

Pro gradu -tutkielma

**Sienten lajirunsaus ja -koostumus
pääte- ja harvennushakkuiden teko- ja luonnon-
pötkelöillä**

Salla Pitkänen



Jyväskylän yliopisto

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

13.5.2024

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta
Bio- ja ympäristötieteiden laitos
Ekologian ja evoluutiobiologian maisteriohjelma

Pitkänen, Salla Sienten lajirunsaus ja -koostumus pääte-
ja harvennushakkuiden teko- ja luonnonpötkelöillä
Pro gradu tutkielma: 48 s., 2 liitettä (8 s.)
Työn ohjaajat: FT Jenna Purhonen, FT Heidi Björklund ja MMT
Atte Komonen
Tarkastajat: FT Merja Elo ja FT Jyrki Torniainen
Toukokuu 2024

Hakusanat: lahoppuu, metsätalous, monimuotoisuus

Elinympäristöjen tuhoutuminen ja pirstoutuminen uhkaavat lukuisia lajeja. Boreaalisten metsien lajistoa uhkaa etenkin metsien ominaispiirteiden, kuten lahoppuujatkumon, katoaminen metsätalouden seurauksena. Talousmetsien lahoppuujatkumoa voidaan parantaa lisäämällä lahoppuun määrää mekaanisesti tekemällä esimerkiksi tekopötkelöitä. Tässä pro gradu -tutkielmassa tutkin, eroaako tekopötkelöiden lahottajasienilajisto luonnonpötkelöiden sienilajistosta ja millaiset pötkelöiden ja ympäristön ominaisuudet vaikuttavat lahottajasienilajistoon metsänkäsittelyn eri vaiheissa. Tutkimuksessani oli 146 teko- ja luonnonpötkelöä. Tutkimuspötkelöt sijaittivat tuoreilla ja vanhoilla hakkuilla sekä varttuneilla harvennuksilla. Kartoitin tutkimuspötkelöistä silmin havaittavat sienten itiöemät ja keräsin purunäytteen sienilajiston DNA-määrittystä varten. Tutkimuspötkelöistä ja kuvioilta määritin myös muita pötkelöiden ja ympäristön muuttujia, kuten lahoasteen, halkaisijan ja kuvion lahoppuun määrän. Tutkin pötkelöiden ominaisuuksien ja ympäristömuuttujien vaikutuksia pötkelöiden sienten lajimäärään yleistetyillä lineaarisilla sekamalleilla erikseen sekä itiöemä- että DNA-aineistoille. Tutkin myös sienten yhteisökoostumukseen vaikuttavia tekijöitä yhteisöanalyysillä. Tulokseni osoittavat, että tekopötkelöt tukevat lahoppuujatkumoa, sillä tekopötkelöiden sienilajisto ei eronnut luonnonpötkelöiden lajistosta. Kaikilla tutkimuspötkelöillä esiintyi lähinnä yleisiä lajeja, jotka kuvaavat talousmetsissä tavattavaa lajistoa. Tärkeä yleinen huomio tuloksissa oli se, että pötkelöiden tai ympäristön ominaisuudet eivät vaikuta yksiselitteisesti sienten lajimäärään ja yhteisökoostumukseen pötkelöillä. Sienilajeilla on omat vaatimuksensa, joten tekopötkelöitä kannattaa tehdä eri puolille hakkuukuvioita erilaisiin olosuhteisiin. Pötkelön puulaji vaikutti etenkin yhteisökoostumukseen, joten tekopötkelöitä kannattaa tehdä sekä havu- että lehtipuusta. Tekopötkelöt ovat monille sienille sopiva elinympäristö, joten tekopötkelöitä tekemällä voidaan tukea alueen lahoppuujatkumoa lisäämällä alueen pystylahoppuun määrää.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Mathematics and Science
Department of Biological and Environmental Science
Master's Degree Programme in Ecology and Evolutionary Biology

Pitkänen, Salla Species richness and composition of wood decaying fungi on artificial and natural high stumps of clear cuts and advanced thinning forests
MSci Thesis 48 p., 2 appendices (8 pp.)
Supervisors: PhD Jenna Purhonen, PhD Heidi Björklund and DSc Atte Komonen
Tarkastajat: PhD Merja Elo ja PhD Jyrki Torniainen
May 2024

Keywords: biodiversity, dead wood, forestry

The fragmentation and destruction of habitats threaten many species. In boreal forests, forestry is the main cause for the loss of forests' natural characteristics such as dead wood. Dead wood continuity can be improved in managed forests by adding dead wood mechanically. One possibility is to add artificial high stumps. In this master's thesis, my aim was to study whether fungi species richness and community composition differ between artificial high stumps and natural high stumps. I also studied how different environmental factors or characters of the high stumps affect the species richness and composition of the wood decaying fungi in different logging stages. I studied 146 high stumps, artificial and natural, which were located in three different forest stand classes: fresh or old clear-cut areas and advanced thinning forests. I did an inventory of the fungi species by identifying all the visible fungi fruit bodies. Additionally, I collected sawdust samples from which the fungi species were analyzed with DNA methods. I also measured several other factors such as the stage of decay and diameter of the high stumps as well as the amount of dead wood in the logging area. I studied the effect of environmental factors and characters of the high stumps on the number of wood decaying fungi by using linear mixed models separately for the fruit body and DNA data. I also used community analyses to study how the species composition is affected. My results show that high stumps do support the dead wood continuity as there was no difference between artificial and natural high stumps. All the fungi in this study were common species typical in managed forests. One of the most important results was that characters of the high stumps and environmental factors do not unambiguously affect the species number and composition. Fungi species have their own requirements and thus artificial high stumps should be made in the different parts of the logging area in different conditions. The tree species affected especially the species composition, so artificial high stumps should be made out of both coniferous and broad-leaved trees. Artificial high stumps are a suitable habitat for many species. Based on these results, it is possible to improve local dead wood continuity by making artificial high stumps.

SISÄLLYSLUETTELO

1	JOHDANTO	1
1.1	Ekologinen jatkumo ja lahopuu.....	1
1.2	Metsätalouden vaikutukset.....	2
1.3	Lahopuu metsissä.....	3
1.4	Saproksyylliset organismit.....	3
1.5	Lahottajasienet.....	5
1.6	Tekopökkelöt.....	6
1.7	Tutkimuskysymykset ja hypoteesit.....	7
2	AINEISTO JA MENETELMÄT	8
2.1	Tutkimusalue ja -pökkelöt.....	9
2.2	Pökkelöiden ominaisuudet.....	10
2.3	Itiömäaineiston keräys.....	10
2.4	DNA-aineiston keräys.....	10
2.5	Puustomittaukset ja kuvion ominaisuudet.....	11
2.6	Tilastolliset analyysit.....	12
3	TULOKSET	15
3.1	Lajimäärän suhde pökkelön ominaisuuksiin ja ympäristömuuttujiin.....	15
3.2	Yhteisökoostumuksen suhde pökkelön ominaisuuksiin ja ympäristömuuttujiin.....	17
4	TULOSTEN TARKASTELU	20
4.1	Keskeisimmät tulokset.....	20
4.2	Tekopökkelöiden ja luonnonpökkelöiden erot.....	21
4.3	Pökkelöiden ominaisuuksien ja ympäristömuuttujien vaikutus.....	22
4.3.1	Käsittely.....	22
4.3.2	Puulaji.....	23
4.3.3	Lahoaste.....	23
4.3.4	Halkaisija.....	24
4.3.5	Kaarnan peittävyys.....	26
4.3.6	Ympäröivän puuston tilavuus ja pökkelön etäisyys reunasta.....	26
4.3.7	Ilmankosteus.....	27
4.3.8	Lahopuun määrä ja kantojen määrä kuvioilla.....	28
4.4	Itiömäaineiston ja DNA-aineiston erot.....	29
4.5	Tulosten merkitys metsien luonnonhoidolle.....	30
5	PÄÄTELMÄT	32
	KIITOKSET	33
	KIRJALLISUUSLUETTELO	34

**LIITE 1. SIENTEN LAJIMÄÄRÄÄN VAIKUTTAVAT
MUUTTUJAT "DREDGE"-MALLEISSA ITIÖEMÄ- JA DNA-AINEISTOJEN
OSA-AINEISTOILLE..... 41**

**LIITE 2. SIENTEN LAJIMÄÄRÄÄN VAIKUTTAVAT MUUTTUJAT
GLOBAALEISSA MALLEISSA..... 43**

1 JOHDANTO

1.1 Ekologinen jatkumo ja lahopuu

Elinympäristöjen tuhoutuminen ja pirstoutuminen uhkaavat lukuisia lajeja (CBD 2010). Sopivien elinympäristöjen kadotessa monimuotoisuus vähenee maailmanlaajuisesti ja sillä on kauaskantoisia heikentäviä vaikutuksia ekosysteemien toimintaan ja ekosysteemipalveluiden ylläpitoon (Hooper ym. 2005).

Boreaalisten metsien lajistoa uhkaa etenkin metsien ominaispiirteiden katoaminen voimakkaan ihmisvaikutuksen, kuten metsätalouden seurauksena (Hyvärinen ym. 2019). Boreaalisisissa metsissä vaihteleva puulajisto on vaihtunut lähinnä yhdestä puulajista koostuviin metsäkuvioihin, jotka koostuvat samanikäisistä puista ja joissa lahopuun määrä on vähentynyt murto-osaan luontaisesta (Siitonen 2001). Boreaalisten metsien ominaispiirteet ovat säilyneet enää lähinnä luonnonsuojelualueilla, ja siksi näiden ominaisuuksien jatkumo on monilla alueilla katkennut (Gundersen & Rolstad 1998).

Ekologisessa jatkumossa kiinnostuksen kohteena oleva ominaisuus voi olla lähes mikä tahansa ekosysteemille olennainen asia, kuten esimerkiksi metsän pohjakerroksen laatu, suurten puiden määrä tai lahopuun määrä ja laatu (Sverdrup-Thygeson & Lindenmayer 2003). Etenkin vanhojen metsien lajit voivat olla riippuvaisia todella pitkästä ekologisesta jatkumosta, sillä niiden tarvitsemia ominaisuuksia tai olosuhteita saattaa ilmetä vasta jatkumon kestäessä useita satoja vuosia (Sverdrup-Thygeson & Lindenmayer 2003). Ekologista jatkumoa voivat häiritä niin luonnolliset häiriöt kuin ihmistoimintakin (Bredesen ym. 1997).

Boreaalisisissa metsissä lahopuun jatkumo on yksi metsän tärkeimmistä ominaisuuksista monille metsälajeille (Siitonen & Saaristo 2000, Hekkala ym. 2016). Lahopuujatkumo syntyy, kun alueella kasvaa eri-ikäisiä puita, jotka kuolevat ja korvautuvat uusilla (Siitonen 2001). Hyvä lahopuujatkumo tarkoittaa, että alueella esiintyy jatkuvasti monipuolisesti lahoamisen eri vaiheissa olevaa lahopuuta (Siitonen 2001, Similä & Junninen 2012). Tämä mahdollistaa lahopuulla esiintyvien lajien levittäytymisen uusille lahopuille sitä mukaa kuin vanhoja lahopuita poistuu niiden käytöstä (Herben ym. 1991). Lahopuun vähyys ympäristössä usein rajoittaa siitä riippuvaisten lajien leviämistä ja lahopuun pitkäaikainen vähyys alueella voi häiritä tällaisten lajien esiintymistä vielä pitkän aikaa, vaikka lahopuun määrä nousisikin riittäväksi myöhemmin (Sverdrup-Thygeson ym. 2014). Lahopuun tilallinen ja ajallinen jatkuvuus ovat tärkeitä selittäjiä lahopuusta riippuvaisten lajien paikalliselle lajimonimuotoisuudelle (Siitonen 2001).

Lahopuujatkumoa voidaan yrittää parantaa lisäämällä alueen lahopuun määrää passiivisesti ja aktiivisesti (Similä & Junninen 2012). Alueelle voidaan jättää elävää puuta, joka ajan kuluessa kuolee (Äijälä ym. 2019). Näistä puista

syntyvä lahoppu saattaa erota iältään alueen valtapuustosta. Puita voidaan myös tarkoituksella tappaa ja siten lisätä kuolleen puun määrä nopeammin (Similä & Junninen 2012). Puita voidaan esimerkiksi kaulata, jolloin ne kuolevat pystyyn, tai katkaista ja tehdä niistä maalahoppuuta. Yksi uusista menetelmistä on puiden katkaiseminen muutaman metrin korkeudesta pystylahoppuiksi jääviksi tekopötkkelöiksi (Äijälä ym. 2019). Tekopötkkelöiden merkitystä metsälajeille ei ole vielä selvitetty perusteellisesti, joten tässä pro gradussa tarkastelen, millaista lahottajasienilajistoa voi elää tekopötkkelöillä ja millainen vaikutus pötkkelön ja ympäristön ominaisuuksilla on lajistoon (Gustafsson ym. 2016).

1.2 Metsätalouden vaikutukset

Suomen maapinta-alasta 86 % on metsätalouskäytössä (Ihalainen ym. 2019). Metsätaloustoimenpiteet ovat suurin metsälajien uhanalaisuuden syy. Hakkuut ja metsänkäsittelyt vaikuttavat metsälajeihin suoraan, mutta myös näistä toimenpiteistä johtuvat puulajisuhteiden muutokset sekä vanhojen metsien, kookkaiden puiden ja lahoppuiden väheneminen uhkaavat metsälajeja (Hyvärinen ym. 2019).

Metsätaloustoimenpiteet sekä suoraan vähentävät lahoppuun määrää että vaikuttavat sen muodostumiseen tulevaisuudessa (Bader ym. 1995, Siitonen 2001). Talousmetsissä lahoppu on usein samankaltaista iän ja puulajin suhteen, mikä voi haitata monia lajeja, jotka ovat riippuvaisia tietynlaisesta kuolleesta puusta (Siitonen 2012). Luonnontilaisissa metsissä lahoppuun vaihtelevuus on suurempaa, sillä lahoppuuta syntyy monien eri mekanismien seurauksena ja keskenään eri-ikäisistä puista (Stokland 2001, Jonsson & Siitonen 2012a). Metsätaloustoimenpiteet eivät vaikuta kaikkeen lahoppuuhun yhtäläisesti (Siitonen 2001). Kaikista voimakkaimmin metsätalous on vähentänyt suuria lahoppuita, joiden määrä ei vastaa luonnontilaisen metsän tasoa ja jotka puuttuvat monilta alueilta kokonaan.

Nykyään talousmetsien luonnonhoidossa on tarkoituksena puuntuotannon ohella huomioida metsien suojelu sekä monimuotoisuuden säilyttäminen ja lisääminen (Ihalainen ym. 2019). Konkreettisina toimina metsätalouden ulkopuolelle pyritään rajaamaan arvokkaat luontokohteet ja käsiteltävillä alueilla säästetään lehti- ja lahoppuuta (Ihalainen ym. 2019, Äijälä ym. 2019). Lahoppuun määrää talousmetsissä säädellään esimerkiksi metsäsertifikaattistandardeilla, joita Suomessa on käytössä kaksi kappaletta. PEFC-standardi vaatii jättämään kuviolle kuollutta puuta vähintään 10 kappaletta hehtaarille (PEFC 2022). Jos kuollutta puuta ei ole riittävästi, sitä tehdään alueelle tekopötkkelöiden avulla (2–5 kpl/ha). FSC-standardi vaatii säästämään kaikki yli 10 cm läpimittaiset kuolleet puut (Forest Stewardship Council 2023).

1.3 Lahopuu metsissä

Lahopuu on olennainen osa metsäekosysteemejä ja niiden toimintaa. Puun kuolema vapauttaa ekosysteemiin lisää resursseja, kuten valoa, ravinteita sekä energiaa, ja kuollut puu toimii myös tärkeänä elinympäristönä monille lajeille (Franklin ym.1987). Lahopuuta syntyy etenkin erilaisten häiriöiden yhteydessä (Siitonen 2001). Lahopuun tilavuus on suurin heti häiriön jälkeen ja pienin sukkession keskivaiheilla, ennen kuin sen määrä jälleen kasvaa sukkession loppua kohden (Sprugel 1984, Agee & Huff 1986). Suurten häiriöiden kuten voimakkaiden myrskyjen ja metsäpalojen aikana uutta lahopuuta voi syntyä todella paljon (Siitonen 2001). Määrällisesti suurin osa metsien lahopuusta on kooltaan hyvin pientä, mutta lahopuun tilavuudesta suurimman osan muodostavat suuren halkaisijan lahopuut (Siitonen 2001, Halme ym. 2019).

Lahoamisen nopeuteen vaikuttavat muun muassa lahopuun halkaisija, puulaji ja paikalliset olosuhteet (Stokland 2001, Shorohova & Kapitsa 2014). Lahopuu voi säilyä ympäristössä pitkään, esimerkiksi Ruotsissa keskiboreaalaisella vyöhykkeellä kuusimaapuu voi säilyä jopa 200 vuotta, ennen kuin se on kokonaan lahonnut (Hofgaard 1993).

Lahopuuta on boreaalisisissa metsissä nykyään hyvin laikuittaisesti ja se on vahvasti keskittynyt suojelualueille (Siitonen 2001). Luonnontilaisissa metsissä lahopuuta on enemmän kuin talousmetsissä, ja sen määräksi on arvioitu 90–120 m³/ha (Siitonen 2001, Jonsson & Siitonen 2012b). Talousmetsissä lahopuun määrä on vähentynyt niin, että sitä on nykyään keskimäärin vain 5,7 m³/ha (Siitonen 2001, Korhonen ym. 2021). Lahopuun määrä vaihtelee myös talousmetsissä paljon alueellisesti. Esimerkiksi eteläisessä Suomessa määräksi on arvioitu vain noin 4 m³/ha (Korhonen ym. 2021). Suurin ero talousmetsien lahopuun määrässä luonnontilaiseen metsään verrattuna on heti häiriön jälkeen sukkession alussa. Siinä missä luonnontilaisissa metsissä häiriön jälkeen esiintyy suurin määrä lahopuuta, talousmetsissä sukkession alkuvaiheissa olevilla alueilla lahopuun määrä on hyvin pieni, koska puut on poistettu päätehakuussa (Siitonen 2001). Metsätaloustoimenpiteet voivat kuitenkin synnyttää hetkellisesti lisää lahopuuta alueelle, jos syntyvä hakkuutähde jätetään keräämättä (Sippola ym. 1998).

1.4 Saproksyylliset organismit

Saproksyylliset organismit ovat riippuvaisia lahopuusta jossakin elinkaarensa vaiheessa. Tällaisia lajeja on arvioitu olevan Suomessa 20–25 % kaikista metsissä elävistä lajeista, mikä tarkoittaa noin 4000–5000 lajia (Siitonen 2001). Merkittävimpiä saproksyyllisiä lajiryhmiä ovat sienet ja kovakuoriaiset (Lassauce ym. 2011). Saproksyyllisistä lajeista osa käyttää lahopuuta suoraan ravintonaan (lahottajat) ja osa hyödyntää siihen muodostuneita mikroelinympäristöjä muilla tavoin (Siitonen & Jonsson 2012). Lahopuu on hyvin vaihteleva elinympäristö, joka soveltuu monien eri lajien hyödynnettäväksi (Siitonen 2001).

Saproksyylisten lajien määrä alueella riippuu pitkälti kahdesta seikasta: sopivan lahopuun esiintymisestä ja lahopuun määrästä (Siitonen 2001, Jönsson ym. 2008). Koska lajeilla voi olla hyvinkin tarkat vaatimukset niiden käyttämän lahopuun laadusta, tietynlaisen lahopuun puuttuminen alueelta usein tarkoittaa myös sitä hyödyntävän lajiston puuttumista. Jos alueella on enemmän lahopuuta, se on todennäköisemmin monipuolisempaa ominaisuuksiltaan ja siten mahdollistaa sopivat olosuhteet suuremmalle määrälle lajeja. Kun lahopuuta on enemmän, saproksyylisten lajien populaatiot voivat olla suurempia, mikä heikentää lajien todennäköisyyttä ajautua paikalliseen sukupuuttoon.

Puun lahoamiseen ja lahopuussa elävään eliöyhteisöön vaikuttavat puulaji ja puun muut ominaisuudet, kuten kuolintapa ja sen asento ympäristössä (Franklin ym. 1987, Lindhe ym. 2004, Stokland 2012a, Stokland & Siitonen 2012, Ruokolainen ym. 2018). Hitaasti vanhuuteen kuolevissa puissa lahottamisen aloittavat erilaiset eliöyhteisöt kuin nopeasti häiriön seurauksena kuolleissa puissa (Franklin ym. 1987). Maassa makaavissa ja pystyyn jääneissä rungoissa saattaa olla hyvinkin erilaiset olosuhteet, jotka vaikuttavat niihin muodostuviin lahottajayhteisöihin (Pasanen ym. 2018). Maa- ja pystylahopuulla on esimerkiksi erilaiset lahoamismekanismit ja -nopeudet (Franklin ym. 1987, Pasanen ym. 2018). Maalahopuut lahoavat usein pystypuita nopeammin, sillä ne ovat kosketuksissa maaperän kosteuden kanssa, jolloin olosuhteet ovat sienille paremmat (Lindhe ym. 2004). Lahopuun lajiyhteisöön vaikuttavat olennaisesti myös kaarnattoman puupinnan määrä ja puun kyky säilyttää kosteutta (Ruokolainen ym. 2018, Stokland & Siitonen 2012).

Kun puu lahoaa, siinä elävä lajiyhteisö muuttuu useita kertoja (Stokland & Siitonen 2012). Muutos ei seuraa ennalta määrättyä kaavaa, vaan se voi edetä useita vaihtoehtoisia polkuja. Lahoavan puun materiaali muuttuu sekä fyysisesti että kemiallisesti lahoamisen edistyessä. Tärkeimmät fysikaaliset muutokset ovat kaarnan peittävyuden ja puun tilavuuden muutokset. Suuria kemiallisia muutoksia ovat puun puolustusaineiden väheneminen, soluseinän rakenteiden muutokset ja hiilidioksiditason muutokset (Stokland & Siitonen 2012).

Fyysisten ja kemiallisten muutosten lisäksi lahopuun lajiyhteisöön vaikuttavat lajien väliset biologiset vuorovaikutussuhteet (Weslien ym. 2011). Toiset lajit voivat edistää tai estää toisten lajien esiintymistä. Näitä vuorovaikutuksia tapahtuu sekä lajiryhmien sisällä että lajiryhmien välillä.

Esimerkiksi hyönteisten ja sienten välillä on havaittu monenlaisia vuorovaikutuksia, jotka vaikuttavat molempien esiintyvyyteen lahopuulla (Weslien ym. 2011). Osa hyönteislajeista levittää sienten itiöitä ja kuljettaa niitä mukanaan lahopuuhun kaivettuihin onkaloihin (Persson ym. 2011). Hyönteisten lahopuuhun kovertamat käytävät saattavat myös tehostaa itiöiden leviämistä lahopuuhun (Weslien ym. 2011). Jotkut lahottajasienilajit eivät puolestaan esiinny juuri koskaan samalla lahopuulla yhtä aikaa, tai jos esiintyvät, ne elävät selvästi erillään toisistaan (Weslien ym. 2011). Esimerkiksi sienistä kuusenkymsikäpää (*Trichaptum abietinum*) ja kantokääpä (*Fomitopsis pinicola*) elävät vain harvoin samalla lahopuulla (Abrahamsson ym. 2008, Weslien ym. 2011).

Eri lajit kolonisoivat lahoppuun sen lahoasteen muuttuessa (Siitonen 2001). Tästä seuraa lajien sukkessio lahoppuulla, missä lajisto vaihtuu pikkuhiljaa lahoamisen edetessä. Etenkin lajeilla, jotka levittäytyvät uudelle lahoppuulle ensimmäisinä, on suuri vaikutus siihen, mitä lajeja lahoppuulla elää myöhemmin ja kuinka koko lajiyhteisö kehittyy (Weslien ym. 2011, Fukami ym. 2010). Lahoppuun lahottajasienilajisto on yksi merkittävimmistä tekijöistä, joka vaikuttaa lahoppuulla elävään muuhun lajistoon (Siitonen 2001). Pioneerilahottajat voivat vallata suuria osia lahoppuusta ja elää niillä hyvin pitkään (Niemelä ym. 1995, Ruokolainen ym. 2018). Nämä lajit ovat suuressa roolissa määrittämässä loppusukcessiota kyseisellä lahoppuulla, sillä osa myöhemmän sukkession lajeista vaatii juuri tiettyjen lajien aikaisemmin lahottamaa puuainesta (Niemelä ym. 1995, Siitonen 2001). Tällaisia riippuvuussuhteita on havaittu ainakin sienten ja kovakuoriaisten välillä sekä eri sienilajien välillä (Jonsell & Weslien 2003, Abrahamsson ym. 2008).

1.5 Lahottajasienet

Sienet ovat maaekosysteemeissä puuaineksen tärkeimpiä lahottajia ja ne kuuluvat kahteen kaareen: kantasienet (Basidiomycota) ja kotelosienet (Ascomycota) (Stokland 2012b). Kantasienet ovat hyvin tunnettu lahottajasienten ryhmä Pohjoismaissa. Kantasieniin kuuluu kaikista tehokkaimmat valko- ja ruskolahottajat. Monet lajeista muodostavat suuria ja helposti havaittavia itiöemiä. Kotelosienet ovat paljon huonommin tunnettu ryhmä, ja niihin kuuluu useita tieteelle kuvaamattomia lajeja. Monet kotelosienet ovat todella pienikokoisia. Osa kotelosienistä muodostaa katkolahoa, mutta monien lahotyyppejä ei vielä tiedetä. Hajottamalla puuainesta sienet toimivat olennaisena osana ravinteiden kiertoa ja ne ovat merkittäviä ekosysteemin toiminnalle (Lassauce ym. 2011). Lahottamalla puuainesta sienet muokkaavat sitä sellaiseen muotoon, että muut organismit voivat hyödyntää sitä (Stokland 2012c).

Lahottajasienten monimuotoisuuden vaikuttavat eniten eri lahoppuutyyppeiden (kannot, pötkelöt, maapuut tms.), puulajien, lahoasteiden sekä lahoppuun eri kokoluokkien esiintyminen (Jönsson ym. 2008, Tomao ym. 2020). Lahoppuun suuri kokonaisuus on tärkeä, koska tällöin lahottajasienillä on enemmän elintilaa ja niiden sattumasta johtuvan sukupuuton mahdollisuus vähenee (Bader ym. 1995). Lahoppuun suuren määrän lisäksi lahottajasienille on tärkeää, että lahoppuuta on monentyypistä. Alueilla, joilla on paljon erilaista lahoppuuta, esiintyy todennäköisesti enemmän lajeja kuin alueilla, joilla lahoppuuta on paljon saatavilla, mutta se on kaikki samanlaatuista (Bader ym. 1995).

Lahottajasienistä tärkeässä roolissa puun lahotuksessa ovat etenkin kantasienet, vaikka määrällisesti eniten lahottajia onkin kotelosienissä (Stokland 2012b, Lundell & Mäkelä 2013). Osa lahottajasienistä on erikoistunut elämään pelkästään lehti- tai havupuilla, mutta osa menestyy molemmilla puutyypeillä. Selvästi suurin osa lahottajasienistä (81 %) on kehittynyt käyttämään vain joko lehti- tai havupuita (Stokland 2012a). Esimerkiksi Suomen käävistä noin

kymmenen prosenttia voi elää sekä lehti- että havupuilla ja loput ovat erikoistuneet vain toiseen (Junninen & Komonen 2011).

Metsätalouden vaikutuksia sienten monimuotoisuuteen on tutkittu etenkin viime vuosikymmeninä (Tomao ym. 2020). Käsiteltyjen metsien lahoppuukohtainen sienilajimäärä on alhaisempi kuin luonnonmetsien ja käsitellyissä metsissä on vähemmän uhanalaisia sekä indikaattorilajeja (Lindblad 1998). Mitä voimakkaampi metsätaloustähtäys on, sitä enemmän sienilajeja katoaa (Bader ym. 1995). Myös pelkkä harvennushakkuu vaikuttaa huomattavasti sieniin. Mitä rajumpi harvennus on ja mitä enemmän kuollutta puuainesta poistetaan, sitä enemmän sienilajeja katoaa alueelta harvennuksen seurauksena (Tomao ym. 2020). Vaikka metsätaloustähtäykset heikentävät lahottajasienien elinolosuhteita, ne myös saattavat lisätä lahoppuun määrää ainakin hetkellisesti kantojen myötä (Tomao ym. 2020).

1.6 Tekopötkelöt

Metsätaloustoimenpiteiden aikana lahoppuun määrää kuviolla pyritään lisäämään tekemällä tekopötkelöitä. Tekopötkelöt ovat 3–6 metrin korkeudelta katkaistuja puita, jotka jätetään lahoamaan pystyyn. Katkaistusta latvuksesta tehdään usein maalahoppu tekopötkelön läheisyyteen (Äijälä ym. 2019). Tekopötkelöt ovat suhteellisen pitkäikäisiä ja ne voivat lahota pystyssä useampiakin vuosikymmeniä (Gustafsson ym. 2016, Gustafsson ym. 2020). Tekopötkelöitä on tehty etenkin Ruotsissa, jossa sertifiointistandardit ovat jo pitkään sisältäneet vaatimuksen tehdä tietyn määrän tekopötkelöitä päätehakkuiden yhteydessä (Gustafsson ym. 2016). Suomessa tavallinen määrä tehdä tekopötkelöitä on 2–5 kappaletta hehtaarille (Metsäkeskus 2021).

Tekopötkelöitä tehdään esimerkiksi harvennus- ja päätehakkuissa (Äijälä ym. 2019). Niitä voidaan tehdä myös tilanteissa, joissa puuta ei voida katkaista normaalilla tavalla tai säästöpuuna puulla olisi vaara kaatua ja tehdä vahinkoa. Tekopötkelö on myös vaihtoehto silloin, jos alueelle halutaan tehdä elinmahdollisuuksia kolopesijöille tai jättää koivuja, joiden ei toivota siementävän.

Tekopötkelöiden hyödyllisyyttä lahoppuusta riippuvaisille lajeille ei ole tutkittu vielä kovin paljoa ja tutkimus on keskittynyt lähinnä tietäntyyppiin pötkelöihin (Gustafsson ym. 2016). Pötkelöt ovat usein olleet vasta niiden lahoamisen alkuvaiheilla, ja mukana on vain harvoin ollut vanhempia pötkelöitä. Monesti tekopötkelöitä on verrattu muihin lahoppuutyyppeihin, kuten maapuihin tai kantoihin, tai on selvitetty pötkelöiden ominaisuuksien vaikutuksia niillä esiintyvään lajistoon. Pötkelöiden ominaisuuksista kiinnostuksen kohteena ovat olleet etenkin halkaisija ja auringonvalon määrä. Tekopötkelöiden puulajeista eniten on tutkittu kuusta, mutta puulajikohtaisia eroja on selvitetty myös mänty-, koivu-, haapa- ja tammipötkelöillä (Gustafsson ym. 2020).

Tekopötkelöiltä on tutkittu eniten kovakuoriaislajistoa, mutta myös pistiäisiä ja kovakuoriaisten loisista on tutkittu hieman (Lindhe ym. 2005, Hedgren

2007, Hjältén ym. 2010, Westerfelt ym. 2015, Gustafsson ym. 2020). Jäkälien lajirunsautta tekopötkkelöillä on tutkittu yhdessä tutkimuksessa (Hämäläinen ym. 2020).

Sieniä on tutkittu tekopötkkelöillä vain vähän, eikä kattavia tutkimuksia luonnollisesti syntyneiden pötkkelöiden lajistostakaan ole (Lindhe ym. 2004, Pasanen ym. 2019). Tekopötkkelöillä voi elää monimuotoinen joukko lahottajasieniä, mutta ne ovat talousmetsissä yleisesti tavattavia lajeja (Lindhe ym. 2004, Pasanen ym. 2019). Tekopötkkelöillä voi kuitenkin esiintyä myös uhanalaisia sienilajeja. Tekopötkkelöiden sienilajisto heijastaa lähiseudun sienilajistoa, minkä takia kokonaisuutena monimuotoisemmilla alueilla olevilla tekopötkkelöillä on suurempi sienten monimuotoisuus kuin niillä tekopötkkelöillä, jotka on tehty luonnostaan köyhemmille alueille (Lindhe ym. 2004).

Lahottajasienille tekopötkkelöiden ominaisuuksista tärkeitä ovat rungon läpimitta ja puulaji (Lindhe ym. 2004). Etenkin lahoamisen esiasteilla paksurunkoiset tekopötkkelöt voivat ylläpitää suurta lajimäärää. Toisaalta yleisesti esiintyville lahottajasienille tekopötkkelön halkaisijalla ei ole juurikaan merkitystä. Lehtipuulajien lahottajasieniyhteisöt ovat keskenään eniten samankaltaisia ja vastaavasti havupuiden yhteisöt muistuttavat toisiaan eniten (Lindhe ym. 2004). Koivutekopötkkelöillä esiintyy enemmän kääpälajeja kuin kuusella (Pasanen ym. 2019).

Pötkkelöön osuvan auringonvalon määrä vaikuttaa pötkkelön kosteusoloihin. Kaikki lahottajasienet huomioitaessa auringonvalolla ei ole merkittävää vaikutusta lajimäärään (Lindhe ym. 2004). Toisaalta kääville suorassa auringonpahteessa olevat tekopötkkelöt voivat olla liian kuiva elinympäristö, ja vähäisemmässä auringonvalossa niiden lajimäärä voisi olla suurempi (Pasanen ym. 2019).

1.7 Tutkimuskysymykset ja hypoteesit

Tässä pro gradu -tutkielmassa tutkin talousmetsien luonnonhoitokeinojen vaikutusta monimuotoisuuteen selvittämällä, eroaako tekopötkkelöiden lahottajasienilajisto luonnonpötkkelöiden sienilajistosta, ja millaiset pötkkelöiden ja ympäristön ominaisuudet vaikuttavat lahottajasienilajistoon. Vertaan tekopötkkelöitä luonnonpötkkelöihin, sillä tekopötkkelöiden on tarkoitus jäljitellä luonnollisesti syntyntä lahoppuuta. Lisäksi tarkastelen pötkkelöitä eri metsänkäsittelyiden vaiheissa: päätehakkuilla (tuore ja vanha) ja varttuneissa harvennusmetsissä.

Tutkimuskysymykseni ja niihin liittyvät hypoteesit ovat:

1. Miten pötkkelöiden ja ympäristön ominaisuudet vaikuttavat lahottajasienten lajimäärään ja yhteisökoostumukseen?

Odotan, että tekopötkkelöillä lajimäärä on pienempi kuin luonnonpötkkelöillä, koska tekopötkkelöt ovat kuolleet nopeasti kuvion käsittelyn aikana, mutta luonnonpötkkelöt ovat kuolleet hitaasti pidemmän ajan kuluessa. Arvioin, että myös tekopötkkelöiden ja luonnonpötkkelöiden sienilajiston yhteisökoostumus

on erilainen, sillä ne ovat kuolleet eri tavalla. Odotukseni on, että tekopötkelöiltä löytyy lähinnä yleisiä lajeja (vrt. Lindhe ym. 2004). Arvioin, että kuusi- ja koivupötkelöillä on erilaiset sieniyhteisöt, koska monet lajit ovat erikoistuneet lahottamaan tiettyä puulajia. Arvioin, että harvennushakkuiden pötkelöissä on enemmän lahottajasienilajeja kuin päätehakkuiden pötkelöissä, sillä harvennushakkuilla voi kokonaisuutena olla enemmän lahottajasienille sopivia resursseja ja varjostuksen takia sopivat olosuhteet. Odotukseni on, että vanhojen hakkuiden pötkelöissä on enemmän lajeja ja enemmän uhanalaisia lajeja kuin tuoreiden hakkuiden pötkelöissä, sillä sienilajeilla on ollut enemmän aikaa levittäytyä vanhempiin pötkelöihin. Odotan myös, että lajimäärä kasvaa, kun pötkelön halkaisija kasvaa.

2. Onko kantasienten ja kotelosienten välillä eroja siinä, kuinka pötkelöiden ja ympäristön ominaisuudet vaikuttavat niiden lajimäärään.

Koska kantasienillä ja kotelosienillä on erilainen ekologia, odotan, että niihin vaikuttavat erilaiset pötkelöiden ja ympäristön ominaisuudet.

3. Antavatko sienten itiöemäkartoitus ja DNA-menetelmät erilaisen tuloksen sienten lajimäärään ja yhteisökoostumukseen vaikuttavista tekijöistä?

Odotan, että itiöemäkartoituksella ja DNA-menetelmillä saadaan erilainen tulos, koska etenkin tuoreella lahoppuulla sienirihmastolla ei ole ollut tarpeeksi aikaa tuottaa itiöemiä.

Tutkielmaani sisältyy monia uusia lähestymistapoja. Suomessa tekopötkelöiltä on tutkittu vain kääpälajistoa, joten tekopötkelöiden merkitys lahottajasienille ei ole kokonaisuudessaan tiedossa (Pasanen ym. 2019). Ruotsissa on keskitytty päätehakkuiden tekopötkelöihin, eikä varttuneiden harvennusmetsien tekopötkelöitä ole tutkittu aiemmin (Lindhe ym. 2004). Hyödynnän tutkimuksessa itiöemien havainnoinnin lisäksi myös DNA:han perustuvaa lajistonkartoitusta, jota ei ole aiemmin käytetty tekopötkelötutkimuksissa. Lahottajasienilajistoa on usein määritetty pelkällä itiöemäkartoituksella, mutta pötkelöissä saattaa elää sellaisiakin sienilajeja, jotka eivät ole vielä tehneet itiöemää (Abrego 2016, Purhonen ym. 2017). Tämän vuoksi osa lahoppuun lahottajasienilajiston monimuotoisuudesta voi jäädä huomiotta perinteisillä menetelmillä. Tutkimukseni tulokset antavat aikaisempaa paremman käsityksen tekopötkelöiden sopivuudesta lahottajasienille, ja niitä voidaan hyödyntää luonnonsuojelun ja metsätaloustoimenpiteiden ohjaamiseen. Tulosten perusteella voidaan ohjeistaa, millaisia tekopötkelöitä olisi hyvä tehdä ja millaisiin paikkoihin niitä kannattaa sijoittaa, jotta niiden hyöty lahottajasienille olisi suurin.

2 AINEISTO JA MENETELMÄT

2.1 Tutkimusalue ja -pötkelöt

Pro gradu -tutkielmani on osa TEKOPÖLY-hanketta (2021–2022), jonka tavoitteena oli selvittää tekopötkelöiden hyötyjä lahottajasienille, pistiäisille ja linnuille. Oman aineistoni lahottajasienistä keräsin syyskuussa 2021.

Tutkimusalue sijaitsi eteläborealisella kasvillisuusvyöhykkeellä (Ahti ym. 1968) Keski-Suomessa Viitasaaren kunnan alueella. Metsä Group valitsi tutkimusta varten Finsilva Oyj:n omistamista metsistä mahdollisimman samankaltaisissa kuusivaltaisissa metsissä sijaitsevia hakkuukuvioita, joille oli tehty tekopötkelöitä metsätaloustoimenpiteiden yhteydessä.

Tutkiakseni erilaisten metsänkäsittelyvaiheiden vaikutuksia sienilajistoon tutkimukseen valittiin kolmen tyyppisiä hakkuukuvioita, jotka jaettiin metsänkäsittelyn ja käsittelystä kuluneen ajan perusteella kolmeen luokkaan: tuoreet (14 kpl) ja vanhat päätehakkuut (11 kpl) sekä harvennushakkuut (11 kpl). Vanhat päätehakkuut oli tehty vuosina 2006–2013. Tuoreet päätehakkuut ja harvennushakkuut oli tehty vuonna 2017 tai 2018.

Muut tutkimusryhmän jäsenet valitsivat tutkimuspötkelöt tutkimuskuvioiden pötkelöistä satunnaisesti siten, että ne olivat vähintään 10 cm paksuja ja vähintään metrin korkuisia. Jokaiselta tutkimuskuvioilta pyrittiin valitsemaan yksi kuusitekopötkelö (*Picea abies*), yksi kuusiluonnonpötkelö, yksi koivutekopötkelö (*Betula pendula* tai *B. pubescens*) ja yksi koivuluonnonpötkelö. Asetelmaa ei voitu lopulta seurata tarkasti, koska kaikilla kuvioilla ei ollut riittävästi erilaisia pötkelöitä. Metsä Groupilla oli aiemmin käytäntönä tehdä noin kaksi tekopötkelöä hehtaarille, mutta 2010-luvun loppupuolella käytännöksi muuttui neljä tekopötkelöä hehtaarille. Tästä johtuen joillakin kuvioilla saattoi olla vain yksi tekopötkelö ja etenkin suurilla kuvioilla moninkertainen määrä.

Tutkimuspötkelöiden määrä yhdellä kuvioilla vaihteli 1–10 välillä. Tutkimuspötkelöitä oli yhteensä 143 kappaletta (taulukko 1) ja niistä 65 oli tekopötkelöitä ja 78 luonnonpötkelöitä.

Taulukko 1. Tutkimuspötkelöiden jakautuminen eri käsittelyihin.

Hakkuutyyppe	Pötkelötyyppe	Kuusi	Koivu	Yhteensä
Vanha hakkuu (N = 11)	Luonnonpötkelö	13	11	24
	Tekopötkelö	15	2	17
Tuore hakkuu (N = 14)	Luonnonpötkelö	13	13	26
	Tekopötkelö	13	12	25
Harvennushakkuu (N = 11)	Luonnonpötkelö	14	14	28
	Tekopötkelö	9	14	23
Yhteensä		77	66	143

2.2 Pökkelöiden ominaisuudet

Määritin pökkelöiden lahoasteen puukkotestillä asteikolla 1–5, jossa arvo 1 tarkoittaa lähes lahoamatonta puuainesta ja arvo 5 lähes kokonaan lahonnutta (Renvall 1995). Tämän lisäksi arvioin pökkelöiden kaarnan peittävyyttä silmämääräisesti prosentteina. Arvioin kaarnan peittävyuden erikseen sekä koko rungolle että alueelle, jolta kartoitin sienten itiöemiä (0–1,2 metriä). Tutkimusryhmän muut jäsenet mittasivat tutkimuspökkeloistä niiden halkaisijan rinnankorkeudelta mittasaksilla. Lisäksi he mittasivat pökkelön etäisyyden kuvion lähimpään reunaan metreinä. Jos pökkelö sijaitsi säästöpuuryhmässä, he mittasivat etäisyyden kuitenkin säästöpuuryhmän reunaan. Avoimella aukolla sijaitsevalla pökkelöllä etäisyys kuvattiin positiivisella arvolla. Kun pökkelö sijaitsi metsässä tai säästöpuuryhmässä, etäisyyttä kuvattiin negatiivisella arvolla. Kuvion reunalla sijaitseville pökkelöille etäisyydeksi kirjattiin nolla.

2.3 Itiöemäaineiston keräys

Kartoitin tutkimuspökkeloistä silmin havaittavat sienten itiöemät luoppia apuna käyttäen. Havainnoin itiöemiä pääosin kaarnan pinnalta ja paljaalta puunrungolta, mutta mahdollisuuksien mukaan tarkastelin myös kaarnan ja rungon välisiä alueita, jos kaarna oli osittain irrallaan.

Tutkin pökkelöt juurenniskan yläpuolelta 1,2 metrin korkeuteen asti, sillä tätä korkeammalta etenkin pienten itiöemien havainnointi ei olisi ollut mahdollista. Havaituista itiöemistä kirjasin ylös niiden etäisyyden maasta, ilmansuunnan sekä sen, kasvoivatko ne puulla vai kaarnalla. Niistä sienistä, joita en voinut tunnistaa lajilleen maastossa, keräsin näytteen myöhempää määrittystä varten. Kerätyt näytteet määritin alimmalle mahdolliselle taksonomiselle tasolle 1000 kertaa suurentavalla valomikroskoopilla. Suurimman osan näytteistä määritin itse ohjaajani Jenna Purhosen avustuksella. Unto Söderholm, Pyry Veteli ja Aku Korhonen auttoivat joidenkin kääväkäs- ja kotelopulloisnäytteiden määrittämisessä. Hanna Tuovila määrittäi aineiston kaikki nokineulat (Mycocaliciaceae).

Yhdistin lajinmäärittämisajan vaikeasti erotettavia lajipareja yhdeksi ryhmäksi. Etenkin kotelopulloisten kohdalla määrittämisskaavoja ei ollut saatavilla kaikkien näytteiden lajinmäärittämiseen. Näitä sieniä ryhmittelin niiden tuntomerkkien perusteella erillisiksi ryhmiksi. Lajien nimistö noudattaa Lajitietokeskuksen nimistöä (Suomen lajitietokeskus 2022).

2.4 DNA-aineiston keräys

Tutkimuspökkelöstä kerättiin purunäyte sienilajiston DNA:han perustuvaa määrittystä varten. Osan näytteistä keräsin itse, ja osan näytteistä keräsivät tutkimusryhmän muut jäsenet. Porasimme purunäytteet 8 mm paksulla puuporanterällä. Teimme poraukset 0 metrin, 0,6 metrin ja 1,2 metrin

korkeudelta jokaisesta pääilmansuunnasta. Ennen porausta viilsimme steriloidulla veitsellä porauskohdasta parin millimetrin paksuisen palan puun pintaa pois, jotta näytteeseen ei kulkeutuisi sellaisten sienilajien itiöitä, jotka eivät todellisuudessa elä pötkelöllä. Porasimme poralla pötkelön keskipisteeseen saakka ja keräsimme muodostuneen purun pusseihin siten, että jokaisen korkeuden puru oli omassa pussissaan. Yhdeltä pötkelöltä saatiin yhteensä kolme pussia purua. Poikkeuksena olivat ne pötkelöt, jotka olivat alle 1,2 metrin korkuisia. Näiltä pötkelöiltä porasimme näytteet vain 0 metrissä ja 0,6 metrissä. Jokaisen pötkelön välissä steriloidimme poranterän 96 % etanolilla ja kuumentamalla poranterän kaasupolttimen liekillä. Yhden pötkelön eri porauskorkeuksien välissä puhdistimme poranterän pelkällä etanolilla.

Tein jokaisesta pötkelöstä yhden koostenäytteen otostamalla 5 ml purua kaikista pötkelön korkeuskohtaisista pusseista. Koostenäytteet pakastettiin -20 Celsius-asteessa ja lähetettiin Bioname Oy:lle, joka sekvensoi näytteistä tarvittavat sienten rDNA-viivakoodialueet ja muodosti niistä DNA-kirjaston yhdistämällä viivakoodialueet julkisen aineiston avulla sienilajeihin.

2.5 Puustomittaukset ja kuvion ominaisuudet

Teimme jokaisella tutkimuskuviolla satunnaisia lahoppulinjoja, joiden avulla mittasimme tutkimuskuvioiden lahoppuun määrää (m^3/ha). Teimme kuviota kohden yhdestä kolmeen linjaa tutkimuspötkelöiden määrästä riippuen. Pyrimme tekemään kuvioille kaksi linjaa, mutta pienillä yhden pötkelön kuvioilla teimme vain yhden linjan. Vastaavasti teimme todella suurilla kuvioilla linjoja kolme kappaletta, jotta saisimme paremman arvion kuviolla olevasta lahoppuun määrästä. Lahoppulinjojen alkupisteinä toimi tutkimuspötkelö, jonka arvoimme satunnaisesti kuvion tutkimuspötkelöiden joukosta. Linjat olivat 50 metriä pitkiä ja kymmenen metriä leveitä ja ne lähtivät pötkelöltä satunnaisesti arvottuun suuntaan ($1-365^\circ$). Aivan kuvion reunalla olevilla pötkelöillä arvoimme lähtösuunnan väliltä $0-180^\circ$, jottei linja suuntautuisi kuvion ulkopuolelle. Jos linja ulottui ennen pituutensa täyttymistä kuvion reunaan, käännsimme linjaa reunalla 90 astetta jatkamaan kuvion sisälle päin.

Laskimme jokaisella linjalla erikseen sille osuvat kannot sekä muun lahoppuun määrän. Otimme sekä maa- että pystylahoppuusta huomioon kaikki halkaisijaltaan yli 10 cm ja pituudeltaan yli 1,2 m mittaiset puukappaleet, joiden tyvi sijaitti linjan sisällä. Katkenneista lahoppukappaleista mittasimme molempien päiden halkaisijat sekä pituuden. Kokonaisista lahoppuista mittasimme ainoastaan rinnankorkeushalkaisijan, sillä määritimme niiden pituuden puulajikohtaisen kuvaajan avulla (ks. elävän puuston tilavuus), ja niiden latvan halkaisijaksi määriteltiin 1 cm. Laskimme puiden tunnuslukujen avulla kuviokohtaisen lahoppuun tilavuuden hehtaarilla (m^3/ha) käyttäen katkaistun kartion kaavaa.

Arvioimme kaikilla kuvioilla elävän puuston määrän (m^3/ha) tutkimuspötkelöiden ympärillä. Teimme jokaisella pötkelöllä elävän puuston arvioinnin 10 metrin säteellä pötkelöstä. Mittasimme säteen sisällä olevien

elävien puiden halkaisijat (minimi 10 cm) rinnankorkeudelta ja kirjassimme niiden puulajit ylös. Mittasimme satunnaisista puista myös korkeuden hypsometrillä (Suunto). Näiden puiden avulla muodostimme puulajikohtaiset kuvaajat puiden korkeuden ja halkaisijan suhteesta R-ohjelmalla (v4.1.2; R Core Team 2021). Kuvaajat kertoivat halkaisijaa vastaavan puun korkeuden, ja sen avulla määritimme korkeuden kaikille pötkelöitä ympäröiville puille siten, että halkaisijaltaan samankokoiset puut saivat saman korkeuden. Laskimme tutkimuspötkelöitä ympäröivän puuston tilavuuden kartion kaavalla, ja tulos oli pötkelökohtainen. Jos pötkelöt sijaitsivat niin lähellä toisiaan, että niiden elävän puuston ympyröiden pinta-alasta vähintään puolet olivat päällekkäin, teimme niille yhden yhteisen ympyrän toiselle pötkelöistä.

Jokaisella kuviolla oli muutamia USB-lämpötilatallentimia (EasyLog EL-USB-2) mittaamassa ilmankosteus- ja lämpötilatietoja toukokuusta syyskuuhun. Tallentimet olivat kiinni satunnaisten tutkimuspötkelöiden pohjoiskyljessä rinnankorkeudella siten, että tallentimia oli sijoitettuina kuvioiden reunoille, niiden keskiosiin, kuusille ja koivuille sekä teko- ja luonnonpötkelöille. Kiinnitimme tallentimet pötkelöiden pohjoispuolelle, jotta suora auringonpaiste ei nostaisi tallentimien lämpötilaa paljon ilman lämpötilaa korkeammaksi. Tallentimet mittasivat ilmankosteus- ja lämpötilatietoja 30 minuutin välein. Koostimme tiedoista kuviokohtaiset ilmankosteuden (%) ja lämpötilan (C°) keskiarvot ja keskihajonnat koko mittauskaudelle.

2.6 Tilastolliset analyysit

Muokkasin itiöemä- ja DNA-aineistot tilastollisiin analyyseihin siten, että niissä olivat mukana samat sieniryhmät: käävät, orvakat, hyytelösienet, kotelomaljaset, kotelopulloiset ja nokineulat. Lajittelu perustuu sienten itiöemien morfologiaan. Poistin aineistoista helttasienet ja homeet sekä sellaiset lajit, jotka muodostavat vain suvuttomia lisääntymisrakenteita. Helttasienet poistin aineistoista, koska niiden havaitseminen yhdellä kartoituskäynnillä on hyvin epävarmaa, sillä niiden itiöemät ovat tunnistamiskuntoisia vain lyhyen aikaa (Purhonen ym. 2017). Suvuttomat muodot poistin aineistoista, koska halusin vertailla sellaisia lajeja, joita on lähtökohtaisesti mahdollista havaita ja tunnistaa itiöemäkartoituksessa. Tämän lisäksi yhdistin joitakin vaikeasti erotettavia lajipareja ryhmiksi, jotka olivat yhteneviä molemmissa aineistoissa. Tein yhdistämisen, jotta aineistojen vertailu keskenään olisi mahdollista lajitasolla etenkin yhteisöanalyysissä. Ennen analyysejä pilkoin aineistoja pienemmiksi osa-aineistoiksi, joita tarkastelin kokonaisten aineistojen ohella. Sekä itiöemä-että DNA-aineistosta analysoin erikseen koivujen sienet ja kuusten sienet, kantasienet ja kotelosienet sekä näiden yhdistelmät (koivujen kantasienet, koivujen kotelosienet, kuusien kantasienet ja kuusien kotelosienet). Aineiston pilkkomisella pyrin selvittämään, vaikuttavatko eri puulajeilla ja sieniryhmillä eri muuttujat lajimäärään, sillä lahopuun puulaji vaikuttaa suuresti sillä esiintyvään sienilajistoon (Purhonen ym. 2020). Lisäksi kantasienissä ja

kotelosienissä on ekologiaaltaan suuresti toisistaan eroavia lajeja (Purhonen ym. 2020).

Tutkin pötkelöiden ominaisuuksien ja ympäristömuuttujien vaikutuksia pötkelöiden sienten lajimäärään yleistetyillä lineaarisilla sekamalleilla R-ohjelman versiolla 4.1.2 (v4.1.2; R Core Team 2021). Sovitin lineaarisen sekamallin paketin "glmmTMB" komennolla "glmmTMB" (Magnusson ym. 2022). Tilastollisen merkitsevyyden raja oli 0,05.

Yleistetyissä sekamalleissa selittävät muuttujat (taulukko 2) valittiin seuraavista luokittelevista muuttujista: pötkelön tyyppi, käsittely, puulaji ja lahoaste; sekä jatkuvista muuttujista: kaarnan peittävyys 0–1,2 metrin korkeudella, halkaisija, ilmankosteuden keskiarvo, ilmankosteuden keskihajonta, lämpötilan keskiarvo, lämpötilan keskihajonta, pötkelön etäisyys reunasta, lahopuun määrä kuviolla, kantojen lukumäärä kuviolla ja ympäröivän puuston tilavuus. Koska käsittely-muuttujassa oli kolme luokkaa, selvitin myös tuoreen ja vanhan hakkuun lajimäärän eron asettamalla muuttujan luokista tuoreen hakkuun yleistetyn lineaarisen sekamallin leikkauspisteeseen harvennuksen sijaan. Tarkastin muuttujien väliset korrelaatiot ja valitsin keskenään korreloivista muuttujista malliin vain toisen. Korrelaation rajana pidettiin arvoa $|0,7|$ (Dormann ym. 2013). Keskenään korreloivia muuttujia olivat ainoastaan ilmankosteuden keskiarvo ja lämpötilan keskiarvo sekä ilmankosteuden keskihajonta ja lämpötilan keskihajonta. Näistä kahdesta parista valitsin malliin ilmankosteutta kuvaavat muuttujat, sillä ajattelin vallitsevan ilmankosteuden olevan sienille merkityksellisempi. Ennen analyysijä standardoin jatkuvat muuttujat, jotta ne olisivat vertailukelpoisia keskenään, sillä niillä kaikilla oli eri vaihteluvälit. Standardoinnin tein R-ohjelman "vegan"-paketin "decostand"-komennolla käyttäen metodina "standardize", joka skaalaa muuttujat niin, että niiden keskiarvo on nolla ja varianssi on yksi (Oksanen ym. 2022).

Käytin analyysissä vastemuuttujana pötkelökohtaista lajimäärää ja satunnaismuuttujana kuviotunnusta, sillä osa pötkelöistä sijaitsi keskenään samalla kuviolla. Käytin itiöemäaineistoa analysoidessa Poissonin jakaumaa, ja DNA-aineistoa analysoidessa käytin zero-inflated Poissonin jakaumaa, sillä aineisto sisälsi paljon nollia. Valitsin jakaumat analyysieihin, kun tarkastelin mallien olettamusten täyttymistä jäännösten avulla R-ohjelman DHARMA-paketin "simulateResiduals"-komennolla (Hartig 2022).

Tein lineaarisista sekamalleista kaksi versiota. Yhdessä analyysissä oli mukana kaikki malliin valitut muuttujat, ja toisessa analyysissä vähensin muuttujien määrää "MuMIn"-paketin "dredge"-toiminnolla, joka suorittaa automaattisen mallinvalinnan kaikki muuttujat sisältävästä globaalista mallista (Bartón 2022). Tein automaattisen mallinvalinnan erikseen itiöemäaineistolle ja DNA-aineistolle sekä näistä muodostetuille osa-aineistoille (kuuset, koivut, kantasienet, kotelosienet). Tätä pienemmillä osa-aineistoilla "dredge"-komento ei enää toiminut (koivujen kantasienet, koivujen kotelosienet, kuusten kantasienet ja kuusten kotelosienet), joten niillä käytin kaikki muuttujat sisältäviä globaaleja malleja.

Tutkin itiöemä- ja DNA-aineistoista myös sienten yhteisökoostumukseen vaikuttavia tekijöitä yhteisöanalyysillä (NMDS, Nonmetric Multidimensional Scaling). Analyysissä käytin R-ohjelman "vegan"-paketin (Oksanen ym. 2022) komentoa "metaMDS" Bray-Curtisin etäisyydellä. Vastemuuttujana käytin tietoa, esiintyykö laji tietyllä pötkelöllä vai ei (ei-metrinen moniulotteinen skaalaus). Ennen yhteisöanalyysyä poistin aineistoista pötkelöt, joilla oli korkeintaan yksi laji. Tämän jälkeen poistin ne lajit, joista jäi jäljelle vain "ei esiinny" -tieto.

Taulukko 2. Kaikki tutkimuksessa mukana olleet muuttujat ja niiden yksiköt.

Muuttuja	Yksikkö	Muuttujan tyyppi	Mukana globaalissa mallissa
pötkelön tyyppi	teko/luonnon	luokitteleva	kyllä
käsittely	tuore/vanha/harvennus	luokitteleva	kyllä
kaarnan peittävyys (0-1,2 m)	%	jatkuva	kyllä
puulaji	kuusi/koivu	luokitteleva	kyllä
lahoaste	1-5	luokitteleva	kyllä
halkaisija	cm	jatkuva	kyllä
ilmankosteuden keskiarvo	kosteus-%	jatkuva	kyllä
ilmankosteuden keskihajonta	kosteus-%	jatkuva	kyllä
lämpötilan keskiarvo	°C	jatkuva	ei
lämpötilan keskihajonta	°C	jatkuva	ei
pötkelön etäisyys reunasta	m	jatkuva	kyllä
lahopuun määrä kuviolla	m ³ /ha	jatkuva	kyllä
kantojen lukumäärä kuviolla	kpl/ha	epäjatkuva	kyllä
ympäröivän puuston tilavuus	m ³ /ha	jatkuva	kyllä

Käytin yhteisöanalyyseissä seuraavia selittäviä muuttujia: pötkelön tyyppi, käsittely, kaarnan peittävyys, puulaji, lahoaste, halkaisija, kosteuden keskiarvo, kosteuden keskihajonta, pötkelön etäisyys reunasta, lahopuun määrä kuviolla, kantojen lukumäärä kuviolla sekä ympäröivän puuston tilavuus (taulukko 2), joista jatkuvat muuttujat olin standardoinut. Koska ennalta tiedettiin, että puulajilla on usein suuri vaikutus sienten yhteisökoostumukseen (Stokland 2012a), tein yhteisöanalyysit erikseen myös itiöemä- ja DNA-aineistoille, jotka olin jaotellut osa-aineistoiksi puulajin mukaan. Tutkin selittävien muuttujien

korrelaatioita ordinaatioakseleiden kanssa permutaatiotestillä "vegan"-paketin "envfit"-komennolla (Oksanen ym. 2022).

3 TULOKSET

Itiöemäaineistossa oli yhteensä 127 lajia, keskimäärin 4 lajia per pötkelö (keskihajonta 2,2). Lajeista 58 kuului kantasieniin ja 69 kotelosieniin. DNA-aineistossa oli 167 lajia, keskimäärin 9 lajia per pötkelö (keskihajonta 4,7), joista 95 kuului kantasieniin ja 72 kotelosieniin. Yleisimmät lajit olivat kääpiä kuten taulakääpä (*Fomes fomentarius*), kantokääpä ja kynsikäävät (*Trichaptum* spp.). Muita yleisiä lajeja olivat purppuranahakka (*Chondrostereum purpureum*), nuppikurokka (*Sistotrema brinkmannii*), nokineulat (Mycocaliciaceae) sekä muutamia kotelopulloisia (*Capronia* spp., *Hysterium pulicare* ja *Lophium mytilinum*) ja kotelomaljaisia (*Phialocephala* spp. ja *Mollisia* spp.). Suurin osa aineiston sienilajeista oli yleisiä lajeja, mutta joukossa oli myös useita huonosti tunnettuja lajeja, joiden yleisyys ei ole tiedossa. Uhanalaiseksi luokiteltuja sienilajeja ei kuitenkaan havaittu ollenkaan.

3.1 Lajimäärän suhde pötkelön ominaisuuksiin ja ympäristömuuttujiin

Itiöemäaineistossa sienten lajimäärä kasvoi merkitsevästi, kun pötkelön etäisyys reunasta kasvoi, eli pötkelö sijaitsi metsän sisällä tai lähempänä aukon keskiosaa kuin metsän reunaa (taulukko 3). Tämä johtui etenkin kotelosienten suuremmasta lajimäärästä pötkelön etäisyyden kasvaessa reunasta (liite 1). Harvennuksilla oli enemmän lajeja kuin tuoreilla hakkuilla, kun taas vanhojen hakkuiden lajimäärä ei eronnut harvennusten lajimäärästä. Vanhoilla hakkuilla oli suurempi lajimäärä kuin tuoreilla hakkuilla (glmm: $Z = 3,643$; $p = < 0,000$), mikä johtui etenkin kotelosienten suuremmasta lajimäärästä ($Z = 3,211$; $p = 0,001$). Kantasienten lajimäärä kasvoi pötkelön halkaisijan ja lahoasteen kasvaessa. Tekopötkelöillä sienten lajimäärä ei eronnut luonnonpötkelöistä.

DNA-aineistossa sienten lajimäärä kasvoi kuvion ilmankosteuden keskihajonnan kasvaessa eli, kun ilmankosteus vaihteli enemmän kasvukauden aikana (taulukko 3). Tämä johtui etenkin kantasienten suuremmasta lajimäärästä ilmankosteuden keskihajonnan kasvaessa (liite 1). Lajimäärään vaikutti merkitsevästi myös käsittely siten, että vanhoilla hakkuilla oli enemmän lajeja, etenkin enemmän kotelosienilajeja, kuin harvennuksilla. Vanhoilla hakkuilla oli enemmän sienilajeja kuin tuoreilla hakkuilla (glmm: $Z = 4,727$; $p = < 0,000$), mikä johtui sekä kanta- että kotelosienten suuremmasta lajimäärästä ($Z = 2,845$; $p = 0,004$ ja $Z = 3,484$; $p = < 0,000$). Tuoreet hakkuut eivät eronneet harvennuksista. Tekopötkelöiden ja luonnonpötkelöiden lajimäärissä ei ollut tilastollisesti merkitsevää eroa. Kantasienten lajimäärä kasvoi, kun pötkelöiden kaarnan peittävyys väheni. Kotelosienten lajimäärä kasvoi, kun puuston määrä pötkelöiden ympärillä kasvoi.

Taulukko 3. Kokonaisissa itiöemä- ja DNA-aineistoissa sienten lajimääriin vaikuttavat muuttujat lineaarisissa sekamalleissa "dredge"-mallinvalinnan jälkeen. Taulukoituna jokaisen muuttujan estimaatti, keskihajonta, Z-arvo ja P-arvo. P-arvojen selitteet *** = < 0,001; ** = < 0,01; * = < 0,05; . = < 0,1.

Itiöemäaineisto (dredge)	Estimaatti	Keskihajonta	Z-arvo	P-arvo	
(leikkauspiste)	1,653	0,119	13,898	< 0,000	***
Etäisyys reunasta, m	0,281	0,076	3,701	0,000	***
Halkaisija, cm	0,081	0,051	1,595	0,111	.
Ilmankosteus KA	0,083	0,043	1,906	0,057	.
Käsittely - tuore	-0,442	0,166	-2,659	0,008	**
Käsittely - vanha	-0,011	0,168	-0,063	0,950	.
Lahopuun määrä, m ³ /ha	0,086	0,044	1,955	0,051	.
Puulaji - kuusi	-0,269	0,094	-2,857	0,004	**
DNA-aineisto (dredge)	Estimaatti	Keskihajonta	Z-arvo	P-arvo	
(leikkauspiste)	2,223	0,082	26,965	< 0,000	***
Etäisyys reunasta, m	0,088	0,056	1,567	0,117	.
Ilmankosteus SD	0,127	0,044	2,915	0,004	**
Käsittely - tuore	-0,156	0,130	-1,204	0,229	.
Käsittely - vanha	0,217	0,120	1,804	0,071	.
Lahopuun määrä, m ³ /ha	-0,055	0,033	-1,653	0,098	.
Puuston tilavuus, m ³ /ha	0,072	0,035	2,067	0,039	*

Itiöemäaineistossa koivupötkkelöillä oli enemmän lajeja kuin kuusipötkkelöillä (liite 1). Koivupötkkelöillä lajimäärä kasvoi merkitsevästi ilmankosteuden keskiarvon kasvaessa, johtuen etenkin kantasienten korkeammasta lajimäärästä (liite 1 ja 2). Koivupötkkelöiden sienten lajimäärään vaikutti myös käsittely. Vanhoilla hakkuilla koivupötkkelöillä oli enemmän lajeja kuin harvennuksilla, mutta tuoreet hakkuut eivät eronneet harvennuksista. Vanhoilla hakkuilla oli enemmän lajeja kuin tuoreilla hakkuilla (glmm: $Z = 2,598$; $p = 0,009$). Koivupötkkelöillä kotelosienten lajimäärään ei vaikuttanut merkitsevästi mikään muuttuja (liite 2).

DNA-aineistossa koivupötkkelöillä sienten lajimäärä kasvoi kuvion ilmankosteuden keskihajonnan kasvaessa (liite 1). Koivupötkkelöiden sienten lajimäärä kasvoi, kun pötkkelöiden kaarnan peittävyys väheni, ja etenkin kantasienten osalta myös, kun kantojen lukumäärä kuvioilla väheni. Koivuluonnonpötkkelöillä oli enemmän sienilajeja kuin koivutekopötkkelöillä etenkin kantasienillä (liite 1 ja 2). Koivupötkkelöillä oli enemmän kantasienilajeja tuoreilla hakkuilla kuin harvennuksilla. Vanhat hakkuut eivät eronneet harvennuksista. Koivupötkkelöiden kotelosienten lajimäärään ei DNA-aineistonkaan perusteella vaikuttanut merkitsevästi mikään muuttuja (liite 2).

Itiöemäaineistossa kuusipötkkelöiden sienten lajimäärä kasvoi, johtuen etenkin kotelosienten suuremmasta lajimäärästä, kun pötkkelön etäisyys reunasta kasvoi (liite 1 ja 2). Kuusipötkkelöiden lajimäärä kasvoi pötkkelön halkaisijan

kasvaessa, etenkin kantasienillä. Kuvion käsittely vaikutti kuusipötkkelöiden lajimäärään siten, että harvennuksilla oli enemmän lajeja kuin tuoreilla hakkuilla (liite 1). Vanhoilla hakkuilla oli enemmän lajeja kuin tuoreilla hakkuilla (gmm: $Z = 1,969$; $p = 0,049$). Näiden ohella kuusipötkkelöiden sienten, etenkin kotelosienten, lajimäärä kasvoi kuvion lahopuun määrän kasvaessa (liite 1 ja 2). Kuusipötkkelöiden kantasienten lajimäärä kasvoi pötkkelön lahoasteen kasvaessa (liite 2).

DNA-aineiston kuusipötkkelöiden sienten lajimäärä kasvoi, johtuen etenkin kantasienten suuremmasta lajimäärästä, kun kuvion ilmankosteuden keskihajonta kasvoi (liite 1 ja 2). Käsittely vaikutti kuusipötkkelöiden lajimäärään siten, että harvennuksilla oli enemmän lajeja, johtuen etenkin kantasienten suuremmasta lajimäärästä, kuin tuoreilla hakkuilla, mutta vanhat hakkuut eivät eronneet harvennuksista. Vanhoilla hakkuilla oli enemmän sienilajeja kuin tuoreilla hakkuilla (gmm: $Z = 5,181$; $p = < 0,000$), mikä johtui sekä kanta- että kotelosienten suuremmasta lajimäärästä ($Z = 2,892$; $p = 0,004$ ja $Z = 3,000$; $p = 0,003$). Kuusitekopötkkelöillä oli enemmän lajeja kuin kuusiluonnonpötkkelöillä etenkin kantasienillä. Sienten lajimäärä kuusipötkkelöillä kasvoi, kun pötkkelön etäisyys reunasta kasvoi. Kuusipötkkelöiden sienten lajimäärä kasvoi, kun pötkkelöä ympäröivän elävän puuston määrä kasvoi. Tämä johtui etenkin kotelosienten suuremmasta lajimäärästä elävän puuston määrän kasvaessa. Kuusipötkkelöiden kotelosienten lajimäärä oli suurempi vanhoilla hakkuilla kuin harvennuksilla, kun taas tuoreet hakkuut eivät eronneet harvennuksista (liite 2). Kuusipötkkelöiden kantasienten lajimäärä kasvoi kantojen määrän kasvaessa.

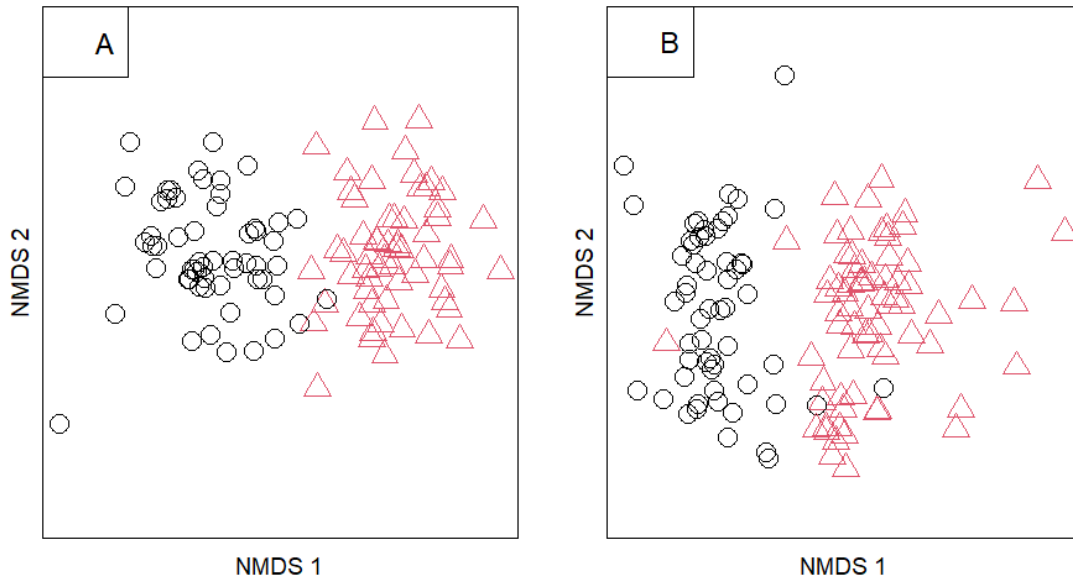
3.2 Yhteisökoostumuksen suhde pötkkelön ominaisuuksiin ja ympäristömuuttujiin

Itiöemäaineistossa sienten yhteisökoostumukseen pötkkelöillä vaikuttivat merkitsevästi puulaji ($r^2 = 0,619$; $p = 0,001$, kuva 1a), käsittely ($r^2 = 0,043$; $p = 0,047$), lahoaste ($r^2 = 0,188$; $p = 0,001$), pötkkelön halkaisija ($r^2 = 0,130$; $p = 0,001$) ja kaarnan peittävyys ($r^2 = 0,205$; $p = 0,001$). Pötkkelön tyyppi (tekopötkkelö/luonnonpötkkelö) ei vaikuttanut sienten yhteisökoostumukseen ($r^2 = 0,019$; $p = 0,099$).

DNA-aineistossa sienten yhteisökoostumukseen vaikuttivat merkitsevästi käsittely ($r^2 = 0,097$; $p = 0,001$), puulaji ($r^2 = 0,412$; $p = 0,001$, kuva 1b), pötkkelön kaarnan peittävyys ($r^2 = 0,154$; $p = 0,001$), halkaisija ($r^2 = 0,103$; $p = 0,001$) ja lahoaste ($r^2 = 0,250$; $p = 0,001$). Pötkkelön tyyppi ei vaikuttanut yhteisökoostumukseen ($r^2 = 0,009$; $p = 0,310$).

Itiöemäaineistossa koivujen yhteisökoostumukseen vaikuttivat merkitsevästi käsittely ($r^2 = 0,117$; $p = 0,005$), pötkkelön kaarnan peittävyys ($r^2 = 0,097$; $p = 0,048$), lahoaste ($r^2 = 0,420$; $p = 0,001$) ja pötkkelön tyyppi ($r^2 = 0,227$; $p = 0,001$). Vanhojen hakkuiden pötkkelöiden sieniyhteisöt erosivat muiden käsittelyiden sieniyhteisöistä, kun taas tuoreiden hakkuiden ja harvennusten sieniyhteisöt muistuttivat enemmän toisiaan (kuva 2a). Koivuilla

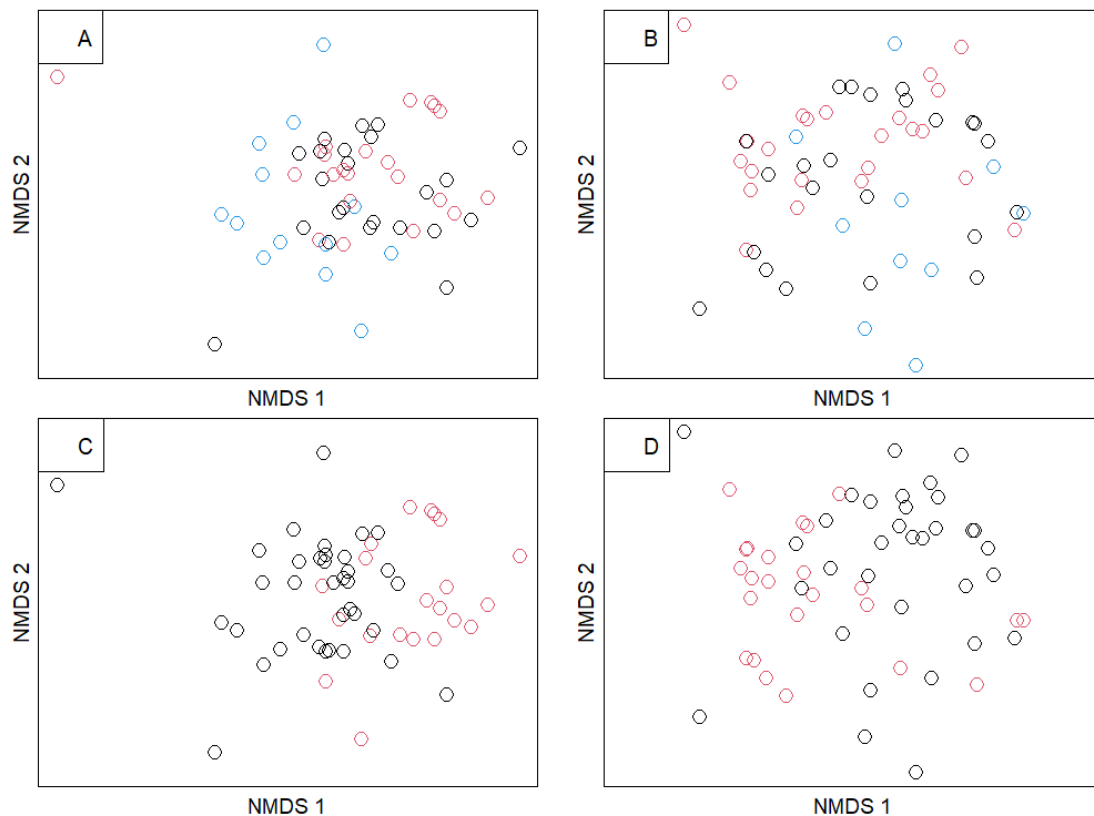
tekopökkelöiden lajisto erosi merkitsevästi luonnonpökkelöiden lajistosta (kuva 2c). Tästä huolimatta niiden yhteisöissä oli myös jonkin verran yhtäläisyyksiä.



Kuva 1. A) Puulajin vaikutus pökkelöiden sieniyhteisöjen koostumukseen (NMDS-analyysi) itiöemäaineistolle ja B) DNA-aineistossa. Mustat ympyrät symboloivat koivupökkelöiden ja punaiset kolmiot kuusipökkelöiden sieniyhteisöjä. Lähempänä toisiaan olevat yhteisöt ovat samankaltaisempia keskenään.

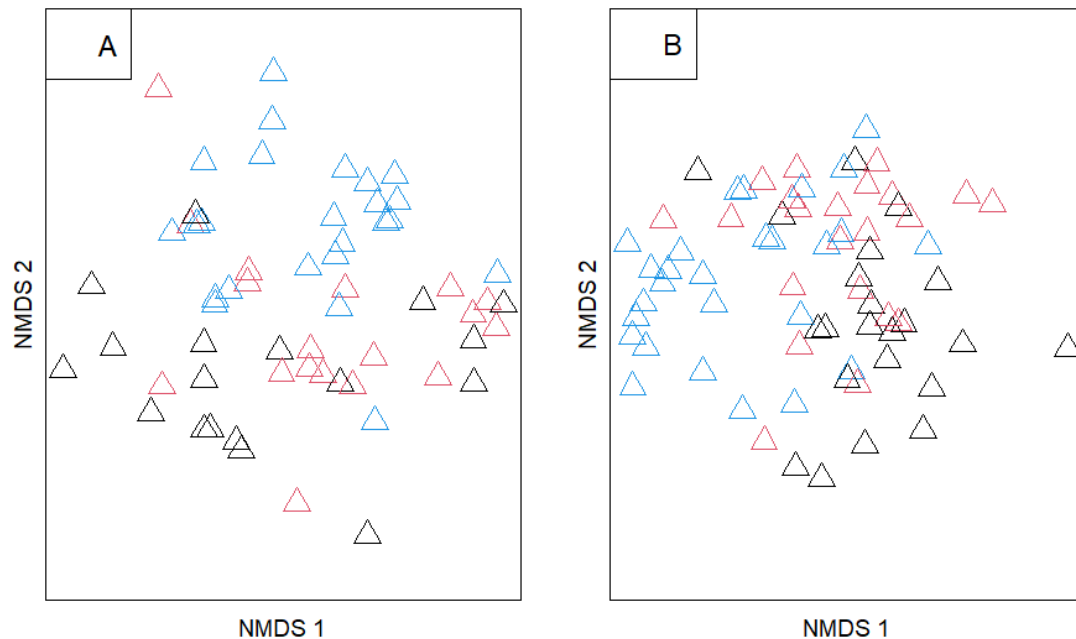
DNA-aineistossa koivupökkelöiden sienten yhteisökoostumukseen vaikuttivat merkitsevästi käsittely ($r^2 = 0,018$; $p = 0,017$), pökkelön tyyppi ($r^2 = 0,131$; $p = 0,001$), pökkelön lahoaste ($r^2 = 0,343$; $p = 0,001$) ja ilmankosteuden keskiarvo ($r^2 = 0,137$; $p = 0,015$). Vanhojen hakkuiden sieniyhteisöt erosivat tuoreiden hakkuiden ja harvennusten sieniyhteisöistä (kuva 2b). Tuoreiden hakkuiden ja harvennusten pökkelöiden sieniyhteisöt muistuttivat läheisemmin toisiaan. Tekopökkelöiden ja luonnonpökkelöiden sieniyhteisöissä oli jonkin verran eroa (kuva 2d).

Itiöemäaineistossa kuusipökkelöillä sienten yhteisökoostumukseen vaikuttivat käsittely ($r^2 = 0,212$; $p = 0,001$), ympäröivän puuston tilavuus ($r^2 = 0,154$; $p = 0,009$), kuvion kantojen lukumäärä ($r^2 = 0,164$; $p = 0,007$), pökkelön halkaisija ($r^2 = 0,189$; $p = 0,002$), pökkelön etäisyys reunaan ($r^2 = 0,192$; $p = 0,002$), kaarnan peittävyys ($r^2 = 0,241$; $p = 0,001$) ja ilmankosteuden keskihajonta ($r^2 = 0,108$; $p = 0,026$). Käsittelyistä etenkin vanhojen hakkuiden pökkelöiden sieniyhteisöt erosivat muiden käsittelyiden sieniyhteisöistä (kuva 3a). Tuoreiden hakkuiden ja harvennusten sieniyhteisöt muistuttivat enemmän toisiaan.



Kuva 2. A) Käsittelyn vaikutus koivupökkelöiden sieniyhteisöjen koostumukseen (NMDS-analyysi) itiöemäaineistossa ja B) DNA-aineistossa. Mustat ympyrät symboloivat harvennuksien, punaiset tuoreiden hakkuiden ja siniset vanhojen hakkuiden sieniyhteisöitä. Lähempänä toisiaan olevat yhteisöt ovat samankaltaisempia keskenään. C) Pökkelön tyyppin vaikutus koivupökkelöiden sieniyhteisöjen koostumukseen (NMDS-analyysi) itiöemäaineistossa ja D) DNA-aineistossa. Mustat ympyrät symboloivat luonnonpökkelöiden ja punaiset tekopökkelöiden sieniyhteisöitä.

DNA-aineiston kuusipökkelöitä tarkasteltaessa käsittely ($r^2 = 0,270$; $p = 0,001$), ympäröivän puuston tilavuus ($r^2 = 0,113$; $p = 0,011$), kuvion kantojen lukumäärä ($r^2 = 0,086$; $p = 0,043$), ilmankosteuden keskihajonta ($r^2 = 0,083$; $p = 0,045$), pökkelön lahoaste ($r^2 = 0,158$; $p = 0,002$), pökkelön halkaisija ($r^2 = 0,187$; $p = 0,001$), kaarnan peittävyys ($r^2 = 0,251$; $p = 0,001$), ja pökkelön etäisyys reunasta ($r^2 = 0,277$; $p = 0,001$) vaikuttivat merkitsevästi sieniyhteisön koostumukseen. Vanhojen hakkuiden sieniyhteisöt erosivat tuoreiden hakkuiden ja harvennusten sieniyhteisöistä (kuva 3b), kun taas tuoreiden hakkuiden ja harvennusten pökkelöiden sieniyhteisöt muistuttivat läheisemmin toisiaan.



Kuva 3. A) Käsittelyn vaikutus kuusipötkkelöiden sieniyhteisöjen koostumukseen (NMDS-analyysi) itiöemäaineistoissa ja B) DNA-aineistossa. Mustat kolmiot symboloivat harvennusten, punaiset tuoreiden hakkuiden ja siniset vanhojen hakkuiden sieniyhteisöjä. Lähempänä toisiaan olevat yhteisöt ovat samankaltaisempia keskenään.

4 TULOSTEN TARKASTELU

4.1 Keskeisimmät tulokset

Tämä on ensimmäinen tekopötkkelötutkimus, jossa tutkittiin kääpien lisäksi muita lahottajasieniryhmiä ja perinteisten sienten inventointimenetelmien kanssa hyödynnettiin DNA-menetelmiä. Tutkimukseni osoittaa yhtenevästi aiempien tutkimustulosten kanssa, että tekopötkkelöt tukevat lahoppuujatkumoa yleisille sienilajeille, sillä tekopötkkelöiden sienilajisto ei eronnut luonnonpötkkelöiden lajistosta (Pasanen ym. 2019, Lindhe ym. 2004). Kaikkien tutkimuspötkkelöiden lajisto koostui yleisistä lajeista, eikä ainuttakaan uhanalaista lajia havaittu. Tärkeä yleinen huomio on myös se, että pötkkelöiden tai ympäristön ominaisuudet eivät vaikuta yksiselitteisesti sienten lajimäärään ja yhteisökoostumukseen. Vaikutukset vaihtelevat riippuen siitä, millä menetelmällä olin kerännyt aineiston (itiöemäkartoitus ja DNA-kartoitus) sekä mitä sieniryhmää (kantasienet ja kotelosienet) ja minkä puulajin (koivu ja kuusi) sienilajistoa tarkastelin. Havaitsin, että eri sienilajeilla on erilaiset elinympäristövaatimukset lahoppuun osalta, eikä yhdenlainen lahoppu ole sopivaa kaikille sienilajeille.

4.2 Tekopötkkelöiden ja luonnonpötkkelöiden erot

Vastoin odotuksiani tekopötkkelöiden lajimäärä ei ollut pienempi kuin luonnonpötkkelöiden lajimäärä koko aineistoa tarkasteltaessa (vrt. Franklin ym. 1987, Elo ym. 2019). Ainoastaan DNA-aineistossa oli havaittavissa ero tekopötkkelöiden ja luonnonpötkkelöiden välillä, kun puulajeja tarkasteltiin erillään. Tällöin koivutekopötkkelöillä oli vähemmän ja kuusitekopötkkelöillä enemmän lajeja kuin vastaavien puulajien luonnonpötkkelöillä.

Tekopötkkelöiden sienilajiston koostumus ei eronnut luonnonpötkkelöiden lajiston koostumuksesta kaikkia tutkimuspötkkelöitä tarkasteltaessa eikä kuusipötkkelöillä. Tulos ei vastannut odotustani siitä, että tekopötkkelöiden ja luonnonpötkkelöiden lajikoostumus olisi erilainen johtuen pötkkelöiden erilaisista kuolintavoista (Franklin ym. 1987, Pasanen ym. 2018). Toisaalta vastaavia tuloksia mekaanisesti tuotetun lahoppuun ja luonnollisesti syntyneen lahoppuun samanlaisista yhteisökoostumuksista on saatu aiemminkin (Lindhe ym. 2004, Elo ym. 2019). Tekopötkkelöiden ja luonnonpötkkelöiden yhteisökoostumuksessa oli eroja ainoastaan koivupötkkelöillä.

Koivujen osalta eroihin tekopötkkelöiden ja luonnonpötkkelöiden välillä vaikuttaa todennäköisesti vanhojen koivutekopötkkelöiden pieni määrä tutkimusasetelmassa. Vanhat hakkuut oli tehty vuosina 2006–2013, jolloin tekopötkkelöitä tehtiin kuvioille lähinnä alueen valtahavupuusta. Tutkimuskuvioiden vanhojen hakkuiden tekopötkkelöt oli tehty melkein pelkästään kuusesta, ja vain kaksi vanhaa koivutekopötkkelöä löydettiin näiltä tutkimuskuvioilta. Vastaavasti kuusitekopötkkelöitä oli vanhoilla hakkuilla 15 kappaletta. Viime vuosina tekopötkkelöitä on alettu tehdä myös koivuista, joten tuoreilla hakkuilla ja harvennuksilla koivutekopötkkelöitä oli paremmin saatavilla ja niillä tutkimusasetelma oli myös paremmin tasapainossa. Tämän vuoksi tulevaisuudessa on mahdollista tutkia paremmin myös vanhojen koivutekopötkkelöiden sienilajistoa.

Tekopötkkelöillä eli ainoastaan yleisiä lajeja, eikä Punaisen listan lajeja esiintynyt pötkkelöillä ollenkaan, mikä vastasi hypoteesia (Lindhe ym. 2004). Myös Ruotsissa tekopötkkelöillä on havaittu enimmäkseen yleisiä sienilajeja, mutta myös joitain uhanalaisia lajeja (Lindhe ym. 2004). Tekopötkkelöiden lajisto vastasi luonnonpötkkelöiden lajistoa, joten tutkimuspötkkelöiden lajisto kuvasti pitkälti talousmetsissä tavattavaa lajistoa. Talousmetsissä uhanalaisten lajien puuttuminen ei ole tavatonta (Junninen ym. 2006). Kokonaisuutta tarkasteltaessa tekopötkkelöt vastaavat hyvin luonnonpötkkelöitä sekä lajimäärältään että lajikoostumukseltaan, ja tekopötkkelöt tarjoavat pitkälti luonnonpötkkelöitä vastaavan elinympäristön sienilajeille.

Uhanalaisten lajien puuttuminen tekopötkkelöiltä ei automaattisesti poissulje tekopötkkelöiden merkitystä lahottajasienille. Tekopötkkelöt mahdollistavat niillä esiintyvillä lajeilla suuremman määrän sopivia elinympäristöjä ja siten ylläpitävät niiden populaatioita paremmin (Bader ym. 1995, Siitonen 2001). Monet yleiset lajit toimivat esilahottajina myöhemmille lahottajille, ja monia näistä esilahottajista on havaittu tekopötkkelöillä (Niemelä

ym. 1995, Lindhe ym. 2004). Useat yleiset sienet ovat tärkeitä myös monille muille lajeille, kuten hyönteisille, tarjoamalla niille elinympäristöjä tai ravintoa (Lindhe ym. 2004). Yleisiä hyvin tunnettuja edeltäjälajeja löytyy etenkin käävistä, joista esimerkkinä ovat kantokääpä, taulakääpä ja kuusenkynsikääpä, jotka olivat runsaita myös tässä tutkimuksessa (Niemelä ym. 1995).

Lahopuun myöhemmillä lahottajilla saattaa olla hyvin tarkat vaatimukset lahopuun laadusta, ja ne saattavat edellyttää, että lahopuuta on lahottanut aiemmin jokin tietty lahottajasieni (Niemelä ym. 1995). Tämän vuoksi myöhäisemmät lahottajat ovat usein harvinaisempia kuin pioneerilahottajat ja muut alkuvaiheen lahottajat. Yleisten pioneerilahottajien esiintyminen luo mahdollisuuksia harvinaisempien seuraajalahottajien esiintymiseen alueella myöhemmin. Koska näitä pioneerilahottajia esiintyi myös tekopökkelöillä, voi tekopökkelöillä niiden lahoamisen loppuvaiheilla esiintyä myös harvinaisempia myöhäisiä lajeja. Tutkimuksessa olleet pökkelöt kannattaisi siis tutkia myöhemmin uudestaan, sillä on mahdollista, että niillä myöhemmin esiintyy myös harvinaisia sienilajeja.

4.3 Pökkelöiden ominaisuuksien ja ympäristömuuttujien vaikutus

4.3.1 Käsittely

Hypoteesina oli, että harvennusten pökkelöillä olisi enemmän lajeja kuin päätehakkuiden pökkelöillä, koska harvennusikäisissä metsissä olisi enemmän lahottajasienille sopivia resursseja (Siitonen 2001). Tulokset noudattivat hypoteesia osittain, sillä osassa analyysistä harvennuksilla oli enemmän lajeja kuin tuoreilla hakkuilla (itiöemäaineisto, itiöemäaineiston kuuset, DNA-aineiston kuuset ja DNA-aineiston kuusten kantasienet). Toisaalta osassa analyysistä vanhojen hakkuiden lajimäärä oli suurempi kuin harvennusten lajimäärä (itiöemäaineiston koivut, DNA-aineiston kotelosienet ja DNA-aineiston kuusten kotelosienet).

Lahottajasienten pienempi lajimäärä tuoreilla hakkuilla kuin harvennuksilla voi johtua lahopuuresurssin vähydestä päätehakkuun jälkeen (Siitonen 2001). Varttuneissa harvennukseen valmiissa metsissä voi esiintyä jo hieman enemmän ja monipuolisempaa lahopuuta kuin tuoreilla hakkuilla, missä saattaa olla jäljellä lähinnä kantoja ja pientä hakkuutähdettä. Kun lahottajasienille on olemassa enemmän resursseja, niillä on paremmat mahdollisuudet elää alueella.

Toisaalta tutkimuksessa tuoreilla päätehakuilla havaittiin suurin määrä lahopuuta kaikista käsittelyistä. Tuoreilla hakkuilla voi olla vielä paljon hakkuutähteitä, jota on jätetty kasoissa alueelle. Tämä hakkuutähte voi lisätä lahopuun määrää alueella hetkellisesti (Sippola ym. 1998). Lahopuu tuoreilla hakkuilla voi kuitenkin olla huonosti sopivaa monille lahottajasienille. Hakkuutähte on usein pientä ja se on kaikki maapuuta, minkä vuoksi tuoreiden hakkuiden suurempi lahopuun määrä ei välttämättä johda lahottajasienten

suureen lajimäärään pötkelöillä, jotka ovat hyvin erilainen lahopuutyypin (Pasanen ym. 2018).

Vanhojen päätehakkuiden lajimäärä oli muutamissa tutkimukseni aineistoissa harvennusten lajimäärää suurempi (itiöemäaineiston koivut, DNA-aineiston kotelosienet ja DNA-aineiston kuusten kotelosienet). Useissa aineistoissa vanhojen hakkuiden lajimäärä oli myös suurempi kuin tuoreilla hakkuilla (itiöemäaineisto ja sen osa-aineistot: koivu, kuusi, kotelosienet; DNA-aineisto ja sen osa-aineistot: kuusi, kotelosienet, kantasienet, kuusten kotelosienet ja kuusten kantasienet). Tämä voi olla seurausta pötkelöiden iästä eri käsittelyissä, sillä käsittelyt kuvasivat osittain tekopötkelöiden ikää: vanhojen hakkuiden pötkelöt olivat vanhempia kuin tuoreiden hakkuiden ja harvennusten pötkelöt, jotka olivat vuorostaan samanikäisiä. Lahottajasienillä on ollut enemmän aikaa levittäytyä vanhojen hakkuiden tekopötkelöille kuin tuoreiden hakkuiden ja harvennusten tekopötkelöille, mikä selittää vanhojen hakkuiden pötkelöiden suurempaa lajimäärää (Whittaker ym. 2001). Toisaalta käsittely kertoo ainoastaan tekopötkelöiden iästä, sillä luonnonpötkelöt ovat voineet syntyä alueelle milloin tahansa. Osa luonnonpötkelöistä saattaa siis olla vanhempia ja osa nuorempia kuin kuvion tekopötkelöt.

Käsittely vaikutti merkittävästi myös pötkelöiden yhteisökoostumukseen pötkelöiden iän kautta. Vanhojen hakkuiden lajisto erosi eniten muiden käsittelyiden lajistosta, kun taas tuoreiden hakkuiden ja harvennushakkuiden lajisto oli enemmän samankaltaista keskenään. Yhteisökoostumuksen tiedetään muuttuvan pötkelöiden vanhetessa, kun pötkelöiden ominaisuudet, kuten lahoaste ja rakenne, muuttuvat (Stokland & Siitonen 2012).

4.3.2 Puulaji

Itiöemäaineistossa sienten lajimäärään vaikutti pötkelön puulaji siten, että koivupötkelöillä oli enemmän sienilajeja kuin kuusipötkelöillä. Rajala ym. (2010) havaitsivat, että lehtipuulla elää suurempi määrä kotelosieniä verrattuna havupuuhun, mikä voi selittää kuusipötkelöiden pienempää lajimäärää. Koivu- ja kuusipötkelöiden lajimäärien ero ei näkynyt DNA-aineistossa. Monia pieniä kaarnan pinnalla eläviä kotelosieniä ei havaittu DNA-menetelmällä, mikä voi selittää, miksi koivu- ja kuusipötkelöiden lajimäärissä ei ollut eroa DNA-aineistossa.

Puulajilla oli suuri merkitys tekopötkelölle kehittyvän sieniyhteisön kannalta. Koivu- ja kuusitekopötkelöillä oli selvästi erilainen lajisto, mikä vastasi odotustani siitä, että puulaji vaikuttaa lahoppuun sieniyhteisön rakenteeseen (Stokland 2012a, Ruokolainen ym. 2018, Purhonen ym. 2021)

4.3.3 Lahoaste

Lahoaste vaikutti lajimäärään ainoastaan itiöemäaineistossa kantasienillä etenkin kuusilla. Lajimäärä oli suurempi pidemmälle lahonneissa pötkelöissä. Monet kantasienet (esim. käävät) muodostavat itiöemänsä hitaasti vasta sopivien olosuhteiden vallitessa, joten tuoreella lahoppuulla lahoamisprosessin

alkuvaiheilla monilla sienillä ei ole ollut tarpeeksi aikaa muodostaa itiöemää (Lindblad 1998). Esimerkiksi kääpien lajimäärä on suurin keskitason lahoasteilla (Bader ym. 1995, Renvall ym. 1995, Lindblad 1998). Viimeisillä lahoasteilla kääpien määrä vähenee jälleen, kun resurssien määrä vähenee (Rajala ym. 2012). DNA-aineistossa lahoaste ei ollut kantasienillä merkitsevä muuttuja, mikä voi olla seurausta siitä, että DNA-menetelmillä on havaittu sellaisia kantasienilajeja, joilla ei ole vielä muodostunut itiöemää, mutta ne elävät lahoppuulla sienirihmastona.

Kotelosienillä lahottajasienissä on enemmän lajeja, jotka ovat pienikokoisia ja muodostavat itiöemän nopeammin tai pystyvät elämään jo tuoreella lahoppuulla, jossa niiden määrä voi olla hyvinkin korkea (Rajala ym. 2012). Tämän vuoksi lahoasteen muutokset eivät vaikuta kotelosientien lajimäärään yhtä voimakkaasti kuin kantasientien.

Lahoaste vaikutti myös pötkelöiden sieniyhteisöiden koostumukseen. Lahoasteen muutokset ovat yksi merkittävimmistä tekijöistä, jotka johtavat lajiston muutoksiin pötkelöiden vanhetessa (Niemelä ym. 1995, Renvall 1995, Siitonen 2001, Jönsson ym. 2008). Useilla sienilajeilla on tarkat vaatimukset siitä, millainen niiden käyttämän lahoppuun tulee olla ominaisuuksiltaan (Bader ym. 1995). Monilla sienilajeilla elämä lahoppuulla on mahdollista vain tietyn lahoasteen aikana, ja kun lahoppuun lahoaminen etenee seuraavalle lahoasteelle, elämä lahoppuulla käy mahdottomaksi olosuhteiden muuttuessa (Berghlund ym. 2005, Jönsson ym. 2008). Lahoamisprosessin edetessä vanha lajisto korvautuu pikkuhiljaa uudella lajistolla, joka on paremmin sopeutunut lahoppuun senhetkiseen tilaan.

Koska lahoamisprosessi etenee koko ajan, uusille eri lahoasteisille lahoppuille on jatkuva tarve (Jönsson ym. 2008). Jos uutta lahoamisen alussa olevaa lahoppuuta ei synny lisää metsään, vähän lahonnutta lahoppuuta hyödyntävälle lajistolle ei ole sopivaa elinympäristöä, mikä heikentää näiden lajien sekä näiden mahdollisten seuraajalajien esiintymisen mahdollisuutta alueella tulevaisuudessa. Tämän vuoksi uusia tekopötkelöitä on hyvä tehdä päätehakuiden jälkeenkin esimerkiksi harvennushakkuiden yhteydessä.

4.3.4 Halkaisija

Pötkelöiden halkaisija vaikutti positiivisesti sienten lajimäärään pötkelöillä, mikä vastasi odotustani (Lindhe ym. 2004, Juutilainen ym. 2014). Etenkin kuusitekopötkelöillä kantasienet hyötyivät paksummista rungoista. Paksujen lahoppuiden suurempi lajimäärä johtuu todennäköisesti paksumpien lahoppuiden suuremmasta tilavuudesta ja elintilasta (Lindhe ym. 2004, Siitonen & Stokland 2012).

Etenkin monet kantasienet, kuten käävät, vaativat paljon resursseja, jotta ne voivat muodostaa itiöemän (Allmér ym. 2006). Tämä voi selittää, miksi halkaisija vaikutti kantasientien lajimäärään pötkelöillä. Osa lahottajasienistä saattaa pystyä elämään myös kapeammilla lahoppuilla, mutta ne eivät koskaan pysty muodostamaan itiöemää, mikä voi selittää sitä, ettei halkaisija ollut merkitsevä muuttuja DNA-aineistossa (Allmér ym. 2006). DNA-menetelmillä saatetaan siis

havaita lajeja, jotka ovat pötkelöllä läsnä vain sienirihmastona. Kotelosienten on havaittu olevan yleisiä myös kapeammilla lahokuilla, eikä halkaisija siksi ollut niille niin merkityksellinen (Rajala ym. 2012).

Halkaisijaltaan paksuja lahokuukappaleita on hyvin vähän suhteessa muuhun lahokuuhun, sillä boreaalisissa talousmetsissä esiintyvä lahokuu on pääsääntöisesti hyvin ohutta (Fridman & Walheim 1999). Monet saproksyylliset lajit kuitenkin suosivat isoja lahokuukappaleita, joiden halkaisija on yli 10 cm (Tikkanen ym. 2006). Todella suurilla kappaleilla (halkaisija yli 30 cm) on havaittu olevan myös juuri siihen erikoistunutta lajistoa (Tikkanen ym. 2006, Stokland & Kausrud 2004).

Toisaalta aiemmissä tutkimuksissa on havaittu, että yleisille lajeille lahokuun halkaisija ei ole niin merkityksellinen kuin harvinaisille lajeille (Kruys ym. 1999). Yleisille lajeille kelpaavat siis ohuemmatkin lahokuut, mutta monet harvinaiset lajit tarvitsevat paksuja runkoja elinympäristökseen. Tämänkin vuoksi paksimmat lahokuukappaleet hyödyttävät sienilajeja enemmän kuin ohuet (Kruys ym. 1999, Lindhe ym. 2004). Toisaalta Ruokolainen ym. (2018) havaitsivat, että halkaisijalla ei ollut vaikutusta sienten lajimäärän lahokuulla. He päättelivät, että lahokuun halkaisijalla ei ole suurta merkitystä vanhoissa metsissä, missä lahokuuta on paljon saatavilla, mutta halkaisijan merkitys on suurempi talousmetsissä, joissa lahokuuta on vähän.

Paksumpien lahokuiden suurempi pinta-ala mahdollistaa myös sienten paremman leviämisen itiöiden avulla (Jönsson ym. 2008). Itiöiden leviäminen on sattumanvaraista, ja vain osa niistä koskaan laskeutuu sopivalle alustalle, jossa niiden kehittyminen on mahdollista. Lahokuun suuri pinta-ala yksinkertaisesti nostaa todennäköisyyttä, että itiö osuu siihen (Jönsson ym. 2008). Vastaavasti paksimmat lahokuut säilyvät ympäristössä kauemmin, joten lahottajasienillä on enemmän aikaa levitä niille kuin ohuille nopeasti lahoaville lahokuukappaleille (Siitonen & Stokland 2012).

Halkaisija vaikutti merkitsevästi myös lahottajasienten yhteisökoostumukseen. Monet lahottajasienet ovat erikoistuneet elämään tietyn paksuisilla lahokuilla (Renvall 1995). Nordén ym. (2004) havaitsivat, että etenkin kantasienten ja kotelosienten määrät vaihtelivat lahokuun paksuuden mukaan. Kotelosienten määrä oli suurempi ohuella lahokuulla, kun taas kantasieniä oli tasaisemmin eri kokoisella lahokuulla (myös Rajala ym. 2012). Etenkin monet käävät tarvitsevat paksuja lahokuita (Junninen & Komonen 2011). Tällaiset lajit saattoivat puuttua ohuemmilta pötkelöiltä, mikä vaikutti yhteisökoostumukseen.

Ainoastaan koivupötkelöillä halkaisija ei vaikuttanut merkitsevästi yhteisökoostumukseen. Koivupötkelöt olivat kooltaan keskimäärin pienempiä kuin kuusipötkelöt, eikä niiden joukossa ollut niin paksuja runkoja kuin kuusilla. Tämä saattaa vaikuttaa siihen, miksi koivupötkelöiden halkaisijalla ei ole ollut niin suurta vaikutusta sienilajistoon kuin kuusilla.

4.3.5 Kaarnan peittävyys

Koivujen ja kantasienten lajimäärä oli suurempi DNA-aineistossa, kun pötkelöiden kaarnan peittävyys oli pienempi (vrt. Hagge ym. 2019). Kaarnan peittävyys vaikutti vahvasti myös yhteisökoostumukseen itiöemäaineistossa kaikilla sienillä, koivuilla ja kuusilla sekä DNA-aineistossa kaikilla sienillä ja kuusilla. Kaarnan peittävyys vaikuttaa siihen, kuinka paljon paljasta puun pintaa on näkyvissä. Osa sienilajeista lahottaa puuta, mutta osa on erikoistunut elämään kaarnan pinnalla (Renvall 1995). Kaarnan peittävyys vaikuttaa myös lahoppuun ominaisuuksiin, kuten sen kosteuteen ja lämpötilaan (Renvall 1995, Hagge ym. 2019). Nämä vaikuttavat siihen, millaisia lajeja lahoppuulla voi elää ja edelleen lajimäärään ja yhteisökoostumukseen.

Kaarnan peittävyys vaikutti sienten itiöemien inventointiin, sillä pötkelöistä, joista oli irronnut kaarnaa, oli mahdollista tarkastella paremmin myös joitakin kaarnan alapuolisia alueita kaarnapeitteen reunoilta. Toisaalta tämä tuskin on vaikuttanut oleellisesti yhteisökoostumuksen tuloksiin, sillä kaarnan peittävyys oli merkitsevä muuttuja myös DNA-aineistossa.

4.3.6 Ympäröivän puuston tilavuus ja pötkelön etäisyys reunasta

Ympäröivän puuston tilavuus vaikutti positiivisesti kuusten ja kotelosienten lajimäärään DNA-aineistossa. Ympäröivän puuston tilavuus vaikutti myös kuusipötkelöiden sienten yhteisökoostumukseen itiöemä- ja DNA-aineistoissa. Ympäröivän puuston määrä vaikuttaa pötkelöiden olosuhteisiin, sillä ympäröivä puusto luo varjoa ja voi estää suoran auringonpaisteen (Bässler ym. 2010). Kun pötkelön ympärillä on ollut paljon elävää puustoa, pötkelöt ovat olleet luultavasti kosteampia, ja niiden lämpötila on ollut matalampi. Tämä ei ollut kuitenkaan suoraan havaittavissa aineistoa tarkasteltaessa, sillä ilmankosteus oli kuviokohtainen muuttuja. Kaikilla yhden kuvion pötkelöillä oli siis sama ilmankosteus. Todellisuudessa yksittäisten pötkelöiden ympärillä ilmankosteus on saattanut olla erilainen.

Pötkelön etäisyys reunaan oli merkitsevä muuttuja itiöemäaineistossa, missä sillä oli positiivinen vaikutus lajimäärään koko aineistossa, kuusilla, kotelosienillä ja kuusten kotelosienillä. Pötkelön etäisyys reunasta vaikutti merkitsevästi kuusipötkelöiden sieniyhteisöjen koostumukseen sekä itiöemäettä DNA-aineistoissa. Koska etäisyys reunasta kuvattiin analyyseissa positiivisella arvolla pötkelön sijaitessa päatehakuulla, ja negatiivisella arvolla, kun pötkelö sijaitsi säästöpuuryhmässä tai harvennuksella, lajimäärä on ollut suurempi kauempana kuvion reunasta vain tuoreilla ja vanhoilla hakkuilla. Säästöpuuryhmissä ja harvennuksilla lajimäärä oli suurempi, kun pötkelöt ovat sijainneet lähempänä kuvion tai säästöpuuryhmän reunaa. Harvennushakkuilla pötkelöiden olosuhteet eivät välttämättä ole muuttuneet suuresti, vaikka ne olisivat sijainneet kuvioden keskiosissa tai reunoilla, sillä harvennuskuvioden reuna saattoi rajautua usein toisiin harvennuskuvioihin eikä aukkoon, ja siten pötkelön sijainti ei ole tarkoittanut suurta muutosta olosuhteissa. Vanhoilla ja tuoreilla hakkuilla pötkelön sijainti on voinut vaikuttaa enemmän olosuhteisiin,

sillä lähempänä metsäisiä reunoja pötkelöt voivat olla osan päivää varjossa. Aukkojen keskellä pötkelöt voivat sijaita koko päivän auringossa etenkin suurilla kuvioilla. Vanhojen ja tuoreiden hakkuiden pötkelöt ovat voineet vaikuttaa tulokseen enemmän, sillä niiden määrä oli aineistossa suurempi kuin harvennusten pötkelöiden. Tämä on voinut korostaa aukkojen keskiosissa olevien kuivien pötkelöiden lajistoa. Kuivalla pystylahopuulla viihtyvät etenkin monet kotelosienet (Jonsson & Stokland 2012).

Ympäröivän puuston määrä ja pötkelöiden etäisyys kuvion reunasta vaikuttavat pötkelön olosuhteisiin. Lahopuu kehittyy erilaisissa olosuhteissa erilaiseksi, joten myös niiden lajistossa on eroja, sillä kaikilla sienilajeilla on omat vaatimuksensa siitä, minkälaisella lahopuulla ne pystyvät elämään (Bader ym. 1995). Ympäröivän puuston tilavuus ja pötkelön etäisyys reunasta ovat vaikuttaneet siihen, kuinka varjoisassa paikassa pötkelö sijaitsee. Tämä on vuorostaan luultavasti vaikuttanut esimerkiksi pötkelön kosteuteen ja lämpötilaan. Pystylahopuu voi usein olla kuivempaa kuin esimerkiksi maapuu, joten pötkelöilläkin saattaa esiintyä enemmän sellaisia lajeja, jotka sietävät kuivempiakin olosuhteita (Lindhe ym. 2004, Jonsson & Stokland 2012). Tämän vuoksi lahopuun kosteudella ei välttämättä ole niin suurta vaikutusta pötkelöiden lajimäärään tai sen koostumukseen.

4.3.7 Ilmankosteus

Ilmankosteuden keskiarvolla ei juurikaan ollut yhteyttä sienilajien määrään pötkelöillä. Yhteys oli merkitsevä vain itiöemäaineiston koivuilla johtuen etenkin kantasienistä. Kosteammissa olosuhteissa olevat pötkelöt eivät siis olleet merkitsevästi parempia kuin kuivemmat, jotka sijaitsevat paahteisemmilla paikoilla. Tulos on linjassa Lindhen ym. (2004) tutkimuksen kanssa, jossa ei havaittu auringonvalolla, ja sitä kautta ympäristön kosteudella, olevan suurta merkitystä sienten lajimäärään tekopötkelöillä. Ilmankosteuden keskihajonta vaikutti positiivisesti lajimäärään DNA-aineistoa tarkasteltaessa, eli lajimäärä oli suurempi, kun kosteusolosuhteet kuvioilla vaihtelivat enemmän.

Ilmankosteuden keskihajonta vaikutti sienten yhteisökoostumukseen kuusipötkelöillä sekä itiöemä- että DNA-aineistossa. DNA-aineistossa kuusipötkelöiden yhteisökoostumukseen vaikutti myös ilmankosteuden keskiarvo. Ilmankosteuden vaihtelut vaikuttavat pötkelöiden ominaisuuksiin ja siihen, mitkä lajit viihtyvät lahopuulla. Lahopuun kosteus on yksi tärkeistä tekijöistä, jotka määrittävät lahopuun yhteisökoostumusta (Jonsson & Stokland 2012).

Ilmankosteuden keskiarvo korreloi negatiivisesti ilman lämpötilan kanssa. Niillä kuvioilla, joilla on ollut kosteampaa, on siis ollut alhaisempi lämpötila. Lämpötilaan vaikuttaa usein paljon suoran auringon paisteen määrä, jonka vaikutusta on tutkittu lahopuulla eläviin sieniin. Kaikilla sienilajeilla on oma sietokykynsä sopiville lämpötiloille, joten lahopuun lämpötila vaikuttaa sienten yhteisökoostumukseen (Griffith & Boddy 1991). Jotkut sienilajit viihtyvät erityisesti kuivalla ja kovalla pystylahopuulla (Jonsson & Stokland 2012). Tällaisia lajeja ovat etenkin nokineulat, jotka ovat joukko huonosti tunnettuja

kotelosieniä. Nokineulat esiintyivät aineistossa runsaslukuisina tuoreilla ja vanhoilla hakkuilla sekä teko- että luonnonpötkelöillä, mutta niitä ei käytännössä löydetty ollenkaan harvennuksilta. Ero tuskin johtuu pötkelöiden iästä, sillä tuoreiden hakkuiden ja harvennusten tekopötkelöt olivat suunnilleen samanikäisiä. Ero kahden käsittelyn välillä muodostui niillä vallitsevista olosuhteista: harvennuksset ovat pääsääntöisesti varjoisia ja siten kosteampia, kun taas tuoreilla hakkuilla on aurinkoista ja kuivempaa. Nokineulat viihtyivät etenkin kuivuneella ja kaarnattomalla pystylahopuulla, ja siksi niitä esiintyi runsaana tuoreilla hakkuilla.

4.3.8 Lahopuun määrä ja kantojen määrä kuvioilla

Lahopuun määrä kuvioilla ei vaikuttanut juurikaan lajimäärään eikä yhteisökoostumukseen. Sillä oli merkitsevä vaikutus ainoastaan itiöemäaineiston lajimäärään kuusilla ja etenkin kantasienillä. Tulos on hieman yllättävä, sillä lahopuun määrä kertoo sopivien elinympäristöjen määrästä lahottajasienille pötkelöiden ympäristössä (Edman ym. 2004, Krah 2018). Oletuksena oli, että harvennuksilla olisi suurempi lajimäärä, sillä niissä on enemmän lahopuuta kuin päätehakkuilla (Siitonen 2001). Harvennuksilla lahopuun määrä oli kuitenkin samankaltainen vanhojen hakkuiden kanssa, ja tuoreilla hakkuilla oli jopa enemmän lahopuuta kuin harvennuksilla.

Lahopuun määrän ja sienten lajimäärän on havaittu korreloivan keskenään (Bader ym. 1995, Junninen ym. 2006, Hottola & Siitonen 2008). Tulos on kuitenkin saatu useimmissa tapauksissa tutkimuksista, jotka on toteutettu vanhoissa metsissä, eikä eri sukkessiovaiheita ole juurikaan tutkittu (Junninen ym. 2006). Yhtenevästi tulosteni kanssa lahopuun määrällä ei ollut vaikutusta sienten lajimäärään, kun tarkasteluun otettiin mukaan myös talousmetsien päätehakkuita (Junninen ym. 2006).

Ilmiö voi johtua siitä, että eri käsittelyiden välillä lahopuun määrässä ei ollut suuria eroja ja keskimäärin lahopuuta oli kuvioilla kuitenkin vähän, vaikkakin enemmän kuin talousmetsissä on keskimäärin arvioitu olevan. Iso osa lasketusta lahopuusta on saattanut olla myös monille pötkelöillä eläville lajeille epäsojivaa, sillä suurin osa tutkimuskuvioiden lahopuusta oli maalahopuuta, ja pystylahopuun osuus oli todella pieni. Sopivia elinympäristöjä pystylahopuulla eläville lahottajasienille oli lähiympäristössä siis vähän.

Tutkimuksessa kantojen määrä huomioitiin erikseen irrallaan muusta lahopuusta. Kantojen lukumäärä kuviolla vaikutti negatiivisesti sienten lajimäärään DNA-aineistossa koivuilla ja etenkin kantasienillä sekä positiivisesti kuusten kantasienillä. Kantojen määrä vaikutti kuusipötkelöiden sienten lajikoostumukseen sekä itiöemä- että DNA-aineistoissa. Kannot auttavat ylläpitämään sienten lajimäärää talousmetsissä, ja ne voivat helpottaa lahottajasienten säilymistä alueella metsätaloustoimenpiteiden aikana (Allmér ym. 2006, Toivanen ym. 2012). Kantojen ja muun hakkuutähteen poistamisen on huomattu vähentävän sienten lajimäärään päätehakkuilla, minkä arvellaan johtuvan saatavilla olevien resurssien vähenemisestä (Toivanen ym. 2012). Osa tuloksistani on siis ristiriidassa aiempien havaintojen kanssa, sillä koivuilla ja

koivujen kantasienillä lajimäärä väheni, kun kantojen määrä tutkimuskuvioilla kasvoi.

4.4 Itiöemäaineiston ja DNA-aineiston erot

Oletin, että itiöemäaineistossa ja DNA-aineistossa eri tekijät vaikuttavat lajimäärään ja yhteisökoostumukseen, sillä oletettavasti aineistot eroavat toisistaan erilaisten kartoitusmenetelmien ansiosta (Allmér ym. 2006). Itiöemä- ja DNA-aineiston lajimäärään vaikuttivat suurelta osin eri muuttujat, kun taas yhteisökoostumuksen suhteen aineistojen tulokset olivat pitkälti yhteneviä.

Itiöemä- ja DNA-aineistoissa oli keskenään hieman eri lajeja. Etenkin DNA-aineistossa esiintyi useita lajeja, joita ei esiintynyt ollenkaan itiöemäaineistossa. Toisaalta muutamia lajeja ei esiintynyt vastaavasti ollenkaan DNA-aineistossa, vaikka ne olivat yleisiä itiöemäaineistossa. Tällaisia lajeja olivat etenkin kaarnan tai puun pinnan päällä elävät pienet kotelosienet, kuten nokineulat ja tietyt kotelopulloslaajit.

Puun pinnan päällä elävien pienten kotelosienten puuttuminen DNA-aineistosta johtui luultavasti DNA-näytteiden keräysmenetelmästä (Pasanen ym. 2018). Ennen purunäytteen poraamista puun pinnalta poistettiin pieni kerros puuta. Näin varmistettiin porauspinnan puhtaus ja se, ettei purunäytteeseen kulkeudu puun pinnalla olevia itiöitä, jotka eivät todellisuudessa elä kyseisellä lahopuulla. Puun pintakerroksen poistamisen yhteydessä on kuitenkin todennäköisesti poistettu myös se kerros, jossa näiden pienten kotelosienten sienirihmasto on kasvanut. Tämän vuoksi lajeja ei ole ollut mahdollista havaita DNA-näytteissä.

Itiöemäaineistossa olleeseen lajistoon on vaikuttanut ajankohta, jolloin aineisto käytiin keräämässä. Sienilajit muodostavat itiöemiä eri aikoihin vuodesta, mutta myös lajin sisällä voi olla suurta vaihtelua (Renvall 1995, Berglund ym. 2005, Abrego ym. 2016). Koska jokaisella pötkelöllä sienet käytiin inventoimassa vain kerran, on todennäköistä, että pötkelöllä käytiin, kun osa itiöemistä oli jo hävinnyt tai osa ei ollut vielä muodostunut. Lisäksi koska ensimmäisen ja viimeisen pötkelön inventoinnin välillä aikaeroa oli yksi kuukausi, on pötkelöillä saattanut esiintyä jo hieman eri lajistoa.

Osa sienilajeista saattaa elää lahopuulla, mutta ei ole tehnyt kartoitushetkellä näkyvää itiöemää (Berglund ym. 2005). Sieni saattaa olla vasta niin nuori, että se tekee ensimmäisen itiöemän vuosien kuluttua. Olosuhteet pötkelöllä saattavat myös olla sellaiset, että sieni ei pysty tekemään itiöemää esimerkiksi resurssien vähyyden vuoksi (Allmér ym. 2006). Nämä lajit, jotka esiintyvät pötkelöllä sienirihmastona, mutta eivät ole tehneet itiöemää, puuttuvat tietenkin itiöemäaineistosta, mutta voivat sitä vastoin näkyä DNA-aineistossa (Allmér ym. 2006). Tämä voi myös selittää, miksi lahoaste ei vaikuttanut DNA-aineistossa kuusipötkelöiden lahottajasienten yhteisökoostumukseen. Vanhemmilla lahopuilla on yleensä suurempi lahoaste, joten lahottajasienillä on ollut enemmän aikaa muodostaa itiöemiä. Pelkkänä sienirihmastona eläviä sieniä voidaan kuitenkin havaita jo tuoreessa lahopuussa

pienillä lahoasteilla DNA-menetelmien avulla, joten pelkkää DNA:ta tarkasteltaessa lahoasteen merkitys ei ole niin suuri.

Sienten määrittäminen pelkän morfologian avulla voi olla haastavaa, sillä useilla lajeilla on paljon samankaltaisia rakenteita ja yhdellä lajilla ulkonäkö voi vaihdella suuresti sen elinkierron vaiheen mukaan (Begerow ym. 2000, Begerow ym. 2010). Myös samansuuntaisen evoluution on todettu olevan yleistä sienten kohdalla ja kryptisiä lajeja on löydetty useita (Begerow ym. 2010). Näiden seikkojen vuoksi itiöemien määrittäminen voi sisältää virheitä, jotka voivat johtua niin määrittäjän virheestä kuin vanhentuneesta määrittämissuorituksistakin. Itiöt ovat tärkeässä roolissa sieninäytteiden määrittämisessä mikroskooppilla. Tämän vuoksi myös joitakin näytteitä, jotka olivat muuten hyväkuntoisia, mutta niissä ei ollut itiöitä, hylättiin tai saatiin määritettyä vain sukutasolle. Näissä tapauksissa DNA-menetelmät voivat auttaa oikean lajin selvittämisessä, sillä jos DNA-näytteestä löytyy tällaisen suvun edustajia, on mahdollista, että itiöemänäyte kuuluu DNA-näytteessä oleviin lajeihin.

DNA-kirjastot ovat jatkuvan kehityksen alaisena, mutta monia DNA-kirjastoja pidetään nykyään jo hyvin kattavina ja niistä saa hyvinkin luotettavia tuloksia (Begerow ym. 2010). Sienten DNA-kirjastojen ongelmana ovat etenkin suppea lajiston määrä ja heikkolaatuiset sekvenssit (Seifert 2009, Begerow ym. 2010). On vaikea arvioida, kuinka DNA-kirjastot ovat vaikuttaneet DNA-aineiston lajinmäärittämiseen. Koska DNA-aineistossa esiintyi vain yleisiä lajeja, on todennäköisempää, että DNA-kirjastojen heikkouksilla ei ole ollut kovin suurta vaikutusta.

Koska DNA-aineistossa ja itiöemäaineistossa oli myös paljon yhtäläisyyksiä, ovat lajinmäärittämiset onnistuneet suurimmalta osin hyvin ja tulokset antavat luotettavan kuvan tekopökölöistä hyödyntävästä lajistosta. Joukossa oli kuitenkin muutamia sienilajeja, joiden määrittämisessä oli selviä epävarmuuksia. Esimerkiksi joidenkin sienisukujen edustajia oli useita molemmissa aineistoissa, mutta niiden lajit menivät ristiin. Itiöemäaineistossa esiintyivät lajit *Hypochnicium bombycinum* ja *H. punctulatum*, kun DNA-aineistossa esiintyivät lajit *H. albostramineum* ja *H. geogenium*. Aineistoissa esiintyi myös joitakin vaikeita lajipareja, joiden määrittämisessä ei saatu täyttä varmuutta siitä, kumpaan lajiin näytteet kuuluivat (esimerkiksi *Hyphodontia alutaria* ja *H. pallidula*). Näistä lajeista muodostettiin aineistoon lajipareja, jotta aineistojen vertailu onnistuisi paremmin.

4.5 Tulosten merkitys metsien luonnonhoidolle

Tulosten perusteella tekopökölöet ovat useille lahottajasienille sopiva elinympäristö ja ne kelpaavat luonnollisesti syntyneen pökölöen tavoin. Tekopökölöitä tekemällä lahottajasienten tarvitseman lahoppuun määrää voidaan helposti lisätä talousmetsissä niin avo- kuin harvennushakkuillakin. Tekopökölöiden lajisto vastaa kuitenkin ympäröivän alueen lajistoa ja talousmetsässä se koostuu lähinnä yleisistä lajeista. Tekopökölöitä tekemällä on

mahdollista parantaa lahoppuujatkumoa ja siten mahdollistaa myös harvinaisempien lajien leviäminen.

Sienten kannalta tekopötkkelöitä kannattaa tehdä eri puolille hakkuukuviota, sillä koko aineistoa tarkasteltaessa ympäristön olosuhteilla, kuten kosteudella ja varjoisuudella, ei ollut suurta yhtenevää vaikutusta sienten lajimäärään. Monipuolisella sijoittelulla voidaan taata suurempi laadullinen vaihtelu kehittyvään lahoppuuhun ja siten palvella suurempaa joukkoa sienilajeja, joilla kaikilla on vaatimuksensa lahoppuun ominaisuuksien suhteen. Tietyille sienilajeille, jotka suosivat kuivaa ja kaarnatonta lahoppuuta, tekopötkkelöitä kannattaa tehdä päätehakkuiden keskiosiin, jossa aurinko pääsee kuivattamaan pötkkelöt. Osa tekopötkkelöistä kannattaa vuorostaan tehdä päätehakuilla niiden reunoille, jossa tekopötkkelöt ovat enemmän varjossa.

Tekopötkkelöitä olisi hyvä tehdä sekä lehti- että havupuusta. Lahottajasienten yhteisökoostumus erosi huomattavasti toisistaan kuusi- ja koivupötkkelöillä, sillä iso osa sienilajeista on erikoistunut hyödyntämään juuri tiettyjä puulajeja. Tarjoamalla pystylahoppuuta sekä havu- että lehtipuista voidaan palvella suurempaa kirjoa eri sienilajeja. Samasta puulajista kannattaa kuitenkin tehdä kohteelle useampia tekopötkkelöitä, sillä kaikki puut lahoavat yksilöllisesti (Gustafsson ym. 2016). Yhdestä tekopötkkelöstä saattaa pudota kaarna aikaisin ja toinen pysyy kaarnan peittämänä pitkään. Vastaavasti yksi lahoaa nopeasti ja kaatuu maahan, kun toinen kuivuu ja lahoaa hitaasti. Kun samasta puulajista tehdään useampi tekopötkkelö alueelle, lahoppuun laadussa pääsee puulajeittain esiintymään suurempaa vaihtelua (Gustafsson ym. 2016). Monipuolinen lahoppu tarjoaa sopivia elinympäristöjä suuremmalle joukolle lajeja.

Pötkkelöitä ei kuitenkaan kannata tehdä tietyllä alueella liian monesta eri puulajista, sillä silloin ajaututaan herkästi tilanteeseen, että jokaisesta puulajista on alueella vain yksittäisiä lahoppuita. Aiemmissa tutkimuksissa on havaittu, että alueellisesti kannattaa keskittää tiettyjä puulajeja, kunhan huolehtii, että jokin havu- ja lehtipuulaji on edustettuna (Gustafsson ym. 2020).

Tekopötkkelöitä tehdessä kannattaa suosia paksuja runkoja. Paksummissa pötkkelöissä on havaittu esiintyvän enemmän lajeja, vaikka osassa tutkimuksista halkaisijalla ei ollut suurta merkitystä lajimäärälle (Kruys ym. 1999, Lindhe ym. 2004, Juutilainen ym. 2014, Ruokolainen ym. 2018). Paksun halkaisijan arvioidaan olevan kuitenkin parempi etenkin harvinaisille lajeille, joilla on usein tarkemmat vaatimukset lahoppuun laadusta ja ominaisuuksista. Tämän vuoksi tekopötkkelöt kannattaa tehdä mahdollisimman paksuista puista.

Edman ym. (2004) ehdottaa, että lahoppuuta pitäisi tehdä etenkin lähelle suojelualueita ja paikoille, joissa tiedetään sijaitsevan lajeja, joita halutaan erityisesti suojella, sillä itiöiden leviämiskyky on rajallinen (Jönsson ym. 2008). Myös tekopötkkelöitä tehtäessä hyvällä aluetuntemuksella on mahdollista edesauttaa harvinaisempien lajien selviämistä sijoittamalla tekopötkkelöitä etenkin näiden lajien elinympäristöjen läheisyyteen. Vaikka tässä tutkimuksessa tekopötkkelöiltä ei löydetty harvinaisempia lajeja, ei ole poissuljettua, etteikö niitä voisi tekopötkkelöilläkin esiintyä. Tulevaisuudessa voisikin olla järkevää selvittää

luonnonsuojelualueiden läheisyydessä olevien tekopötkkelöiden lajistoa. Tässä tutkimuksessa tekopötkkelöitä ei sijainnut lahottajasienten kannalta merkittävien alueiden läheisyydessä, vaan alueita ympäröi lähinnä tavallinen talousmetsä.

5 PÄÄTELMÄT

Tekopötkkelöt ovat sienille sopiva elinympäristö. Sienten lajimäärä ja lajisto vastaavat samalla alueella esiintyviä luonnollisesti syntyneitä pötkkelöitä. Tekopötkkelöillä esiintyy lähinnä yleisiä lajeja, jotka kuvaavat talousmetsissä tavattavaa lajistoa. Tekopötkkelöiden avulla toteutetulla luonnonhoidolla ei ainakaan lyhyellä aikajänteellä ole suurta merkitystä uhanalaisille lajeille.

Tekopötkkelöiden lajimäärään ja lajikoostumukseen vaikuttivat monet tekijät, mikä korostaa ominaisuuksiltaan monipuolisten tekopötkkelöiden tekemisen merkitystä. On selvää, että yhdenlaiset pötkkelöt eivät voi palvella kaikkia sienilajeja, sillä sienet ovat hyvin monimuotoinen ryhmä, ja kaikilla lajeilla on omat tarpeensa elinympäristön suhteen. Tästä gradusta saaduista tuloksista ja aiemmista tekopötkkelötutkimuksista on kuitenkin mahdollista tehdä johtopäätöksiä siitä, millaisia tekopötkkelöitä kannattaa tehdä, jotta niistä on suurin hyöty lahoppuusta riippuvaisille lahottajasienille. Tekopötkkelöitä kannattaa tehdä mahdollisimman paksuista puista, niitä kannattaa tehdä sekä lehti- että havupuusta ja niitä kannattaa sijoittaa hakkuukuvioille monipuolisesti. Tekopötkkelöitä tulisi tehdä niin avo- kuin harvennushakkuiden yhteydessä.

Tekopötkkelöitä tekemällä on mahdollisuus tukea alueen lahoppuujatkumoa lisäämällä alueen pystylahoppuun määrää. Tutkimushetkellä tekopötkkelöillä eli monipuolinen joukko yleisiä lajeja, mutta tulevaisuudessa monien tärkeiden pioneerilahottajien lahottamassa tekopötkkelössä voi esiintyä myös harvinaisempia lajeja, kunhan näillä lajeilla on mahdollisuus levitä.

Käytetyt DNA-menetelmät soveltuivat sienten tutkimiseen lahoppuulta, ja kyseisellä menetelmällä saatiin hyvä otos tekopötkkelöitä hyödyntävästä sienilajistosta. Saatu tulos oli pitkälti linjassa itiöemäaineiston kanssa, mutta aineistojen välillä oli myös eroja. Kahden eri aineistonkeruumenetelmän avulla on siis mahdollista saada kattavampi otos lahoppuulla elävästä lajistosta, sillä molemmilla menetelmillä on omat vahvuutensa ja heikkoutensa tietynlaisten sienten havaitsemisessa. DNA-menetelmien tehokas ja luotettava käyttö kuitenkin vaatii edelleen kehitystä käytössä olevissa DNA-kirjastoissa, jotta saadut tulokset ovat luotettavia.

Tulevaisuudessa tekopötkkelötutkimuksessa olisi tärkeää saada lisää tietoa etenkin vanhojen tekopötkkelöiden lajistosta sekä lajiston kehityksestä samoilla tekopötkkelöillä. Näin voitaisiin tutkia sitä, voiko vanhoilla tekopötkkelöillä elää niiden lahoamisen loppuvaiheilla myös harvinaisempia lajeja. tulevaisuudessa Tutkimuksissa pitäisi tutkia myös enemmän vanhoja tekopötkkelöitä harvennuskohdeilla, jotta saataisiin parempi kuva eroista niiden ja päätehakkuiden tekopötkkelöillä.

KIITOKSET

Tein pro graduni osana TEKOPÖLY-hanketta (2021–2022), jonka tavoitteena oli selvittää tekopökköiden hyötyjä lahottajasienille, pistiäisille ja linnuille. Kiitän Societas pro Fauna et Flora Fennicaa ja Suomen Biologian Seura Vanamo ry:tä apurahojen myöntämisestä graduprojektini maastotyöskentelyn ajalle. Kiitän erityisesti ohjaajiani Jenna Purhosta, Heidi Björklundia ja Atte Komosta kaikesta avusta ja kärsivällisyydestä koko projektin ajan. Kiitos Finsilva Oyj:lle tutkimusmetsien antamisesta tutkimuskäyttöön ja Metsä Groupille sopivien tutkimuskohteiden valinnasta. Erityinen kiitos myös kaikille, jotka auttoivat minua maastotoissa ja näytteiden määrityksessä: Eveliina Stigell, Suvi Sutinen, Hanna Tuovila, Unto Söderholm, Pyry Veteli, Aku Korhonen, Anette Ursin, Tapio Tervala ja Anna Lähde.

Jyväskylässä 13.5.2024
Salla Pitkänen

KIRJALLISUUSLUETTELO

- Abrahamsson M., Lindblad M. & Rönnberg J. 2008. Influence of butt rot on beetle diversity in artificially created high-stumps of Norway spruce. *For. Ecol. Manag.* 255: 3396–3403.
- Abrego N., Halme P., Purhonen J. & Ovaskainen O. 2016. Fruit body based inventories in wood-inhabiting fungi: Should we replicate in space or time? *Fungal Ecol.* 20: 225–232.
- Agee J. K. & Huff M. H. 1986. Fuel succession in a western hemlock/Douglas fir forest. *Can. J. For. Res.* 17: 697–704.
- Ahti T., Hämet-Ahti L. & Jalas J. 1968. Vegetation zones and their sections in northwestern Europe. *Ann. Bot. Fenn.* 5: 169–211.
- Allmér J., Vasiliauskas R., Ihrmark K., Stenlid J. & Dahlberg A. 2006. Wood-inhabiting fungal communities in woody debris of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.), as reflected by sporocarps, mycelial isolations and T-RFLP identification. *FEMS Microbiol. Ecol.* 55: 57–67.
- Bader P., Jansson S. & Jonsson B.G. 1995. Wood-inhabiting fungi and substratum decline in selectively logged boreal spruce forests. *Biol. Conserv.* 72: 355–362.
- Bartón K. 2023. *MuMIn: Multi-Model Inference*, R package version 1.47.5, saatavissa <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/MuMIn.pdf>.
- Begerow D., Bauer R. & Boekhout T. 2000. Phylogenetic placements of ustilaginomycetous anamorphs as deduced from nuclear LSU rDNA sequences. *Mycol. Res.* 104: 53–60.
- Begerow D., Nilsson H., Untersehr M. & Maier W. 2010. Current state and perspectives of fungal DNA barcoding and rapid identification procedures. *App. Microbiol. Biotechnol.* 87: 99–108.
- Berglund H., Edman M. & Ericson L. 2005. Temporal variation of wood-fungi diversity in boreal old-growth forests: implications for monitoring. *Ecol. Appl.* 15: 970–982.
- Bredesen B., Haugan R., Aanderaa R., Lindblad I., Økland B. & Røsok Ø. 1997. Wood-inhabiting fungi as indicators on ecological continuity within spruce forest of southeastern Norway. *Blyttia.* 3:131–141.
- Brooks M., Bolker B., Kristensen K., Maechler M., Magnusson A., Skaug H., Nielsen A., Berg C., van Benthem K. 2023. *glmmTMB: Generalized Linear Mixed Models using Template Model Builder*, R package version 1.1.9, saatavissa <https://cran.r-project.org/web/packages/glmmTMB/glmmTMB.pdf>.
- Bässler C., Müller J., Dziöck F. & Brandl R. 2010. Effects of resource availability and climate on the diversity of wood-decaying fungi. *J. Ecol.* 98: 822–832.
- Convention on Biological Diversity 2010. COP 10 DecisionX/2: strategic plan for biodiversity 2011–2020. <http://www.cbd.int/decision/cop/?id=12268> (luettu 6.8.2023)

- Dormann C.F., Elith J., Bacher S., Buchmann C., Carl C., Carré G., Gracia Marquéz J.R., Gruber B., Lafourcade B., Leitão P.J., Münkemüller T., McClean C., Osborne P.E., Reineking B., Schröder B., Skidmore A.K., Zurell D. & Lautenbech S. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*. 36: 27–46.
- Edman M., Kruys N. & Jonsson B.G. 2004. Local dispersal sources strongly affect colonization patterns of wood-decaying fungi on spruce logs. *Ecol. Appl.* 14: 893–901.
- Elo M., Halme P., Toivanen T. & Kotiaho J.S. 2019. Species richness of polypores can be increased by supplementing dead wood resource into a boreal forest landscape. *J. Appl. Ecol.* 56:1267–1277.
- Forest Stewardship Council 2023. *Suomen metsänhoidon FSC-standardi*. FSC-STD-FIN-02-2023 FI, saatavissa <https://fi.fsc.org/fi-fi/uusi-metsanhoidon-fsc-standardi/metsanhoidon-fsc-standardi> (luettu 8.1.2024).
- Franklin J.F., Shugart H.H. & Harmon M.E. 1987. Tree death as an ecological process. *BioScience* 37: 550–556.
- Fridman J. & Walheim M. 1999. Amount, structure, and dynamics of dead wood on managed forestland in Sweden. *For. Ecol. Manag.* 131: 23–36.
- Fukami T., Dickie I.A., Wilkie P., Paulus B.C., Park D., Roberts A., Buchanan P.K. & Allen R.B. 2010. Assembly history dictates ecosystem functioning: evidence from wood decomposer communities. *Ecol. Lett.* 13: 675–684.
- Gundersen V. & Rolstad J. 1998. *Nøkkelibiotoper i skog: En vurdering av nøkkelibiotoper som forvaltningstiltak for bevaring av biologisk mangfold i skog*. Oppdragsrapport fra Norsk institutt for skogforskning, 5/98, saatavissa <https://hdl.handle.net/11250/3013111>.
- Gustafsson L., Weslien J., Hennertz M. & Aldentun Y. 2016. *Naturhänsyn vid avverkning - En syntes av forskning från Norden och Baltikum: en rapport från forskningsprogrammet Smart Hänsyn 2016*, Sveriges lantbruksuniversitet, Uppsala, saatavissa https://pub.epsilon.slu.se/13525/1/gustafsson_et_al_160714.pdf.
- Gustafsson L., Hannerz M., Koivula M., Shorohova E., Vanha-Majamaa I. & Weslien J. 2020. Research on retention forestry in Northern Europe. *Ecol. Process.* 9, 3, doi: 10.1186/s13717-019-0208-2.
- Griffith G.S. & Boddy L. 1991. Fungal decomposition of attached angiosperm twigs: III. Effect of water potential and temperature on fungal growth, survival and decay of wood. *New Phytol.* 117: 259–269.
- Hagge J., Bässler C., Gruppe A., Hoppe B., Kellner H., Ktäh F.-S., Müller J., Seibold S., Stengel E. & Thorn S. 2019. Bark coverage shifts assembly processes of microbial decomposer communities in dead wood. *Proc. R. Soc. B.* 286, 20191744, doi: 10.1098/rspb.2019.1744.
- Halme P., Purhonen J., Marjakangas E.-L., Komonen A., Juutilainen K., & Abrego N. 2019. Dead wood profile of a semi-natural boreal forest: implications for sampling. *Silva Fenn.* 53, 10010, doi: 10.14214/sf.10010.

- Hartig F. 2022. *DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models*, R package version 0.4.6, saatavissa <https://cran.r-project.org/web/packages/DHARMA/vignettes/DHARMA.html>.
- Hedgren P.O. 2007. Early arriving saproxylic beetles (Coleoptera) and parasitoids (Hymenoptera) in low and high stumps of Norway spruce. *For. Ecol. Manag.* 241: 155–161.
- Hekkala A.-M., Ahtikoski A., Päätaalo M.-L., Tarvainen O., Siipilehto J. & Tolvanen A. 2016. Restoring volume, diversity and continuity of deadwood in boreal forests. *Biodivers. Conserv.* 25: 1107–1132.
- Herben T., Rydin H. & Söderström L. 1991. Spore Establishment Probability and the Persistence of the Fugitive Invading Moss, *Orthodontium Lineare*: A Spatial Simulation Model. *Oikos*, 60: 215–221.
- Hjältén J., Stenbacka F. & Andersson J. 2010. Saproxylic beetle assemblages on low stumps, high stumps and logs: Implications for environmental effects of stump harvesting. *For. Ecol. Manag.* 260: 1149–1155.
- Hofgaard A. 1993. 50 years of change in a Swedish boreal old growth *Picea abies* forest. *J. Veg. Sei.* 4: 773–782.
- Hooper D.U., Chapin III F.S., Ewel J.J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J.H., Lodge D.M., Loreau M., Naeem S., Schmid B., Setälä H., Symstad A.J., Vandermeer J. & Wardle D.A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol. monogr.* 75: 3–35.
- Hottola J. & Siitonen J. 2008. Significance of woodland key habitats for polypore diversity and red-listed species in boreal forests. *Biodivers. Conserv.* 17: 2559–2577.
- Hyvärinen, E., Juslén, A., Kemppainen, E., Uddström, A. & Liukko, U.-M. 2019. *Suomen lajien uhanalaisuus – Punainen kirja 2019*. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus. Helsinki.
- Hämäläinen A., Ranius T. & Strengbom J. 2020. Increasing the amount of dead wood by creation of high stumps has limited value for lichen diversity. *J. Environ. Manag.* 280, 111646, doi: 10.1016/j.jenvman.2020.111646.
- Jonsell M. & Weslien J. 2003. Felled or standing retained wood – it makes a difference for saproxylic beetles. *For. Ecol. Manag.* 175: 425–435.
- Jonsson B.G. & Siitonen J. 2012a. Natural forest dynamics. Teoksessa: Stokland J.N., Siitonen J., Jonsson B.G. (toim.), *Biodiversity in Dead Wood*, Cambridge University Press, Cambridge, s. 275–301.
- Jonsson B.G. & Siitonen J. 2012b. Dead wood and sustainable forest management. Teoksessa: Stokland J.N., Siitonen J., Jonsson B.G. (toim.), *Biodiversity in Dead Wood*, Cambridge University Press, Cambridge, s. 302–337.
- Jonsson B.G. & Stokland J.N. 2012. The surrounding environment. Teoksessa: Stokland J.N., Siitonen J., Jonsson B.G. (toim.), *Biodiversity in Dead Wood*. Cambridge University Press, Cambridge, s. 194–217.
- Junninen K., Similä M., Kouki J. & Kotiranta H. 2006. Assemblages of wood-inhabiting fungi along the gradients of succession and naturalness in boreal pine-dominated forests in Fennoscandia. *Ecography*. 29: 75–83.

- Junninen & Komonen. 2011. Conservation ecology of boreal polypores: A review. *Biol. Conserv.* 114: 11–20.
- Juutilainen K., Mönkkönen M., Kotiranta H. & Halme P. 2014. The effects of forest management on wood-inhabiting fungi occupying dead wood of different diameter fractions. *For. Ecol. Manag.* 313: 283–291.
- Jönsson M.T., Edman M. & Jonsson B.G. 2008. Colonization and extinction patterns of wood-decaying fungi in a boreal old-growth *Picea abies* forest. *J. Ecol.* 96: 1065–1075.
- Korhonen K.T., Ahola A., Heikkinen J., Henttonen H.M., Hotanen J.P., Ihalainen A., Melin M., Pitkänen J., Rätty M., Sirviö M. & Strandström M. 2021. Forests of Finland 2014–2018 and their development 1921–2018. *Silva Fenn.* 55, 10662, doi: 10.14214/sf.10662.
- Krah F.-S., Seibold S., Brandl R., Baldrian P., Müller J. & Bässler C. 2018. Independent effects of host and environment on the diversity of wood-inhabiting fungi. *J. Ecol.* 106: 1428–1442.
- Kruys N., Fries C., Jonsson B.G., Lämås T. & Ståhl G. 1999. Wood-inhabiting cryptogams on dead Norway spruce (*Picea abies*) trees in managed Swedish boreal forests. *Can. J. For. Res.* 29: 178–186.
- Lassauce A., Paillet Y., Jactel H. & Bouget C. 2011. Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecol. Indic.* 11: 1027–1039.
- Lindblad I. 1998. Wood-inhabiting fungi on fallen logs of Norway spruce: relations to forest management and substrate quality. *Nord. J. Bot.* 18: 243–255.
- Lindhe A., Åsenblad N. & Toresson H.-G. 2004. Cut logs and high stumps of spruce, birch, aspen and oak – nine years of saproxylic fungi succession. *Biol. Conserv.* 119: 443–454.
- Lindhe A., Lindelöw Å. & Åsenblad N. 2005. Saproxylic beetles in standing dead wood density in relation to substrate sun-exposure and diameter. *Biodivers. Conserv.* 14: 3033–3053.
- Lundell T. & Mäkelä M. 2013. Puunlahottajat. Teoksessa: Timonen S. & Valkonen J. (toim.), *Sienten biologia*, Gaudeamus Helsinki University Press, Tallinna, pp. 259–279.
- Metsäkeskus 2021. Tehdään tekopökölöitä. <https://www.metsakeskus.fi/fi/tehdään-tekopokkeloita> (luettu: 14.2.2021)
- Niemelä T., Renvall P. & Penttilä R. 1995. Interactions of fungi at late stages of wood decomposition. *Ann. Bot. Fenn.* 32: 141–152.
- Nordén B., Ryberg M., Götmark F. & Olausson B. 2004. Relative importance of coarse and fine woody debris for the diversity of wood-inhabiting fungi in temperate broadleaf forests. *Biol. Conserv.* 117: 1–10.
- Oksanen J., Simpson G.L., Blanchet F.G., Kindt R., Legendre P., Minchin P., O'Hara R.B., Solymos P., Stevens M.H.H., Szoecs E., Wagner H., Barbour M., Bedward M., Bolker B., Borcard D., Carvalho G., Chirico M., De Caccres M., Durand S., Evangelista H.B.A., FitzJohn R., Friendly M., Ferneau B.,

- Hannigan G., Hill M.O., Lahti L., McGlenn D., Ouellette M.-H., Cunha E.R., Smith T., Stier A., Ter Braak C.J.F. & Weedon J. 2022. *vegan: Community ecology package*, R package version 2.6-4, saatavissa <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vegan.pdf>.
- Pasanen H., Junninen K., Boberg J., Tatsumi S., Stenlid J. & Kouki J. 2018. Life after tree death: Does restored dead wood host different fungal communities to natural woody substrates? *For. Ecol. Manag.* 409: 863–871.
- Pasanen H., Juutilainen K., Siitonen J. 2019. Responses of polypore fungi following disturbance-emulating harvesting treatments and deadwood creation in boreal Norway spruce dominated forests. *Scand. J. For. Res.* 34: 557–568.
- PEFC 2022. *Metsien kestävään hoidon ja käytön vaatimukset*, FI 1002:2022, saatavissa <https://kestavametsa.fi/wp-content/uploads/2022/12/metsien-kestavan-hoidon-ja-kayton-standardi-2022.pdf>.
- Persson Y., Ihrmark K. & Stenlid J. Do bark beetles facilitate the establishment of rot fungi in Norway spruce? *Fungal Ecol.* 4: 262–269.
- Purhonen J., Huhtinen S., Kotiranta H., Kotiaho J.S. & Halme P. 2017. Detailed information on fruiting phenology provides new insights on wood-inhabiting fungal detection. *Fungal Ecol.* 27: 175–177.
- Purhonen J., Ovaskainen O., Halme P., Komonen A., Huhtinen S., Kotiranta H., Læssøe T. & Abrego N. 2020. Morphological traits predict host-tree specialization in wood inhabiting fungal communities. *Fungal Ecol.* 46, 100863, doi: 10.1016/j.funeco.2019.08.007.
- Purhonen J., Abrego N., Komonen A., Huhtinen S., Kotiranta H., Læssøe T. & Halme P. 2021. Wood-inhabiting fungal responses to forest naturalness vary among morpho-groups. *Sci. Rep.* 11, 14585, doi: 10.1038/s41598-021-93900-7
- Rajala T., Peltoniemi M., Pennanen T. & Mäkipää R. 2012. Fungal community dynamics in relation to substrate quality of decaying Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) logs in boreal forests. *FEMS Microbiol Ecol.* 81: 494–505.
- Renvall P. 1995. Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland. *Karstenia.* 35: 1–51.
- Ruokolainen A., Shorohova E., Penttilä R., Kotkova V. & Kushnevskaia H. 2018. A continuum of dead wood with various habitat elements maintains the diversity of wood-inhabiting fungi in an old-growth boreal forest. *Eur. J. For. Res.* 137: 707–718.
- Seifert K. 2009. Progress towards DNA barcoding of fungi. *Mol. Ecol. Resour.* 9: 83–89.
- Siitonen J. 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecol. Bull.* 49: 11–41.
- Siitonen J. 2012. Threatened saproxylic species. Teoksessa: Stokland J.N., Siitonen J., Jonsson B.G. (toim.), *Biodiversity in Dead Wood*. Cambridge University Press, Cambridge, s. 356–379.

- Siitonen J. & Jonsson B.G. 2012. Other associations with dead woody material. Teoksessa: Stokland J.N., Siitonen J., Jonsson B.G. (toim.), *Biodiversity in Dead Wood*. Cambridge University Press, Cambridge, s. 58–81.
- Siitonen J. & Saaristo L. 2000. Habitat requirements and conservation of *Pytho kolwensis*, a beetle species of old-growth boreal forest. *Biol. Conserv.* 94: 211–220.
- Siitonen J. & Stokland J.N. 2012. Tree size. Teoksessa: Stokland J.N., Siitonen J., Jonsson B.G. (toim.), *Biodiversity in Dead Wood*. Cambridge University Press, Cambridge, s. 183–193.
- Similä M. & Junninen K. 2012. *Ecological restoration and management in boreal forests – best practices from Finland*. Metsähallitus, saatavissa <https://julkaisut.metsa.fi/wp-content/uploads/sites/2/2016/10/ecological-restoration.pdf>.
- Sippola A.-L., Siitonen J. & Kallio R. 1998. Amount and quality of coarse woody debris in natural and managed coniferous forests near the timberline in Finnish Lapland. *Scand. J. For. Res.* 13: 204–214.
- Sprugel D. 1984. Changes in biomass components through stand development in wave-regenerated balsam fir forests. *Can. J. For. Res.* 15: 269–278.
- Stokland J.N. 2001. The coarse woody debris profile: an archive of recent forest history and an important biodiversity indicator. *Ecol. Bull.* 49: 71–83.
- Stokland J.N. 2012a. Host-tree associations. Teoksessa: Stokland J.N., Siitonen J., Jonsson B.G. (toim.), *Biodiversity in Dead Wood*. Cambridge University Press, Cambridge, s. 82–109.
- Stokland J.N. 2012b. Wood decomposition. Teoksessa: Stokland J.N., Siitonen J., Jonsson B.G. (toim.), *Biodiversity in Dead Wood*. Cambridge University Press, Cambridge, s. 10–28.
- Stokland J.N. 2012c. The saproxylic food web. Teoksessa: Stokland J.N., Siitonen J., Jonsson B.G. (toim.), *Biodiversity in Dead Wood*. Cambridge University Press, Cambridge, s. 29–57.
- Stokland J. & Kauserund H. 2004. *Phellinus nigrolimitatus* – a wood-decomposing fungus highly influenced by forestry. *For. Ecol. Manag.* 187: 333–343.
- Stokland J.N. & Siitonen J. 2012. Mortality factors and decay succession. Teoksessa: Stokland J.N., Siitonen J., Jonsson B.G. (toim.), *Biodiversity in Dead Wood*. Cambridge University Press, Cambridge, s. 110–149.
- Suomen Lajitietokeskus 2022. Lajihaku. <https://laji.fi/taxon/list?onlyFinnish=true> (luettu 31.10.2022).
- Ihalainen A., Mäki-Simola E., Peltola A., Sauvula-Seppälä T., Torvelainen J., Uotila E., Vaahtera E. & Ylitalo E. 2019. *Suomen metsätilastot*. Luonnonvarakeskus, Helsinki.
- Sverdrup-Thygeson A., Gustafsson L. & Kouki J. 2014. Spatial and temporal scales relevant for conservation of dead-wood associated species: current status and perspectives. *Biodivers. Conserv.* 23: 513–535.
- Sverdrup-Thygeson A. & Lindenmayer D.B. 2003. Ecological continuity and assumed indicator fungi in boreal forest: the importance of the landscape matrix. *For. Ecol. Manag.* 174: 353–363.

- Tikkanen O.-P., Martikainen P., Hyvärinen E., Junninen K. & Kouki J. 2006. Red-listed boreal forest species of Finland: associations with forest structure, tree species, and decaying wood. *Ann. Zoo. Fenn.* 43: 373–383.
- Toivanen T., Markkanen A., Kotiaho J.S. & Halme P. 2012. The effect of forest fuel harvesting on the fungal diversity of clear-cuts. *Biomass Bioenergy.* 39: 84–93.
- Tomao A., Bonet J.A., Castaño C. & de-Miguel S. 2020. How does forest management affect fungal diversity and community composition? Current knowledge and future perspectives for the conservation of forest fungi. *For. Ecol. Manag.* 457, 117678, doi:10.1016/j.foreco.2019.117678.
- Weslien J., Djupström L.B., Schroeder M. & Widenfalk O. 2011. Long-term priority effects among insects and fungi colonizing decaying wood. *J. Anim. Ecol.* 80: 1155–1162.
- Westerfelt P., Widenfalk O., Lindelöw Å., Gustafsson L. & Weslien J. 2015. Nesting of solitary wasps and bees in natural and artificial holes in dead wood in young boreal forest stands. *Insect Conserv. Divers.* 8: 493–504.
- Whittaker R.J., Willis K.J. & Field R. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *J. Biogeogr.* 28: 453–470
- Äijälä O., Koistinen A., Sved J., Vanhatalo K. & Väisänen P. 2019. *Metsänhoidon suositukset*. Tapion julkaisuja.

LIITE 1. SIENTEN LAJIMÄÄRÄÄN VAIKUTTAVAT MUUTTUJAT "DREDGE"-MALLEISSA ITIÖEMÄ- JA DNA-AINEISTOJEN OSA-AINEISTOILLE

Taulukko 1. Itiöemä- ja DNA-aineistojen osa-aineistoissa sienten lajimääriin vaikuttavat muuttajat lineaarisissa sekamalleissa "dredge"-mallinvalinnan jälkeen. Taulukoituna jokaisen muuttujan estimaatti, keskihajonta, Z-arvo ja P-arvo. P-arvojen selitteet *** = < 0,001; ** = < 0,01; * = < 0,05; . = < 0,1.

Dredge, Itiöemäaineiston osa-aineistot

Itiömät koivulla	Estimaatti	Keskihajonta	Z-arvo	P-arvo	
(Leikkauspiste)	1,219	0,104	11,695	< 0,000	***
Ilmankosteus KA	0,158	0,064	2,471	0,014	*
Käsittely - tuore	0,152	0,155	0,984	0,325	
Käsittely - vanha	0,579	0,147	3,934	0,000	***
Itiömät kuusella	Estimaatti	Keskihajonta	Z-arvo	P-arvo	
(Leikkauspiste)	1,511	0,154	9,790	< 0,000	***
Etäisyys reunasta, m	0,327	0,094	3,461	0,001	***
Halkaisija, cm	0,143	0,063	2,250	0,024	*
Käsittely - tuore	-0,629	0,241	-2,604	0,009	**
Käsittely - vanha	-0,291	0,237	-1,225	0,221	
Lahopuun määrä, m ³ /ha	0,107	0,052	2,050	0,040	*
Kotelosienten itiömät	Estimaatti	Keskihajonta	Z-arvo	P-arvo	
(Leikkauspiste)	1,054	0,150	7,050	< 0,000	***
Etäisyys reunasta, m	0,284	0,096	2,971	0,003	**
Käsittely - tuore	-0,386	0,213	-1,812	0,070	.
Käsittely - vanha	0,038	0,211	0,182	0,856	
Puulaji - kuusi	-0,211	0,113	-1,867	0,062	.
Kantasienten itiömät	Estimaatti	Keskihajonta	Z-arvo	P-arvo	
(Leikkauspiste)	0,477	0,067	7,129	< 0,000	***
Halkaisija, cm	0,175	0,062	2,807	0,005	**
Ilmankosteus KA	0,100	0,063	1,584	0,113	
Lahoaste	0,177	0,058	3,054	0,002	**

Dredge, DNA-aineiston osa-aineistot

DNA koivulla	Estimaatti	Keskihajonta	Z-arvo	P-arvo	
(Leikkauspiste)	2,353	0,059	40,080	< 0,000	***
Ilmankosteus SD	0,168	0,049	3,430	0,001	***
Kaarnan peittävyys, %	-0,204	0,068	-3,000	0,003	**
Kannot lkm/ha	-0,203	0,064	-3,200	0,001	**
Pötkelö - teko	-0,253	0,096	-2,650	0,008	**
DNA kuusella	Estimaatti	Keskihajonta	Z-arvo	P-arvo	
(Leikkauspiste)	2,241	0,111	20,149	< 0,000	***
Etäisyys reunasta, m	0,143	0,067	2,143	0,032	*
Ilmankosteus SD	0,138	0,057	2,429	0,015	*
Kannot lkm/ha	0,075	0,044	1,718	0,086	.
Käsittely - tuore	-0,390	0,171	-2,287	0,022	*
Käsittely - vanha	0,217	0,160	1,356	0,175	

Puuston tilavuus, m ³ /ha	0,117	0,044	2,616	0,009	**
Pötkelö - teko	0,179	0,074	2,369	0,018	*
DNA, kotelosienet	Estimaatti	Keskihajonta	Z-arvo	P-arvo	
(Leikkauspiste)	1,530	0,103	14,814	< 0,000	***
Etäisyys reunasta, m	0,132	0,072	1,838	0,066	.
Käsittely - tuore	-0,002	0,155	-0,016	0,987	
Käsittely - vanha	0,324	0,153	2,114	0,035	*
Puuston tilavuus, m ³ /ha	0,115	0,041	2,788	0,005	**
DNA, kantasienet	Estimaatti	Keskihajonta	Z-arvo	P-arvo	
(Leikkauspiste)	1,471	0,114	12,876	< 0,000	***
Ilmankosteus SD	0,154	0,070	2,188	0,029	*
Kaarnan peittävyys %	-0,107	0,049	-2,186	0,029	*
Käsittely - tuore	-0,210	0,173	-1,212	0,225	
Käsittely - vanha	0,193	0,1606	1,202	0,229	

LIITE 2. SIENTEN LAJIMÄÄRÄÄN VAIKUTTAVAT MUUTTUJAT GLOBAALEISSA MALLEISSA

Taulukko 2. Itiöemä- ja DNA-aineistoissa sekä näiden osa-aineistoissa sienten lajimääriin vaikuttavat muuttujat globaaleissa lineaarisissa sekamalleissa. Taulukoituna jokaisen muuttujan estimaatti, keskihajonta, Z-arvo ja P-arvo. P-arvojen selitteet *** = < 0,001; ** = < 0,01; * = < 0,05; . = < 0,1.

Globaali malli koko aineistoille

Itiöemäaineisto	Estimaatti	Keskihajonta	Z-arvo	P-arvo	
(Leikkauspiste)	1,759	0,143	12,325	< 0,000	***
Etäisyys reunasta, m	0,250	0,083	2,996	0,003	**
Halkaisija, cm	0,116	0,055	2,119	0,034	*
Ilmankosteus KA	0,081	0,046	1,771	0,077	.
Ilmankosteus SD	0,038	0,061	0,624	0,533	
Kaarnan peittävyys, %	-0,068	0,056	-1,229	0,219	
Kannot lkm/ha	-0,006	0,051	-0,115	0,908	
Käsittely - tuore	-0,473	0,191	-2,478	0,013	*
Käsittely - vanha	-0,162	0,186	-0,873	0,383	
Lahoaste	0,052	0,048	1,098	0,272	
Lahopuun määrä, m ³ /ha	0,087	0,046	1,914	0,056	.
Puulaji - kuusi	-0,284	0,115	-2,471	0,013	*
Puuston tilavuus, m ³ /ha	-0,004	0,061	-0,071	0,943	
Pötkkelö - teko	-0,105	0,090	-1,162	0,245	

DNA-aineisto	Estimaatti	Keskihajonta	Z-arvo	P-arvo	
(Leikkauspiste)	2,178	0,099	21,966	< 0,000	***
Etäisyys reunasta, m	0,087	0,068	1,493	0,136	
Halkaisija, cm	-0,010	0,037	-0,260	0,795	
Ilmankosteus KA	0,018	0,031	0,584	0,559	
Ilmankosteus SD	0,121	0,044	2,772	0,006	**
Kaarnan peittävyys, %	-0,026	0,037	-0,714	0,475	
Kannot lkm/ha	0,005	0,038	0,119	0,905	
Käsittely - tuore	-0,133	0,133	-0,998	0,318	
Käsittely - vanha	0,200	0,127	1,564	0,118	
Lahoaste	0,008	0,035	0,242	0,809	
Lahopuun määrä, m ³ /ha	-0,053	0,034	-1,560	0,119	
Puulaji - kuusi	0,079	0,076	1,037	0,300	
Puuston tilavuus, m ³ /ha	0,078	0,036	2,193	0,028	*
Pötkkelö - teko	-0,007	0,060	-0,121	0,904	

Itiöemäaineiston osa-aineistot

Itiömät koivulla	Estimaatti	Keskihajonta	Z-arvo	P-arvo	
(Leikkauspiste)	1,509	0,245	6,153	< 0,000	***
Etäisyys reunasta, m	0,080	0,138	0,583	0,560	
Halkaisija, cm	0,022	0,103	0,212	0,832	
Ilmankosteus KA	0,188	0,080	2,357	0,018	*
Ilmankosteus SD	0,130	0,098	1,322	0,186	
Kaarnan peittävyys, %	0,003	0,109	0,024	0,981	
Kannot lkm/ha	-0,061	0,091	-0,667	0,505	

Käsittely - tuore	-0,177	0,312	-0,569	0,570	
Käsittely - vanha	0,243	0,294	0,828	0,408	
Lahoaste	0,014	0,055	0,249	0,804	
Lahopuun määrä, m ³ /ha	0,002	0,087	0,024	0,981	
Puuston tilavuus, m ³ /ha	-0,044	0,088	-0,498	0,619	
Pötkkelö - teko	-0,204	0,144	-1,415	0,157	
Itiöemät kuusella	Estimaatti	Keskihajonta	Z-arvo	P-arvo	
(Leikkauspiste)	1,551	0,178	8,692	< 0,000	***
Etäisyys reunasta, m	0,294	0,113	2,608	0,009	**
Halkaisija, cm	0,164	0,070	2,353	0,019	*
Ilmankosteus KA	0,028	0,063	0,451	0,652	
Ilmankosteus SD	0,022	0,092	0,234	0,815	
Kaarnan peittävyys, %	-0,092	0,070	-1,320	0,187	
Kannot lkm/ha	0,025	0,073	0,349	0,727	
Käsittely - tuore	-0,598	0,271	-2,205	0,027	*
Käsittely - vanha	-0,403	0,276	-1,461	0,144	
Lahoaste	0,184	0,143	1,289	0,197	
Lahopuun määrä, m ³ /ha	0,099	0,059	1,690	0,091	.
Puuston tilavuus, m ³ /ha	0,034	0,087	0,396	0,692	
Pötkkelö - teko	0,026	0,123	0,211	0,833	
Kotelosienten itiöemät	Estimaatti	Keskihajonta	Z-arvo	P-arvo	
(Leikkauspiste)	1,194	0,186	6,409	< 0,000	***
Etäisyys reunasta, m	0,303	0,109	2,785	0,005	**
Halkaisija, cm	0,077	0,071	1,075	0,282	
Ilmankosteus KA	0,045	0,060	0,6757	0,449	
Ilmankosteus SD	-0,018	0,080	-0,220	0,826	
Kaarnan peittävyys, %	-0,101	0,073	-1,386	0,166	
Kannot lkm/ha	0,013	0,068	0,188	0,851	
Käsittely - tuore	-0,411	0,249	-1,649	0,099	.
Käsittely - vanha	-0,106	0,242	-0,439	0,661	
Lahoaste	0,017	0,063	0,268	0,789	
Lahopuun määrä, m ³ /ha	0,082	0,060	1,351	0,177	
Puulaji - kuusi	-0,319	0,150	-2,122	0,034	*
Puuston tilavuus, m ³ /ha	0,016	0,080	0,200	0,841	
Pötkkelö - teko	-0,086	0,118	-0,727	0,467	
Kantasienten itiöemät	Estimaatti	Keskihajonta	Z-arvo	P-arvo	
(Leikkauspiste)	0,909	0,223	4,081	< 0,000	***
Etäisyys reunasta, m	0,175	0,130	1,343	0,179	
Halkaisija, cm	0,173	0,086	2,010	0,045	*
Ilmankosteus KA	0,134	0,072	1,866	0,062	.
Ilmankosteus SD	0,113	0,093	1,211	0,226	
Kaarnan peittävyys, %	-0,023	0,087	-0,262	0,793	
Kannot lkm/ha	-0,034	0,079	-0,436	0,663	
Käsittely - tuore	-0,554	0,297	-1,865	0,062	.
Käsittely - vanha	-0,239	0,291	-0,820	0,412	
Lahoaste	0,099	0,072	1,365	0,172	
Lahopuun määrä, m ³ /ha	0,095	0,070	1,363	0,173	
Puulaji - kuusi	-0,243	0,179	-1,359	0,174	
Puuston tilavuus, m ³ /ha	-0,032	0,093	-0,346	0,729	
Pötkkelö - teko	-0,127	0,141	-0,901	0,368	
Kotelosienten itiöemät koivulla	Estimaatti	Keskihajonta	Z-arvo	P-arvo	

(Leikkauspiste)	0,839	0,322	2,612	0,009	**
Etäisyys reunasta, m	0,072	0,180	0,397	0,691	
Halkaisija, cm	-0,047	0,135	-0,346	0,729	
Ilmankosteus KA	0,126	0,104	1,208	0,227	
Ilmankosteus SD	0,033	0,128	0,258	0,796	
Kaarnan peittävyys, %	-0,030	0,145	-0,205	0,838	
Kannot lkm/ha	-0,024	0,120	-0,200	0,842	
Käsittely - tuore	-0,100	0,406	-0,247	0,805	
Käsittely - vanha	0,358	0,380	0,945	0,245	
Lahoaste	0,009	0,073	0,129	0,897	
Lahopuun määrä, m ³ /ha	-0,066	0,116	-0,567	0,571	
Puuston tilavuus, m ³ /ha	-0,118	0,130	-0,906	0,365	
Pötkkelö - teko	-0,049	0,188	-0,260	0,795	
Kotelosienten itiömät kuusella	Estimaatti	Keskihajonta	Z-arvo	P-arvo	
(Leikkauspiste)	0,868	0,236	3,680	< 0,000	***
Etäisyys reunasta, m	0,429	0,148	2,905	0,004	**
Halkaisija, cm	0,117	0,093	1,265	0,206	
Ilmankosteus KA	0,019	0,084	0,231	0,818	
Ilmankosteus SD	-0,058	0,128	-0,474	0,635	
Kaarnan peittävyys, %	-0,107	0,091	-1,174	0,240	
Kannot lkm/ha	-0,018	0,098	-0,180	0,857	
Käsittely - tuore	-0,502	0,350	-1,434	0,152	
Käsittely - vanha	-0,279	0,355	-0,787	0,431	
Lahoaste	-0,127	0,206	-0,616	0,538	
Lahopuun määrä, m ³ /ha	0,157	0,079	1,982	0,048	*
Puuston tilavuus, m ³ /ha	0,097	0,111	0,877	0,380	
Pötkkelö - teko	-0,078	0,161	-0,486	0,627	
Kantasienten itiömät koivulla	Estimaatti	Keskihajonta	Z-arvo	P-arvo	
(Leikkauspiste)	0,811	0,380	2,132	0,033	*
Etäisyys reunasta, m	0,089	0,214	0,415	0,678	
Halkaisija, cm	0,118	0,161	0,731	0,465	
Ilmankosteus KA	0,271	0,124	2,177	0,030	*
Ilmankosteus SD	0,259	0,153	1,688	0,091	.
Kaarnan peittävyys, %	0,042	0,167	0,253	0,801	
Kannot lkm/ha	-0,116	0,142	-0,816	0,414	
Käsittely - tuore	-0,299	0,489	-0,613	0,540	
Käsittely - vanha	0,066	0,466	0,141	0,888	
Lahoaste	0,017	0,086	0,194	0,846	
Lahopuun määrä, m ³ /ha	0,091	0,133	0,684	0,494	
Puuston tilavuus, m ³ /ha	0,040	0,120	0,330	0,741	
Pötkkelö - teko	-0,430	0,227	-1,890	0,059	.
Kantasienten itiömät kuusella	Estimaatti	Keskihajonta	Z-arvo	P-arvo	
(Leikkauspiste)	0,804	0,278	2,894	0,004	**
Etäisyys reunasta, m	0,104	0,177	0,586	0,558	
Halkaisija, cm	0,228	0,105	2,162	0,031	*
Ilmankosteus KA	0,062	0,096	0,646	0,519	
Ilmankosteus SD	0,127	0,143	0,887	0,375	
Kaarnan peittävyys, %	-0,089	0,110	-0,808	0,419	
Kannot lkm/ha	0,062	0,110	0,562	0,574	
Käsittely - tuore	-0,740	0,431	-1,717	0,086	.
Käsittely - vanha	-0,610	0,438	-1,394	0,163	

Lahoaste	0,549	0,205	2,671	0,008	**
Lahopuun määrä, m ³ /ha	0,037	0,089	0,420	0,674	
Puuston tilavuus, m ³ /ha	-0,063	0,141	-0,448	0,654	
Pötkelö - teko	0,197	0,192	1,024	0,306	
DNA-aineiston osa-aineistot					
DNA, koivu	Estimaatti	Keskihajonta	Z-arvo	P-arvo	
(Leikkauspiste)	2,131	0,174	12,268	< 0,000	***
Etäisyys reunasta, m	-0,030	0,103	-0,286	0,775	
Halkaisija, cm	-0,027	0,075	-0,355	0,723	
Ilmankosteus KA	0,075	0,059	1,269	0,204	
Ilmankosteus SD	0,172	0,070	2,445	0,014	*
Kaarnan peittävyys, %	-0,150	0,084	-1,782	0,075	.
Kannot lkm/ha	-0,214	0,076	-2,803	0,005	**
Käsittely - tuore	0,281	0,232	1,212	0,226	
Käsittely - vanha	0,231	0,215	1,077	0,282	
Lahoaste	0,007	0,041	0,166	0,868	
Lahopuun määrä, m ³ /ha	-0,024	0,059	-0,403	0,687	
Puuston tilavuus, m ³ /ha	0,061	0,054	1,124	0,261	
Pötkelö - teko	-0,227	0,104	-2,178	0,029	*
DNA, kuusi	Estimaatti	Keskihajonta	Z-arvo	P-arvo	
(Leikkauspiste)	2,251	0,117	19,209	< 0,000	***
Etäisyys reunasta, m	0,116	0,071	1,629	0,103	
Halkaisija, cm	-0,033	0,046	-0,720	0,471	
Ilmankosteus KA	-0,037	0,038	-0,969	0,333	
Ilmankosteus SD	0,145	0,058	2,505	0,012	*
Kaarnan peittävyys, %	-0,005	0,043	-0,123	0,902	
Kannot lkm/ha	0,100	0,047	2,137	0,033	*
Käsittely - tuore	-0,371	0,173	-2,140	0,032	*
Käsittely - vanha	0,252	0,178	1,417	0,157	
Lahoaste	0,060	0,089	0,680	0,497	
Lahopuun määrä, m ³ /ha	-0,063	0,040	-1,569	0,117	
Puuston tilavuus, m ³ /ha	0,133	0,047	2,826	0,005	**
Pötkelö - teko	0,187	0,077	2,411	0,016	*
DNA, kotelosienet	Estimaatti	Keskihajonta	Z-arvo	P-arvo	
(Leikkauspiste)	1,527	0,134	11,364	< 0,000	***
Etäisyys reunasta, m	0,132	0,079	1,663	0,096	.
Halkaisija, cm	-0,060	0,051	-1,180	0,238	
Ilmankosteus KA	0,031	0,042	0,743	0,457	
Ilmankosteus SD	0,088	0,057	1,548	0,122	
Kaarnan peittävyys, %	0,026	0,052	0,498	0,619	
Kannot lkm/ha	-0,005	0,052	-0,093	0,926	
Käsittely - tuore	-0,053	0,181	-0,291	0,771	
Käsittely - vanha	0,322	0,174	1,854	0,064	.
Lahoaste	0,004	0,047	0,077	0,939	
Lahopuun määrä, m ³ /ha	-0,055	0,045	-1,230	0,219	
Puulaji - kuusi	0,030	0,103	0,289	0,773	
Puuston tilavuus, m ³ /ha	0,127	0,044	2,905	0,004	**
Pötkelö - teko	0,007	0,084	0,078	0,938	
DNA, kantasierienet	Estimaatti	Keskihajonta	Z-arvo	P-arvo	
(Leikkauspiste)	1,487	0,167	8,884	< 0,000	***
Etäisyys reunasta, m	0,045	0,094	0,474	0,636	
Halkaisija, cm	0,070	0,056	1,248	0,212	

Ilmankosteus KA	0,011	0,050	0,217	0,828	
Ilmankosteus SD	0,164	0,073	2,252	0,024	*
Kaarnan peittävyys, %	-0,071	0,057	-1,251	0,211	
Kantojen lkm/ha	0,033	0,069	0,474	0,636	
Käsittely - tuore	-0,284	0,227	-1,249	0,212	
Käsittely - vanha	0,027	0,221	0,123	0,902	
Lahoaste	0,051	0,057	0,888	0,374	
Lahopuun määrä, m ³ /ha	-0,034	0,057	-0,592	0,554	
Pötkelö - teko	0,148	0,122	1,205	0,228	
Puuston tilavuus, m ³ /ha	<-0,000	0,065	-0,001	1,000	
Etäisyys reunasta, m	-0,070	0,094	-0,742	0,458	
<hr/>					
DNA, kotelosienet koivulla	Estimaatti	Keskihajonta	Z-arvo	P-arvo	
(Leikkauspiste)	1,605	0,229	7,019	< 0,000	***
Etäisyys reunasta, m	0,133	0,136	0,973	0,330	
Halkaisija, cm	-0,102	0,101	-1,009	0,313	
Ilmankosteus KA	0,089	0,082	1,075	0,282	
Ilmankosteus SD	0,124	0,093	1,330	0,183	
Kaarnan peittävyys, %	-0,031	0,129	-0,238	0,812	
Kantojen lkm/ha	-0,082	0,105	-0,780	0,436	
Käsittely - tuore	-0,004	0,306	-0,013	0,990	
Käsittely - vanha	0,107	0,284	0,376	0,707	
Lahoaste	0,021	0,056	0,382	0,702	
Lahopuun määrä, m ³ /ha	0,027	0,078	0,339	0,734	
Puuston tilavuus, m ³ /ha	0,102	0,064	1,594	0,111	
Pötkelö - teko	-0,101	0,137	-0,739	0,460	
<hr/>					
DNA, kotelosienet kuusella	Estimaatti	Keskihajonta	Z-arvo	P-arvo	
(Leikkauspiste)	1,421	0,172	8,284	< 0,000	***
Etäisyys reunasta, m	0,114	0,104	1,095	0,273	
Halkaisija, cm	-0,088	0,066	-1,332	0,183	
Ilmankosteus KA	-0,029	0,054	-0,536	0,592	
Ilmankosteus SD	0,115	0,081	1,424	0,155	
Kaarnan peittävyys, %	0,041	0,062	0,670	0,503	
Kantojen lkm/ha	0,071	0,067	1,064	0,287	
Käsittely - tuore	-0,065	0,248	-0,263	0,792	
Käsittely - vanha	0,573	0,251	2,283	0,022	*
Lahoaste	0,033	0,122	0,271	0,786	
Lahopuun määrä, m ³ /ha	-0,094	0,058	-1,617	0,106	
Puuston tilavuus, m ³ /ha	0,196	0,063	3,116	0,002	**
Pötkelö - teko	0,122	0,112	1,092	0,275	
<hr/>					
DNA, kantasienet koivulla	Estimaatti	Keskihajonta	Z-arvo	P-arvo	
(Leikkauspiste)	0,975	0,297	3,278	0,001	**
Etäisyys reunasta, m	-0,323	0,175	-1,851	0,064	.
Halkaisija, cm	0,085	0,118	0,714	0,475	
Ilmankosteus KA	0,107	0,091	1,169	0,242	
Ilmankosteus SD	0,158	0,116	1,368	0,171	
Kaarnan peittävyys, %	-0,210	0,120	-1,743	0,081	.
Kantojen lkm/ha	-0,391	0,121	-3,235	0,001	**
Käsittely - tuore	0,994	0,394	2,522	0,012	*
Käsittely - vanha	0,673	0,356	1,890	0,059	.
Lahoaste	0,054	0,069	0,776	0,438	
Lahopuun määrä, m ³ /ha	-0,091	0,093	-0,978	0,328	
Puuston tilavuus, m ³ /ha	0,009	0,094	0,099	0,921	

Pötkelö - teko	-0,492	0,167	-2,941	0,003	**
DNA, kantasienet kuusella	Estimaatti	Keskihajonta	Z-arvo	P-arvo	
(Leikkauspiste)	1,752	0,177	9,925	< 0,000	***
Etäisyys reunasta, m	0,162	0,105	1,543	0,123	
Halkaisija, cm	0,030	0,070	0,427	0,669	
Ilmankosteus KA	-0,063	0,063	-0,999	0,318	
Ilmankosteus SD	0,243	0,096	2,534	0,011	*
Kaarnan peittävyys, %	-0,071	0,068	-1,050	0,294	
Kantojen lkm/ha	0,164	0,076	2,160	0,031	*
Käsittely - tuore	-0,933	0,269	-3,466	0,001	***
Käsittely - vanha	-0,184	0,289	-0,636	0,525	
Lahoaste	0,079	0,139	0,567	0,571	
Lahopuun määrä, m ³ /ha	-0,015	0,065	-0,230	0,818	
Puuston tilavuus, m ³ /ha	0,064	0,079	0,806	0,420	
Pötkelö - teko	0,251	0,115	2,180	0,029	*