

**Pro Gradu –tutkielma**

**Maaperäeläinten spatiaalinen jakauma boreaalisen  
metsän sukkession alkuvaiheen koivikossa**

**Timo Mieskonen**



**Jyväskylän yliopisto**

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Ekologia ja ympäristöhoito

14.5.2008

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos  
Ekologia ja ympäristöhoito

Mieskonen, Timo. : Maaperäeliöiden spatiaalinen jakauma boreaalisen metsän  
sukcession alkuvaiheen koivikossa

Pro Gradu –tutkielma: 20 s.

Työn ohjaaja(t): FT Juha Mikola

Työn tarkastajat: FT Minna-Liisa Rantalainen, Dos. Jari Haimi

Toukokuu 2008

Hakusanat: autokorrelaatio, koivu, maaperäeläimet, spatiaalinen jakaantuminen

## TIIVISTELMÄ

Eliöt esiintyvät usein laikuttaisesti tai muodostavat esiintymisessään gradientteja tai muita tilarakenteita. Kasvillisuus, maatyypit ja maan topografia aiheuttavat maan abiottisissa ominaisuuksissa tilarakenteita ja vaikuttavat näin osaltaan eliöiden spatiaaliseen jakautumiseen. Spatiaalinen ja temporaalinen vaihtelu maan eliöyhteisöissä esiintyvät hierarkkisesti eri mittakaavoissa ja on riippuvainen eliöstä ja sen koosta. Mittakaava on tärkeä tekijä määrittää, kun halutaan selvittää tutkittavan ilmiön vaikutusalueen laajuus. Tarkasteltavan muuttujan spatiaalista yhteyttä ja samankaltaisuutta kutsutaan spatiaaliseksi autokorrelaatioksi. Spatiaalisesti autokorreloituneen muuttujan arvo on arvioitavissa tietyssä pisteessä toisen pisteen arvojen perusteella. Maaperäeliöiden spatiaalisen jakautumisen ja siihen vaikuttavien tekijöiden selvittäminen antaa lisätietoa maaperäeliöstä rajoittavista tekijöistä ja jakaantumisen luonteesta. Tutkimuksen tavoitteena oli selvittää maaperäeläinten spatiaalisen rakenteen luonnetta ja mahdollista ajallista vaihtelua alle kymmenen vuotta vanhoissa, luontaisesti kuusimetsän pätehakkuun jälkeen uudistuneissa koivikoissa Pohjois-Karjalassa. Viideltä koelalueelta selvitettiin vuosina 2005 ja 2006 maaperäeläinten tiheydet sekä maan vesipitoisuus että orgaanisen materiaalin pitoisuus. Näiden autokorrelaatorakenteita mallinnettiin korrelogrammikuvaajilla 1-20 metrin matkalta. Tutkimuksessa ei koivikoista löydetty mitään selviä satunnaisesta poikkeavia autokorrelaatorakenteita miltään eliöryhmältä. Abiottisilla ominaisuuksilta löydettiin lyhyillä etäisyyksillä autokorrelaatiota, mutta ei kuitenkaan selviä yhteyksiä useimpien eläinryhmien jakaantumisen ja abiottisten ominaisuuksien tilarakenteiden välillä. Tutkimuksessa ei vuosien ja vuodenaikojen välillä ollut selviä eroja autokorrelaatiossa vaan vuodenaajat ja vuodet muistuttivat toisiaan autokorrelaation vähyydessä. Tuloksieni perusteella maaperäeläinten jakaantuminen tutkimusmetsiköissä oli 1-15 metrin matkalla hyvin satunnaista.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Science

Department of Biological and Environmental Science

Ecology and Environmental Management

Mieskonen, Timo : The spatial distribution of soil fauna in an early successional boreal birch forest

Master of Science Thesis: 20 p.

Supervisor(s): PhD Juha Mikola

Inspectors: PhD Minna-Liisa Rantalainen, PhD Jari Haimi

May 2008

---

Key Words: autocorrelation, birch, soil biota, spatial distribution

## **ABSTRACT**

Organisms occur usually in patches or conform gradients or other spatial patterns in their distribution range. Vegetation, soil type and topography create spatial patterns in soil's abiotic properties. Spatial and temporal variation in soil animal communities occurs hierarchically on different scales and depends on the size of the organism. Scale is important to determine when one wants to know the range of phenomenon. The spatial connection of given variable is called spatial autocorrelation. Spatially autocorrelated variable has a value which is possible to predict in certain point by the grounds of other known value. Research about factors behind spatial structuring of soil organisms gives us more information about what controls their abundance and distribution. The purpose of the study was to determine the nature of spatial distribution and also its possible temporal variation in a North Karelian birch forests. They were less than 10 years old and they had grown there naturally after final felling of spruce forest. During the years 2005 and 2006 soil animal densities, soil water content and amount of organic material were measured from five birch forests. From these attributes autocorrelation patterns were modelled by using correlograms at a range of 1 to 20 metres. The study didn't find any clear autocorrelation structures from any studied animal group or taxa in birch forests that would have differed from random distribution. Abiotic properties had autocorrelation in short distances, but no clear connections to distribution of most of animal groups and taxa was found. Years and seasons didn't differ much but they were actually very alike because they all had only little autocorrelation. According to my results, distribution of soil biota on study sites was very random between distances of 1-15 metres.

## SISÄLTÖ

1	JOHDANTO .....	5
2	AINEISTO JA MENETELMÄT .....	7
	2.1. Tutkimusalueen ja koeasetelman kuvaus .....	7
	2.2 Tutkimuksen toteutus .....	7
	2.3 Tilastolliset menetelmät .....	8
3	TULOKSET .....	8
	3.1. Maaperän vesipitoisuuden ja orgaanisen aineksen pitoisuuden spatiaalinen jakautuminen.....	8
	3.2 Sukkulamatojen, änkyrimatojen ja hyppyhäntäisten spatiaalinen jakaantuminen.....	9
	3.3 Sukkulamatojen ravinnonkäyttöryhmien spatiaalinen jakaantuminen .....	11
	3.4 Sukkulamatosukujen spatiaalinen jakaantuminen.....	11
4	TULOSTEN TARKASTELU .....	14
	4.1. Maaperäeläinten ja maan abioottisten ominaisuuksien tilarakenne.....	14
	4.2 Taksonomisen tarkkuuden vaikutus sukkulamatojen jakaantumiseen .....	15
	4.3. Ajallinen vaihtelu jakaantumisessa .....	17
	Johtopäätökset .....	17
	Kiitokset .....	18
	Kirjallisuus .....	18

## 1 JOHDANTO

Luonnossa eliöt eivät useimmiten ole jakaantuneet tasaisesti tai satunnaisesti, vaan esiintyvät laikuittaisesti tai muodostavat esiintymisessään gradientteja tai muita spatiaalisia tilarakenteita (Legendre & Fortin 1989). Maaperän eliöyhteisöjen spatiaalisen vaihtelun määrä on herättänyt tutkijoiden huomion vasta viimeisen vuosikymmenen aikana ja yleisesti maaperän spatiaalista vaihtelua on käsitelty satunnaisena taustatekijänä. Maaperäeliöt voivat olla spatiaalisesti jakautuneita sekä vertikaalisesti, läpi maan profiilin, että horisontaalisesti (Ettema & Wardle 2002). Ajallisen ja spatiaalisen vaihtelun on maaperässä ajateltu olevan tärkeä biodiversiteettiä ylläpitävä tekijä (Anderson 1978, Beare ym. 1995, Ettema ym. 1998, Sulkava & Huhta 1998, Ettema ym. 2000). Maaperän suuri biodiversiteetti on mahdollista, koska maaperä muodostuu monimuotoisten mikrohabitaattien muodostamasta mosaiikista, jossa kilpailijat voivat elää spatiaalisesti ja ajallisesti erillään (Ettema ym. 2000).

Habitaattien ajallisella ja spatiaalisella vaihtelulla on todettu monessa tutkimuksessa olevan merkitystä populaatioiden pysyvyydelle, lajien yhteiselolle yhteisössä ja yhteisön lajiversiteetille (Leibold ym. 2004). Kasvillisuus, maatyypit ja maan topografia aiheuttavat maan vesipitoisuudessa ja pH:ssa spatiaalisia rakenteita (Bruckner ym. 1999). Tästä taas seuraa eliöiden spatiaalista jakautumista sekä horisontaalisesti (Ettema & Wardle 2002) että vertikaalisesti (Petersen & Luxton 1982). Ajalliseen dynamiikkaan taas vaikuttavat populaation kasvu ja säätely, yhteisön dynamiikka tai sukkessio ja evolutiivisen muutoksen dynamiikka (Pickett & Cadanesso 1995).

Eri kasvilajit ja kasvillisuuden jakaantumisen erot vaikuttavat myös maanalaiseen spatiaaliseen heterogeneiaan (Wardle 2002). Kasvien tarjoamien resurssien määrä vaihtelee vuoden sisällä ja tällä voi olla erilainen vaikutus eri hajottajayhteisön lajeihin. Pohjoisella pallonpuoliskolla lehtipuut tiputtavat lehtensä syksyllä ja lisäävät ajallista ja paikallista vaihtelua etenkin mikrobien biomassassa (Wardle 1992). Kasvien siemenet ja siitepöly ovat vuosittain suurestikin vaihteleva resurssilisa, joiden merkitystä maaperäyhteisöille on tutkittu vähän (Wardle 2002). Tärkeä huomioitava tekijä maaperäeliöiden kannalta on myös kasvillisuushistoria. Kasvillisuus vaikuttaa pitkään maan orgaanisen materiaalin jakautumiseen (Seastedt & Adams 2001). Spatiaaliseen jakautumiseen vaikuttavat huomattavasti myös eliöiden ominaisuudet ja niiden vuorovaikutukset, kuten kilpailu, dispersaali ja lisääntyminen. Liikkuminen maan sisällä vaatii eliöiltä paljon verrattuna maan yläpuoliseen tai vedessä liikkumiseen (Ekschmitt & Griffiths 1998). Maaperäeliöiden spatiaalinen jakautuminen vaikuttaa taas osaltaan hajotuksen, ravinteiden saatavuuden, juuriherbivorian ja lopulta kasvillisuuden spatiaalisiin rakenteisiin (Ettema & Wardle 2002).

Spatiaalinen vaihtelu maan eliöyhteisöissä esiintyy hierarkkisesti eri mittakaavoissa ja vaihtelun muoto riippuu ympäristötekijöiden spatiaalisesta jakaantumisesta (Ettema & Wardle 2002). Mittakaava tarkoittaa tässä yhteydessä mitattavan muuttujan spatiaalista ja ajallista ulottuvuutta. Mittakaava vaihtelee tutkittavan muuttujan pienimmästä mahdollisesta spatiaalisesta ulottuvuudesta, kuten solusta, koko tutkittavaan alueeseen tai ajanjaksoon. Jokaisella ekologisella hierarkkiasolla (esim. yhteisö) on monia eri prosesseja, jotka toimivat omilla spatiaalisilla tasoillaan ja voivat olla spatiaalisen heterogeenisuuden tärkeimpiä ylläpitäjiä. Esimerkiksi häiriöiden kautta dominantin lajin biomassassa voi vähetä tai maaperän rakennekoostumus muuttua. Vuorovaikutukset maaperän biotoksen aktiivisuuden vaihtelun ja ympäristötekijöiden vaihtelujen välillä lisäävät edelleen monimutkaisuutta systeemiin (Ettema & Wardle 2002). Tasaisen resurssin voi olettaa lisäävän samankaltaisuutta, koska

resursseiltaan homogeenisillä pelloilla on havaittu vähemmän spatiaalista vaihtelua kuin heterogeenisemmissä metsissä (Ettema & Yeates 2003).

Tarkasteltavien muuttujien spatiaalista yhteyttä kutsutaan spatiaaliseksi autokorrelaatioksi. Muuttuja on spatiaalisesti autokorreloitunut, kun on mahdollista ennustaa muuttujan arvo tietyssä pisteessä ja/tai tietynä aikana jossakin muussa pisteessä ja/tai muuna aikana havaitun arvon perusteella. Spatiaalista autokorrelaatiota voidaan kuvata matemaattisilla yhtälöillä, kuten spatiaalisella autokorrelogrammilla tai semivariogrammilla (Legendre & Fortin 1989). Autokorrelaatio voi olla positiivista tai negatiivista ja useimmiten se vaihtelee etäisyysluokasta toiseen. Eliöyhteisöissä positiivinen autokorrelaatio on yleistä, eli muuttujan arvot ovat samankaltaisia lyhyillä etäisyyksillä. Gradienteissa, lyhyiden etäisyyksien positiivista autokorrelaatiota seuraa negatiivinen autokorrelaatio pitkillä etäisyyksillä, mikä viittaa muuttujien arvojen kasvavaan erilaisuuteen (Legendre & Fortin 1989). Laikuttaisessa jakaantumisessa positiivinen autokorrelaatio löytyy etäisyydeltä, joka vastaa laikkujen välimatkaa. Lyhyillä etäisyyksillä havaittu negatiivinen autokorrelaatio voi johtua välttämislmiöstä, kuten on huomattu tasaisesti jakaantuneilla kasveilla ja yksinään elävillä eläimillä, tai laikkukokoon verrattuna liian harvasta otannasta (Legendre & Fortin 1989).

Milloin tilarakenteen ja autokorrelaation tutkiminen on tärkeää? Vastaus riippuu monesta tekijästä, mutta jos elinympäristö on harvinainen tai pirstoutunut, jos reunavaikutuksella on vaikutusta tutkittavaan muuttujaan, ja jos dispersaali rajoittaa liikkumista laikkujen välillä ja tutkittava eliö muodostaa metapopulaation, tilarakenne on syytä ottaa huomioon (Turner ym. 2001). Voidaan myös väittää, että ekologiassa pienen mittakaavan tutkiminen on ylipäänsä tärkeää, jotta voidaan päästä käsiksi suurissa mittakaavoissa esiintyvien ilmiöiden syihin (Turner ym. 1989).

Pro gradu-työni tarkoituksena oli selvittää maaperäeläinten spatiaalisen rakenteen luonnetta metsäekosysteemeissä. Vastaavia tutkimuksia on tehty vähän. Suurin osa tutkimuksista on käsitellyt maaperäyhteisön vertikaalista spatiaalista rakennetta (Ettema & Ward 2002) lyhyillä etäisyyksillä, ja yleensä yhden koealueen sisällä. Maaperäeliöiden spatiaalisen jakautumisen takana olevien tekijöiden selvittäminen antaa lisätietoa maaperäeliöstöä rajoittavista tekijöistä ja niiden toiminnallisista rooleista yhteisöissä (Ettema & Wardle 2002) Mittakaavan selvittäminen on tärkeää, jotta tiedetään miten laajalla alalla tutkittava ilmiö esiintyy (Pickett & Cadanesso 1995). Tutkimuksia on tehty etenkin mikrobiyhteisöillä (esim. Bossio ym. 1998, Saetre & Bååth 2000) ja sukkulamatoyhteisöjen spatiaalisesta rakenteesta (esim. Robertson & Freckman 1995, Ettema ym. 1998, Ettema & Yeates 2003), joissa mittakaava on vaihdellut sentteistä useisiin satoihin metreihin yhden alueen sisällä ja niissä on havaittu spatiaalisia ja ajallisia rakenteita varsin homogeenisissäkin ympäristöissä. Ettema & Yeates (2003) havaitsivat metsässä enemmän vaihtelua kuin pelloilla, viitaten metsän olevan heterogeenisempi ympäristö. Tutkimuksia on erityisen vähän metsäekosysteemeistä, suurin osa on pelloilta.

Tutkimuksessa haluttiin selvittää seuraavaa:

1. Poikkeako maaperäeläinten spatiaalinen jakaantuminen satunnaisesta metriskaalassa (1-20 m) tarkasteltuna, ts. onko maaperäeliöryhmien eläinten yksilömäärä tässä skaalassa tarkasteltuna toisiaan lähellä olevissa maanäytteissä samankaltaisempi kuin kauempaa otetuissa näytteissä?

2. Onko eläinryhmillä (sukkulamadot, änkyrimadot ja hyppyhäntäiset) eroa spatiaalisessa vaihtelussa?

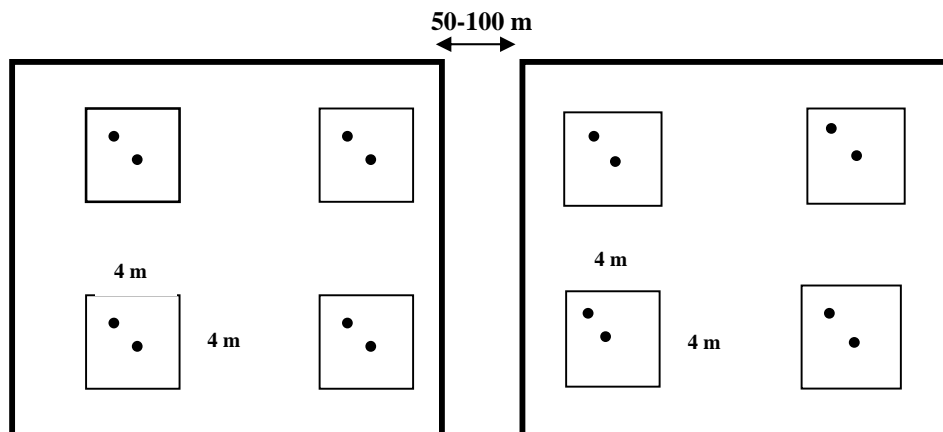
3. Riippuuko eläinten autokorrelaatiorakenne taksonomisen tarkastelun tasosta (eläinryhmä vs. ravinnonkäyttöryhmä vs. sukutaso)?

4. Vaihteleeeko maaperäeläinten spatiaalinen jakaantuminen vuosien ja vuodenaikojen (keskikesä vs. alkusyksy) välillä?

## 2 AINEISTO JA MENETELMÄT

### 2.1 Tutkimusalueen ja koasetelman kuvaus

Tutkimuksessa hyödynnettiin Joensuun yliopiston, Jyväskylän yliopiston ja Metsäntutkimuslaitoksen koivun siemensadannan vaikutusten tutkimista varten perustettuja koealueita (N 62° 33' E 29° 51', N 62° 25' E 30° 3.1', N 62° 28' E 30° 4.9', N 62° 28'E 30° 8.5' ja N 62° 27'E 30° 10'), jotka sijaitsevat yksityismailla Pohjois-Karjalassa, Joensuun kaupungin ja Pyhäselän kunnan alueilla. Kaikki koealueet oli sijoitettu alle kymmenen vuotta vanhoihin, luontaisesti kuusimetsän päätehakkuun jälkeen uudistuneisiin koivikoihin, joiden metsätyyppi oli MT-OMT. Koealueita oli yhteensä viisi (välimatka useita kilometrejä), joista kuhunkin oli sijoitettu kahdeksan koeruutua kahteen erilliseen ryppäeseen (ryppäiden välimatka 50–100 m). Ryppäiden sisällä koeruutujen välimatka vaihteli 3 ja 8 m välillä (kuva 1). Koeruutujen pinta-ala oli 4 m x 4 m. Jokaisen koeruudun kulmien koordinaatit määritettiin Maanmittauslaitoksen avustuksella.



Kuva 1. Tutkimusalueen kuvaus. Iso neliö kuvaa tutkimusryvästä, pienet neliöt ovat tutkimusalan sisällä olevia koeruutuja, pienet ympyrät taas näytteiden ottopisteitä. Jokaiselta koeruudulta otettiin kolme näytettä kahdesta satunnaisesta kohdasta.

### 2.2 Tutkimuksen toteutus

Maanäytteet kerättiin kahdesti kesän 2006 aikana (kesäkuun alussa ja syyskuun puolivälissä) mahdollisen vuodenaikaisvaihtelun mukaan saamiseksi. Näytteet kerättiin maakairalla renkasiin, joiden halkaisija ja korkeus olivat 4 cm. Kullakin näytteenottokerralla jokaisen

koeruudun sisältä otettiin kolme kairanäytettä [yksi sukkulamatojen (Nematoda), toinen änkyrimatojen (Enchytraidea) ja kolmas hyppyhäntäisten (Collembola) runsauden määrittämistä varten] kahdesta etukäteen satunnaisesti valitusta pisteestä (yhteensä 240 näytettä). Näiden näytepisteiden koordinaatit laskettiin myöhemmin koeruutujen kulmien tunnettuja koordinaatteja hyväksi käyttäen. Kentällä näytteet suljettiin pakastepusseihin ja pakattiin kylmälaukkuihin. Myöhemmin näytteitä säilytettiin 4 °C:ssa.

Änkyrimadot eroteltiin märkäsuppilomenetelmällä (O'Connor 1962). Kokonainen maanäyte laitettiin metalliseen erottelukoriin ja upotettiin puolittain suppilossa olevaan veteen neljäksi tunniksi valojen alle. Eroteltujen yksilöiden määrä laskettiin samana päivänä. Sukkulamatoja käytettiin pystysuuntainen neljäsosa kairanäytteestä ja sukkulamadot eroteltiin märkäsuppilomenetelmällä (Sohlenius 1979). Sukkulamatojen yksilömäärä laskettiin samana tai seuraavana päivänä, minkä jälkeen ne kestävästi etanolilla ja lähetettiin Iuliana Popovicille Romaniaan sukutason määrittämistä varten. Hyppyhäntäiset eroteltiin maanäytteestä high-gradient-laitteella (Macfadyen 1961). Näytteet säilytettiin 75 % etanoliin ja yksilömäärä laskettiin myöhemmin. Kaikki maaperäeläinnäytteet laskettiin valomikroskoopin avulla. Tuloksissa eläinten yksilömäärät on ilmoitettu 4 cm syvyydeltä m<sup>2</sup> kohti.

High-gradient-laitteessa kuivuneista maanäytteistä määritettiin maan kosteus (käyttäen hyväksi ennen erottelua mitattua näytteen tuorepainoa) ja orgaanisen aineksen pitoisuus. Orgaanisen aineksen mittausta varten näytteestä leikattiin pystysuunnassa neljäsosa, joka poltettiin uunissa (500 °C, 4,5 t). Tulosten tarkastelussa on käytössä myös vuonna 2005 samoilla menetelmillä ja samoihin aikoihin kerätty aineisto.

### 2.3 Tilastolliset menetelmät

Spatiaalista riippuvuutta näytepisteiden välillä testattiin Moranin I - autokorrelaatiokertoimella (Moran 1950). Aineisto muunnettiin logaritmuunnoksella  $\log_{10}(z+1)$  normaalijakautuneeksi, jotta testin oletukset täyttyisivät. Aineisto jaettiin viiteen etäisyysluokkaan neljän metrin välilyöksellä. Saaduista korrelaatioista piirrettiin korrelogrammit jokaiselle muuttujalle ja näytteenottoajalle. Monte - Carlon menetelmää käytettiin saatujen korrelaatioiden tilastollisen merkitsevyyden testaukseen. Saadut p-arvot korjattiin kunkin korrelogrammin sisällä vielä Bonferronin korjauksella tulosten oikeellisuuden varmistamiseksi. Autokorrelaatiokertoimet laskettiin ja niiden tilastollinen merkitsevyys testattiin R 2.6.2-tilasto-ohjelman ncf-paketilla.

## 3 TULOKSET

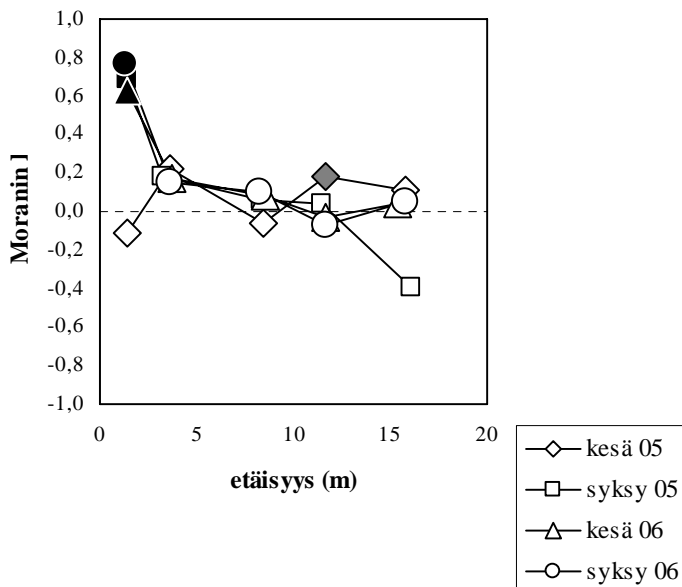
### 3.1 Maaperän vesipitoisuuden ja orgaanisen aineksen pitoisuuden spatiaalinen jakautuminen

Maaperän vesipitoisuudessa havaittiin tilastollisesti merkitsevää positiivista autokorrelaatiota (Bonferronin korjatut P-arvot < 0.05) ensimmäisessä etäisyysluokassa muulloin paitsi kesällä 2005 (kuva 2A). Maaperän orgaanisen aineksen pitoisuudessa positiivista autokorrelaatiota havaittiin ensimmäisessä etäisyysluokassa syksyllä vuonna 2005, kesällä vuonna 2006 sekä toisessa että neljännessä etäisyysluokassa syksyllä 2006 (kuva 2B).

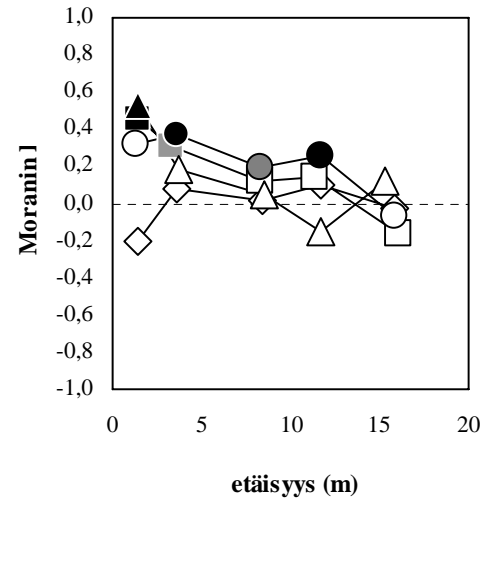


Ilman Bonferronin korjausta positiivista autokorrelaatiota havaittiin orgaanisen aineksen pitoisuudessa toisessa etäisyysluokassa syksyllä 2005 ja kolmannessa etäisyysluokassa syksyllä 2006 (kuva 2B). Vesipitoisuudessa ilman korjausta autokorrelaatiota havaittiin kesällä 2005 neljännessä etäisyysluokassa (kuva 2A).

A



B



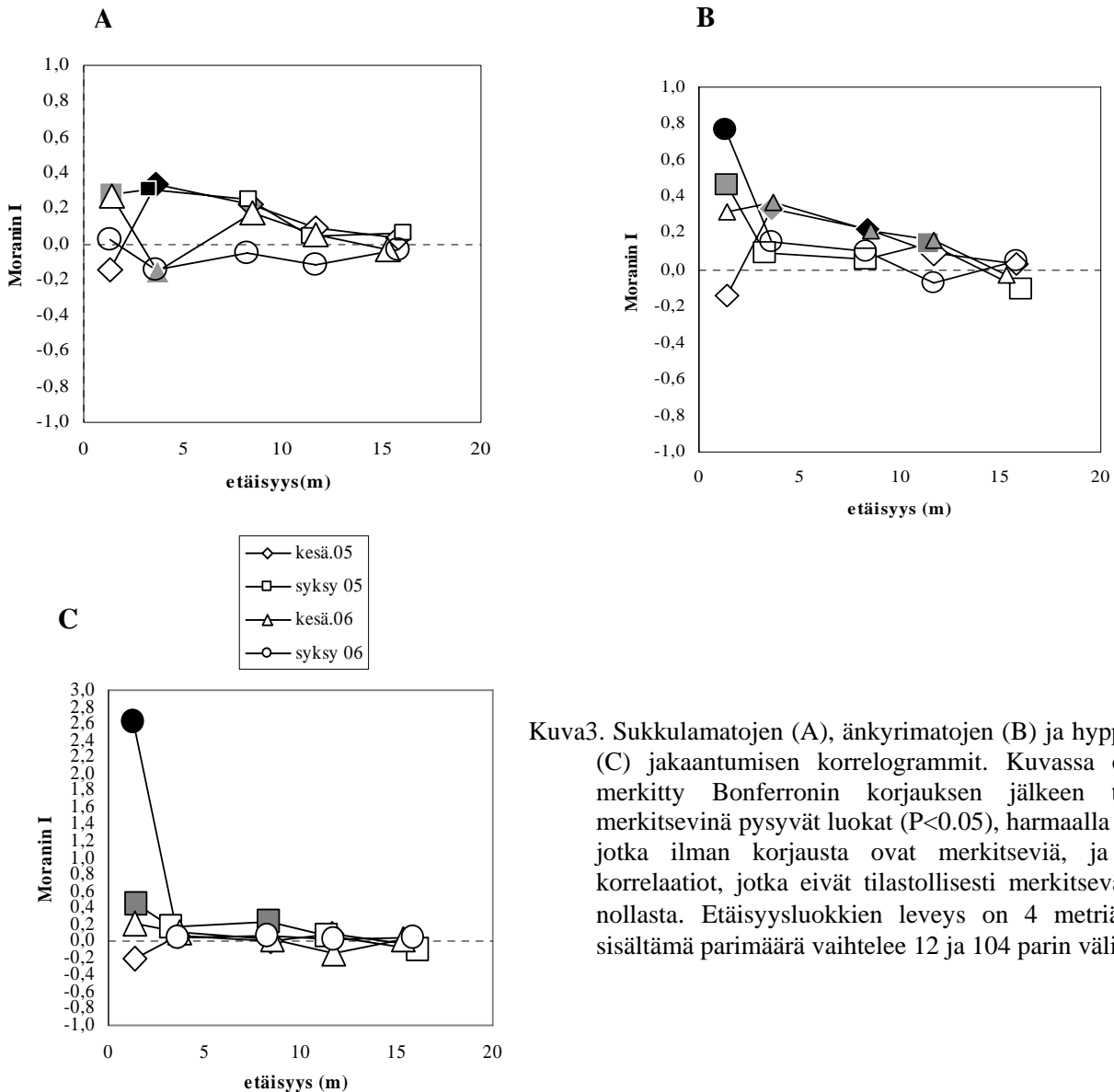
Kuva 2. Vesipitoisuuden (A) ja orgaanisen aineksen (B) pitoisuuksien korrelogrammit. Kuvassa on mustalla merkitty Bonferronin korjauksen jälkeen tilastollisesti merkitsevinä pysyvät luokat ( $P < 0.05$ ), harmaalla korrelaatiot, jotka ilman Bonferroni-korjausta ovat merkitseviä, ja valkoisella korrelaatiot, jotka eivät tilastollisesti merkitsevästi poikkea nolasta. Etäisyysluokkien leveys on 4 metriä. Luokkien sisältämä parimäärä vaihtelee 12 ja 104 parin välillä.

### 3.2 Sukkulamatojen, änkyrimatojen ja hyppyhäntäisten spatiaalinen jakaantuminen

Sukkulamatojen kokonaismäärissä löytyi tilastollisesti merkitsevää positiivista autokorrelaatiota toisessa etäisyysluokassa kesällä ja syksyllä 2005 (kuva 3A). Ilman Bonferronin korjausta positiivista autokorrelaatiota havaittiin myös kolmannessa etäisyysluokassa kesällä 2005 ja ensimmäisessä etäisyysluokassa syksyllä 2005 sekä negatiivista autokorrelaatiota toisessa etäisyysluokassa kesällä 2006. Syksyllä 2006 yhdessäkään etäisyysluokassa ei esiintynyt autokorrelaatiota (kuva 3A). Änkyrimadoilla autokorrelaatiota löytyi Bonferronin korjauksen jälkeen kesän 2005 kolmannelta etäisyysluokasta ja syksyn 2006 ensimmäisestä luokasta (kuva 3B) ilman korjausta

merkitsevää autokorrelaatiota löytyi kesän 2005 toisesta ja syksyn 2005 ensimmäisestä etäisyysluokasta, kesän 2006 toisesta, kolmannelta ja neljännestä luokasta (kuva 3B).

Hyppyhäntäisillä ainoa merkitsevä autokorrelaatio Bonferronin korjauksen jälkeen löytyi syksyn 2006 ensimmäisestä luokasta. Ilman korjausta merkitsevää autokorrelaatiota löydettiin syksyn 2005 ensimmäisestä ja kolmannelta etäisyysluokasta (kuva 3C). Yli yhden korrelaatio syksyn 2006 ensimmäisessä luokassa viittaa poikkeaviin arvoihin.



Kuva3. Sukkulamatojen (A), änkyrimatojen (B) ja hyppyhäntäisten (C) jakaantumisen korrelogrammit. Kuvassa on mustalla merkitty Bonferronin korjauksen jälkeen tilastollisesti merkitsevinä pysyvät luokat ( $P < 0.05$ ), harmaalla korrelaatiot, jotka ilman korjausta ovat merkitseviä, ja valkoisella korrelaatiot, jotka eivät tilastollisesti merkitsevästi poikkeaa nolasta. Etäisyysluokkien leveys on 4 metriä. Luokkien sisältämä parimäärä vaihtelee 12 ja 104 parin välillä

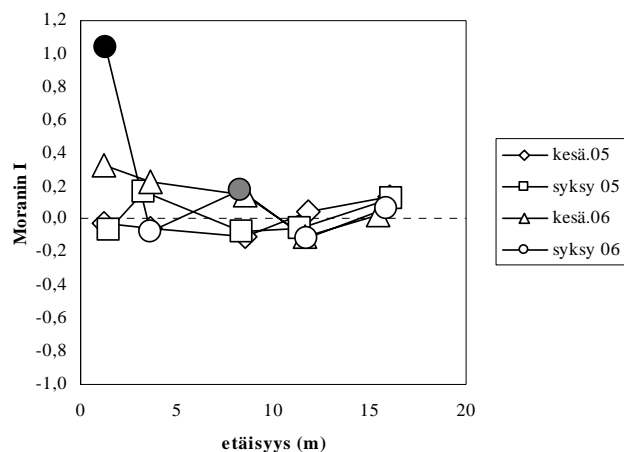
### 3.3 Sukkulamatojen ravinnonkäyttöryhmien spatiaalinen jakaantuminen

Bonferronin korjauksen jälkeen autokorreloituneita luokkia löytyi vähän, vain pedoilla ensimmäisessä luokassa syksyllä 2006 (kuva 4), sekasyöjillä kesän 2006 neljännessä etäisyysluokassa (kuva 5B), kasvinsyöjillä syksyn 2005 viidennessä luokassa ja syksyn 2006 toisessa etäisyysluokassa (kuva 5C). Ilman korjausta positiivista autokorrelaatiota havaittiin pedoilla syksyllä 2006 kolmannessa etäisyysluokassa (kuva 4), bakteerinsyöjillä kesällä 2005 toisessa ja syksyllä 2005 ja 2006 kolmannessa etäisyysluokassa (kuva 5A).

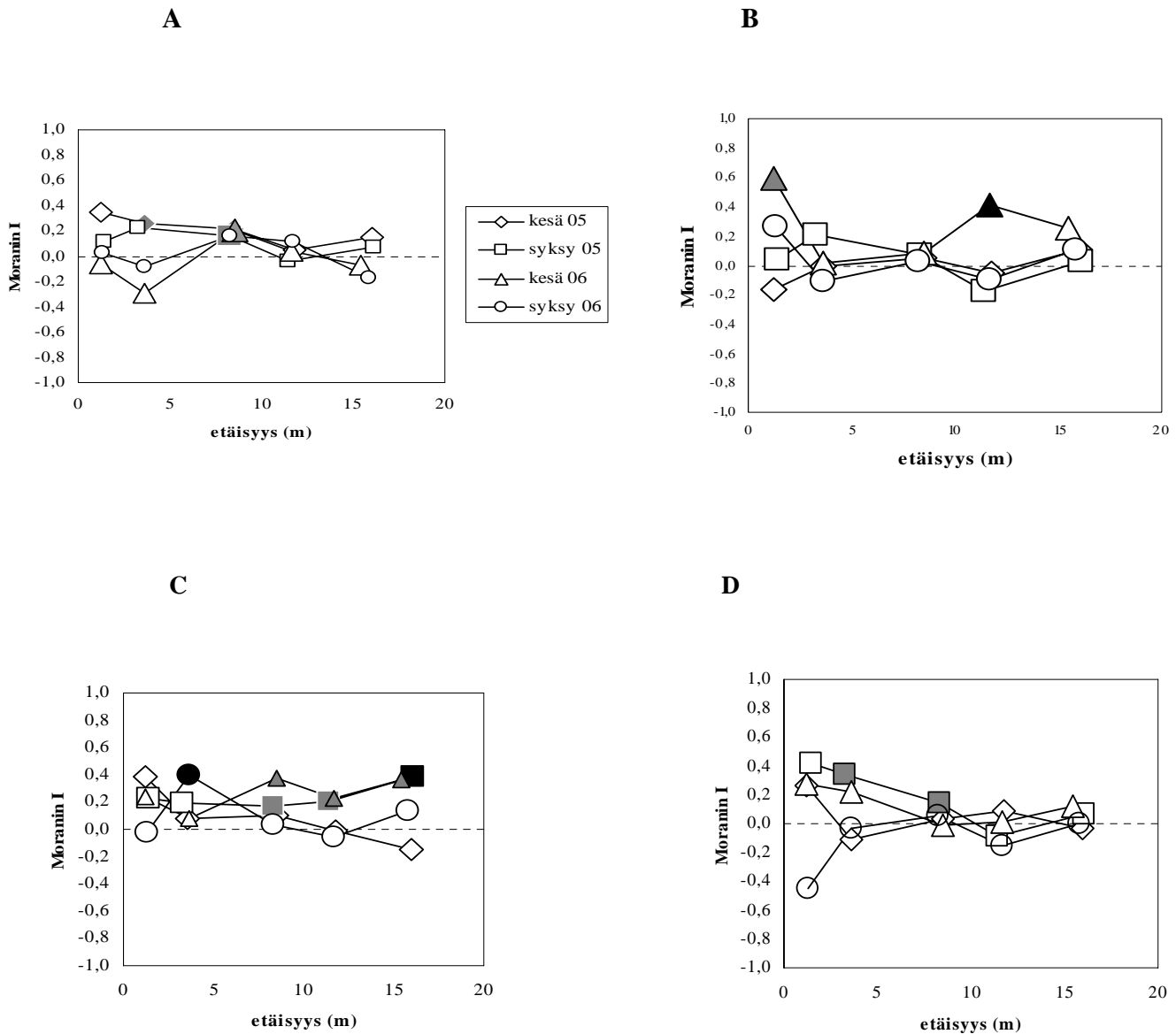
Sekasyöjillä ilman korjausta autokorrelaatiota havaittiin kesällä 2006 ensimmäisessä etäisyysluokassa (kuva 5B). Kasvinsyöjillä ilman korjausta autokorrelaatiota löydettiin syksyn 2005 etäisyysluokasta kolme ja neljä, kuten myös kesän 2006 luokista 3-5 (kuva 5C). Sienensyöjillä ilman korjausta autokorrelaatiota oli syksyn 2005 toisessa ja kolmannessa etäisyysluokassa.

### 3.4 Sukkulamatosukujen spatiaalinen jakaantuminen

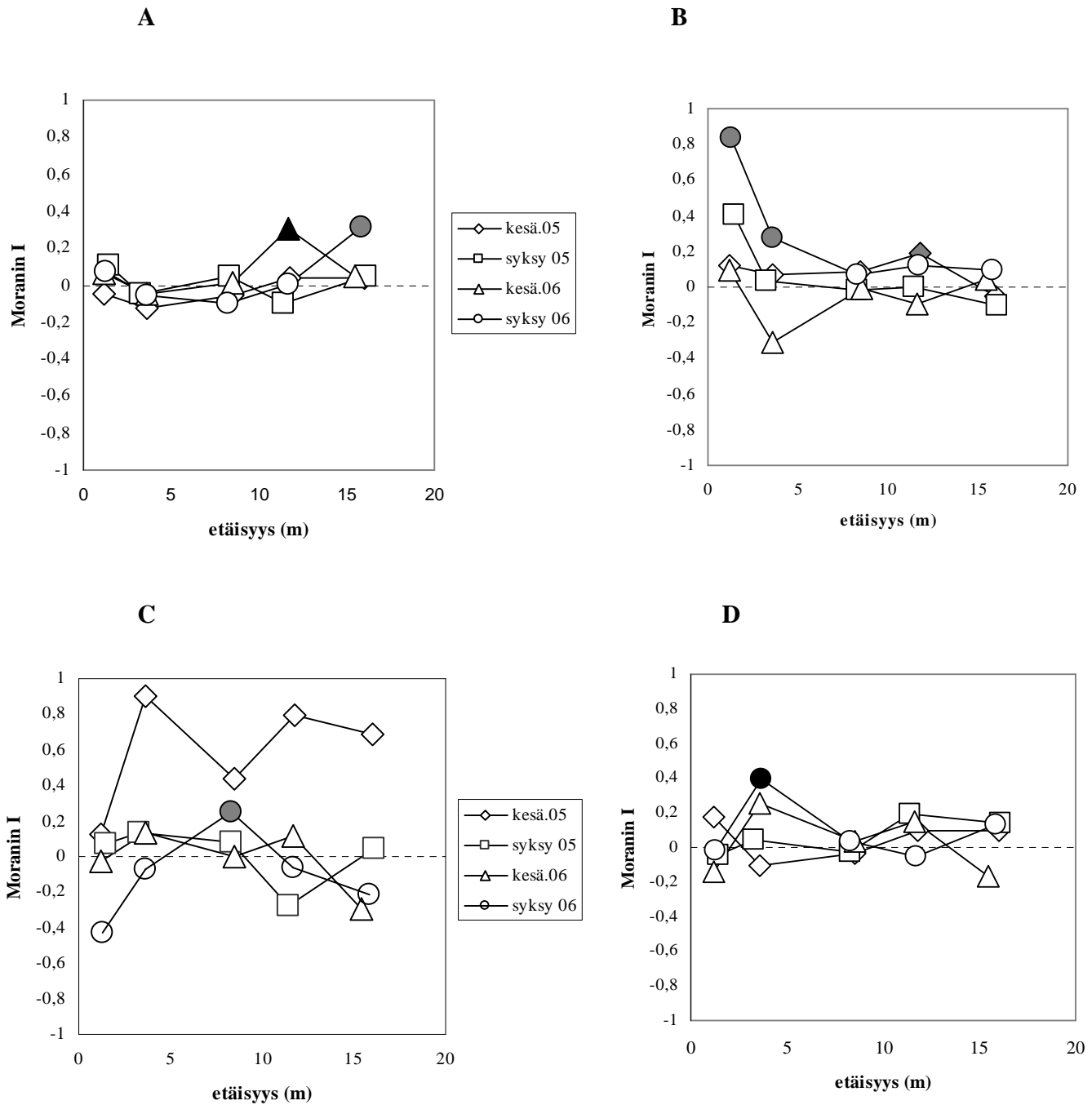
Analyyseissä valittiin lopulta neljä sukkulamatosukua: bakteerinsyöjiin kuuluva *Acrobelloides*, kasvinsyöjiin kuuluva *Filenchus*, petoihin kuuluva *Eudorylaimus* ja sienensyöjiin kuuluva *Tylencholaimus*. Muut suvut olivat liian harvalukuisia luotettaviin analyyseihin. Sukkulamatosuvut poikkesivat normaalisuusoletuksesta. Sukkulamatosuvuissa ei löydetty Bonferronin korjauksen jälkeen merkitsevää autokorrelaatiota kuin *Eudorylaimus*-suvulta kesän 2006 neljännessä etäisyysluokassa (kuva 6A) ja *Acrobelloides* -suvun toisessa etäisyysluokassa syksyllä 2006 (kuva 6D). Ilman korjausta autokorrelaatiota löydettiin *Eudorylaimus*-suvulta syksyn 2006 viidennestä (kuva 6A) ja *Filenchus* -suvun kesän 2005 neljännessä, syksyn 2006 ensimmäisestä ja toisesta etäisyysluokasta. Myös *Tylencholaimus*-suvulta havaittiin autokorrelaatiota ilman korjausta syksyn 2006 kolmannessa etäisyysluokassa (kuva 6C).



Kuva 4. Petosukkulamatojen korrelogrammi. Kuvassa on mustalla merkitty värillä Bonferronin korjauksen jälkeen tilastollisesti merkitsevinä pysyvät korrelaatiot ( $P < 0.05$ ), harmaalla korrelaatiot, jotka korjausta ovat merkitseviä, ja valkoisella korrelaatiot, jotka eivät tilastollisesti merkitsevästi poikkea nolasta. Etäisyysluokkien leveys on 4 metriä. Luokkien sisältämä parimäärä vaihtelee 12 ja 104 parin.



Kuva 5. Bakteerinsyöjien(A), sekasyöjien (B), kasvinsyöjien(C) ja sienensyöjien(D) korrelogrammit. Kuvassa on mustalla merkitty Bonferronin korjauksen jälkeen tilastollisesti merkitsevinä pysyvät luokat ja harmaalla ilman korjausta tilastollisesti merkitsevät luokat ja valkoisella korrelaatiot, jotka eivät tilastollisesti merkitsevästi poikkea nollasta. Yhden etäisyysluokan leveys on 4 metriä. Luokkien parimäärä vaihteli 12-104 parin välillä.



Kuva 6. *Eudorylaimuksen*(A), *Filenchuksen*(B), *Tylencholaimuksen*(C) ja *Acrobeloideksen*(D) jakaantumisen korrelogrammit. Kuvassa on mustalla merkitty Bonferronin korjauksen jälkeen tilastollisesti merkitsevinä pysyvät luokat ja harmaalla ilman korjausta tilastollisesti merkitsevät luokat. Yhden etäisyysluokan leveys on 4 metriä. Luokkien parimäärä vaihteli 12-104 parin välillä.

## 4 TULOSTEN TARKASTELU

### 4.1 Maaperäeläinten ja maan abioottisten ominaisuuksien tilarakenne

Merkitsevästi satunnaisesta poikkeavaa autokorrelaatiota ei havaittu millään eläinryhmällä kuin muutamassa etäisyysluokassa, yleensä toisessa tai kolmannessa. Näissä luokissa oli myös eniten pareja. Autokorrelaatio laski nopeasti kohti nollaa ensimmäisten etäisyysluokkien jälkeen tai oli nollassa jo ensimmäisessä etäisyysluokassa melkein kaikkien eläinryhmien kohdalla. Abioottisissa ominaisuuksissa oli positiivista autokorrelaatiota ensimmäisissä etäisyysluokissa muulloin paitsi kesällä 2005, mutta näissäkin muuttujissa merkitseviä korrelaatioita oli vähän. Korrelogrammien muoto kertoi abioottisilla ominaisuuksilla selvästi laskevasta positiivisesta korrelaatiosta, vaikka useimmissa etäisyysluokissa korrelaatiot eivät olleetkaan tilastollisesti merkitseviä.

Metsälaikkujen historia saattaa tarjota selityksen eläinten jakaantumiselle. Tutkimuskoivikot ovat kasvaneet vanhan kuusikon paikalle. Kuusikon kasvillisuus voi vielä vaikuttaa eliöiden jakaantumiseen ja voi osaltaan selittää eliöryhmillä tietyissä etäisyysluokissa havaittua autokorrelaatiota. Huhta & Rätty (2005) havaitsivat, että istutuskoivikossa maaperäeläinyhteisöt vastaavat kuusikon yhteisöjä vielä 30 vuoden jälkeenkin. Kasvillisuus voi vaikuttaa maaperäeliöiden tilarakenteeseen etenkin metsien kaltaisilla alueilla, joilla kasvillisuus on sen verran harva, että yksittäiset kasviyksilöt vaikuttavat resurssien saatavuuteen heti kasvin välittömässä läheisyydessä (Wardle 2002). Puuyksilöt vaikuttavat myös moniin ympäristötekijöihin, kuten maan kosteuteen. Toisaalta, Saetre & Bååth (2000) havaitsivat, että vaikka ympäristömuuttujien kautta kulkeva vaikutus mikrobeihin poistettiin laboratorikokeissa muutaman kuukauden ajaksi, kentällä havaittu tilarakenne säilyi, mikä viittaa orgaanisen, lahoavan materiaalin tärkeyteen tilarakenteen aiheuttajana.

Hyppyhäntäisten on havaittu suosivan hapanta havupuiden kariketta (Loranger ym. 2001), jota on löydettävissä tutkimissani metsissä koivukarikkeen lisäksi ja näin sen voi olettaa osaltaan vaikuttavan hyppyhäntäisten jakaantumiseen 0-4 metrin etäisyyksillä, jossa merkitsevää positiivista autokorrelaatiota löydettiin. Änkyrimatojen jakaantuminen taas muistuttaa varsinkin ensimmäisissä etäisyysluokissa vesipitoisuuden jakaantumista, mikä viittaa änkyrimatojen runsauden olevan yhteydessä maan vesipitoisuuteen. Kosteuden onkin havaittu vaikuttavan merkittävästi änkyrimatopopulaatioiden tiheyksiin (Didden 1993, Yli-Olli & Huhta 2001). Muilla eläinryhmillä ei havaittu selkeää yhteyttä abioottisten ominaisuuksien kanssa. Abioottisten ominaisuuksien laikut voivat kuusimetsässä olla jopa alle metrin kokoisia (Bruckner ym. 1999), jolloin lyhyiden etäisyyksien tutkiminen olisi tarpeen myös nyt tutkituissa metsissä, joissa vanhan kuusikon vaikutus todennäköisesti on vielä näkyvissä.

Eläinryhmien korrelaatiokäyrät eivät muistuttaneet toisiaan, muutoin kuin että monilla ryhmillä tilarakenne ei näyttänyt merkitsevästi poikkeavan satunnaisesta. Hyppyhäntäisten jakaantuminen oli syksyn 2006 ensimmäistä etäisyysluokkaa lukuun ottamatta hyvin satunnaista ja korrelaatiot olivat lähellä nollaa. Sukkulamadoilla autokorrelaatio oli hyvin pientä jo ensimmäisestä etäisyysluokasta lähtien. Hyppyhäntäisten ja petosukkulamatojen välillä oli kuitenkin samankaltaisuutta kesän 2006 ensimmäisessä etäisyysluokassa, mikä voisi viitata näiden kahden ryhmän väliseen yhteyteen. Yhteys voi johtua hyppyhäntäisten ravinnon ja petosukkulamatojen ravinnon yhteyksistä. Useimmat hyppyhäntäiset käyttävät ravinnokseen

sieniä (Chen ym. 1996) eli samaa ravintoa kuin sienensyöjäsukskulamadot. Sienijuuriston jakaantuminen voi selittää ryhmien varsin samankaltaista satunnaista jakaantumista keskietäisyyksillä, sillä sienensyöjien tiedetään korreloivan positiivisesti sienibiomassan kanssa (Ekscmith & Griffiths 1998). Petosukskulamadot taas käyttävät ravinnokseen muita sukskulamatoja ja petosukskulamatojen runsauksien on havaittu olevan yhteydessä mikrobinsyöjien ravinnon eli sienien ja bakteerien biomassan kanssa (Wardle & Yeates 1993). Jakaantumiseen vaikuttavat todennäköisesti myös eliöiden väliset ja sisäiset populaatioprosessit, kuten kilpailu ja sukupuutot, mutta niihin ei tässä tutkimuksessa päästy käsiksi.

Tässä tutkimuksessa ei löytynyt selkeitä autokorrelaatorakenteita tutkitussa mittakaavassa. Mittakaavan merkitys on erilainen eri eliöryhmien välillä ja tilarakenteen havaitseminen on riippuvainen tutkitusta eliöstä, alueen luonteesta ja otannasta (Ettema & Wardle 2002). Kaikilla eläimillä havaittiin autokorrelaatiota ainakin yhdessä luokassa ennen Bonferronin korjausta, mikä voi viitata todellisen autokorrelaation olemassaoloon. Osasy selkeiden autokorrelaatioiden puuttumiseen saattaa olla otanta, jonka vuoksi etäisyysluokkien parimäärät vaihtelivat. Jotta autokorrelaatiota pystyttäisiin varmuudella havaitsemaan, täytyisi parimäärän olla vähintään 30 jokaisessa etäisyysluokassa (Legendre & Fortin 1989). Nyt siitä jäätin etenkin ensimmäisessä etäisyysluokassa. Spatiaalisissa tutkimuksissa tiheä systemaattinen otanta on paras, kun taas satunnainen harva otanta, jota käytettiin tässä tutkimuksessa, johtaa usein pieneen parimäärään ja mahdollisiin virheisiin etäisyysluokkien aukkojen takia (Legendre & Fortin 1989).

#### 4.2 Taksonomisen tarkkuuden vaikutus sukskulamatojen jakaantumiseen

Taksonomisen tarkkuuden vaikutusta tutkittiin sukskulamadoilla, joista oli käytössä sukskulamatoheimojen runsaudet, ravinnonkäyttöryhmien runsaudet ja lisäksi yleisempien sukujen runsaudet. Samoin kuin koko ryhmän tilarakenne, sukskulamatoheimojen ja ravinnonkäyttöryhmien tilarakenne oli hyvin satunnaista ja autokorrelaatio kaikissa etäisyysluokissa lähellä nollaa. Tämä havainto eroaa aikaisemmista tutkimuksista, joissa sukskulamadoilla on havaittu spatiaalista rakennetta. Görres ym. (1998) löysivät sukskulamatojen esiintymisessä laikuttaisuutta pohjois-amerikkalaisessa metsässä 1-10 metrin matkalla, mikä sopii yhteen niiden tämän tutkimuksen yksittäisten etäisyysluokkien kanssa, joista löydettiin merkitsevää autokorrelaatiota. Toisaalta, esimerkiksi Ettema ym. (1998) löysivät kosteikolla ja Robertson ja Freckman (1995) pellolla tilarakenteita kymmenien metrien mittakaavassa. Sukskulamatojen jakaantuminen on hyvin pienipiirteistä ja riippuvaista vapaan veden esiintymisestä (Yeates ym. 2002). Näiden rakenteiden löytäminen vaatii systemaattista ja runsasta otantaa.

Kuten kokonaisryhmällä ja ravinnonkäyttöryhmillä, tutkittujen sukskulamatosukujen autokorrelaatio oli lähellä nollaa jo ensimmäisestä etäisyysluokasta lähtien. Ainoastaan kasvinsyöjiin kuuluvalla *Filenchus*-suvulla oli positiivista autokorrelaatiota kesällä 2006 kahdessa ensimmäisessä luokassa, mutta nämä korrelaatiot eivät olleet merkitseviä enää Bonferroni-korjauksen jälkeen. Tämä rakenne erosi kasvinsyöjien ravinnonkäyttöryhmän rakenteesta. Kasvinsyöjien oletetaan kuitenkin olevan hyvin aggregoituneita johtuen ravinnon eli juurten laikuttaisesta esiintymisestä (Ferris ym. 1990). Tutkittujen metsiköiden pohjakerroksen kasvillisuus oli varsin rehevää ja yhtenäistä, mikä voi selittää korrelaation

puuttumisen lyhyimpien etäisyysluokkien välillä, ts. eläinten satunnaisen jakaantumisen. Petoihin kuuluvalla *Eudorylaimus*-suvulla löytyi merkitsevää positiivista autokorrelaatiota yhdessä etäisyysluokassa, mutta korrelogrammi lähti nolasta. *Eudorylaimus*-suvun korrelogrammi erosi myös koko petoryhmän jakaantumisesta. Kuten edellä jo mainittiin, petojen ravinto vaikuttaa niiden pienen mittakaavan esiintymiseen. Sienensyöjäryhmältä löydettiin merkitsevää autokorrelaatiota parista etäisyysluokasta, muttei niihin kuuluvalla *Tylencholaimus*-suvulta. Vaikka asiaa ei selvitetty, tämä voi viitata siihen että sienibiomassa on alueilla varsin satunnaisesti jakaantunutta, sillä sienensyöjien runsauksien on havaittu korreloivan sienibiomassan suhteen (Ekschmitt & Griffiths 1998).

Sukkulamatojen kaikkein runsain suku, bakteerinsyöjiin kuuluva *Acrobeloides*, oli myös hyvin satunnaisesti jakautunut eikä osoittanut samankaltaisuutta ravinnonkäyttöryhmänsä kanssa. Koska bakteerinsyöjien biomassa riippuu bakteerien biomassasta (Sohlenius 1990), eikä satunnaisesta poikkeavaa tilarakennetta bakteerinsyöjillä havaittu, voidaan bakteerien jakaantumisen olettaa myös olevan satunnaista. Norjalaisessa koivu-kuusisekametsässä on aikaisemmin havaittu maaperän mikrobien jakaantumisen olevan yhteydessä puuyksilöiden lajiin ja lajien erilaiseen vaikutukseen maan orgaaniseen materiaaliin. Lisäksi kuusen havaittiin aiheuttavan koivua suurempaa laikuttaisuutta mikrobien jakaantumisessa (Saetre & Bååth 2000). Tämä voisi selittää jakaantumisen satunnaisuutta tehdyssä tutkimuksessani, jossa koivikko on korvannut kuusen tutkituilla alueilla. Toisaalta, bakteerinsyöjäpopulaatioiden jakaantuminen on hyvin pienipiirteistä, sillä niiden on havaittu elävän jopa 1 µm kokoisissa veden täyttämässä huokosissa (Yeates ym. 2002) ja tähän mittakaavaan ei tutkimuksessani päästy.

Ettema ym. (1998) eivät löytäneet yhteyttä abioottisten ominaisuuksien ja bakteerinsyöjäsuksulamatojen kanssa, mikä käy yhteen tämän tutkimuksen kanssa. Ettema ym. (1998) uskoivat tuloksen viittaavan kosteikon muutaman vuoden takaisten ennallistamistoimien vaikutuksiin. Samalla tavoin tutkimuskoivikoiden alle kymmenen vuoden takaisten hakkuiden aiheuttamat häiriöt saattavat vielä vaikuttaa bakteerinsyöjien ja muidenkin eliöiden jakaantumiseen.

Tarkastelun taksonominen yksikkö ei siis näyttäisi vaikuttavan havaittuun tilarakenteeseen; tutkitussa varhaisen suksessiovaiheen koivumetsässä ja metritason mittakaavassa suksulamato näyttävät olevan hyvin satunnaisesti jakaantuneita kaikilla taksonomisilla tasoilla. Tämä viittaa siihen, että metsän suksulamatothiheyksiin vaikuttavat tekijät ovat tutkitussa mittakaavassa varsin satunnaisesti jakaantuneita, mikä eroaa Etteman ja Yeatesin (2003) tutkimuksesta. He havainnoivat suksulamatojen yhteisövaihtelua metsässä ja pellolla. Etäisyyden kasvaessa yhteisövaihtelu kasvoi enemmän metsässä kuin resursseiltaan homogeenisemmällä pellolla. Pelloltakin löydettiin spatiaalisia rakenteita, vaikka pelto on homogeeninen ympäristö. Tämän tutkimuksen otanta voi vaikuttaa osaltaan tuloksiin. Pienessä mittakaavassa maan partikkelien koko, niiden jakaantuminen ja maan huokoisuuden taso määräävät suksulamatojen spatiaalisen jakaantumisen maapartikkelien sisä- ja ulkopuolella (Queneherve & Chotte 1996). Tutkimuksessani oltiin kaukana tästä mittakaavasta. On myös mahdollista että vasta sukujen sisällä, lajitasolla, spatiaalinen rakenne seuraa parhaiten maan abioottisten tekijöiden spatiaalista rakennetta.



### 4.3. Ajallinen vaihtelu jakaantumisessa

Tutkimuksessa ei havaittu vuosien ja vuodenaikojen välillä selviä eroja autokorrelaatioissa vaan pikemminkin vuodenaajat ja vuodet olivat varsin samankaltaisia merkitsevän autokorrelaation vähyydessä. Abioottisissa ominaisuuksissa havaittiin kaikkina muina näytteenotokertoina kuin kesällä 2005 positiivista autokorrelaatiota ensimmäisessä etäisyysluokassa. Tämä viittaa pienipiirteiseen laikuttaisuuteen. Maan vesipitoisuus on riippuvainen sateista, joten on oletettavaa että sen autokorrelaatorakenne vaihtelee vuosien ja vuodenaikojen välillä, kun taas ajallinen vaihtelu orgaanisen materiaalin pitoisuudessa johtuu todennäköisesti satunnaisesta vaihtelusta näytteenottojen välillä.

Tutkimuksessani sukkulamatosukujen ja -ryhmien lähes samankaltainen, lähellä nollaa oleva korrelaatio viittaa vuosien samankaltaisuuteen kaikilla alueilla. Ajallinen vaihtelu oli kuitenkin nähtävissä siinä, että merkitsevää autokorrelaatiota ei havaittu useimmilla eläinryhmillä samassa luokassa kuin kerran, ts. kerran havaittu tilarakenne ei ollut pysyvää ajan suhteen. Ilmiö viittaa siihen, ettei eliöiden tilarakenteet ole pysyviä vaan vaihtelevat dynaamisesti ajan suhteen ja tämä on todettu myös aiemmissa tutkimuksissa (Ettema & Wardle 2002). Görres ym. (1998) havaitsivat omassa tutkimuksessaan pohjois-amerikkalaisessa punavaahterametsässä sukkulamadoilla voimakasta vaihtelua ajan suhteen. Samoin Ettema ym. (1998) löysivät kosteikolta suurta ajallista vaihtelua, mikä on todennäköisesti yhteydessä kosteikon ajallisiin rytmeihin kosteudessa. He tutkivat viiden *Chronogaster*-suvun sukkulamadolajin jakaantumista 0,7 ha alalla neljänä vuodenaikana. Lajeilla oli selkeää vaihtelua vuodenaikaisrünsauksissa eri kohdissa kosteikkoa. Kun lajien jakaantuminen ja ekologia olivat tiedossa, pystyttiin päättelemään, että resurssien laikuttaisuus ja kosteusvaihteluiden aiheuttamat jatkuvat häiriöt ylläpitivät *Chronogaster*-lajien diversiteettiä maisematasolla (Ettema ym. 1998).

Aluetasolla ajallinen vaihtelu spatiaalisuudessa oli pientä, mutta pienessä mittakaavassa suurta, mikä kertoi paikallisten populaatioiden ajoittaisista runsastumisista ja romahtamisista (Ettema ym. 1998). Metsissä häiriöt ovat todennäköisesti epäsäännöllisempiä kuin merenrannalla, joten metsässä trendit saattavat tämän vuoksi olla yhtenäisempiä vuodenaikojen välillä. Tutkimukseni ajallisen vaihtelun tarkastelu perustui kahteen näytteenotokertaan kahden vuoden sisällä. Pitempiaikainen tarkastelu saattaisi antaa paremman kuvan ajallisesta vaihtelusta ja trendeistä maaperäeliöiden runsauksissa.

### JOHTOPÄÄTÖKSET

Tutkimukseni perusteella voi sanoa, että eliöiden jakaantuminen pohjois-karjalaisessa koivumetsässä on 1-15 metrin mittakaavassa hyvin satunnaista eikä selviä merkitseviä autokorrelaatiotrendejä ollut nähtävissä. Viitteitä tilastollisesti merkitsevistä satunnaisesta poikkeavista tilarakenteista oli kuitenkin havaittavissa. Tämän tutkimuksen otanta ei ehkä

löytänyt eläinten spatiaalista jakaantumisen oikeaa mittakaavaa näissä metsissä ja on mahdollista että satunnaisesta poikkeavia tilarakenteita voisi löytyä systemaattisemmalla ja tiheämmällä otannalla. Tämä mielessä jatkotutkimukset voisivat kertoa lisää maaperäeläinten jakaantumisen luonteesta ja niihin vaikuttavista tekijöistä suomalaisessa metsämaassa.

## KIITOKSET

Lämpimät kiitokset kaikille molempina vuosina aineistoa keränneille ja apuna olleille. Erityiskiitokset ohjaajalleni filosofian tohtori Juha Mikolalle saamastani tuesta, Jean-Pierre Rossille tilastomenetelmien löytämisessä, Jussi Petreliukselle ja Leena Kontiolle Joensuun keikkojen avustamisesta ja lehtori Jari Haimille yleisestä tuesta.

## KIRJALLISUUS

- Anderson, J.M. 1978. Inter- and intra-habitat relationships between woodland Cryptostigmata species diversity and the diversity of soil and litter microhabitats. *Oecologia* 32: 341-348.
- Beare, M.H., Coleman, D.C., Crossley, D.A. Jr., Hendrix P.F. & Odum E. P. 1995. A hierarchical approach to evaluating the significance of soil biodiversity to biochemical cycling. *Plant Soil* 170: 5-22.
- Bossio, D.A., Scow, K.M., Gunapala, N. & Graham, K.J. 1998. Determinants of Soil Microbial Communities: Effects of Agricultural Management, Season, and Soil Type on Phospholipid Fatty Acid Profiles. *Microbial Ecology* 36: 1-12.
- Bruckner, A., Kandeler E., & Kampichler, C. 1999: Plot –scale spatial patterns of soil water content, pH, substrate-induced respiration and N-mineralization in a temperate coniferous forest. *Geoderma* 93: 207-223.
- Chen B., Snider, R. J. & Snider, R.M. 1996. Food consumption by Collembola from northern Michigan deciduous forest. *Pedobiologia* 40: 149-161.
- Didden, W.A.M. 1993. Ecology of terrestrial Enchytraeidae. *Pedobiologia* 37: 2–29.
- Ekscmitt, K. & Griffiths, B.S. 1998. Soil biodiversity and its implications for ecosystem functioning in a heterogenous and variable environment. *Applied soil ecology* 10: 201-215.
- Ettema, C.H. & Ward, D.A. 2002. Spatial soil ecology. *Trends in ecology and evolution* 17: 177-183.
- Ettema, C.H. & Yeates, G.W. 2003. Nested spatial biodiversity patterns of nematode genera in a New Zealand forest and pasture soil. *Soil Biology & Biochemistry* 35: 339-342.
- Ettema, C.H., Rathbun, S.L. & Coleman D.C. 2000. On spatiotemporal patchiness and the co-existence of five species of *Chronogaster* (Nematoda:Chronogasteridae) in a riparian wetland. *Oecologia* 125: 444-452
- Ettema, C.H, Coleman, D.C., Vellidis, G., Lowrance, R. & Rathbun S.L. 1998. Spatiotemporal distributions of bacterivorous nematodes and soil resources in a restored riparian wetland. *Ecology* 79: 2721-2734.
- Ferris, H., Mullens T.A & Foord K.E.1990. Stability and characteristics of spatial description parameters for nematode populations. *Journal of Nematology* 22:427-439

- Görres, J.H, Dichiaro M.J., Lyons J.B. & Amador, J.A. 1998. Spatial and temporal patterns of soil biological activity in a forest and an old field. *Soil biology and biochemistry* 30: 219-230.
- Huhta, V. & Rätty M. 2005. Soil animal communities of planted birch stands in central Finland. *Silva Fennica* 39: 5-18.
- Legendre, P & Fortin M-J. 1989 Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138
- Leibold M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopez, M. F., Holt, R.D., Shurin, J.B, Law, R., Tilman, D, Loreau, M. & Gonzalez, A.. 2004: The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613.
- Loranger, G. Bandyopadhyaya I. Razaka, B. & Ponge, J.-F. 2001. Does soil acidity explain altitudinal sequences in collembolan communities? *Soil biology and biochemistry* 33: 381-393.
- Macfadyen, A.(1961) Improved funnel-type extractors for soil microarthropods. *Journal of Animal Ecology* 30: 171-184.
- Micheli, F., Cottingham, K.L., Bascompte, J., Bjornstadt, O.N., Eckert, G.L., Fischer, J.M, Keitt, T.H., Kendall, B.E., Klug, J.L. & Rusak, J.A. 1999. The dual nature of community variability. *Oikos* 85: 161-169.
- Moran, P.A.P. 1950. Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika* 37:17-23.
- O'Connor, F. B., 1962. The extraction of Enchytraeidae from soil. Teoksessa: Murphy, P.W. (toim.), *Progress in Soil Zoology*. Butterworths, Lontoo, s. 279–285.
- Petersen, H. & Luxton, M. 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos* 39: 287-388.
- Pickett S. T. & Cadanesso, M.L. 1995. Landscape ecology: Spatial heterogeneity in ecological systems. *Science* 269: 331-334.
- Quénéhervé, P. & Chotte J-L. 1996 Distribution of nematodes in vertisol aggregates under a permanent pasture in Martinique. *Applied Soil Ecology* 4: 193-200.
- Robertson, G.P & Freckman D.W 1995. The spatial distribution of nematode trophic groups across a cultivated ecosystem. *Ecology* 76: 1425-1432.
- Saetre, P. & Bååth, E. 2000. Spatial variation and patterns of soil microbial community structure in a mixed spruce-birch stand. *Soil Biology & Biochemistry* 32: 909-917.
- Seastedt, T.R. & Adams, G.A 2001 Effects of mobile tree islands on alpine tundra soils. *Ecology* 82: 8-17.
- Sohlenius, B 1979. Carbon budget for nematodes, rotifers and tardigrades in a Swedish coniferous forest soil. *Holarctic Ecology* 2:30-40
- Sohlenius, B., 1990. Influence of cropping system and nitrogen input on soil fauna and microorganisms in a Swedish arable soil. *Biology and Fertility of Soils* 9, 168–173.
- Sulkava P. & Huhta V. 1998: Habitat patchiness affects decomposition and faunal diversity: a microcosm experiment on forest floor. *Oecologia* 116: 390-396.
- Turner, M.G., O'Neill, R.V., Gardner, R.H.& Milne, B.T. 1989. Effects of changing spatial scale on the analysis of landscape pattern. *Landscape ecology* 3:153-162
- Turner, M.G., Gardner, R.H., O'Neill, R.V. 2001. *Landscape ecology: In theory and practise, pattern and process*. Springer-Verlag, New York .
- Wardle , D.A. 1992. A comparative assesment of factors which influence microbial biomass carbon and nitrogen levels in soils. *Biological reviews* 67: 321-358.
- Wardle, D.A. 2002: *Communities and ecosystems: Linking the aboveground and the belowground components*. Princeton University Press.
- Wardle, D.A. & Yeates G.W. 1993. The dual importance of competition and predation as regulatory forces in terrestrial ecosystems: evidence from decomposer food webs. *Oecologia* 93: 303-306.

- Yeates, G.W. , Dando J.L. & Shepherd T.G. 2002. Pressure plate studies to determine how moisture affects access of bacterial-feeding nematodes to food in soil. *European journal of soil science* 53: 355-365.
- Yli-Olli, A. & Huhta, V. 2000. Responses of co-occurring populations of *Dendrobaena octaedra* (Lumbricidae) and *Cognettia sphagnetorum* (Enchytraeidae) to soil pH, moisture and resource addition . *Pedobiologia* 44: 86–95