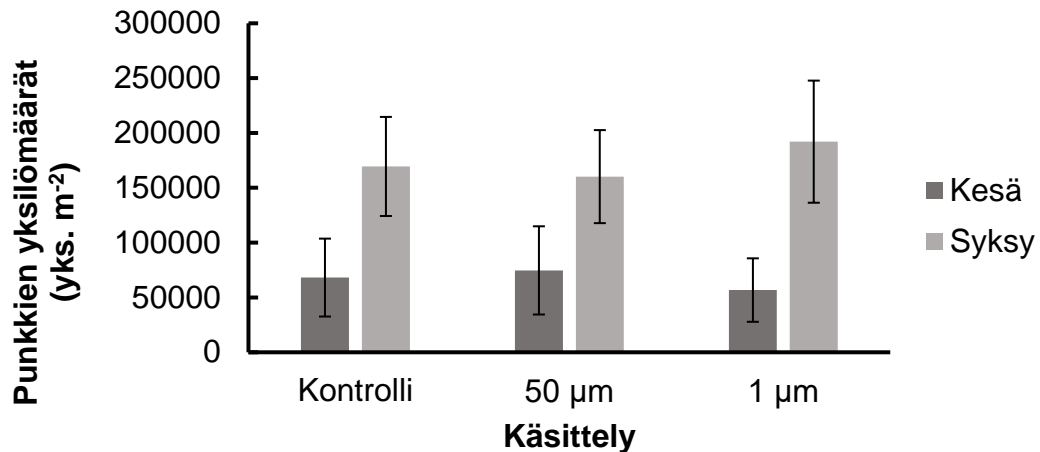
Mikroniveljalkaisten kokonaisyksilömäärissä ei ollut eroja käsittelyjen välillä (Kuva 5, Taulukko 2). Mikroniveljalkaisia oli runsaammin syksyllä kuin kesällä (Kuva 5, Taulukot 2 & 3).

Koealoilta ($n = 18$) otetuista maanäytteissä tavattiin molempina ajankohtina (kesä ja syksy) 18 niveljalkaisryhmän ja yhden nilviäisryhmän edustajia niin aikuisina, toukkina kuin muina nuoruusvaiheinakin. Punkkeja (*Acari*) tavattiin nuoruusvaiheina sekä aikuisina sammal- (*Oribatida*), peto- (*Mesostigmata*) ja *Prostigmata*-punkkeihin luokiteltuina. Hyppyhäntäiset (*Collembola*) olivat myös runsas mikroniveljalkaisryhmä. Yhdistetyssä muiden niveljalkaisten ryhmässä tavattiin niin aikuis- kuin toukkavaiheessakin kovakuoriaisia (*Coleoptera*), luteita (*Heteroptera*) ja kaskaita (*Auchenorrhyncha*). Toukkavaiheessa tavattiin sääskiä (*Nematocera*) ja kärpäsiä (*Brachycera*). Aikuisvaiheessa tavattiin esihyönteisiä (*Protura*), loispistiäisiä (*Parasitica*), hämähäkkejä (*Araneae*), lukkeja (*Opiliones*), kirvoja (*Aphididae*), ripsiäisiä (*Thysanoptera*) ja juoksujalkasia (*Chilopoda*). Lisäksi näytteissä tavattiin kotiloita (*Gastropoda*) (Liitteet 1 & 2).



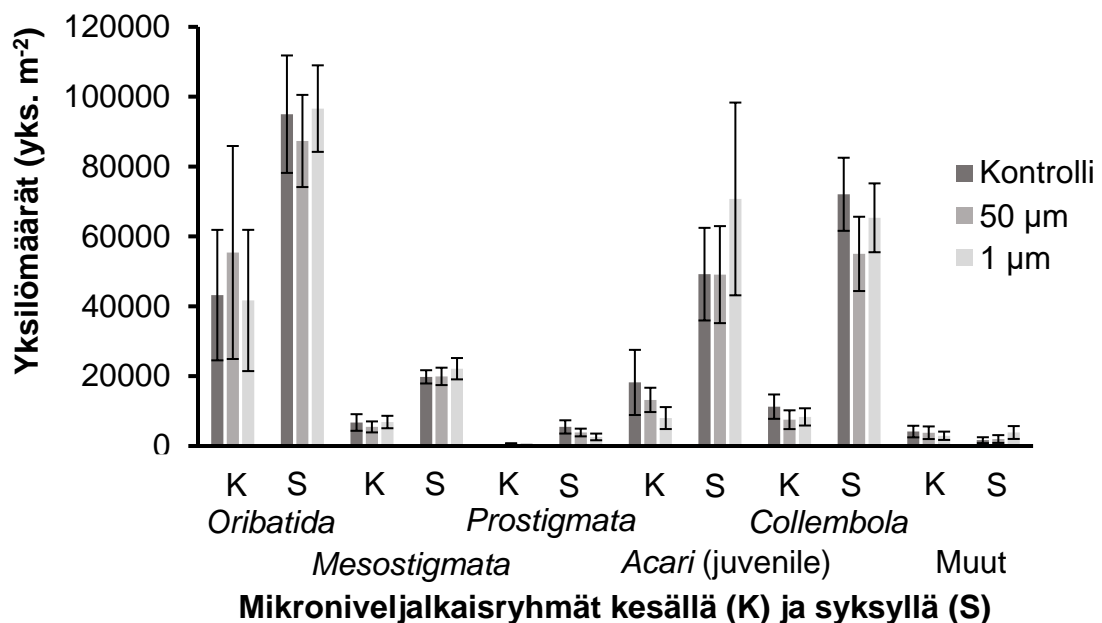
Kuva 5. Mikroniveljalkaisten kokonaisyksilömäärät kesän ja syksyn näytteenotoissa ($\bar{x} \pm S.E.$). Käsittelyt ($n = 6$): Kontrolli = ei verkkoa, 50 µm = 50 µm silmäkoon verkko, ja 1 µm = 1 µm silmäkoon verkko maassa koealan ympärillä.

Punkkien kokonaisyksilömäärissä ei ollut eroa käsittelyjen välillä (Kuva 6, Taulukko 2). Punkkeja oli syksyn näytteenotossa enemmän kuin kesän näytteenotossa (Kuva 6, Taulukko 3).



Kuva 6. Punkkien (*Acari*) yksilömäärät kesän ja syksyn näytteenotoissa ($\bar{x} \pm S.E.$). Käsittelyt (n = 6): Kontrolli = ei verkkoa, 50 µm = 50 µm silmäkoon verkko, ja 1 µm = 1 µm silmäkoon verkko maassa koealan ympärillä.

Erilaisten punkkien ja niiden nuoruusvaiheiden sekä muiden näytteissä olleiden mikro- ja makroniveljalkaisten sekä nilviäisten yksilömäärissä ei ollut eroa käsittelyjen välillä (Kuva 7). Sammalpunkkien yksilömäärissä ei ollut eroja käsittelyjen välillä (Taulukko 2). Sammalpunkkeja oli syksyllä enemmän kuin kesällä (Taulukot 2 & 3). Petopunkkeja oli myös syksyllä enemmän kuin kesällä (Taulukot 2 & 3). Käsittelyjen välillä ei niidenkään kohdalla ollut eroja (Taulukko 2) *Prostigmata*-punkit, nuoret punkit ja hyppyhäntäiset olivat syksyn näytteenotossa runsaampina kuin kesällä (Taulukot 2 & 3). Hyppyhäntäisten yksilömäärät eivät vaihdelleet käsittelyjen välillä (Taulukko 2). Muiden mikroniveljalkaisten yksilömäärät eivät eronneet ajankohdan suhteen (Taulukot 2 & 3). Hajonta oli suurta koealojen välillä.



Kuva 7. Mikroniveljalkaisryhmien yksilömäärät kesän (K) ja syksyn (S) näytteenotoissa ($\bar{x} \pm S.E.$). Käsittelyt (n = 6): Kontrolli = ei verkkoa, 50 µm = 50 µm silmäkoon verkko, ja 1 µm = 1 µm silmäkoon verkko maassa koealan ympärillä.

Taulukko 3. Maaperäeläinryhmien keskimääräiset yksilömäärät kaikilla koaloilla yhteensä kesän ja syksyn näytteenotoissa (\bar{x} \pm S.E.). Sukkulamatojen yksilömäärä 10 g maanäytteessä ja muiden ryhmien yksilömäärät neliömetrin (m²) alalla.

	Näytekokko	Yksilömäärä			
		Kesä		Syksy	
		\bar{x}	S.E.	\bar{x}	S.E.
Sukkulamadot (<i>Nematoda</i>)	10 g	340	\pm 110	250	\pm 40
Änkyrimadot (<i>Enchytraeidae</i>)	m ²	7 560	\pm 2 260	16 440	\pm 3 860
Mikroniveljalkaiset (<i>Arthropoda</i>)	m ²	79 180	\pm 34 900	240 560	\pm 47 760
Punkit (<i>Acari</i>)	m ²	66 510	\pm 30 470	173 910	\pm 36 180
<i>Oribatida</i> -punkit	m ²	46 760	\pm 23 130	92 980	\pm 14 130
<i>Mesostigmata</i> -punkit	m ²	6 360	\pm 1 910	20 620	\pm 2 480
<i>Prostigmata</i> -punkit	m ²	300	\pm 110	11 930	\pm 1 320
Punkit (juvenile)	m ²	13 130	\pm 5 310	56 330	\pm 18 250
Hyppyhäntäiset (<i>Collembola</i>)	m ²	9 040	\pm 2 880	64 130	\pm 10 320
Muut mikro- ja makroniveljalkaiset (<i>Arthropoda</i>) sekä nilviäiset (<i>Mollusca</i>)	m ²	3 620	\pm 1 550	2 510	\pm 1 270

4. TULOSTEN TARKASTELU

Puiden juurierityksen estäminen ei vaikuttanut maaperään eikä maaperäeläimiin. Koaloilla, joilta puiden juuret ja sienijuuri oli eristetty sekä aloilla, joille puiden juuret eivät päässeet, ei havaittu eroa kontrollialoihin verrattuna maaperäeläinten yksilömäärissä eikä maaperän ominaisuuksissa. Tutkimustulosten perusteella metsämaaperä vaikuttaa olevan varsin hyvin puskuroitunut systeemi, ja puiden maan pinnan alle tuottamat hiiliyhdisteet eivät vaikuta juurikaan maaperäeläinten runsauteen, vaan maaperässä riittää ravintoresursseja maaperäeläimille myös puiden hiiliyhdyntöjen katkeamisen jälkeen.

Erityisesti mikroniveljalkaisten ja änkyrimatojen yksilömäärät olivat syksyn mittauksissa suurempia kuin kesän mittauksissa. Tämä tukee myös aiempia havaintoja änkyrimatojen populaatioiden syksyisestä runsaudesta (O'Connor 1967) sekä punkkien (Wallwork 1967) ja hyppyhäntäisten (Hale 1967) vastaavasta populaatioiden kasvusta syksyisin. Kasvukaudella ravintoa on enemmän saatavilla ja sitä myöten myös lisääntyminen onnistuu kesäkaudella paremmin (Crossley & Høglund 1962, Coleman ym. 2004).

Aiemmissa kokeen tutkimuksissa on havaittu, että puiden maan pinnan alle syöttämien hiiliyhdisteiden estäminen vähensi selvästi maaperän CO₂-vuota erityisesti koaloilta, joilla aluskasvillisuus oli leikattu pois (Heinonsalo ym. 2017). Lisäksi tutkimuksissa havaittiin, että vaikka juurten ja sienirihmaston pääsy koaloille oli estetty, maahengitys palasi normaalin aluskasvillisuuden koaloilla kolmessa vuodessa ennalleen kontrollikäsitteilyjen tasolle. Tämän perusteella Heinonsalo ym. (2017) päättelivät, että aluskasvillisuus vaikuttaa merkittävästi metsämaan maahengitykseen. Tämän tutkimuksen näytteet otettiin koaloilta, joille oli jätetty metsän normaali aluskasvillisuus eli aloilta, joiden maahengitys oli aiemmissa kokeen tutkimuksissa palannut kontrollikäsitteilyjen tasolle. Tässä tutkimuksessa maahengitystä ei kuitenkaan mitattu, mutta maaperän eläimissä eikä maan ominaisuuksissa ollut eroja käsitteilyjen välillä, mikä tukee Heinonsalon ym. 2017 tuloksia.

Maan eristämisen lisäksi puiden maan alle syöttämien hiiliyhdisteiden vaikutusta sienijuuren ja muiden maaperän kuluttajien hengitykseen on tutkittu kaulaamalla puita rinnan korkeudelle ja tällä tavoin katkaisemalla puiden hiilisyöte ilman, että maaperään kajotaan (Högberg ym. 2001). Kaulaamisella tarkoitetaan puun kuoren poistamista ksyleemiin eli johtosolukon puuosaan asti, jolloin fotosynteesissä syntyneiden tuotteiden

kulkeutuminen puiden juuriin katkeaa. Högberg ym. (2001) havaitsivat maahengityksen olevan 54 % vähäisempi kaulattujen puiden aloilla verrattuna kaulaamattomien puiden koealoihin, kun käsittelystä oli kulunut 1–2 kuukautta. Viiden päivän kuluttua kaulaamisesta maahengitys oli laskenut 37 % kontrollialoihin verrattuna (Högberg ym. 2001). Hiilisyötteen vaikutus maahengityksessä on siis merkittävä. Tämä viittaa myös siihen, että maaperän ravintoresurssit vähenevät hiilisyötteen katkeamisen myötä.

Kokeen perustamisesta ja maaperän eristämistä oli näytteenottojen aikaan kulunut 3 vuotta, joten on mahdollista, että aluskasvillisuus on ehtinyt korvaamaan yleisemmin hiilivirtoja kasvillisuudesta maaperään. Samalla aluskasvillisuus on päässyt paremmin hyödyntämään puilta vapautunutta neste- ja ravinnevarantoja, joiden myötä aluskasvillisuus on saanut kilpailussa etua aiemmin vallinneeseen tilanteeseen nähden. Nämä puilta vapautuneet neste- ja ravinnevarannot olivat mahdollisesti lisänneet aluskasvillisuuden kasvua. Tästä ei kuitenkaan ole koealoilta mitattua aineistoa. Koealoille jääneet puiden juuret ja niiden jättämä kuollut orgaaninen aine (Hanson ym. 2000, Kuzyakov 2006) ovat myös voineet toimia hyvänä ravintoresurssina maaperän hajottajaeläimille, jolloin mitään suurempaa muutosta maaperäeläinten runsaudessa ei ole tapahtunut. Maaperän puskurointikyky on siis korkealla tasolla eivätkä suuretkaan muutokset hiilisyötteessä vaikuta maaperäeläinten runsauteen.

Edellistä tukee myös havainto siitä, että maaperän happamuus, kosteus ja orgaanisen aineen pitoisuudet eivät eronneet käsittelyjen välillä, toisin sanoen maaperän ominaisuudet olivat samanlaiset käsittelystä riippumatta. Maaperän happamuus on podsoli-maannokselle hyvin tyypillinen (FitzPatrick 1986). Maaperäeläinten elinympäristössä ei siis ollut näytteenottokesänä merkittävästi eroja.

Orgaanisen aineen määrä on yleisesti sukkulamatojen määrää selittävä tekijä. Sukkulamatoja oli orgaanisen aineen määrään suhteutettuna saman verran koealoilla käsittelystä riippumatta, joten orgaanisen aineen laadussa ei ollut eroja. Toisaalta sukkulamatoja ovat myös hyvin kestäviä maaperäeläimiä (Lavelle & Spain 2001), joten ne selviävät hyvin muuttuvissa ympäristöoloissa. Suurin osa maaperän sukkulamadoista on mikrobinsyöjiä, joten muutokset sukkulamatojen yksilömäärissä tapahtuvat nopeasti ravintoresurssin ehtyessä tai elpyessä. Sukkulamatojen runsaus seuraa ympäristönsä muutoksia nopeasti heti mikrobistossa tapahtuvien muutosten jälkeen. Tästä johtuen maaperäeläimistä sukkulamatoja palautuvat ensimmäisinä ympäristön häiriöistä, ennen kuin pidemmällä ravintoketjussa olevien maaperäeläinten runsauksissa tapahtuu muutoksia.

Sammalpunkkien yksilömäärät erosivat selvästi aiemmin havaituista (Huhta ym. 1986) tiheyksistä, joiden perusteella sammalpunkkeja voi olla neliometrillä 200 000–350 000 yksilöä. Tästä jäätiin tässä tutkimuksessa huomattavasti (kesällä 46 760 yks. m⁻², syksyllä 92 980 yks. m⁻²). Myös Prostigmata-punkkien yksilömäärät jäivät aiemmissa tutkimuksissa havaituista yksilömääristä runsaasti (Huhta ym. 1986: 30 000–80 000 yks. m⁻², tässä tutkimuksessa 2 120 yks. m⁻²). Yksilömäärät voivat tosin vaihdella eri vuodenaikoina suurestikin (Huhta ym. 1986) ja tämä näkyy myös tämän tutkimuksen tuloksissa selvästi.

Petopunkkien yksilömäärät ovat lähellä aiemmin havaittuja mäntymetsissä tavattuja yksilömääriä. Huhta ym. (1986) havaitsivat petopunkkeja 10 000–20 000 yksilöä neliometrillä. Tässä tutkimuksessa petopunkkien tiheys oli tuon määrän molemmiin puolin (kesällä 6 360 yks. m⁻², syksyllä 20 600 yks. m⁻²). Myös hyppyhäntäisten tiheydet (kesällä 9 040 yks. m⁻² ja syksyllä 64 130 yks. m⁻²) olivat lähellä aikaisemmissa tutkimuksissa havaittuja, erityisesti syksyn näytteenotossa, kun aikaisemmissa tutkimuksissa hyppyhäntäisten tiheys oli neliometrillä 40 000–80 000 yksilöä (Huhta ym. 1986). Petopunkkien ja hyppyhäntäisten elinympäristö ei siis eronnut juurikaan normaalista suomalaisesta koetta vastaavasta metsämaasta.

Hajonnat maaperäeläinten yksilömäärissä olivat koealojen välillä suuria, mikä vaikeuttaa yksiselitteisten johtopäätösten tekemistä. Maaperäeläimet eivät ole maaperässä tasaisesti levittäytyneenä, vaan laikuittain esimerkiksi ravintokohteen ympärillä tai puun juurten välittömässä läheisyydessä. Tämän vuoksi näillä toistojen määrillä sattuman vaikutus on suuri. Tutkimuksissa on havaittu, että esimerkiksi hyppyhäntäiset ja änkyrimadot esiintyvät laikuittain maaperässä (O'Connor 1967, Coleman & Crossley 1996). Sukkulamadoilla hiilen, assimiloitavan fosforin, kalsiumin ja ilman määrä sekä kosteus ja happamuus, kuten myös lähistöllä olevat juuret ja lierot voivat vaikuttaa niiden mikrolevinneisyyteen (Yeates 1981).

Tulevaisuuden mielenkiinto tulisi suunnata maaperäeläimistön tilan selvittämiseen heti häiriön jälkeisillä hetkillä sekä selvittää alueen maaperän muutoksia pitkällä aikavälillä häiriön jälkeen. Tämä vaatisi suurempia koealoja, jotta näytteiden ottaminen olisi pitkällä aikavälillä mahdollista, kun maaperäkaira vie aina osan maan pinnan orgaanisesta kerroksesta. Tutkimuskysymyksinä voisivat olla esimerkiksi, minkälaisia muutoksia häiriön jälkeen tapahtuu maaperäeläinpopulaatioissa tai -yhteisöissä ja kuinka nopeasti häiriöstä palaututaan. Tiedetään, että esimerkiksi änkyrimatojen populaatiot kärsivät enemmän tuhalla lannoittamisesta kuin avohakkuista (Nieminen & Haimi 2010) eli maaperän kemiallisten ominaisuuksien muutokset, kuten maan pH-tason nousu, ovat änkyrimadoille haitallisempia kuin esimerkiksi avohakkuut ja niiden myötä tehtävät maanmuokkaukset. Toisaalta olisi myös mielenkiintoista toistaa tutkimukseni koeasetelma siten, että näytteitä otettaisiin myös koealoilta, joilta on poistettu metsän normaali aluskasvillisuus. Tällöin nähtäisiin myös aluskasvillisuuden vaikutus maaperäeläimistöön häiriötilanteessa. Häiriöidensieto- ja palautumiskyvyn tutkiminen on ensiarvoisen tärkeää niin pienemmässä mittakaavassa, esimerkiksi kestävän metsänhoidon ja -tuottavuuden maksimoinnissa kuin maailmanlaajuisesti isommassa mittakaavassa, esimerkiksi ilmastonmuutoksen myötä tapahtuvien muutosten ja niihin varautumisen vuoksi.

KIITOKSET

Kiitos Jussi Heinonsalon tutkimukselle ja Hyytiälän tutkimusasemalle perustetulle tutkimusasetelmalle, joka mahdollisti tämän tutkimuksen tekemisen. Kiitän myös ohjaajaani Dosentti Jari Haimia tuesta ja eteenpäin potkimisesta työtä tehdessäni. Lisäksi haluan kiittää Mustapha Boucelhamia asiantuntevasta opastuksesta niin kentällä kuin laboratoriossakin.

KIRJALLISUUS

- Abrahamsen G. 1971. The influence of temperature and soil moisture on the population density of *Cognettia sphagnetorum* (Oligochaeta, Enchytraeidae) in cultures with homogenized raw humus. *Pedobiologia* 12: 26–82.
- Abrahamsen G. 1973. Studies on body-volume, body-surface area, density and live weight of Enchytraeidae (Oligochaeta). *Pedobiologia* 13: 6–15.
- Bardgett R.D. 2005. *The Biology of Soil*. Oxford University Press, Oxford.
- Bongers T. 1990. The maturity index: An ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia* 83: 14–19.
- Burges A. 1967. The Decomposition of Organic Matter in the Soil. Teoksessa: Burges A. & Raw F. (toim.). *Soil Biology*. Academic Press, London. 479–492.
- Chen L., Smith P. and Yang Y. 2015. How has soil carbon stock changed over recent decades? *Global Change Biology*, 21(9): 3197–3199.
- Coleman D.C. & Crossley D.A. Jr. 1996. *Fundamentals of soil ecology*. Academic Press, San Diego.
- Coleman D.C., Crossley D.A. Jr. & Hendrix P.F. 2004. *Fundamentals of soil ecology*. Elsevier Academic Press, Burlington.
- Connel J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302–1310.

- Crossley D.A. Jr. & Hoglund M.P. 1962. A Litter-bag method for the study of microarthropods inhabiting leaf litter. *Ecology* 43: 571–573.
- Engelmann M.D. 1961. The Role of Soil Arthropods in the Energetics of an Old Field Community. *Ecological Monographs* 31: 221–238.
- Ettema C.H. & Bongers T. 1993. Characterization of nematode colonization and succession in disturbed soil using the Maturity Index. *Biology and Fertility of Soils* 16: 79–85.
- Filser J. 2002. The role of Collembola in carbon and nitrogen cycling in soil. *Pedobiologia* 46: 234–245.
- Finlay R.D. 2008. Ecological aspects of mycorrhizal symbiosis: With special emphasis on the functional diversity of interactions involving the extraradical mycelium. *Journal of experimental botany* 59(5): 1115–1126.
- FitzPatrick E.A. 1986. *An Introduction to Soil Science*. Longman Scientific & Technical, Harlow.
- Freckman D.W. & Ettema C.H. 1993. Assessing nematode communities in agroecosystems of varying human intervention. *Agriculture, ecosystems and environment* 45: 239–261.
- Gerritsen J. & Patten B.C. 1985. System theory formulation of ecological disturbance. *Ecological Modelling* 29(1): 383–397.
- Gerson U., Smiley R.L. & Ochoa R. 2003. *Mites (Acari) for Pest Control*. Blackwell Science, Oxford.
- Grime J.P. 1979. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242: 344–347.
- Hanson P.J., Edwards N.T., Garten C.T. & Andrews J.A. 2000. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations. *Biogeochemistry* 48(1): 115–146.
- Heinonsalo J. & Lehto T. 2013. Sienijuuret. Teoksessa: Timonen S. & Valkonen J. (toim.) 2013. *Sientien biologia*. Gaudeamus Helsinki University Press. Tallinna. 190–202.
- Heinonsalo J., Kulmala L., Adamczyk B., Arppe L., Bäck J., Fontaine S., Haikarainen I., Haimi J., Halmeenmäki E., Helmisaari H.-S., Kieloaho A.-J., Korrensalo A., Leppälampi-Kujansuu J., Levula J., Loponen M., Mäki M., Oinonen M., Palonen V., Pihlatie M., Salo N., Santalahti M., Sietiö O.-M., Sonninen E., Steffen K., Sun H., Tuittila E.-S. & Pumpanen J. 2017. Puiden maan alle syöttämien hiiliyhdisteiden vaikutus maaperäprosesseihin. Teoksessa: Leppälampi-Kujansuu J. Pennanen T., Rankinen K., Salo T., Soinne H. & Hänninen P. (toim.) *Pro Terra – Maaperä kiertotalouden perustana*, Suomen maaperätieteiden seura, Helsinki. 18–19.
- Helmisaari H.-S., Lehto T. & Makkonen K. 2003. Hienoituudet ja mykorritsat. Teoksessa: Mälkönen E. (toim.) 2003. *Metsämaa ja sen hoito*. Kustannusosakeyhtiö Metsälehti, Hämeenlinna.
- Horn H.S. 1975. Forest succession. *Scientific American* 232: 90–98.
- Huhta V. 1984. Response of *Cognettia sphagnetorum* (Enchytraeidae) to manipulation of pH and nutrient status in coniferous forest soil. *Pedobiologia* 27: 245–260.
- Huhta V. 2003. Maaperäeläimet. Teoksessa: Mälkönen E. (toim.) 2003. *Metsämaa ja sen hoito*. Kustannusosakeyhtiö Metsälehti, Hämeenlinna.
- Huhta V. & Koskeniemi A. 1975. Numbers, biomass and community respiration of soil invertebrates in spruce forests at two latitudes in Finland. *Annales Zoologici Fennici* 12: 164–182.
- Huhta V., Hyvönen R., Kaasalainen P., Koskeniemi A., Muona J., Mäkelä I., Sulander M. & Vilkkamaa P. 1986. Soil fauna of Finnish coniferous forests. *Annales Zoologici Fennici* 23: 345–360.
- Hunter P. E. & Rosario R. M. T. 1988. Associations of Mesostigmata with other arthropods. *Annu. Rev. Entomol.* 33: 393–413.
- Högberg P., Nordgren A., Buchmann N., Taylor A.F.S., Ekblad A., Högberg M.N. ym. 2001 Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature* 411: 789–792.

- Karg W. 1982. Investigations of habitat requirements, geographical distributions and origin of predatory mite genera in the Cohort Gamasina for use as bioindicators. *Pedobiologia*, 24: 241–247.
- Kethley J. 1990. Acarina: Prostigmata (Actenidida). Teoksessa: Dindal D.L. (toim.) 1990. *Soil Biology Guide*. Wiley, New York. 667–756.
- Kirschbaum M.U.F. 2000. Will changes in soil organic carbon act as a positive or negative feedback on global warming? *Biogeochemistry* 48: 21–51.
- Krebs C.J. 2009. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Benjamin Cummings, San Francisco.
- Kuzyakov Y. 2000. Priming effects: Interactions between living and dead organic matter. *Soil Biology and Biochemistry* 42: 1363–1371.
- Kuzyakov Y. 2006. Sources of CO₂ efflux from soil and review of partitioning methods. *Soil biology & amp*. 38: 425–448.
- Laakso J. & Setälä H. 1999. Sensitivity of primary production to changes in the architecture of belowground food webs. *Oikos* 87: 57–64.
- Lavelle P. & Spain A. V. 2001. *Soil ecology*. Kluwer Academic, Dordrecht.
- Lavelle P., Lattaud C., Trigo D. & Barois I. 1995. Mutualism and biodiversity in soils. *Plant and Soil* 170: 23–33.
- Lee K. E. 1985. *Earthworms: Their ecology and relationships with soils and land use*. Academic Press, Sydney.
- Lindroos P. 2003. Maaperä. Teoksessa: Mälkönen E. (toim.) 2003. *Metsämaa ja sen hoito*. Kustannusosakeyhtiö Metsälehti, Hämeenlinna.
- Luxton M. 1981. Studies on the prostigmatic mites of a Danish beech wood soil. *Pedobiologia* 22: 277–303.
- Macfadyen A. 1961. Improved Funnel-Type Extractors for Soil Arthropods. *Journal of Animal Ecology* 30(1): 171–184.
- Martikainen P. 2003. Metsämaan mikrobisto. Teoksessa: Mälkönen E. (toim.) 2003. *Metsämaa ja sen hoito*. Kustannusosakeyhtiö Metsälehti, Hämeenlinna.
- Moore J.C., Ingham E.R. & Coleman D.C. 1978. Inter- and intraspecific feeding selectivity of *Folsomia candida* (Willem) (Collembola, Isotomidae) on fungi. *Biol. Fertil. Soils* 5: 6–12.
- Myllys L., Stenroos S. & Huhtinen S. 2013. Sienten luokittelu ja evoluutio. Teoksessa: Timonen S. & Valkonen J. (toim.) 2013. *Sienten biologia*. Gaudeamus Helsinki University Press, Tallinna. 11–46.
- Mälkönen E. & Tamminen P. 2003. Maannostuminen ja maannosten kuvaus. Teoksessa: Mälkönen E. (toim.) 2003. *Metsämaa ja sen hoito*. Kustannusosakeyhtiö Metsälehti, Hämeenlinna.
- Nieminen J.K., Haimi J. 2010. Body size and population dynamics of enchytraeids with different disturbance histories and nutrient dynamics. *Basic and Applied Ecology* 11(7): 638–644.
- O'Connor F. B. 1957. An ecological study of the enchytraeid worm population of a coniferous forest soil. *Oikos* 8: 161–199.
- O'Connor F. B. 1967. The Enchytraeidae. Teoksessa: Burges A. & Raw F. (toim.). *Soil Biology*. Academic Press, London. 213–257.
- Overgaard Nielsen C., 1967. Nematoda. Teoksessa: Burges A. & Raw F. (toim.). *Soil Biology*. Academic Press, London. 197–211.
- Parkinson D. 1967. Soil Micro-Organisms and Plant Roots. Teoksessa: Burges A. & Raw F. (toim.). *Soil Biology*. Academic Press, London. 449–478.
- Petersen H.A. & Luxton M. 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos* 39: 287–388.
- Raudaskoski M. & Salo V. 2013. Sienten lisääntyminen. Teoksessa: Timonen S. & Valkonen J. (toim.) 2013. *Sienten biologia*. Gaudeamus Helsinki University Press, Tallinna. 155–158.

- Reeves R.M. 1967. Seasonal distribution of some forest soil oribatei. Teoksessa: Evans G.O. (toim.) *Proceedings Second International Congress of Acarology Akadémiai Kiadó, Budapest*, 23–30.
- Ruehr N. K. & Buchmann N. 2010. Soil respiration fluxes in a temperate mixed forest: Seasonality and temperature sensitivities differ among microbial and root-rhizosphere respiration. *Tree physiology* 30(2): 165–176.
- Salo V. 2013. Elinkierrot. Teoksessa: Timonen S. & Valkonen J. (toim.) 2013. *Sienten biologia*. Gaudeamus Helsinki University Press, Tallinna. 158–171.
- Seastedt T.R. 1984. The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. *Ann. Rev. Entomol.* 29: 25–46.
- Setälä H., Tynyismaa M., Martikainen E., Huhta V. 1991. Mineralization of C, N and P in relation to decomposer community structure in coniferous forest soil. *Pedobiologia*, 35: 285–296.
- Siepel H. & de Ruyter-Dijkman E.M. 1993. Feeding guilds of oribatid mites based on their carbohydrase activities. *Soil Biol. Biochem.* 25: 1491–1497.
- Siira-Pietikäinen A., Haimi J., & Frintze H. 2003. Organisms, decomposition, and growth of pine seedlings in boreal forest soil affected by sod cutting and trenching. *Biol Fertil Soils* 37: 163–174.
- Smith S.E. & Read D. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press. Lontoo.
- Smolander A. 2003. Metsämaan orgaaninen aine. Teoksessa: Mälkönen E. (toim.) 2003. *Metsämaa ja sen hoito*. Kustannusosakeyhtiö Metsälehti, Hämeenlinna.
- Sohlenius B. 1979. A carbon budget for nematodes, rotifers and tardigrades in a Swedish coniferous forest soil. *Holarctic Ecology* 2: 30–40.
- Swift M.J., Heal O.W., & Anderson J.M. 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems*. University of California Press, Berkeley, California.
- Timonen S. 2013. Sienten rakenteet. Teoksessa: Timonen S. & Valkonen J. (toim.) 2013. *Sienten biologia*. Gaudeamus Helsinki University Press, Tallinna. 59–74.
- Timonen S. & Valkonen J. (toim.) 2013. *Sienten biologia*. Gaudeamus Helsinki University Press, Tallinna.
- Tirri R., Lehtonen J., Lemmetyinen R., Pihakaski S., Portin P. 2001. *Biologian sanakirja*. Kustannusosakeyhtiö Otava, Keuruu.
- Tomotsune M., Yoshitake S., Watanabe S. & Koizumi H. 2013. Separation of root and heterotrophic respiration within soil respiration by trenching, root biomass regression, and root excising methods in a cool-temperate deciduous forest in Japan. *Ecological Research* 28(2): 259–269.
- Townsend C.R., Begon M. & Harper J.L. *Essentials of Ecology*. Blackwell Publishing, Malden.
- van der Heijden M.G.A., Klironomos J.N., Ursic M., Moutoglis P., Streitwolf-Engel R., Boller T. Wiemken A. & Sanders I.R. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396: 69–72.
- Vogelsang K.M., Reynolds H.L. & Bever J.D. 2006. Mycorrhizal fungal identity and richness determine the diversity and productivity of a tallgrass prairie system. *New Phytologist* 172: 554–562.
- Wallwork J.A. 1967. Acari. Teoksessa: Burges A. & Raw F. (toim.). *Soil Biology*. Academic Press, London. 363–395.
- Wallwork J.A. 1970. *Ecology of soil animals*. McGraw-Hill, London.
- Wang X., Zhu B., Wang Y. & Zheng X. 2008. Field measures of the contribution of root respiration to soil respiration in an alder and cypress mixed plantation by two methods: Trenching method and root biomass regression method. *European Journal of Forest Research*, 127(4): 285–291.
- Warcup J.H., 1967. Fungi in soil. Teoksessa: Burges A. & Raw F. (toim.). *Soil Biology*. Academic Press, London. 51–110.
- Yeates G.W. 1981. Soil nematode populations depressed in the presence of earthworms. *Pedobiologia* 22: 191–195.

Zachariae G. 1964. Welche Bedeutung haben Enchyträus in Waldboden? Teoksessa: Jongerius, A. *Soil Micromorphology*. Elsevier, Amsterdam. 57–68.

Näyteala	37	39	47	48	53	54	7	8	19	20	31	32	1	2	13	14	25	26	
Käsittely	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	
Sukkulamadot (<i>Nematoda</i>) yksilömäärät (2 toistoa)																			
Näyttemassa 1 (g)	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	
<i>Nematoda 1</i>	171	106	83	290	183	169	57	45	209	290	165	108	25	97	62	19	550	104	
<i>Rotatoria 1</i>	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	2	0	
<i>Tardigrada 1</i>	10	23	3	9	49	12	10	0	1	18	1	12	0	3	7	1	13	17	
<i>Larvae 1</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	
Näyttemassa 2 (g)	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	
<i>Nematoda 2</i>	180	120	108	775	113	167	205	41	113	149	465	110	231	142	102	86	110	166	
<i>Rotatoria 2</i>	11	0	0	4	0	2	0	0	0	0	6	2	3	0	4	0	0	0	
<i>Tardigrada 2</i>	7	22	1	31	8	8	10	0	0	4	7	11	3	2	4	4	3	8	
<i>Larvae 2</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Änkyrimatojen (<i>Enchytraeidae</i>) yksilömäärät pituusluokiteltuina (2 toistoa)																			
0 – 2 mm	9	1	5	2	13	5	10	1	3	24	6	9	5	1	1	1	15	6	
2 – 4 mm	5	6	8	0	16	3	7	4	10	13	24	6	2	6	3	7	19	0	
4 – 6 mm	1	2	4	1	2	0	5	1	15	6	3	1	5	4	0	5	2	11	
6 – 8 mm	1	1	5	0	1	0	1	2	4	6	0	0	0	3	0	2	0	6	
8 – 10 mm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	
10 – 12 mm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Yhteensä 1	16	10	22	3	32	8	23	8	32	49	33	16	12	14	4	15	36	26	
0 – 2 mm	8	3	2	2	12	6	0	0	5	3	7	2	0	1	7	2	6	11	
2 – 4 mm	21	4	5	0	7	2	10	4	7	21	16	2	1	16	0	0	4	4	
4 – 6 mm	10	1	11	0	1	3	9	1	5	5	11	0	3	15	0	3	0	3	
6 – 8 mm	12	0	2	0	0	0	1	0	3	1	2	0	0	10	0	0	0	0	
8 – 10 mm	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	
10 – 12 mm	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Yhteensä 2	53	8	21	2	20	12	22	7	20	30	37	4	4	45	7	5	11	19	

LIITE 2

Liite 2. Syksyn näytteenoton (4.10.2016) aineistoa. Käsittelyt (n = 6): 0 = kontrolli – ei verkkoa, 1 = 50 µm:n verkko, ja 2 = 1 µm:n verkko ympäröimässä koealaa.

Näyteala	37	39	47	48	53	54	7	8	19	20	31	32	1	2	13	14	25	26	
Käsittely	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	
Maaperän ominaisuudet																			
pH 3	4,36	4,28	4,59	4,53	4,41	4,17	4,38	4,51	4,42	4,36	4,60	4,75	4,47	4,61	4,37	4,57	4,54	4,39	
pH 4	4,52	4,31	4,74	4,53	4,24	4,14	4,22	4,42	4,36	4,40	4,75	4,62	4,33	4,61	4,31	4,54	4,49	4,54	
pH keskiarvo	4,44	4,30	4,67	4,53	4,33	4,16	4,30	4,47	4,39	4,38	4,68	4,69	4,40	4,61	4,34	4,56	4,52	4,47	
Maaperän tuoremassa (g)	21,0	21,0	21,0	21,0	20,9	20,9	20,9	21,0	20,9	21,0	21,0	20,9	21,1	21,1	21,0	21,0	21,0	21,0	
Maaperän kuivamassa (g)	5,4	6,7	10,9	10,9	8,5	7,8	7,7	6,6	6,8	8,7	9,2	11,5	5,3	7,3	6,4	6,9	9,8	10,2	
Maaperän kosteus (%)	74,3	68,3	48,1	48,1	59,4	62,6	63,0	68,4	67,6	58,4	56,3	45,1	75,1	65,5	69,6	67,1	53,4	51,3	
Maaperän massa ennen polttoa (g)	3,19	4,22	6,34	6,34	4,79	4,85	5,03	3,98	4,89	6,37	6,36	7,74	2,90	5,61	3,57	4,10	8,05	7,66	
Maaperän massa polton jälkeen (g)	0,36	1,33	1,28	3,84	1,93	2,01	2,25	1,28	1,77	4,01	4,07	5,79	0,32	2,42	0,56	1,71	5,06	5,25	
Orgaaninen ainemäärä (%)	88,8	68,4	79,8	39,5	59,8	58,5	55,3	67,9	63,8	37,0	35,9	25,1	89,1	56,8	84,4	58,2	37,1	31,4	
Mikroniveljalkaiset (yksilömäärä)																			
<i>Oribatida</i>	223	255	206	431	170	140	267	186	151	181	261	164	144	197	313	338	193	264	
<i>Mesostigmata</i>	36	54	48	37	56	66	59	50	30	52	72	36	37	86	47	69	52	41	
<i>Prostigmata</i>	2	9	18	17	3	33	15	1	19	8	4	11	6	2	15	4	0	12	
<i>Acari (juvenile)</i>	44	182	30	209	78	195	141	15	166	142	240	2	91	106	511	187	105	61	
<i>Collembola</i>	112	177	119	208	214	151	186	37	160	92	216	134	109	286	76	224	222	163	
<i>Nematocera (larvae)</i>	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	6	0	0	4	1	
<i>Coleoptera (larvae)</i>	1	1	0	2	1	1	3	1	1	1	0	3	1	0	0	1	0	4	
<i>Protura</i>	0	2	6	3	1	0	5	0	6	3	0	0	3	4	12	10	1	3	
<i>Brachycera (larvae)</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Parasitica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Auchenorrhyncha</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Coleoptera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
<i>Araneae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
<i>Opiliones</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	
<i>Gastropoda</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Phthiraptera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Heteroptera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Heteroptera (larvae)</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Aphididae</i>	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Thysanoptera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
<i>Chilopoda</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
<i>Auchenorrhyncha (larvae)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	

Näyteala	37	39	47	48	53	54	7	8	19	20	31	32	1	2	13	14	25	26	
Käsittely	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	
Sukkulamadot (<i>Nematoda</i>) yksilömäärät (2 toistoa)																			
Näytemassa 3 (g)	5,15	5,39	5,15	5,27	5,44	5,14	5,20	5,50	5,32	5,35	5,26	5,48	5,27	5,21	5,29	5,46	5,46	5,15	
<i>Nematoda</i> 3	337	160	115	224	211	216	123	120	111	105	117	74	122	79	110	182	150	109	
<i>Rotatora</i> 3	3	1	2	2	9	0	2	0	4	0	1	1	1	0	0	1	4	0	
<i>Tardigrada</i> 3	39	26	25	56	50	33	36	19	33	6	2	13	14	0	9	18	15	10	
<i>Larvae</i> 3	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
<i>Acari</i> 3	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Näytemassa 4 (g)	5,01	5,01	5,02	5,00	5,02	5,01	5,04	5,03	5,01	5,04	5,00	5,03	5,01	5,02	5,02	5,00	5,01	5,00	
<i>Nematoda</i> 4	185	71	16	220	88	98	145	87	58	194	10	87	112	112	87	110	123	71	
<i>Rotatora</i> 4	4	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	2	2	2	0	
<i>Tardigrada</i> 4	21	19	61	25	57	20	36	9	9	17	3	9	6	11	19	25	40	19	
<i>Larvae</i> 4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Acari</i> 4	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Änkyrimatojen (<i>Enchytraeidae</i>) yksilömäärät pituusluokiteltuina (2 toistoa)																			
0 – 2 mm	4	23	16	6	10	11	1	7	1	9	5	1	0	1	0	5	2	3	
2 – 4 mm	14	13	21	2	16	22	4	9	4	8	10	10	1	6	8	7	8	5	
4 – 6 mm	30	5	32	0	9	23	9	14	10	7	15	9	0	8	6	8	4	6	
6 – 8 mm	21	0	23	0	4	13	6	12	8	3	20	7	1	15	4	7	1	6	
8 – 10 mm	0	0	3	0	0	6	5	6	8	0	2	0	0	3	1	0	0	2	
10 – 12 mm	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Yhteensä 3	69	41	95	8	39	75	27	48	31	27	52	27	2	33	19	27	15	22	
0 – 2 mm	0	8	2	0	4	1	0	5	8	5	5	7	0	1	8	2	1	4	
2 – 4 mm	6	9	16	1	19	11	8	13	10	25	11	17	2	12	14	9	14	3	
4 – 6 mm	25	18	7	2	33	12	34	12	22	57	16	14	2	18	20	10	3	10	
6 – 8 mm	36	7	5	3	5	4	9	8	4	47	12	5	2	7	23	2	1	6	
8 – 10 mm	5	0	2	0	0	2	0	0	0	10	1	1	0	1	8	0	0	1	
10 – 12 mm	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	
Yhteensä 4	72	42	32	6	61	31	51	38	44	146	45	44	6	39	73	23	19	24	