

**Pro Gradu –tutkielma**

# **Kasviyhteisöjen sukessio ja lajimäärä maanottoalueilla**

**Joonas Ikävalko**



**Jyväskylän yliopisto**

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Ekologia ja evoluutiobiologia

25.5.2016

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos  
Ekologia ja evoluutiobiologia

Ikävalko, J.: Kasviyhteisöjen sukkessio ja lajimäärä maanottoalueilla

Pro Gradu –tutkielma: 48 s.

Työn ohjaajat: FT Minna-Maarit Kytöviita

Tarkastajat:

Toukokuu 2016

---

Hakusanat: fasilitaatio, hiekkakuopat, häiriöt, paahdeympäristöt, primaarisukcessio

## TIIVISTELMÄ

Aktiivisen käytön päätyttyä maanottoalueet, kuten hiekka- ja sorakuopat, vapautuvat laajamittaiselle kasvillisuuden kehitykselle. Oton seurauksena maaperän siemenpankki häviää, joten kasvillisuuden muodostuminen on täysin riippuvaista ympäröiviltä alueilta leviävistä siemenistä ja itiöistä. Kaikki kasvilajit eivät kuitenkaan selviä ottoalueiden vaativissa olosuhteissa ja selviytyjienkin kasvu on usein hidasta. Lisäksi alueet ovat alttiita sekä luonnollisille että ihmisten aiheuttamille häiriöille, jotka hidastavat kasvillisuuden kehitystä entisestään. Jälkihoitotoimenpiteinä maanottoalueilla tasataan reunaluiskia ja istutetaan mäntyä, joilla pyritään vähentämään eroosiota ja kiihdyttämään ottoalueen palautumista metsämaaksi. Jälkihoitotoimenpiteillä on myös kääntöpuolensa: avoimista ympäristöistä riippuvaiset lajit eivät selviydy kasvillisuuden sulkeutuessa. Lisäksi jälkihoito on kallista eikä merkittävästi kiihdytä puuston kehitystä, sillä paljaalla kivennäismaalla mänty kasvaa heikosti. Tämän Pro gradu–tutkielman tavoite oli selvittää männyn istutuksen, fasilitaation (lepän esiintyvyys) sekä kuopan sisäisten paikallisten muuttujien ja kuopan ulkopuolisten maisemamuuttujien vaikutusta eri aikoja käyttämättöminä olleiden hiekka- ja sorakuoppien kasviyhteisöjen lajimääriin ja -koostumukseen. Havaintojeni perusteella kuoppien kasviyhteisöissä oli runsaasti vaihtelua. Nuorilla kuopilla esiintyi paahteisuudesta hyötyviä lajeja ja vanhoilla kuopilla tyypillisiä metsien lajeja. Luonnostaan uusiutuneilla kuopilla esiintyi enemmän paahdeympäristöistä riippuvaisia lajeja kuin istutetuilla kuopilla. Vanhoilla männylle istutetuilla kuopilla lajisto oli yksipuolisempaa kuin luonnostaan uusiutuneilla alueilla, mutta puuston tilavuuksien suhteen alueet eivät eronneet toisistaan. Kasviyhteisöt muuttuivat ja puuston tilavuus kasvoi kuopan iän eli maa-aineksen oton päättymisestä kuluneen ajan myötä. Iän ohella maaperän pH ja hienoaineksen määrä korreloivat voimakkaimmin yhteisön muutoksen suhteen. Maisemamuuttujien suhde kasviyhteisöjen koostumukseen oli paikallisia muuttujia heikompi. Vahvimmillaan maiseman vaikutus oli aivan kuoppien lähiympäristössä, mikä viittaa siihen, että valtaosa lajeista leviää lähialueilta. Sen sijaan kuoppien lajimäärä oli vahvemmin yhteydessä ympäröiviin alueisiin kuin paikallisiin muuttujiin. Maisemamuuttujista etenkin lähellä kuoppia sijaitsevilla pientaloalueilla oli positiivinen suhde lajimääriin, kun taas turvemaiden yhteys oli negatiivinen. Ympäröivien alueiden monipuolinen maankäyttö ja harmaalepän esiintyvyys kuopalla lisäsivät kuoppien lajimääriä. Sen sijaan männyn istutus laski kuoppien lajimääriä luontaisesti uusiutuneisiin alueisiin verrattuna. Tulokset tukevat aikaisempia maanottoalueiden luontaista sukkessiota puoltaneita tutkimuksia.

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

Ikävalko, J.: Succession and species richness in abandoned gravel and sand pits

Master of Science Thesis: 48 p.

Supervisors: PhD Minna-Maarit Kytöviita

Inspectors:

May 2016

---

Key Words: disturbances, facilitation, open and dry habitats, primary succession

## ABSTRACT

After active use gravel and sand pits are again available for vegetation development. The pits lack a seed bank and thereby depend completely on external seed and spore sources. Not all plant species survive in the harsh conditions of the pit and those that do often grow poorly. In addition, the areas are susceptible to various natural and anthropogenic disturbances that further hinder vegetation succession. In order to restore the vegetation and decrease erosion, the land owners plant Scots pine seedlings and even out the slopes of the pits. Unfortunately, the restoration procedures have their down-sides: the species that depend on open and dry habitats will not survive in a pine plantation and thus disappear faster than in naturally revegetated sites. Besides, the restoration is expensive and does not ensure larger volume of woody species due to a poor growth on a bare mineral soil. The aim of this study was to investigate the effect of pine planting, facilitation (presence of grey alder) and several local and landscape factors on the succession and plant species richness of gravel and sand pits in Central Finland. According to my findings, there was a lot of variation in the plant communities of the pits. Open and dry habitat specialist species were present especially in the younger pits whereas typical forest species favored the older pits. The specialists also inhabited naturally revegetated sites more frequently than restored pine plantations. Moreover, the old pits with planted trees were less variable in their species composition than naturally revegetated old pits, while there was no difference between the volumes of the growing stocks. The plant communities changed and woody species volume increased with age. In addition to age, soil pH and the amount of small soil particles also changed along with the communities. The relationships of landscape factors with community compositions within different distances from the pit were generally weaker than those of local factors, and the relationship seemed to be strongest in the vicinity of the pits, indicating their role as dispersal sources and pathways. Instead, the species richness of the pits was more strongly connected to their surroundings than to local site factors. Especially the amount of small house areas in the vicinity correlated positively with species richness, whereas woodlands on peat had a negative relationship with species richness. Landscape heterogeneity further increased the number of species in a pit. Species richness was also higher in areas that were naturally revegetated and in those that inhabited grey alder. The results support previous studies that recommend natural succession over technical reclamation.

## Sisältö

<b>1. JOHDANTO .....</b>	<b>5</b>
1.1. Yhteisöjen ekologia ja sukkessio .....	5
1.2. Maanottoalueet elinympäristönä.....	9
1.3. Maanottoalueiden luontoarvot ja jälkihoito.....	10
1.4. Tutkimuksen tavoite.....	12
<b>2. AINEISTO JA MENETELMÄT .....</b>	<b>12</b>
2.1. Tutkimuskohteiden valinta ja kenttätyöt .....	12
2.2. Laboratoriotyöt .....	13
2.3. Datan valmistelu ja analysointi.....	13
<b>3. TULOKSET.....</b>	<b>16</b>
<b>4. TULOSTEN TARKASTELU .....</b>	<b>24</b>
4.1. Maisemamuuttujien ja reunan etäisyyden vaikutus lajimääriin.....	24
4.2. Puuston ja maaperän vaikutus lajimääriin.....	26
4.3. Sukkessio ja kasvillisuuden vaihtelua selittävät tekijät .....	28
4.4. Kasvillisuuden vaihtelu Keski-Suomen hiekka- ja sorakuopilla .....	31
4.5. Tulosten luotettavuus ja jatkotutkimukset.....	32
4.6. Johtopäätökset.....	34
<b>KIITOKSET .....</b>	<b>34</b>
<b>KIRJALLISUUS .....</b>	<b>35</b>
<b>LIITTEET</b>	

## 1. JOHDANTO

Käytöstä poistuneet maanottoalueet, kuten hiekka- ja sorakuopat, soveltuvat primaariluonteensa, yleisyytensä ja selkeärajaisuutensa takia kasviyhteisöjen rakenteen ja sukkession tutkimiseen. Tästä huolimatta maanottoalueiden ekologiaa on tutkittu varsin vähän. Syynä tähän lienee se, että käyttämättömiä maanottoalueita on yleisesti pidetty lajistoltaan vähäpätöisinä joutomaina. Metsien homogenisoitumisen myötä harvinaistuneiden paahdeympäristöjen lajit voivat kuitenkin selviytyä hiekka- ja sorakuoppien kaltaisissa avoimissa elinympäristöissä, mikä lisää niiden luonnonsuojelullista arvoa (From 2005). Maanottoalueiden tutkiminen valaisee kasviyhteisöjen kehitystä nykyisissä olosuhteissa ja antaa viitteitä siitä, miten kasvillisuus kehittyi esimerkiksi jääkauden jälkeisessä Suomessa. Tässä Pro gradu – tutkielmassa tutkin hiekka- ja sorakuoppien kasvilajistoa ja kasviyhteisöjen sukkessiota sekä selvitan niihin vaikuttavia tekijöitä. Johdannossa avaan aihetta yhteisöekologiaan ja sukkessionon liittyvillä teorioilla ja etenen kohti ekologisen mielenkiintoni pääkohteita – hiekkakuoppia.

### 1.1. Yhteisöjen ekologia ja sukkessio

Yhteisö on yksi ekologisten teorioiden keskeisimmistä käsitteistä. Sen ympärille onkin rakentunut oma tieteenalansa, yhteisöekologia, joka tutkii yhteisöjen dynamiikkaan ja lajistoon vaikuttavia tekijöitä. Perinteisesti yhteisö on nähty joukkona samalla alueella eläviä ja keskenään vuorovaikuttavia eliöitä, joiden lajikoostumus määräytyy paikallisten abioottisten olosuhteiden ja biologisten vuorovaikutusten kautta (Whittaker 1970). Todellisuudessa yhteisöjen ekologia ja dynamiikka on harvoin rajoittunut selkeästi yhdelle alueelle: paikallisten eliöyhteisöjen lajimäärää ja lajikoostumusta rajaavat alueellisessa lajipoolissa olevien lajien määrä ja koostumus (Ricklefs 1987, Pärtel ym. 1996) sekä yhteisöjen välillä tapahtuva dispersaali (MacArthur & Wilson 1967, Cowie & Holland 2006, Vellend 2010). Primaarisukkessiossa muodostuva yhteisö on täysin riippuvainen ympäröiviltä alueilta levittäytyvistä eliöistä (Clements 1916). Myös näennäisesti eristäytyneet yhteisöt linkittyvät toisiinsa dispersaalin avulla ja muodostavat metayhteisön (Gilbin & Hanski 1991). Alueellista lajipoolia määrittää muun muassa elinympäristöjen heterogenia, jota voidaan mitata esimerkiksi erilaisten maankäyttömuotojen lukumäärällä ja frekvenssillä (Fahrig ym. 2011). Ympäristön heterogenian vaikutus lajistoon ei rajoitu yksistään alueelliselle tasolle (Wiens 1989). Paikallisessa elinympäristössä esimerkiksi erot puuston latvuspeittävytydessä sekä maaperän ravinteisuudessa ja kosteudessa määrittävät kasvilajiston paikallista vaihtelua (Jones ym. 2006, Sagar ym. 2008). Lisäksi yhteisöt saavat ulkopuolisilta alueilta täydennyksiä resursseihin. Esimerkiksi valumavedet ja niiden mukanaan tuomat ravinteet muuttavat paikallisia olosuhteita ja vaikuttavat siten yhteisöjen kehityksen suuntaan (Walker & Moral 2003). Täten yhteisöjen lajimäärään, lajikoostumukseen ja lajiston kehitykseen vaikuttavat sekä paikalliset tekijät että ulkopuoliset alueet ja niiden eliöyhteisöt.

Yhteisöekologiassa vallitsee kaksi suuntausta, joiden mukaan eliöyhteisöjen koostumus on seurausta joko 1) deterministisistä tai 2) stokastisista prosesseista. Deterministisessä näkemyksessä jokaisella lajilla on abioottisen sietokyvyn ja biologisten vuorovaikutusten rajaama ekologinen lokero (Grinnel 1924). Abioottisen sietokyvyt rajaavat kullekin lajille fundamentaalisen ekolokeron, joka määrittää, minkälaisissa elinympäristöissä lajin on mahdollista selviytyä (Hutchinson 1957). Erilaiset abioottiset ympäristötekijät kuten fysikaaliset ja kemialliset olosuhteet, resurssien saatavuus ja häiriöiden määrä vaikuttavat siten yhteisöjen lajimääriin ja lajikoostumukseen (Connel 1983, Brown 1984, Rosenzweig 1995). Toteutunut ekolokero huomioi abioottisen sietokyvyn ohella biologiset vuorovaikutukset, jotka voivat tilanteesta riippuen joko

edistää tai haitata lajin selviytymistä (Hutchinson 1957). Kasvin ja sienijuuren välinen mutualismi on esimerkki molempia osapuolia hyödyttävästä vuorovaikutussuhteesta (Harley 1959, Boucher 1988). Fasilitaatioissa yhteisössä jo elävä laji edistää muiden lajien selviytymistä, kasvua ja lisääntymistä esimerkiksi kerryttämällä maaperään ravinteita ja tarjoamalla suojaa häiriöitä ja herbivoreja vastaan (Callaway 1995). Resurssikilpailu puolestaan rajoittaa molempia osapuolia, kunnes toinen kilpailija syrjäytetään (Grime 1973). Allelopatia hyödyttää vain kemikaalien tuottajaa häiritsemällä samoista resursseista kilpailevien lajien kehitystä (Rice 2012). Allelopatiaan, kuten muihinkin lajin kelpoisuuteen vaikuttaviin ominaisuuksiin, liittyy kuitenkin myös allokaatiokustannuksia. Esimerkiksi tehokasta puolustuskemikaaliarsenaalia ylläpitävät kasvit saattavat olla kasvun tai lisääntymisen suhteen muita heikompia ja jäävät lajien välisessä kilpailussa alakynteen, jos herbivoria on vähäistä (Janzen 1974, Fine 2004). Ekolokeroiltaan hyvin samankaltaiset lajit eivät voi ankaran kilpailun takia esiintyä yhdessä, ja lajien yhteiselo on mahdollista vain, mikäli erot lajien ekolokeroissa ovat riittävän suuria (Gause 1932). Yhteiselön mahdollistamiseksi samankaltaiset lajit ovat kehittyneet hyödyntämään rajallisia resursseja eri tavoin (Griffin & Silliman 2011).

Stokastinen näkemys perustuu Hubbelin (2001) neutraaliteoriaan, jonka mukaan samaan trofiatasoon kuuluvien lajien yksilöt ovat keskenään samanlaisia. Täten esimerkiksi kaikki omavaraiset kasvit olisivat funktionaalisten ominaisuuksiensa suhteen identtisiä, ja yhteisöt rakentuisivat pääosin sattumanvaraisten prosessien kautta (Hubbel 2001). Neutraaliteoria onkin vastakohta puhtaasti ekolokeroihin perustuville teorioille. Empiiristen kokeilujen perusteella neutraaliteoriasta johdetut mallit eivät kuitenkaan vastaa yhteisöjen ja populaatioiden havaittua dynamiikkaa yhtä hyvin kuin deterministisiin prosesseihin perustuvat mallit (Dornelas ym. 2006, McGill 2003). Saamastaan kritiikistä huolimatta monet neutraaliteorian käsitteistä ovat vakiintuneet osaksi yhteisöekologista viitekehystä siinä määrin, että yhteisöjen kehitykseen ja rakenteeseen vaikuttavat prosessit käsitetään nyt sekä stokastisina että deterministisinä. Esimerkiksi Vellendin (2010) mukaan eliöyhteisön rakenne ja monimuotoisuus nojautuvat pohjimmiltaan neljään prosessiin: lajiutumiseen, dispersaaliin, valintaan ja ajautumiseen. Paikallisessa yhteisössä esiintyvät lajit ovat niitä, jotka onnistuvat levittäytymään alueelle alueellisesta ja globaalista lajipoolista (Ricklef 1987). Lajipoolit puolestaan saavat uusia lajeja lajiutumisen kautta (Vellend 2010). Stokastisuus liittyy myös lajien levittäytymiseen: vain ne lajit, jotka päätyvät uudelle alueelle, voivat olla osana uutta yhteisöä (Hubbel 2001, Weiher ym. 2011). Lajien selviytymisen ja alueellisen monimuotoisuuden kannalta metayhteisöjen välillä tapahtuvalla dispersaalilla on merkittävä rooli (Gilbin & Hanski 1991). Paikallisesti biologiset vuorovaikutukset ja abioottiset olosuhteet ohjaavat lajikoostumusta valinnan kautta (Gleason 1939, Vellend 2010), ja ekologinen ajautuminen vaikuttaa yhteisön koostumukseen etenkin silloin, kun valinta on heikkoa (Vellend 2010). Valinta puolestaan on heikkoa silloin, kun resursseja on tarjolla runsaasti ja kilpailu on vähäistä (Weiher ym. 2011). Paikalliset yhteisöt ovat siis olosuhteiden, vuorovaikutusten, dispersaalin ja sattuman määräämä otos alueellisesta lajistosta, jota pohjimmiltaan määrittää kaikista evolutiivisista prosesseista fundamentaalisin - lajiutuminen.

Eliöyhteisöjen koostumuksessa ja rakenteessa ajan myötä tapahtuvaa suuntautunutta muutosta kutsutaan sukkessioksi (Clements 1916, Connell & Slatyer 1977, Walker & Moral 2003). Primaarisuknessiossa eliöt asettuvat ennalta kasvittomalle alueelle (Clements 1916). Primaarisuknession aikana menestyvät lajit ovat niin sanottuja pioneirilajeja, jotka kolonisoivat tehokkaasti uusia alueita ja sietävät hyvin abioottista stressiä (Walker & Moral 2003). Primaarisuknessiota tapahtuu esimerkiksi silloin, kun mineraalimaata paljastuu maankohoamisrannikoilla (Grau ym. 2010) tai kun maata syntyy tulivuoren purkauksen seurauksena (Egler 1941). Sekundaarisuknessiota tapahtuu alueilla, joilla

kasvillisuus on jo saanut jalansijaa (Walker & Moral 2003). Sekundaarisukcession aikana ilmaantuvat lajit ovat pioneerilajeja parempia kilpailijoita, mutta sietävät huonommin abioottista stressiä (Horn 1974, Connell & Slatyer 1977). Ensimmäisten sukcessioteorioiden mukaan yhteisöt kehittyvät uudella alueella ennustettavalla tavalla kohti tasapainotilassa olevaa kliimaksiyhteisöä (Clements 1916). Myöhemmin syntyi ajatus sukcessiosta jatkumona, jonka kulkuun ja päätepisteeseen voivat vaikuttaa monet abioottiset olosuhteet ja biologiset tekijät, kuten yksittäiset lajit (Gleason 1939). Sukcession bioottista lähestymistapaa alettiin myöhemmin kutsua autogeeniseksi sukcessioksi, jossa yhteisöön päätyvät lajit muokkaavat esimerkiksi maaperän ominaisuuksia ja saatavilla olevia resursseja (Connell ja Slatyer 1977). Pioneerilajit voivat olla sukcession kannalta merkityksettömiä, jolloin pioneerien olemassaoloa selittää vain nopea levittäytyminen ja resurssien saatavuus, tai ne voivat vaikuttaa sukcession kulkuun joko helpottamalla tai haittaamalla myöhempien lajien kolonisaatiota ja selviytymistä (Connell ja Slatyer 1977). Allogeenisessä sukcessiossa lajiston muutosta ohjaavat ulkopuoliset abioottiset tekijät kuten valumavedet ja niiden mukanaan tuomat maa-ainekset ja ravinteet (Walker & Moral 2003), joiden määrään vaikuttavat ympäröivien alueiden geologia ja maankäyttö (Dillon & Kirchner 1975). Tutkijoilla ei vielä ole yksimielisyyttä siitä, missä määrin lajistollinen sukcessio on ennustettavissa ja missä määrin eri tekijät vaikuttavat sukcessioon. Päälinja on kuitenkin nähtävissä: sukcession kulku ja päätepieste vaihtelevat, ja tähän vaihteluun vaikuttavat sekä bioottiset että abioottiset paikalliset ja alueelliset prosessit (Walker & Moral 2003).

Lajistollisen sukcession olennaisin ajatus on lajiston muutos pioneerilajistosta kohti näennäistä kliimaksia ja sen lajeja. Sukcession alkuvaiheissa kilpailu on vähäistä, ja abioottiset stressitekijät määrittävät yhteisön lajikoostumusta (Connell & Slatyer 1977, Houle 1997). Yleensä tällöin pärjäävät nopeasti levittäytyvät, kasvavat ja lisääntyvät r-strategistit, jotka sietävät hyvin abioottista stressiä, mutta ovat kehoja kilpailijoita (MacArthur & Wilson 1967). Samassakin sukcessiovaiheessa olevat kasvuyhteisöt poikkeavat toisistaan erilaisten mikrohabitaattien ja häiriöiden takia (Wiegler & Felinks 2001). Tarkasteltavan alueen lajistoon vaikuttaa myös ympäröivien alueiden yhteisöjen olemassaolo, lajikoostumus ja lajien leviämiskyky (Borgegård 1990, Poschod ym. 1996, Novak & Konvicka 2006). Valtaosa alkuvaiheen kasveista onkin tuulilevintäisiä lähialueiden lajeja (Wiegler & Felinks 2001). Lajit saattavat päätyä alueelle myös eläinten välityksellä (Van der Valk 1992). Esimerkiksi linnut kuljettavat siemeniä pitkienkin etäisyyksien päähän emokasvista (Murray 1988). Muodostuvan yhteisön koostumukseen vaikuttaa myös kunkin alueelle päätyvän lajin leviämisen määrä ja itämiskyky sekä nuorten kasvien kuolleisuus, joissa voi olla suurta vuotuista ja spatiaalista vaihtelua (Van der Valk 1992).

Sukcession edetessä abioottinen stressi vähenee ja bioottiset stressitekijät kuten resurssikilpailu voimistuvat (Connell & Slatyer 1977). Myöhemmissä kehitysvaiheissa hitaasti kasvavat, pitkäikäiset ja hyvän kilpailukyvyn omaavat niin sanotut K-strategistit saavat jalansijaa (MacArthur & Wilson 1967). Sekundaarisukcession aikana alueelle ilmaantuvat lajit kohtaavatkin monenlaisia vuorovaikutustilanteita. Kasviyhteisöissä jo olemassa olevat lajit joko edistävät (fasilitaatio) tai haittaavat (kilpailu ja allelopatria) tulokkaiden selviytymistä (Connell 1983, Callaway 1995, Rice 2012). Kasviyhteisöt kilpailevat monenlaisista resursseista kuten valosta, vedestä, ravinteista, lämmöstä ja tilasta (Daubenmire 1968). Usein fasilitaatio ja kilpailu vaikuttavat yhtäaikaaisesti ja vuorovaikutusten suhteelliset voimakkuudet vaihtelevat esimerkiksi abioottisten stressitekijöiden, herbivorian määrän, kasvin iän ja yhteisön tiheyden suhteen (Callaway & Walker 1997). Esimerkiksi leppien (*Alnus*) on havaittu typen sidonnan ansiosta fasilitoivan myöhempien sukcessiovaiheiden lajien kolonisaatiota ja selviytymistä, mutta fasilitoiva

vaikutus ylittää kilpailun negatiiviset vaikutukset vain karuilla kasvualustoilla kuten jäätikön vetäytyessä paljastuneella moreenilla (Chapin ym. 1994). Tiivis heinikko voi puolestaan haitata puiden itämistä ja kasvua ja siten hidastaa sukkession etenemistä (Riginos 2009). Toisaalta heinämättäiden on havaittu myös edistävän myöhempien sukkessiovaiheiden lajien kasvua kerryttämällä orgaanista ainesta ja lisäämällä maan pintakerroksen kosteutta (Maestre ym. 2001). Yleisesti ottaen fasilitaatio on korkean abioottisen stressin takia vallitseva piirre primaarisukcession aikana, kun taas stressin vähentyessä kilpailu rajoittaa enenevässä määrin kasvien kasvua (Callaway & Walker 1997, Choler ym. 2001).

Pioneeriyhteisöjä ja niihin vaikuttavia prosesseja on tutkittu paljon. Muun muassa levien, yhteyttävien bakteerien ja sienten muodostama biopeitto (engl. *biological soil crust*) peittää paljastuneita kivennäismaita ympäri maailman (Belnap ym. 2001). Biopeitto voi lisätä maan typpipitoisuutta (Belnap 2002) ja helpottaa kasvillisuuden kehitystä esimerkiksi jäätikön vetäytyessä paljastuneilla maa-alueilla (Chapin ym. 1994). Rahmonov & Piatek (2007) tutkivat pioneerilajeja intensiivisen metsätalouden ja kaivostoiminnan myötä aavikoituneilla alueilla Puolassa. He löysivät hiekan pintakerroksesta yhteensä kuusi syanobakteeri- ja viisi levälajia. Syanobakteerien ja levien verkostolla oli tärkeä rooli etenkin maan sitomisessa, ravinteiden kertymisessä ja humuksen muodostumisessa ja sitä kautta muiden eliöiden kolonisaation helpottamisessa (Rahmonov & Piatek 2007). Atlantin rannikon hiekkadyneillä Ranskassa sammalet ja jäkälät ovat pääasiallisia pioneerilajeja, jotka helpottavat muiden lajien kolonisaatiota (Jun ym. 2004). Toisaalta maanpinnan jäkälämaton on havaittu hidastavan siementen itämistä ja taimien kasvua, kun taas sammalten ja jäkälien sekakasvustoissa itäminen oli yhtä nopeaa kuin paljaalla maalla (Deines ym. 2007). Jäätikön vetäytyessä paljastuneilla maa-alueilla sienet ja hyönteiset saapuvat autotrofeja aikaisemmin, jolloin muodostuva heterotrofinen pioneeriyhteisö on riippuvainen alueen ulkopuolelta tuulen mukana kulkeutuvasta orgaanisesta aineksestä (Hodkinson ym. 2002, Jumpponen 2003). Alueelle muodostunut heterotrofinen eliöyhteisö voi edelleen helpottaa autotrofisten eliöiden kolonisaatiota. Esimerkiksi kasvien kannalta tärkeät mykorritsasienet muodostavat paljaalle kivennäismaalle itiöpankkeja ja lisääntyvät nopeasti, kun sopiva kasvikumppani alkaa itää (Jumpponen 2003).

Suomessa primaarisukcessiota on tutkittu muun muassa Hailuodon maankohoamisrannikolla (Aikio ym. 2000, Pennanen ym. 2001, Grau ym. 2010). Hailuodon rannikon hiekkadyynien ensimmäisiä kolonisoijia ovat heinäkasvit kuten rönsyrölli (*Agrostis stolonifera*), rantavehänä (*Leymus arenarius*), lampaannata (*Festuca ovina*) ja metsälauha (*Deschampsia flexuosa*) (Pennanen ym. 2001). Heinäkasvien jälkeen saapuvat varvut kuten variksenmarja (*Empetrum nigrum*) ja juolukka (*Vaccinium uliginosum*) sekä Cladonia-suvun jäkälät ja *Polytrichum*-suvun sammalet (Grau ym. 2010). Sukcession alkuvaiheessa varvut helpottavat männyn itämistä ja menestymistä muun muassa lisäämällä männyn mykorritsasymbionttien lajimäärää ja kokonaisbiomassaa (Grau ym. 2010). Lisäksi varvut suojaavat havupuiden taimia lumen ja tuulen aiheuttamilta vaurioilta ja nappaavat tuulen mukana levittäytyviä siemeniä (Grégoire & Bégin 1993). Sukcession alkuvaiheessa varvuilla ja muilla pohja- tai kenttäkerroksen lajeilla onkin tärkeä rooli puuston kasvussa ja kehityksessä myöhempien vaiheiden kilpailun lisääntymisestä huolimatta (Grau ym. 2010). Sedia & Ehrenfeld (2005) havaitsivat, että mäntymetsien sukkession alkuvaiheen heinät ja sammalet lisäsivät maan orgaanisen aineen ja typen määrää, millä oli edelleen positiivinen vaikutus myöhempien sukkessiovaiheiden putkilokasvien lajimäärään ja puiden kasvuun. Sen sijaan paljas maa ja jäkälät eivät lisänneet maaperän orgaanisen aineen ja typen määrää, millä puolestaan oli negatiivinen vaikutus lajimäärään ja puuston kasvuun (Sedia & Ehrenfeld 2005). Pioneerivaiheen lajisto



voikin suuresti vaikuttaa myöhempien sukkessiovaiheiden monimuotoisuuteen ja puuston kasvuun.

Yksistään hiekan- ja soranottoalueille kohdistuneita sukkessiotutkimuksia on niukasti. Řehoukova ja Prach (2006) tutkivat paikallisten ja maisematason muuttujien vaikutusta käyttämättömien sorakuoppien kasvillisuuteen. Paikallisista muuttujista maa-aineksen oton loppumisesta kulunut aika, maaperän happamuus ja rakenne sekä pohjaveden pinnan syvyys vaikuttivat eniten yhteisöjen koostumuksiin ja sukkession suuntaan. Maisematason muuttujista tiettyjen maankäyttömuotojen esiintyminen ja pinta-ala yhden kilometrin säteellä kuopista sekä makroilmasto selittivät voimakkaimmin kasvillisuuden vaihtelua tutkituilla kuopilla (Řehoukova & Prach 2006). Yhden hiekkakuopan tapaustutkimuksessa Puolassa Rahmonov ja Szymczyk (2010) havaitsivat, että mineraalimaata peitti ensin leväkerros, minkä jälkeen sammalet ja lopulta putkilokasvit kykenivät asettumaan alueelle. Kasviyhteisöjen koostumukseen vaikutti eniten pohjaveden saatavuus ja sen kemialliset ominaisuudet (Rahmonov & Szymczyk 2010). Borgegård (1990) tutki kuoppien iän, koon ja ympäröivän kasvillisuuden vaikutusta kuoppien kasvillisuuteen Ruotsissa. Kaikki kuopat iästä huolimatta koostuivat lähialueilta levittäytyneistä kasveista, ja vanhetessaan kuopat muistuttivat yhä enemmän ympäröiviä alueita. Kuoppien lajimäärä riippui pääosin ympäröivien alueiden lajimäärästä ja vähissä määrin koosta. Maa-aineksen oton loppumisesta kulunut aika ei vaikuttanut tilastollisesti merkitsevästi kuoppien lajimääriin (Borgegård 1990).

## 1.2. Maanottoalueet elinympäristönä

Maa-ainesten ottotoiminta on esimerkki voimakkaasta ihmisen aiheuttamasta häiriöstä, joka muokkaa merkittäväällä tavalla paikallista ympäristöä ja ekosysteemiä (Mannion 2014). Esimerkiksi hiekan ja soran otto muuttavat ottoalueen topografiaa ja tuhoavat alkuperäisen eliöyhteisön. Oton seurauksena myös pienilmasto ja vesiolosuhteet muuttuvat (Rintala 1997, Wahlroos 2014). Ottotoiminnan jälkeen hiekka- ja sorakuopat muistuttavat suuremmassa mittakaavassa juuriltaan kaatuneen puun jälkeensä jättämää kivennäismaalaikkua; molemmissa tapauksissa jäljellä on kasvillisuudesta ja pintamaasta vapaa kuoppa, joka on kehityskulussaan riippuvainen ulkopuolelta tulevista eliöistä. Myös abioottiset olosuhteet ovat tuulen kaatamassa aukossa ja hiekkakuopalla samankaltaiset. Olosuhteet poikkeavatkin huomattavasti häiriöalueita usein ympäröivästä metsästä; kovemmasta tuulesta ja intensiivisemmästä auringonpaisteesta johtuen ilma aukossa on kuivempaa ja lämpimämpää kuin metsässä (Bouget & Duelli 2004). Maaperän kosteus aukossa voi kuitenkin olla korkeampi kuin metsässä, sillä aukoista puuttuu kosteutta imevä kasvillisuus (Ishizuka ym. 2002). Maaperän kosteuteen vaikuttaa myös maaperän laatu ja läpäisevyys (Gray ym. 2002). Valon määrä ja maanpinnan lämpötila metsien aukkopaikoissa on sitä korkeampi, mitä suurempi aukko on kyseessä (Chazdon & Fetcher 1984, Gray ym. 2002). Valon ja kosteuden määrä sekä lämpötila vaihtelevat runsaasti myös aukon sisällä riippuen kuopan syvyydestä ja muodosta sekä ympäröivästä kasvillisuudesta (Gray ym. 2002). Pohjoisella pallonpuoliskolla aukon pohjoispuoli on keskimäärin eteläistä puolta valoisampi ja kuivempi (Bouget & Duelli 2004). Ankarampien olosuhteiden takia havupuut itävät heikommin aukkojen pohjoispuolilla (Gray & Spies 1996), minkä johdosta ne pysyvät pidempään avoimina.

Suomessa ottoalueet ovat sijoittuneet pääosin jääkauden aikana kerrostuneille moreenimaille kuten harjuille ja reunamuodostumille (Anonyymi a 2015). Ottoalueet ovat yleensä heikkotuottoisia elinympäristöjä (Anonyymi a 2015). Tuotantokyky on heikko etenkin ensimmäisinä vuosina käytön loppumisen jälkeen, sillä paljas hiekkamaa sitoo huonosti vettä ja sisältää niukasti kasvuun tarvittavia ravinteita (Borgegård 1990). Köyhillä hiekkamailla pääosa ravinteista saadaan orgaanisen aineksen kuten humuksen kautta

(Elgersma 1998). Ravinteiden kierrättämisen ohella orgaaninen aines vähentää eroosiota, lisää vedenpidätyskykyä, ehkäisee happamoitumista ja suojaa pohjavettä (Alapassi ym. 2001). Valtaosa ottopaikoista on alkuperäiseltä metsätyypiltään kuivia tai kuivahkoja kankaita, joiden maaperässä on luontaisesti vähän orgaanista ainesta. Maanottoalueet voivat kuitenkin saada kuollutta orgaanista ainesta ulkopuolisilta alueilta, mikä edesauttaa eliöyhteisöjen kehittymistä (Hodkinson ym. 2002). Lisäksi alkuvaiheen yhteisöjen rakenteella ja koostumuksella on vaikutusta orgaanisen aineen ja ravinteiden kertymiselle (Sedia & Ehrenfeld 2005).

Primaariluonteen takia maanottoalueet ovat alttiita erilaisille häiriöille, kuten eroosiolle, happamoitumiselle ja pohjaveden likaantumisen (Elgersma 1998, Alapassi ym. 2001, Hautala ym. 2008, Wahlroos 2014). Häiriöt hidastavat kasvillisuuden kehitystä entisestään ja jopa estävät myöhempien sukkessiovaiheiden lajien kolonisaation (Clements 1916, Connell 1978). Esimerkiksi kova tuuli voi hiekkaa liikuttamalla haudata siemeniä liian syvälle tai tukahduttaa jo itäneitä kasveja (Lichter 1998). Haitalliset vieraslajit voivat puolestaan levitä paljaalle kivennäismaalle ja vaikuttavat monin tavoin luontaiseen lajistoon (Gordon 1998). Vieraslajit ovat usein generalisteja ja vahvoja kilpailijoita, joten ne voivat syrjäyttää kotoperäisiä lajeja, muokata elinympäristöä ja muuttaa sukkession suuntaa (Řehoukova & Prach 2008). Suomessa esimerkiksi komealupiini (*Lupinus polyphyllus*) leviää tehokkaasti karuille ja häiriön muokkaamille alueille ja syrjäyttää etenkin matalakasvuisia kotoperäisiä lajeja (Valtonen ym. 2006). Komealupiini lisää myös luontaisesti karujen maiden typpipitoisuutta muuttaen näin sukkession suuntaa (Davis 1991, Valtonen ym. 2006, Řehoukova & Prach 2008). Luontaisten häiriöiden ohella kuoppien kehitykseen vaikuttaa joukko ihmisen aiheuttamia häiriöitä, joita ovat esimerkiksi moottoriurheilu, ammunta, laitton ottotoiminta, romun varastoiminen ja roskien kasaaminen (Wahlroos 2014). Ihmisen aiheuttamat häiriöt lisäävät pohjaveden pilaantumisen riskiä ja hidastavat kasvillisuuden kehittymistä (Alapassi ym. 2001). Toisaalta lievästi häirityt alueet voivat tukea sekä avoimia että sulkeutuneita ympäristöjä suosivien lajien populaatioita ja siten tukea suurempaa monimuotoisuutta (Connell 1978).

### 1.3. Maanottoalueiden luontoarvot ja jälkihoito

Maankäyttö ja siinä tapahtuneet muutokset ovat suurimpia syitä ihmisen aiheuttamalle monimuotoisuuskadolle (Foley ym. 2005). Täysin luonnontilaisissa boreaalisissa metsissä myrskyt ja metsäpalot luovat paahdeympäristöjä, jotka ovat elintärkeitä monille kasvilajeille ja niistä riippuvaisille selkärangattomille (Engelmark 1999, From 2005, Ruokolainen & Salo 2006). Paahdeympäristöt ovat avoimia ympäristöjä kuten ketoja, kallioita, hiekkadyynejä, harjun paisterinteitä ja kallioita, joille on tyypillistä korkeat vuorokautiset lämpötilavaihtelut, runsas säteily, kuivuus ja vähäravinteisuus (From 2005, Kittamaa ym. 2009). Paahdeympäristöjen lajeilla on sopeumia, jotka mahdollistavat selviytymisen näissä olosuhteissa. Kasveilla esimerkiksi haihduttaa vähentävät vahapintaiset lehdet ja pieni lehtipinta-ala, matala ja mätäsmäinen kasvutapa sekä kattava juuristo edesauttavat selviytymistä kuivissa ja kuumissa elinympäristöissä (Salonen 2006). Kasveista paahteisilla paikoilla viihtyvät esimerkiksi kangasajuruoho (*Thymus serpyllum*), kissankäpälä (*Antennaria dioica*), masmalot (*Anthyllis vulneraria ssp.*), nuokkukohokki (*Silene nutans*) ja sianpuolukka (*Arctostaphylos uva-ursi*) (Kittamaa ym. 2009). Hyönteisistä monet päiväperhos- ja myrkkypistiäislajit ovat riippuvaisia paahdeympäristöistä joko ravintokasvin tai lisääntymispaikan suhteen (From 2005). Suureen puutuotantoon tähtäävä metsänhoito on homogenisoinut metsiä ja muuttanut luontaista häiriödynamiikkaa siten, että paahdeympäristöjen määrä on vähentynyt (Kuuluvainen 2009). Koska paahdeympäristöjen kasvilajit ovat heikkoja kilpailijoita ja tarvitsevat lisääntyäkseen paljasta kivennäismaata (From 2005, Rintala & Lonka 2013), on

maiseman sulkeutuminen lajeille ongelmallista. Suomessa avoimien elinympäristöjen umpeutuminen on ensisijainen syy 578 eliölajin uhanalaisuudelle (Rassi ym. 2010). Määrä vastaa lähes 26 % kaikista Suomen uhanalaisista eliöistä. Vanhojen jo umpeenkasvaneiden paahdeympäristöjen ennallistaminen ja uusien korvaavien elinympäristöjen kuten tienpientareiden, ratapihojen ja joutomaiden suojeleminen onkin tarpeen paahderinteistä riippuvaisten eliölajien turvaamiseksi (Rassi ym. 2010). Käytöstä poistetut hiekka- ja sorakuopat ovat ideaalisia korvaavia elinympäristöjä, sillä niiden olosuhteet muistuttavat luontaisia paahdeympäristöjä (From 2005). Usein vanhoille hiekka- ja sorakuopille onkin muodostunut ketomaisia kohtia, joissa elää luonnonsuojelullisesti arvokkaita kasvi ja eläinlajeja (Alapassi 2001, From 2005).

Haitallisten ympäristövaikutusten, metsämaan palauttamisen ja ottoalueille muodostuneiden biologisesti arvokkaiden elinympäristöjen takia maanottoa koskevien lupahakemusten yhteyteen vaaditaan nykyään suunnitelma alueen käytön jälkeisistä hoitotoimista (Alapassi 2001, Wahlroos 2014). Tyypillisiä jälkihoitotoimenpiteitä ovat alueen siistiminen, reunojen muotoilu, pintamaan levitys ja puiden istutus (Alapassi ym. 2009). Vaikka onnistuneella jälkihoidolla voidaan vähentää eroosiota, ehkäistä pohjaveden likaantumista ja nopeuttaa kasvillisuuden palautumista (Alapassi ym. 2001), voidaan hoitamattomuudellakin saavuttaa tiettyjä etuja. Luontaisesti uusiutuneilla maanottoalueilla on kokonaisuudessaan korkeampi lajiston monimuotoisuus kuin ennallistetuilla kohteilla (Hodačová & Prach 2003). Lajisto pitää sisällään myös ennallistettuja alueita enemmän uhanalaisia kasvi- ja niveljalkaislajeja (From 2005, Kittamaa ym. 2009 Tropek ym. 2010, Heneberg ym. 2013). Etenkin etelään ja länteen suuntautuneet rinteet ovat potentiaalisia paahdeympäristöjä, joiden lajeille puuston istutus ja pintamaan levitys ovat ongelmallisia (Rintala & Lonka 2013). Luontoarvojen säilyttämisen ohella hoitamattomuudella saavutetaan taloudellisia etuja; nykyisen kaltainen jälkihoito- ja maisemointityö maksaa jopa 18 000 euroa hehtaaria kohden (Alapassi ym. 2009). Jälkihoito ei myöskään ole välttämätöntä puuston palautumisen kannalta, vaikka palautuminen voi olla alussa hidasta karun kasvupohjan takia (Hautala ym. 2008). Hoitamattomien kuoppien kasvivyhteisöt alkavat ajan myötä muistuttaa yhä enemmän alueita ympäröiviä kasvivyhteisöjä (Borgegård 1990).

Keski-Euroopassa tehtyjen tutkimusten valossa luontaisen sukkession kautta uusiutunut hiekka- tai sorakuoppa muistuttaa puuston peittävyuden puolesta istutuksiin ennallistettuja alueita viimeistään 25 vuoden kuluessa käytön loppumisesta (Prach & Pyšek 2001, Řehouňková & Prach 2008). Maanottoalueiden luontaista sukkessiota edesauttaa ottoalueen pieni koko ja häiriöiden vähäisyys (Prach & Pyšek 2001). Luontaisen sukkession tunnetuista eduista huolimatta tekniset ennallistamisratkaisut vallitsevat ottoalueiden jälkihoidossa (Tropek ym. 2012). Kontrolloimattomien häiriöiden kuten mopoajelun haitallinen vaikutus puuston kasvulle lienee yksi syy sille, miksi alue pyritään palauttamaan metsämaaksi istutusten avulla. Paahdeympäristöjen lajit huomioidaan ottoalueiden jälkihoidossa yleensä huonosti (Rintala & Lonka 2013).

Aktiivisen käytön päätyttyä erilaiset ottoalueet soveltuvat hyvin primaarisukcession tutkimiseen, sillä niistä puuttuu kasvillisuus ja maaperän ylimmät bioaktiiviset kerrokset (Borgegård 1990, Rahmonov & Szymczyk 2010). Maanottoalueiden – erityisesti hiekka- ja sorakuoppien - soveltuvuutta lisää entisestään niiden suuri määrä, selkeärajaisuus ja hyvä tavoitettavuus. Viimeisen 25 vuoden aikana hiekan ja soran otto on vähentynyt Suomessa lähes puolella tiukentuneen lainsäädännön ja kalliokiviaineksen käytön lisääntymisen johdosta (Rintala & Lonka 2013). Ottotoiminnassa tapahtuneiden muutosten seurauksena yhä useampi vanha hiekan- ja soranottoalue jää käyttämättömäksi. Vertailevia tutkimuksia istutuksiin jälkihoidettujen ja hoitamattomien maanottoalueiden sukkessiosta ja luontoarvoista ei ole ennen tehty Suomessa. Jälkihoidon yleisyyden, hintavuuden ja

mahdollisesti menetettyjen luontoarvojen takia on kuitenkin tarpeellista selvittää luontaisen sukkession potentiaalia maanottoalueiden ennallistamisessa.

#### 1.4. Tutkimuksen tavoite

Tämän Pro gradu – tutkielman tavoite on tutkia hiekka- ja sorakuoppien kasviyhteisöjen sukkessioon ja lajimääriin vaikuttavia tekijöitä. Tutkimushypoteesini ovat:

1) Maiseman heterogenia lisää runsaslajisemman alueellisen lajipoolin kautta paikallista lajimäärää (Fahrig 2003, Kumar ym. 2006), joten kasvilajimäärä on suurempi hiekkakuopilla, joiden ympärillä on runsaasti erilaisia maankäyttömuotoja.

2) Puuston rakenteellinen ja lajistollinen yksipuolisuus alentaa kasviyhteisöjen lajimäärää vähentämällä olosuhteiden ja resurssien kirjoa (Macdonald & Fenniak 2007), joten hiekkakuoppien kasviyhteisöjen lajimäärä on pienempi kuopilla, joiden puusto on istutettu.

3) Sukkessioteorian mukaan kasvilajisto muuttuu ajan myötä abiottiisten olosuhteiden ja biologisten vuorovaikutusten muuttuessa (Walker & Moral 2003), joten vanhoilla ja nuorilla hiekkakuopilla on erilainen kasvilajisto.

Lisäksi tutkin, mitkä muut paikalliset ja maisematason tekijät selittävät eri-ikäisten maanottoalueiden kasviyhteisöjen lajikoostumuksia ja lajimääriä, miten harmaalepän esiintyvyys vaikuttaa lajimääriin ja esiintyykö kuopilla paahdelajeja tai haitallisia vieraslajeja.

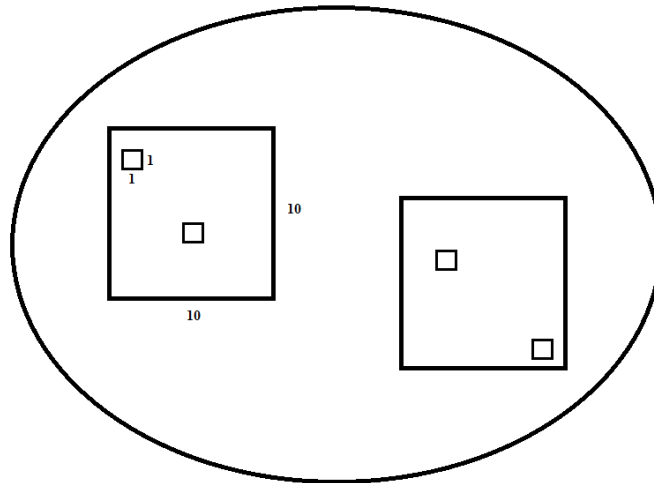
## 2. AINEISTO JA MENETELMÄT

### 2.1. Tutkimuskohteiden valinta ja kenttätyöt

Keräsin aineiston Keski-Suomessa sijaitsevilta hiekka- ja sorakuopilta heinä- ja elokuussa 2015. Kohteet olivat sekä jälkihoitamattomia että ennallistettuja kuoppia, joiden aktiivinen käyttö oli päättynyt. Kohteiden valinnassa ja jälkihoitotoimenpiteiden selvittämisessä hyödynsin vanhoja peruskarttoja ja geologian tutkimuskeskuksen kiviainestilinpidon (KITTI) karttapalvelua. Aktiivisen maa-ainesten oton päättymisestä kuluneen ajan eli kuopan iän selvitin kiviainestilinpidon lupa-aineistoista. Lupa-aineistoa vanhempien kuoppien iän selvitin vanhoista peruskartoista ja paikan päällä lasketuista mäntyjen oksakiehkuroista. Tutkimukseen sisältyi yhteensä 41 2–60 vuotta käyttämättä ollutta kuoppaa, joista jälkihoidettuja oli 20. Valtaosassa jälkihoidetuista kuopista toimenpiteinä oli männyn istutus ja reunojen tasaus. Kuoppien valinnan edellytyksenä oli, että alueiden pohjat olivat mahdollisimman tasaisia ja häiriöttömiä. Häiriöiden määrää arvioin renkaanjälkien ja roskan määrän perusteella.

Kasvillisuuden kartoittamiseksi käytin 10\*10 metrin sekä 1\*1 metrin kasvuruutuja (Kuva 1). Otantamenetelmänä käytin satunnaisotantaa häiriöttömyyden ja kuopan koon sallimissa puitteissa. Jokaisesta 10\*10 metrin kasvuruudusta otin maaperänäytteet 0 – 20 cm syvyydestä viidestä satunnaisesta kohdasta, ja kunkin ruudun näytteet sekoitin yhdeksi näytteeksi. Kunkin 10\*10 metrin ruudun sijainnin tallensin maastonavigaattorilla. Lisäksi mittasin jokaisella 10\*10 metrin ruudulla etäisyyden lähimpään reunaan, puuston tilavuuden, lukumäärän ja korkeuden sekä paljaan maan osuuden pinta-alasta. Puuston lukumäärän määritin laskemalla rinnankorkeudelta yli 2 cm paksut puut 10\*10 metrin ruudulla. Puuston tilavuutta arvioin relaskoopin avulla 10\*10 metrin ruutujen keskikohdasta. Kasvillisuuden arvioimiseksi tein putkilokasvilajikartoituksen kultakin 10\*10 metrin ruudulta. Lisäksi arvioin 1\*1 metrin ruuduista niissä esiintyvien kasvilajien peittävyttä. Ruutujen sisällä tehtävän inventoinnin ohella kirjasin ylös muut kuopan alueella esiintyvät uhanalaiset, paahteisuutta suosivat ja vierasperäiset lajit. Putkilokasvien lajimäärityksen tein pääosin paikan päällä. Pienikokoisten sammalten lajimääritystä varten

otin sammalnäytteitä, jotka määritin suku- tai lajitasolle myöhemmin mikroskoopin avulla. Mikroskooppimääritysten perusteella näytteissä oli useita lehti- ja maksasammallajeja. Valtaosa sekanäytteiden lehtisammaleista oli varstasammaleita (*Pohlia sp.*), mutta seassa oli myös kulosammalta (*Ceratodon purpureus*) ja hiirensammalta (*Bryum sp.*). Maksasammalista sekakasvustoissa oli ainakin hiekkalovisammalta (*Lophozia excisa*). Koska pienistä sammalista otetut sammalnäytteet olivat sekakasvustoja, muodostin näille lajeille oman funktionaalisen ryhmän, joka löytyy lajilistalta nimellä ”maanpohjan sammalet”. Torvijäkälät (*Cladonia sp.*) ja tinajäkälät (*Stereocaulon sp.*) määritin sukutasolle. Tässä tutkimuksessa jäkälät on sisällytetty osaksi kasvillisuuden inventointia, vaikka ne taksonomisesti luokitellaan sieniksi. Täten tutkimuksen kokonaiskasvilajilistan muodostavat putkilokasvit, sammalet ja jäkälät.



Kuva 1. Havainnekuva inventointimenetelmästä. Kussakin kuopassa (soikio) inventoin kasvillisuuden kahdelta 10 x 10 metrin kasvuruudulta (isot neliöt), joiden sisällä arvioin kasvien peittävyyttä kahdella 1 x 1 metrin kasvuruudulla (pienet neliöt). Kuopan muoto ja koko sekä neliöiden sijainti on tässä esitetty kaavamaisesti.

## 2.2. Laboratoriotyöt

Laboratoriotyöt tein Jyväskylän yliopiston bio- ja ympäristötieteiden laitoksella syksyllä 2015. Laboratoriossa analysoin maaperänäytteistä raekoon, orgaanisen aineen määrän ja pH:n. Näytteiden tekstuurin määritin kuivaseulonnalla ja laskemalla kunkin seulotun raekoon osuuden näytteen kokonaismassasta. Raekoot asettuivat kuuteen kokoluokkaan: <0,125 mm (1), 0,125 – 0,2 mm (2), 0,2 – 0,71 mm (3), 0,71 - 2 mm (4), 2 – 16 mm (5) ja >16 mm (6). Orgaanisen aineen määrän ja happamuuden määrittämistä varten seuloin näytteet ensin 2 mm seulalla. Orgaanisen aineen määrän analysoin hehkuttamalla uunissa kuivattuja (16 h, 105 C°) näytteitä mantteliuunissa (4 h, 550 C°) ja laskemalla näytteiden välisen hehkutushäviön (engl. 'loss on ignition') (Dean 1974). Näytteiden pH:n määritin sekoittamalla näytteitä 0,01 M CaCl<sub>2</sub> liuokseen suhteessa 1:5 (ISO-standardi: 10390) ja mittaamalla pH:n pH-mittarilla kahden tunnin jälkeen näytteiden valmistamisesta.

## 2.3. Datan valmistelu ja analysointi

Kuoppien ulkopuolisten alueiden maankäytön vaikutuksen arvioimiseksi tein kullekin 10\*10 metrin kasvuruudulle säteeltään 100, 200 ja 1000 metriä pitkät puskurivyöhykkeet ArcGIS - paikkatieto-ohjelmistolla (ESRI 2014). Vyöhykkeiden keskipisteinä toimivat inventointiruutujen keskeltä tallentamani gps-pisteet. Täten puskurivyöhykkeisiin sisältyi myös maanottoalueita, joissa inventoinnit tehtiin. Suurikokoisilla kuopilla

puskurivyöhykkeisiin sisältyi enemmän maanottoalueita kuin pienillä kuopilla, mikäli alue oli edelleen luokiteltu maanottoalueeksi. Puskurivyöhykkeiden sisällä olevien maankäyttömuotojen selvittämiseksi käytin ArcGIS:in spatiaalisen analyysin työkalua 'Zonal histogram' ja pohja-aineistona CORINE maanpeite 2012 20m rasteritasoa (SYKE 2014). Lopuksi muunsin maisemamuuttujien pinta-alat frekvenssimuotoon.

Tilastoanalyysijä varten yhdistin 10\*10 metrin ruuduilta inventoimani lajilistat kuoppakohtaiseksi yhteisömatriisiksi, joka piti sisällään putkilokasvien, sammalten ja jäkälän esiintyvyydet. Kasviyhteisöjen peittävyysmatriisiin sain laskemalla kuoppakohtaiset keskiarvot 1 m<sup>2</sup> ruuduista arvioituille lajien peittävyyksille ja muuttamalla prosentit frekvensseiksi. Peittävyysmatriisista laskin kuopille Shannonin monimuotoisuusindeksit (Shannon 1948). Selittävät muuttujat muunsin vastaamaan koko kuoppaa laskemalla näille keskiarvot. Kuoppakohtaisen lajimäärän sain laskemalla yhteen yhteisömatriisin havainnot. Kuoppien iät muunsin viiteen luokkaan: 1-10 (1), 11- 20 (2), 21- 30 (3), 31- 40 (4) ja yli 40-vuotiaat (5). Ikien luokittelu mahdollisti eri-ikäisten kuoppien kasviyhteisöjen tilastollisen vertailun. Käytin ikää myös jatkuvana muuttujana muissa analyyseissä (ks. alla). Jälkihoitotoimenpiteistä käytin analyyseissä vain männyn istutusta, sillä sekä männyn istutus että reunan tasaus olivat lähes aina suoritettu samoilla kuopilla, enkä havainnut muita jälkihoitotoimenpiteitä. Analyyseistä poistin kokonaan yhden kuopan, jolla oli poikkeuksellisen korkea pH (kuopan ruutujen keskiarvo: 7,1, vrt. koko aineisto: 4,7), mikä johtui todennäköisesti metsänhoitotoimenpiteenä tehdystä kalkituksesta tai läheisen golfkentän kalkkipitoisesta valumavedestä. Maisemamuuttujat, paikalliset muuttujat ja muuttujien nimien selvennykset on esitetty tutkielman lopussa (Liite 1).

Tämän tutkielman tilastolliset analyysit jakautuvat kahteen osaan: yhden vastemuuttujan analyyseihin ja yhteisöanalyysihin. Yhden vastemuuttujan analyyseissä käytän vastemuuttujina kuoppien kokonaislajimäärää (putkilokasvit, sammalet ja jäkälät) ja putkilokasvilajimäärää sekä lajiston peittävyysmatriisista johdettua Shannonin monimuotoisuusindeksiä. Erilaisten vastemuuttujien käyttö on perusteltua. Esimerkiksi jos selittävän muuttujan vaikutus on tilastollisesti merkitsevä vain putkilokasvien lajimäärässä, mutta ei kokonaislajimäärässä, niin jäkälät ja sammalet eivät reagoineet muuttujaan samalla tavalla. Jos vaikutus näkyy vain kokonaislajimäärässä, niin jäkälät ja/tai sammalet reagoivat voimakkaammin kyseiseen muuttujaan. Shannonin indeksi puolestaan pitää sisällään informaatiota myös lajien peittävyyksistä. Käytettäessä vain Shannonin indeksiä, menetään informaatiota lajien esiintyvyyksistä, sillä läheskään kaikki aarin ruuduilla esiintyneet lajit eivät esiintyneet peittävyuden arvioimisessa käytetyillä neliömetrin ruuduilla. Paikallisten muuttujien (maaperämuuttujat, puustomuuttujat ja reunan etäisyys), maisemamuuttujien (eri maanpeiteluokkien suhteellinen osuus ja lukumäärä puskurivyöhykkeissä) sekä kuopan iän suhdetta näihin vastemuuttujiin tarkastelin hajontakuvioiden ja korrelaatioiden avulla. Niille muuttujille, joilla oletukset normaaliudesta ja varianssien yhtäsuuruudesta toteutuivat, tein Pearsonin korrelaatiotestin. Muille muuttujille kokeilin neliöjuurimuunnoksia, ja mikäli oletukset tämän jälkeen toteutuivat, tein näillekin Pearsonin korrelaatiotestin. Niille muuttujille, joiden oletukset eivät muunnoksesta huolimatta toteutuneet, tein Spearmanin korrelaatiotestin. Pearsonin testissä tilastollisesti merkitsevästi lajimäärien suhteen korreloivat muuttujat liitin lineaariseen regressioanalyysin selvittääkseni jatkuvien muuttujien (lineaarista) vaikutusta kuoppien lajimääriin. Selvitin näiden muuttujien yhteisvaikutusta astettain muuttujia valikoivalla lineaarisella regressioanalyysillä (engl. stepwise linear regression), mikäli selittävien muuttujien välillä ei ollut korrelaatiota (Zuur 2007). Männyn istutuksen ja harmaalepän esiintyvyyden vaikutusta kokonais- ja putkilokasvilajimääriin selvitin

riippumattomien otosten T-testillä. Lajimäärien vaihtelua ikäluokkien välillä testasin yksisuuntaisella varianssianalyysillä (ANOVA).

Yhteisöanalyysissä selvitin Mantelin testillä, tapahtuuko kasviyhteisöjen koostumuksessa ajallista suuntautunutta muutosta (Mantel 1967, Legendre & Legendre 1998). Analysoin lajistossa tapahtuvaa muutosta myös similariteettianalyysillä (ANOSIM) sekä ikäluokkien sisäisiä ja ikäluokkaparienvälisiä lajistollisia yhtäläisyyksiä similariteettiprosenteilla (SIMPER) (Clarke 1993). Lisäksi listasin ikäluokkaparienvälisiin eroihin voimakkaimmin vaikuttavat lajit. Tulkinnan selkeyttämiseksi tein ikäluokkien parittaiset vertailut vain kolmella ikäluokalla – nuoret (1), keski-ikäiset (3) ja vanhat (5). Havainnollistin kuoppien välisiä lajistollisia eroja ja iän vaikutusta kuoppien lajistoon NMDS-ordinaatiolla (Legendre & Legendre 1998). Muiden muuttujien vaikutusta lajistoon analysoin myös Mantelin testillä. Tein Mantelin testin ja NMDS-ordinaatiot erikseen paikallisille muuttujille (maaperämuuttujat, puustomuuttujat, reunan etäisyys ja paljaan maan määrä) ja kolmelle maisemamuuttujajoukolle (100, 200 ja 1000 metrin etäisyys inventointipisteistä). NMDS on parametrin ordinaatiomenetelmä, joten se soveltuu parametrisiä ordinaatiomenetelmiä (kuten CCA) paremmin runsaasti nollia sisältävälle kasvillisuusdatalle (Zuur 2007). Sen käänköpuolena on se, ettei selittävien muuttujien vaikutusta yhteisöön voi luotettavasti määrittää suoraan ordinaatioista. Tämä johtuu siitä, että NMDS ordinaatiossa pisteiden sijainti kuvassa perustuu pisteiden eroavaisuuksien (engl. dissimilarity) järjestyksiin, ei absoluuttisiin eroavaisuuksiin (Clarke 1993). Tämän vuoksi selittävien muuttujien suhteen todentamiseksi on hyvä käyttää myös Mantelin testiä, joka perustuu korrelaatioihin.

Taulukko 1. Vastemuuttujat, selittävät muuttujat ja näiden välisiä suhteita selvittävät tilastomenetelmät. Vasemmanpuolisesta sarakkeesta käy ilmi käytetyt vastemuuttujat. Keskisarakeessa on selittävät muuttujat, joista 1. ja 3. osiossa olevat ovat jatkuvia ja 2. ja 4. osiossa olevat ovat luokittelevia muuttujia. Oikeanpuoleinen sarake pitää sisällään käytetyt tilastomenetelmät ja – analyysit. Paikallisiin muuttujiin sisältyy maaperämuuttujat, puustomuuttujat ja reunan etäisyys. Maisemamuuttujiin sisältyy maanpeiteluokkien lukumäärä ja suhteelliset osuudet 100, 200 ja 1000 metrin etäisyydellä kuopista.

Vastemuuttujat	Selittävät muuttujat	Tilastollisen analyysit
Kuoppien kokonaislajimäärä	Paikalliset muuttujat	Korrelaatiot
Putkikasvien lajimäärä	Maisemamuuttujat	Lineaarinen regressioanalyysi
Shannonin indeksi	Ikä	
	Ikä (luokat)	Yksisuuntainen varianssianalyysi
	Puuston istutus	Riippumattomien otosten T-testi
	Lepän esiintyvyys	
Kasviyhteisön esiintyvyydsmatriisi	Paikalliset muuttujat	Mantelin testi+BIOENV
	Maisemamuuttujat	NMDS-ordinaatio+ENVFIT
	Ikä	
	Ikä (luokat)	ANOSIM
		SIMPER

Datan tallennukseen, valmisteluun ja muunnoksiin käytin Excel taulukkolaskentaohjelmaa (Microsoft Excel 2010). Korrelaatioanalyysit, lineaariset regressioanalyysit, T-testit ja yksisuuntaisen varianssianalyysin suoritin SPSS tilasto-ohjelmalla (IBM Corp. 2013). Yhteisömatriiseihin kohdistuneet analyysit suoritin R-ohjelmalla vegan-paketin sisältämien funktioiden avulla (Oksanen ym. 2016, R core team 2015). Shannonin monimuotoisuusindeksien laskemiseen käytin diversity-funktiota. Mantelin testin muuttujien valinnassa käytin bioenv-funktiota, joka valitsee valitusta

muuttujajoukosta ne muuttujat, joista muodostettu etäisyysmatriisi korreloi voimakkaimmin vastemuuttujasta (yhteisödata) muodostetun eroavaisuusmatriisin (engl. dissimilarity matrix) kanssa. Tämän jälkeen tein valitulle muuttujajoukolle Mantelin testin mantel-funktiolla, joka ilmoittaa matriisien välisen korrelaatiokertoimen ja laskee permutaatioiden avulla muuttujajoukolle tilastollisen merkitsevyyden. Tein Mantelin testin myös erikseen kaikille muuttujille selvittääkseni, mitkä yksittäisistä muuttujista korreloivat voimakkaimmin yhteisöjen eroavaisuuksien suhteen. Similariteettianalyysin tein anosim-funktion avulla ja ikäluokkien välisiin eroihin eniten vaikuttavat lajit ja ikäluokkien välisen eroavaisuuden sain simper-funktiolla. Ikäluokkien sisäisen similariteetin sain SDRSimplex-ohjelmalla, joka laskee similariteetin Jaccardin indeksinä (Podani & Schmera 2011). Yhteisödatan eroavaisuusmatriisiin käytin Bray-Curtis indeksiä (Bray & Curtis 1957) ja selittävien muuttujien etäisyysmatriiseihin euklidisia etäisyyksiä (Clarke 1993). NMDS-ordinaatioiden kuvat tuotin R-ohjelman metaMDS-funktiolla, ja yhteisöjen koostumuksia selittävät muuttujat liitin kuviin envfit-komennolla (Oksanen ym. 2016, R core team 2015). Taulukossa 1 on lueteltu tilastollisissa analyyseissä käytetyt menetelmät.

### 3. TULOKSET

Inventointialoilta löytyi yhteensä 169 kasvilajia, joista putkilokasveja oli 135, sammalia 26 ja jäkäliä 8. Putkilokasveista 42 ja sammalista 8 lajia esiintyi vain yhdellä kuopalla. Kuopilla oli keskimäärin 34 lajia. Yksistään putkilokasveja oli keskimäärin 26 lajia. Lajimäärä vaihteli kaikkien lajien osalta 9:n ja 56:n ja putkilokasvien osalta 7:n ja 44:n välillä. Alhaisin lajimäärä (9) oli koko aineiston nuorimmalla kuopalla, joka oli ollut käyttämättä noin 2 vuotta. Aineiston korkein lajimäärä (56) oli kuopalla, joka oli ollut käyttämättömänä 22 vuotta. Yleisimmät lajit olivat mänty (*Pinus sylvestris*), maitohorsma (*Ebilobium angustifolium*) ja hieskoivu (*Betula pubescens*), joista mänty esiintyi kaikilla kuopilla, ja maitohorsma ja hieskoivu molemmat 38 kuopalla. Mänty oli valtapuulaji suurimmassa osasta kuopista. Paikan päällä määritetyistä sammalista yleisimpiä olivat kangaskarhunsammal (*Polytrichum juniperinum*), törmähiekkasammal (*Pogonatum urnigerum*), seinäsammal (*Pleurozium schreberi*) ja karvakarhunsammal (*Polytrichum piliferum*). Koko aineiston lajien yleisyys ilmenee kokonaislajilistasta (Liite 2). Suurin osa kuopilta löydetyistä lajeista olivat uhanalaisuusluokitukseltaan elinvoimaisia, mutta joukkoon mahtui myös 5 silmälläpidettävää lajia: saviäimäsammal (*Pleuridium subulatum*), ahonoidanlukko (*Botrychium multifidum*), ketoneilikka (*Dianthus deltoides*), musta-apila (*Trifolium spadiceum*) ja ahokissankäpälä (*Antennaria dioica*). Kasvien ohella havaitsin kuopilla myös lintulajeja, joista törmäpääskyllä (*Apus apus*) (VU) oli pesimäyhdyksuntia kahdella aineiston kuopista ja kivitasku (*Oenanthe oenanthe*) (NT) pesi yhden kuopan keskelle jätetyssä kivikasassa.

Pearsonin korrelaatiotestin oletukset toteutuivat seuraaville muuttujalle: kokonaislajimäärä, putkilokasvien lajimäärä, pH, raekoko 0,2-0,71 mm, raekoko 0,71 – 2 mm, soran määrä (raekoko 2 -16 mm), maankäyttömuotojen lukumäärä 100, 200 ja 1000 metrillä, maa-ainesten ottoalueet 200 metrillä ja lehtimetsät kivennäismaalla 1000 metrillä. Näistä maankäyttömuotojen lukumäärä 200 metrillä korreloivat tilastollisesti merkitsevästi sekä kokonaislajimäärän että putkilokasvien lajimäärän suhteen ja soran määrä kokonaislajimäärän suhteen (Taulukko 2). Maankäyttömuotojen lukumäärä 100 metrillä korreloi lisäksi lähes tilastollisesti merkitsevästi putkilokasvien lajimäärän (Pearsonin korrelaatio:  $r = 0,309$ ,  $N = 40$ ,  $p = 0,052$ ) ja kokonaislajimäärän kanssa (Pearsonin korrelaatio:  $r = 0,286$ ,  $N = 40$ ,  $p = 0,074$ ). Niistä kuopan sisäisistä muuttujista, jotka eivät noudattaneet normaalijakaumaa, reunan etäisyydellä oli positiivinen suhde kokonaislajimäärän mutta ei putkilokasvien lajimäärän suhteen (Taulukko 2). Myös moni



normaalijakaumaa noudattamaton maisematason muuttuja korreloi tilastollisesti merkitsevästi kokonais- ja/tai putkilokasvilajimäärän kanssa (Taulukko 2). Kuopan ikä ei korreloinut tilastollisesti merkitsevästi kokonaislajimäärän (Spearmanin korrelaatio:  $r = 0,137$ ,  $n = 40$ ,  $p = 0,399$ ) eikä putkilokasvien lajimäärän suhteen (Spearmanin korrelaatio:  $r = -0,022$ ,  $n = 40$ ,  $p = 0,895$ ). Yksikään selittävä muuttuja ei korreloinut tilastollisesti merkitsevästi Shannonin indeksin suhteen. Paikallisista selittävästä muuttujista monet korreloivat tilastollisesti merkitsevästi keskenään (Taulukko 3).

Taulukko 2. Ympäristö- ja maisemamuuttujien suhde kokonais- ja putkilokasvilajimäärään. Spearmanin korrelaatiokerroin ( $r_s$ ), tilastollinen merkitsevyys (P), Pearsonin korrelaatiokerroin ( $r$ ) ja korrelaatio ei tilastollisesti merkitsevä (NS). Otokoko on kaikille 40.

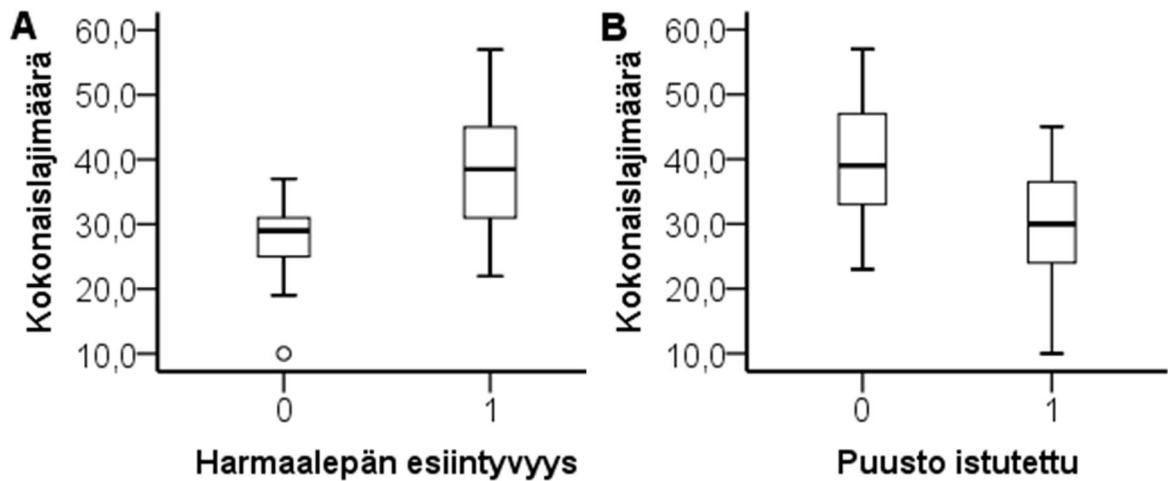
Paikalliset muuttujat	Kokonaislajimäärä		Putkilokasvilajimäärä	
	$r_s$	P	$r_s$	P
Raekoko 2-16 mm	0,356 <sup>§</sup>	0,012	NS	NS
Etäisyys reunaan (m)	-0,347	0,029	NS	NS
Maisemamuuttujat				
Liikennealueet, 100 m	NS	NS	0,320	0,044
Harvapuustoiset cc <10%, 100 m	0,365	0,021	0,383	0,015
Havumetsät turvemaalla, 100 m	-0,384	0,014	-0,378	0,016
Pientaloalueet, 100 m	0,462	0,003	0,478	0,002
Sekametsät kivennäismaalla, 100 m	0,399	0,011	0,403	0,010
Harvapuustoiset cc <10%, 200 m	NS	NS	0,383	0,015
Maankäyttömuotojen lukum., 200 m	0,341 <sup>§</sup>	0,031	0,357 <sup>§</sup>	0,024
Pientaloalueet, 200 m	0,493	0,001	0,521	0,001
Havumetsät turvemaalla, 1000 m	-0,414	0,008	-0,391	0,013
Maa-ainesten ottoalueet, 1000 m	-0,415	0,008	-0,403	0,010
Sekametsät turvemaalla, 1000 m	-0,335	0,335	-0,363	0,021

Tilastollisesti merkitsevästi lajimäärien kanssa korreloivista muuttujista raekoko 2 – 16 mm selitti 12,7 % ( $r^2$ ) kokonaislajimäärän vaihtelusta (lineaarinen regressioanalyysi:  $F = 5,51$ ,  $n = 40$ ,  $p = 0,024$ ). Maankäyttömuotojen lukumäärä 200 metrillä selitti 11,6 % kokonaislajimäärän vaihtelusta (lineaarinen regressioanalyysi:  $F = 4,99$ ,  $n = 40$ ,  $p = 0,031$ ) ja 12,8 % putkilokasvien lajimäärän vaihtelusta (lineaarinen regressioanalyysi:  $F = 5,57$ ,  $n = 40$ ,  $P = 0,024$ ). Neliöjuurimuunnoksen myötä oletukset pitivät vastemuuttujista putkilokasvien lajimäärälle ja kokonaislajimäärälle ja selittävästä muuttujista kuopan iälle ja yhteensä 14 maisematason muuttujalle. Näistä muuttujista havumetsillä turvemaalla 1000 m etäisyydellä ja maa-ainesten ottoalueilla 1000 m etäisyydellä oli negatiivinen lineaarinen suhde lajimääriin. Havumetsät turvemaalla selittivät 12,9 % kokonaislajimäärän vaihtelusta (lineaarinen regressioanalyysi:  $F = 5,61$ ,  $N = 40$ ,  $P = 0,023$ ) ja 13,4 % putkilokasvien lajimäärän vaihtelusta (lineaarinen regressioanalyysi:  $F = 5,88$ ,  $N = 40$ ,  $P = 0,020$ ). Maa-ainesten ottoalueet selittivät 13,6 % kokonaislajimäärän vaihtelusta (lineaarinen regressioanalyysi:  $F = 5,98$ ,  $N = 40$ ,  $P = 0,019$ ) ja 12,2 % putkilokasvien lajimäärän vaihtelusta (lineaarinen regressioanalyysi:  $F = 5,28$ ,  $N = 40$ ,  $P = 0,027$ ). Useamman selittävän muuttujien liittäminen malliin huononsi mallin yhteensopivuutta, joten raportoin muuttujat ja niiden selitysasteet vain erillisinä.

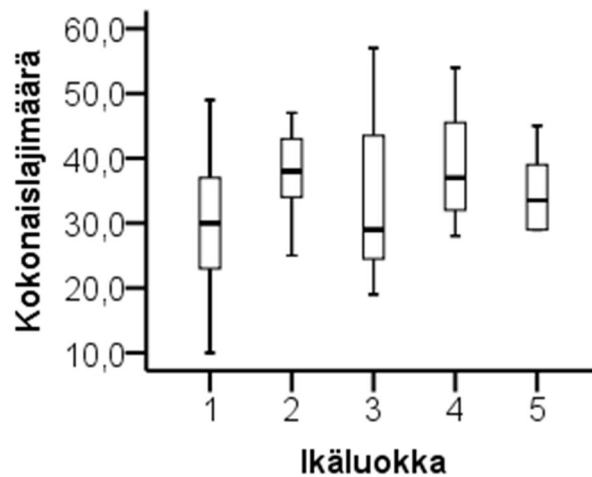
Taulukko 3. Käytön päättymisestä kuluneen ajan (Ikä), kuopan maaperän happamuuden (pH) ja maaperän orgaanisen aineen määrän suhde muihin selittäviin muuttujiin sekä Spearmanin korrelaatiokerroin ( $r_s$ ) ja tilastollinen merkitsevyys (P). Sulkeissa on käytetyt yksiköt. Otokoko on kaikille 40.

		Ikä	pH	Orgaaninen aines
pH	$r_s$	-,769	1,000	-,469
	P	,000	.	,002
Orgaaninen aines (%)	$r_s$	,328	-,469	1,000
	P	,039	,002	.
Raekoko >16 mm	$r_s$	,239	-,123	,221
	P	,138	,450	,170
Raekoko 2-16 mm	$r_s$	,411	-,331	,358
	P	,008	,037	,023
Raekoko 0,71-2 mm	$r_s$	,488	-,305	,357
	P	,001	,055	,024
Raekoko 0,2-0,71 mm	$r_s$	,005	,090	-,083
	P	,974	,579	,613
Raekoko 0,125-0,2 mm	$r_s$	-,461	,310	-,466
	P	,003	,051	,002
Raekoko <0,125 mm	$r_s$	-,580	,361	-,328
	P	,000	,022	,039
Puuston tilavuus (m <sup>3</sup> /ha)	$r_s$	,825	-,679	,466
	P	,000	,000	,002
Puuston korkeus (m)	$r_s$	,932	-,786	,384
	P	,000	,000	,014
Puuston lukumäärä	$r_s$	,504	-,417	,118
	P	,001	,007	,468
Etäisyys reunaan (m)	$r_s$	-,551	,480	-,190
	P	,000	,002	,240
Paljasmaa (%)	$r_s$	-,725	,667	-,179
	P	,000	,000	,268

Kokonaislajimäärä on tilastollisesti merkitsevästi korkeampi kuopilla, joissa esiintyy harmaaleppää (riippumattomien otosten T-testi:  $t = -3,31$ ,  $n = 40$ ,  $P = 0,002$ ) (Kuva 2A). Kokonaislajimäärän keskiarvo lepän asuttamilla kuopilla on 38 ja muilla 27. Myös putkilokasvien lajimäärä on lepän asuttamilla kuopilla muita korkeampi (riippumattomien otosten T-testi:  $t = -3,16$ ,  $n = 40$ ,  $P = 0,003$ ). Lepän esiintyessä putkilokasvilajeja oli keskimäärin 28 ja lepän puuttuessa 18. Kokonaislajimäärä on samoin korkeampi, jos kuopille ei ole istutettu mäntyä (riippumattomien otosten T-testi:  $t = 3,15$ ,  $n = 40$ ,  $P = 0,003$ ) (Kuva 2B). Luontaisesti uusiutuneilla alueilla on keskimäärin 40 lajia ja istutetuilla alueilla 31. Männyn istutuksella oli tilastollisesti merkitsevää vaikutusta myös putkilokasvien lajimäärään (riippumattomien otosten T-testi:  $t = 2,23$ ,  $n = 40$ ,  $P = 0,032$ ). Putkilokasvilajeja luontaisesti uusiutuneilla alueilla on keskimäärin 29 ja istutetuilla alueilla 22. Vanhimmassa ikäluokassa puustoa oli istutettu joka toiselle kuopista: istutettujen kuoppien välinen lajistollinen samankaltaisuus oli 50,6 % ja luonnostaan uusiutuneilla 34,1 % (SDRSimplex). Puuston tilavuuksien keskiarvoissa ei ollut suuria eroja istutettujen (keskiarvo: 15,3 m<sup>3</sup>) ja luontaisesti uusiutuneiden (keskiarvo: 15,7 m<sup>3</sup>) vanhojen kuoppien välillä. Kuoppien ikäluokka ei myöskään vaikuttanut tilastollisesti merkitsevästi kokonaislajimääriin (yksisuuntainen varianssianalyysi:  $F = 1,02$ ,  $n = 40$ ,  $P = 0,409$ ) (Kuva 3) eikä putkilokasvilajimäärään (yksisuuntainen varianssianalyysi:  $F = 0,28$ ,  $n = 40$ ,  $P = 0,885$ ).



Kuva 2. Laatikko- ja viiksikaaviot kokonaislajimäärien jakautumisesta inventointiruuduilla, joissa ei esiinny (0) ja esiintyy (1) harmaaleppää (Kuva 2A) ja joihin ei ole istutettu (0) ja on istutettu (1) mäntyä (Kuva 2B). Laatikoiden sisällä olevat viivat kuvaavat havaintoaineiston mediaania, laatikoiden ylä- ja alareunat ylä- ja alaneljännesten rajaa ja janojen päät suurimpia ja pienimpiä arvoja. Alueilla, joissa ei esiinny leppää, on yksi poikkeava havainto, joka on koko aineiston nuorin ja alhaisimman lajimäärän omaava kuoppa (Kuva 2A).



Kuva 3. Laatikko- ja viiksikaavio hiekka- ja sorakuopilla elävien kasvien kokonaislajimäärien jakautumisesta eri-ikäisillä kuopilla. Kuvan alareunassa olevat numerot kuvaavat ikäluokkia: 0 – 10 (1), 11 – 20 (2), 21 – 30 (3), 31 – 40 (4) ja yli 40 vuotta käyttämättömänä olleet hiekkakuopat (5). Laatikoiden sisällä olevat viivat kuvaavat havaintoaineiston mediaania, laatikoiden ylä- ja alareunat ylä- ja alaneljännesten rajaa ja janojen päät suurimpia ja pienimpiä arvoja.

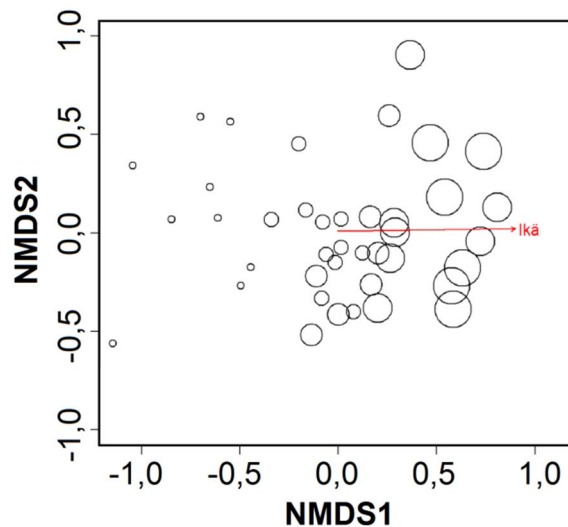
Kuoppien iästä muodostettu etäisyysmatriisi korreloi tilastollisesti merkitsevästi yhteisön eroavaisuusmatriisin kanssa (Mantelin testi:  $r = 0,576$ ,  $N = 40$ ,  $P = 0,001$ ). NMDS-ordinaatioissa kuoppien ikä oli yksittäisistä muuttujista yhteensopivin eri kuoppia vastaavien pisteiden sijainnin suhteen (ENVFIT:  $r^2 = 0,7908$ ,  $N = 40$ ,  $P = 0,001$ ) (Kuva 4). Viiden ikäluokan vertailussa kasviyhteisöjen erot olivat pienempiä ikäluokkien sisällä kuin niiden välillä (ANOSIM:  $r = 0,478$ ,  $N = 40$ ,  $P = 0,001$ ). Nuorimman ja vanhimman ikäluokan vertailussa erot olivat huomattavia ja tilastollisesti merkitseviä (ANOSIM:  $r = 0,948$ ,  $N = 15$ ,  $P = 0,001$ ). Ikäluokkien sisäinen lajistollinen samankaltaisuus oli pienintä ikäluokassa 1 ja suurinta ikäluokassa 2 (Taulukko 4). Ikäluokkien välinen lajistollinen samankaltaisuus pieneni ikäeron kasvaessa (Taulukko 5). Eri ikäluokkien eroavaisuuksiin eniten vaikuttaneissa lajeissa oli vaihtelua parien välisissä vertailuissa (Taulukko 6).

Taulukko 4. Kuoppien lukumäärät, kasvien kokonaislajimäärät, keskimääräinen lajimäärä ja lajistollinen similariteetti eri-ikäisillä kuopilla ja koko aineiston kuopissa. Kuoppien määrä ( $N_{\text{KUOPAT}}$ ), lajien kokonaismäärä ikäluokissa ( $N_{\text{LAJIT}}$ ), keskimääräinen lajimäärä ( $N_{\text{LAJIT(KA)}}$ ) ja lajistollinen samankaltaisuus (Jaccard) prosentteina ( $\%_{\text{sim}}$ ).

	$N_{\text{KUOPAT}}$	$N_{\text{LAJIT}}$	$N_{\text{LAJIT(KA)}}$	$\%_{\text{sim}}$
Ikäluokka 1	9	89	29,1	34,1
Ikäluokka 2	11	87	36,6	47,7
Ikäluokka 3	7	80	33,4	45,3
Ikäluokka 4	7	96	38,1	35,7
Ikäluokka 5	6	72	33,8	39,8
Kaikki kuopat	40	169	34,3	32,2

Taulukko 5. Kasvilajien jakautuminen ja lajistolliset samankaltaisuudet ikäluokkien 1, 3 ja 5 välisissä parittaisissa vertailuissa. ikäluokkien lajimäärä yhteensä ( $N_{\text{Lajit}}$ ), parien välisessä vertailussa vain ensin mainitussa ikäluokassa esiintyvien lajien määrä ( $N_a$ ), parien välisessä vertailussa vain toiseksi mainitussa ikäluokassa esiintyvien lajien määrä ( $N_b$ ), molemmissa mainituissa ikäluokissa esiintyvien lajien määrä ( $N_{\text{Yht}}$ ) ja lajistollinen samankaltaisuus mainittujen ikäluokkien välillä prosentteina ( $\%_{\text{sim}}$ ).

	$N_{\text{Lajit}}$	$N_a$	$N_b$	$N_{\text{Yht}}$	$\%_{\text{sim}}$
Ikäluokat 1 ja 3	123	43	34	46	30,7
Ikäluokat 3 ja 5	98	26	18	54	46,2
Ikäluokat 1 ja 5	129	57	40	32	18,5



Kuva 4. Kuoppien ikä kasviyhteisöjen eroja kuvaavassa NMDS-ordinaatiossa. Ympyrät ovat hiekkakuoppia, joiden sijainti kuvassa määräytyy niiden lajistollisten eroavaisuuksien perusteella. Lähellä toisiaan olevat ympyrät ovat lajistoltaan samankaltaisempia kuin kaukana toisistaan olevat kuopat. Ympyrän koko kuvaa lajin ikäluokkaa. Pienimmät ympyrät kuuluvat nuorimpaan ja suurimmat vanhimpaan luokkaan. Vektorin suunta on suuntaan, jossa kuoppia vastaavista pisteistä kohtisuoraan vektorin suuntaista suoraa vasten heijastetut projektiot antavat korkeimman mahdollisen korrelaation tarkasteltavia pisteitä vastaavien arvojen ja iän vektorin välillä. (Oksanen ym. 2016). Kuvan stressiarvo: 13,5 %.

Taulukko 6. Hiekkakuoppien kasviyhteisöjen välisiin eroihin 10 eniten vaikuttavaa lajia. Vertailu on tehty ikäluokkiin 1, 3 ja 5 kuuluvien kuoppien välillä. Lajin esiintyvyys prosentteina vertailtavan parin nuoremmassa ikäluokassa (%<sub>A</sub>), lajin esiintyvyys prosentteina vertailtavan parin vanhemmassa ikäluokassa (%<sub>B</sub>) ja listattujen lajien kumulatiivinen prosentuaalinen osuus mainittujen ikäluokkien välisestä kokonaiserosta kuoppien kasvilajiyhteisöissä (%<sub>KUM</sub>).

	Lajit	% <sub>A</sub>	% <sub>B</sub>	% <sub>KUM</sub>
Ikäluokat 1 ja 3	<i>Picea abies</i>	11	100	3
	<i>Cladonia rangiferina</i>	0	86	5
	<i>Cladonia cornuta</i>	0	86	8
	<i>Cladonia sp.</i>	0	86	10
	<i>Stereocaulon sp.</i>	0	86	12
	<i>Cladonia arbuscula</i>	11	86	15
	<i>Calamagrostis epigejos</i>	100	29	17
	<i>Vaccinium myrtillus</i>	11	86	19
	<i>Deschampsia cespitosa</i>	78	14	21
	<i>Gnaphalium sylvaticum</i>	78	14	23
	Ikäluokat 3 ja 5	<i>Pogonatum urnigerum</i>	100	0
<i>Polytrichum piliferum</i>		86	0	6
<i>Racomitrium canescens</i>		86	0	8
<i>Stereocaulon sp.</i>		86	0	11
<i>Hylocomium splendens</i>		29	100	13
<i>Juniperus communis</i>		14	83	15
<i>Cladonia cornuta</i>		86	17	18
<i>Salix sp.</i>		100	33	20
<i>Maanpinnan sammalet</i>		100	33	22
<i>Goodyera repens</i>		0	67	24
Ikäluokat 1 ja 5	<i>Hylocomium splendens</i>	0	100	2
	<i>Pleurozium schreberi</i>	0	100	4
	<i>Pogonatum urnigerum</i>	100	0	7
	<i>Picea abies</i>	11	100	8
	<i>Calamagrostis arundinacea</i>	11	100	10
	<i>Vaccinium myrtillus</i>	11	100	12
	<i>Juniperus communis</i>	0	83	14
	<i>Melampyrum pratense</i>	0	83	16
	<i>Dicranum polysetum</i>	22	100	18
	<i>Sorbus aucuparia</i>	11	83	19

Kuopan sisäisistä muuttujista yhteisömatriisista muodostetun eroavaisuusmatriisin kanssa korkeimman korrelaation muodostaa pH:n, orgaanisen aineen konsentraation, raekoon 2-16mm, raekoon <0,125mm, puuston tilavuuden, reunan etäisyyden ja paljaan maan peittävyuden muodostama etäisyysmatriisi (Mantelin testi:  $r = 0,6457$ ,  $P = 0,001$ ). Yksittäisistä paikallisista muuttujista pH korreloi voimakkaiten yhteisön eroavaisuusmatriisin suhteen (Taulukko 7). Sadan metrin etäisyydellä olevista maisemamuuttujista korkeimman korrelaation yhteisöjen eroavaisuusmatriisia vastaan tuottavat pientaloalueet, käytöstä poistunut maatalousmaa, lehtimetsät kivennäismaalla, lehtimetsät turvemaalla, sisämaankosteikot vedessä ja sisämaankosteikot maalla (Mantelin testi:  $r = 0,4270$ ,  $P = 0,001$ ). Maisemamuuttujista, jotka sijaitsivat 200 metrin etäisyydellä inventointialoilta, voimakkaimmin yhteisöjen eroavaisuusmatriisin kanssa korreloivat kerrostaloalueet, pientaloalueet, vapaa-ajan asunnot, pellot, käytöstä poistunut maatalousmaa, lehtimetsät turvemaalla, havumetsät kivennäismaalla, sisämaankosteikot maalla, sisämaankosteikot vedessä ja maankäyttöluokkien lukumäärä (Mantelin testi:  $r = 0,3667$ ,  $P = 0,001$ ). Maisemamuuttujista, jotka sijaitsivat kilometrin etäisyydellä inventointialoilta, maa-ainesten ottoalueet, pellot, käytöstä poistunut maatalousmaa, harvapuustoiset alueet cc 10 – 30 % turvemaalla ja järvet korreloivat voimakkaimmin kasviyhteisöjen eroavaisuusmatriisin kanssa (Mantelin testi:  $r = 0,2872$ ,  $P = 0,002$ ).

Yksittäin tilastollisesti merkitsevästi yhteisöjen erilaisuusmatriisin kanssa korreloivat maisemamuuttujat löytyvät taulukosta 9.

Mantelin testissä yksittäin tilastollisesti merkitsevästi korreloivat muuttujat olivat yhteensopivia yhteisöjen erilaisuuksia visualisoivan NMDS ordinaation kanssa. Paikallisten muuttujien yhteensopivuusarvot on lueteltu taulukossa 8 ja maisemamuuttujien taulukossa 10. Tilastollisesti merkitsevästi kasviyhteisöjen eroavaisuuksien suhteen korreloivat paikalliset ja maisematason muuttujat on esitetty NMDS ordinaatioissa. Paikalliset muuttujat ovat kuvassa 5A ja 100 metrin etäisyydellä olevat maisemamuuttujat kuvassa 5B. Maisemamuuttujat 200 ja 1000 metrin etäisyydellä hiekkakuopista ovat kuvissa 6A ja 6B.

Taulukko 7. Yksittäisistä paikallisista muuttujista muodostettujen etäisyysmatriisien ja yhteisöjen erilaisuusmatriisin väliset korrelaatiot. Taulukko sisältää kaikki tilastollisesti merkitsevästi korreloivat muuttujat. Mantelin testin laskema Pearsonin korrelaatiokerroin ( $r$ ) ja tilastollinen merkitsevyys ( $P$ ). Otokoko on kaikille etäisyysmatriisin koko  $40 \times 40$  eli 1600. Tilastollinen merkitsevyys on arvioitu 999 permutaation avulla.

	$r$	$P$
Ikä	0,575	0,001
pH	0,487	0,001
Raekoko <0,125 mm	0,413	0,001
Puuston tilavuus	0,341	0,001
Raekoko 0,125 – 0,2 mm	0,335	0,001
Paljas maa	0,334	0,001
Raekoko 0,71-2 mm	0,295	0,001
Orgaaninen aines	0,237	0,029
Raekoko 2-16mm	0,225	0,006

Taulukko 8. Mantelin testissä tilastollisesti merkitsevästi korreloivien paikallisten muuttujien yhteensopivuus kasviyhteisödatasta muodostetun NMDS ordinaation kanssa. Vektorin yhteensopivuuden aste ( $r^2$ ) ja tilastollinen merkitsevyys ( $P$ ).  $r^2$  on ordinaation sijoitetun selittävän muuttujan vektorin ja muuttujan ordinaatiopisteillä saamien arvojen välisen korrelaatiokertoimen neliö.

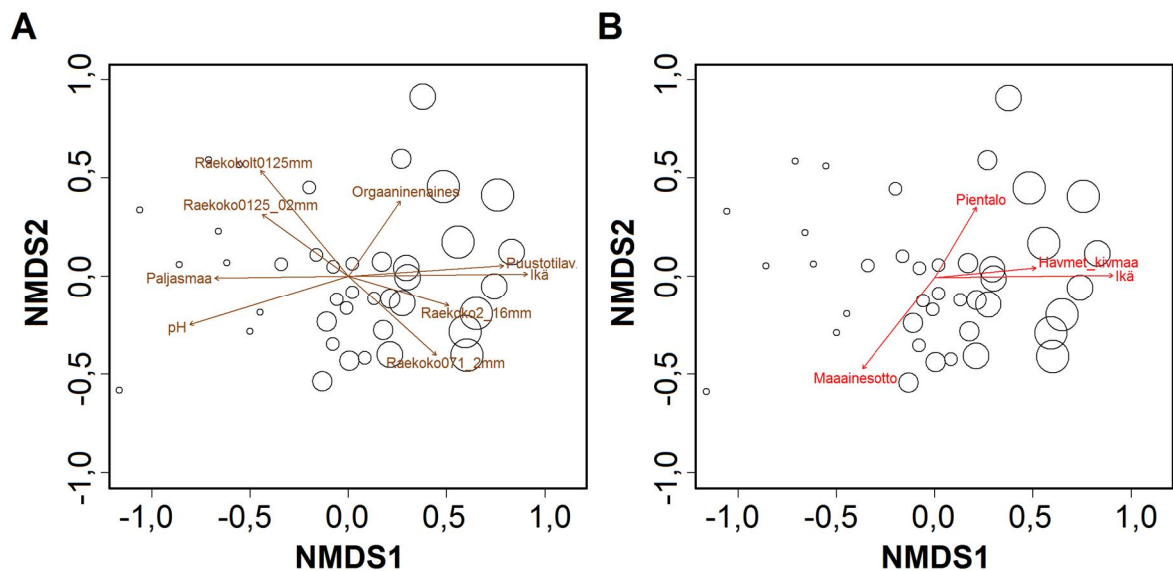
	$r^2$	$P$
Ikä	0,791	0,001
pH	0,682	0,001
Puuston tilavuus	0,596	0,001
Raekoko <0,125 mm	0,467	0,001
Paljas maa	0,442	0,001
Raekoko 0,71-2 mm	0,348	0,001
Raekoko 0,125-0,2 mm	0,279	0,003
Raekoko 2-16 mm	0,270	0,002
Orgaaninen aines	0,206	0,017

Taulukko 9. Yksittäisistä maisemamuuttujista tuotetun etäisyysmatriisin ja kasviyhteisöjen erilaisuusmatriisin väliset korrelaatiot. Taulukko sisältää kaikki tilastollisesti merkitsevästi korreloivat muuttujat. Mantelin testin tuottama Pearsonin korrelaatiokerroin (r), tilastollinen merkitsevyys (P) ja tulos ei tilastollisesti merkitsevä (NS). Otokoko on kaikille etäisyysmatriisin koko 40\*40 eli 1600. Tilastollinen merkitsevyys on arvioitu 999 permutaation avulla.

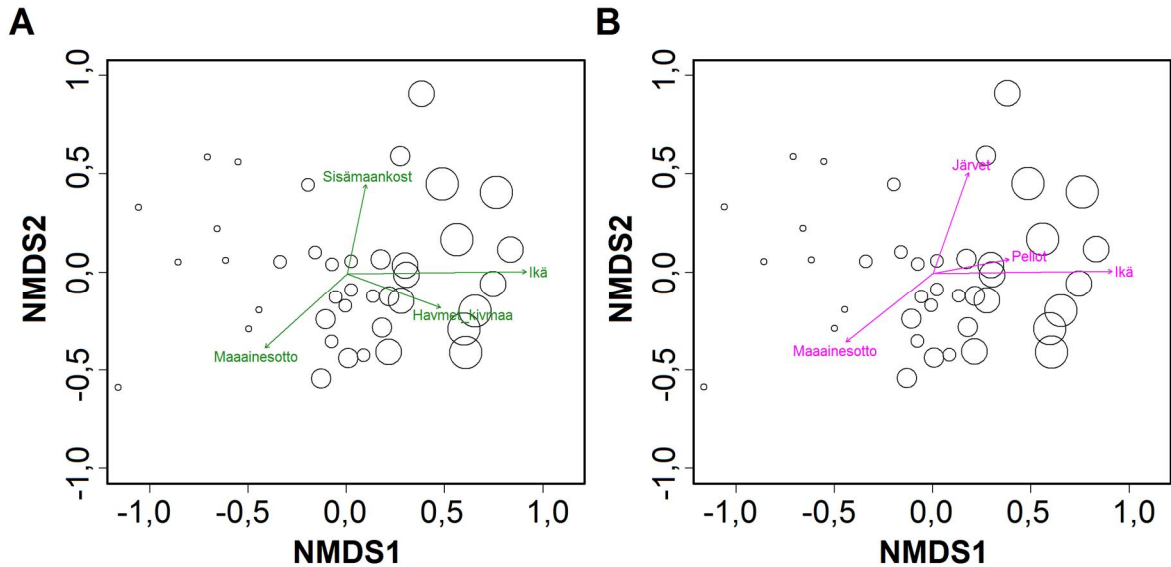
	100 m		200 m		1000 m	
	r	P	r	P	r	P
Maa-ainesten ottoalueet	0,166	0,007	0,155	0,026	0,172	0,031
Havumetsät kivennäismaalla	0,161	0,045	0,179	0,045	NS	NS
Pientaloalueet	0,188	0,047	NS	NS	NS	NS
Sisämaankosteikot	NS	NS	0,222	0,048	NS	NS
Järvet	NS	NS	NS	NS	0,197	0,03
Pellot	NS	NS	NS	NS	0,104	0,04

Taulukko 10. Mantelin testissä tilastollisesti merkitsevästi korreloivien maisemamuuttujien yhteensopivuus kasviyhteisödatasta muodostetun NMDS ordinaation kanssa. Vektorin yhteensopivuuden aste ( $r^2$ ), tilastollinen merkitsevyys (P) ja tulos ei tilastollisesti merkitsevä (NS).  $r^2$  on ordinaatioon sijoitetun selittävän muuttujan vektorin ja muuttujan ordinaatiopisteillä saamien arvojen korrelaatiokertoimen neliö.

	100 m		200 m		1000 m	
	$r^2$	P	$r^2$	P	$r^2$	P
Maa-ainesten ottoalueet	0,338	0,001	0,304	0,001	0,306	0,001
Havumetsät kivennäismaalla	0,257	0,003	0,243	0,005	NS	NS
Sisämaankosteikot	NS	NS	0,205	0,024	NS	NS
Pientaloalueet	0,165	0,033	NS	NS	NS	NS
Järvet	NS	NS	NS	NS	0,281	0,004
Pellot	NS	NS	NS	NS	0,147	0,045



Kuva 5. Tilastollisesti merkitsevästi hiekkakuoppien kasviyhteisöistä muodostetun eroavaisuusmatriisin suhteen korreloivat paikalliset (Kuva 5A) ja 100 metrin etäisyydellä kuopista olevat maisemamuuttujat (Kuva 5B) NMDS-ordinaatioissa. Muuttujien vektorit sijoittuvat suuntaan, jossa kuoppia vastaavista pisteistä kohtisuoraan vektorin suuntaista suoraa vasten piirretyt projektiot antavat korkeimman mahdollisen korrelaation tarkasteltavan muuttujan arvojen suhteen (Oksanen ym. 2016). Kuvan 5A vektorien yhteensopivuudet ordinaatioon ilmenevät taulukosta 8 ja kuvan 5B taulukosta 10. Vektorien pituudet määräytyvät suhteessa yhteensopivuusarvojen neliöjuuriin ( $r$ ). Kuvat ovat muuttujien vektoreita lukuun ottamatta identtisiä kuvaan 4 nähden.



Kuva 6. Tutkimusalueista 200 metrin (Kuva 6A) ja 1000 metrin (Kuva 6B) etäisyydellä olevat maisemamuuttujat NMDS-ordinaatioissa. Kuvissa on kaikki muuttujat, joista muodostetut etäisyysmatriisit korreloivat Mantelin testissä tilastollisesti merkitsevästi hiekkakuoppien kasviyhteisöistä muodostetun eroavaisuusmatriisiin suhteen. Vektorit sijoittuvat suuntaan, jossa kuoppia vastaavista pisteistä kohtisuoraan vektorin suuntaista suoraa vasten piirretyt projektiot antavat korkeimman mahdollisen korrelaation tarkasteltavan muuttujan arvojen suhteen (Oksanen ym. 2016). Kuvissa esitetyjen muuttujien yhteensopivuusarvot ilmenevät taulukosta 10. Vektorien pituudet määräytyvät suhteessa yhteensopivuusarvojen neliöjuuriin ( $r$ ). Kuvat ovat muuttujien vektoreita lukuun ottamatta identtisiä kuvaan 4 nähden.

## 4. TULOSTEN TARKASTELU

### 4.1. Maisemamuuttujien ja reunan etäisyyden vaikutus lajimääriin

Lajien dispersaali on keskeinen tekijä kaikissa yhteisöissä (Vellend 2010), mutta sen merkitys korostuu primaarisukessioalueilla, joiden kaikki lajit ovat vastikään levittäytyneet ulkopuolisilta alueilta. Tämän tutkimuksen tulokset tukivat ensimmäistä hypoteesiä maankäyttömuotojen heterogenian merkityksestä hiekkakuopan lajimääriin: maankäyttömuotojen määrä 200 metrin etäisyydellä kuopista lisäsi kuoppien kasviyhteisöjen lajimääriä. Sama tulos on saatu muun muassa maatalousympäristöissä (Gabriel ym. 2005). Paikallinen lajimäärä voikin kasvaa alueellisen elinympäristöjen heterogenian lisääntyessä, sillä heterogenisessa maisemassa elää monipuolinen lajisto (Fahrig 2003, Kumar ym. 2006). Hyvin rikkonaisissa maisemissa lajimäärä kuitenkin laskee, sillä pienet elinympäristölaikut eivät täytä kaikkien lajien vaatimuksia elinympäristön minimikoosta (Fahrig 2003, Redon ym. 2014). Ihmisen aiheuttama elinympäristöjen pirstoutuminen on ongelma etenkin heikosti levittäytyville specialistilajeille, jotka ovat usein lajeista uhanalaisimpia eivätkä menesty pienissä elinympäristölaikuissa (Eriksson ym. 2002, Redon ym. 2014). Siispä vaikka maiseman monipuolisuus näyttäisi tiettyyn rajaan asti edistävän monimuotoisuutta, voi tilanne olla epäsuotuisa juuri uhanalaisille elinympäristöjen jatkuvuutta tarvitseville eliöille.

Yksittäiset maankäyttömuodot tai elinympäristölaikut voivat lisätä tarkasteltavan alueen lajimäärää, jos ne ylläpitävät tarkasteltavalla alueella selviytyvien lajien populaatioita ja edistävät niiden levittäytymistä alueelle (Hanski 1999). Elinympäristöt, joissa elävät kasvilajit eivät menesty tarkasteltavalla alueella, voivat puolestaan vähentää alueelle päätyvien lajien määrää rajoittamalla näiden dispersaalia (Ehrlén & Eriksson



2000). Usean maisemamuuttujan eli kuoppia ympäröivien alueiden maankäyttöluokan määrä korreloi tilastollisesti merkitsevästi lajimäärien suhteen. Lajimäärät olivat suurempia kuopilla, joiden lähiympäristössä oli runsaasti pientaloalueita. Mahdollisia mekanismeja on monia. Lähellä ihmisasutusta sijaitsevat kuopat saattavat houkuttaa ihmisiä viemään kuopille esimerkiksi kompostijätteitä, jotka voivat nostaa kuoppien maaperän ravinteisuutta ja toimia dispersaaliväylänä rehevyyttä vaativille lajeille. Esimerkiksi yhdelle tämän aineiston kuopista oli kasattu multaa, jossa kasvoi rehevää ruohovartista kasvillisuutta. Multakasan vaikutus näkyi myös kivennäismaan puolella: paljaalla hiekalla kasvoi esimerkiksi vaahteraa ja muita lehtolajeja. Lähellä sijaitsevat pientaloalueet saattavat itsessäänkin toimia dispersaalilähteinä hiekkakuoppien lajeille; ovathan pientaloalueet avoimia ympäristöjä, joissa elävät lajit voisivat selviytyä myös hiekkakuopilla. Pihat ja puutarhat ylläpitävät rakenteeltaan ja lajistoltaan monimuotoista kasvilajistoa (Galluzzi ym. 2010, Beumer & Martens 2015). Iso-Britanniassa tehdyssä tutkimuksessa pihamailta inventoiduissa kasvuruuduissa oli yli puolet enemmän kasvilajeja kuin yhdessäkään luonnonniityiltä ja metsistä inventoidussa ruudussa (Thompson ym. 2003). Valitettavasti vain kolmannes puutarhojen lajeista oli kotoperäisiä. Pihat ja puutarhat toimivatkin leviämislähteinä ja -reitteinä sekä koto- että vierasperäisille kasvilajeille (Stadler ym. 2000). Vieraslajien takia pientalojen rooli monimuotoisuuden lisääjänä onkin varsin arveluttava.

Todennäköisesti pientalojen pihoilta levinneitä vieraslajeja havaittiin myös tässä tutkimuksessa. Pientalojen läheisyydessä olevien hiekkakuoppien lajilistaa täydensivät muun muassa idänkanukka (*Cornus alba*) ja tuoksuvatukka (*Rubus odoratus*). Yhdellä nuorella kuopalla kasvoi lisäksi erityisen haitallinen vieraslaji kurturuusu (*Rosa rugosa*). Haitallisista vieraslajeista komealupiini (*Lupinus polyphyllus*) oli kuopilla yleinen, mutta vain paikoin runsas. Tienvarsilla lupiini on havaittu vähentävän luontaisesti esiintyvien kasvien lajimäärää (Valtonen ym. 2006), ja sen vaikutus on todennäköisesti samansuuntainen myös hiekka- ja sorakuopilla. Typpeä sitomalla ja maaperän orgaanista ainesta lisäämällä lupiini voi toisaalta edistää heikkotuottoisten elinympäristöjen perustuotantoa, mutta koska lupiini on vahva kilpailija, tapahtuu tuottavuuden lisäys lajimäärän kustannuksella (Vilä ym. 2011). Nuorimman hiekkakuopan peittävin kasvilaji, tahmavillakko (*Senecio vulgaris*), on tulokaslaji, jota ei kuitenkaan lasketa erityisen haitalliseksi paikalliselle lajistolle (Hämet-Ahti ym. 1998, Anonyymi b 2016).

Ihmisvaikutteisista ympäristöistä myös 100 metrin etäisyydellä kuopista olevilla liikennealueilla oli positiivinen suhde putkilokasvien lajimäärään. Kasvien siemenet voivat levitä esimerkiksi moottoriajoneuvojen välityksellä teiden reunoille. Saksalaisessa tutkimuksessa moottoriajoneuvojen kuljettamassa ravassa havaittiin 124 kasvilajin siemeniä (Schmidt 1989). Monet avoimien ympäristöjen lajit voivat selviytyä teiden luiskilla ja levitä edelleen ympäröivään luontoon (Tikka ym. 2001). Myös varsinaiset paahdelajit voivat selviytyä tienluiskilla ja levittäytyä edelleen muualle maastoon (From 2005). Toisaalta teillä ja niiden läheisyydellä on myös kääntöpuolensa – komealupiinikin viihtyy tienluiskilla (Valtonen ym. 2006). Täten hiekkakuoppien lähellä kulkevat tiet voivat edistää sekä paahdelajien että haitallisten vieraslajien kulkeutumista hiekkakuopille.

Erilaisilla metsämailla oli vaihteleva suhde kuoppien lajimääriin. Lähellä kuoppia sijaitsevien kivennäismaiden harvapuustoisilla alueilla eli alueilla joiden latvuspeittävyys on alle 30 % ja sekametsillä oli positiivinen suhde lajimääriin, kun taas puustoisten turvemaiden suhde oli joko negatiivinen tai ei tilastollisesti havaittava. Kivennäismaiden harvapuustoiset alueet ylläpitävät todennäköisesti kuiviin ja valoisiin ympäristöihin sopeutuneiden kasvilajien populaatioita, jotka pärjäävät myös hiekkakuopilla. Se miksi kivennäismaiden sekametsät korreloivat tilastollisesti merkitsevästi lajimäärien suhteen, mutta havumetsät eivät, saattaa johtua siitä, että sekametsät ylläpitävät havumetsiä

korkeampaa lajimäärää (Márialigeti ym. 2009). Turvemaiden tapauksessa yhtäläisyys lajimääriin on vaikeammin tulkittavissa. Ehkä metsäisillä turvemaidella elää vain sellaisia lajeja, jotka eivät avoimilla kivennäismailla pärjää. Siten turvemaat toimisivat leviämiseistään kivennäismaiden lajeille.

Turvemaiden ohella 1000 metrin etäisyydellä kuopasta sijaitsevat maanottoalueet korreloivat negatiivisesti kokonais- ja putkilokasvilajimäärän suhteen. Ei ole yllättävää, että paikallinen lajimäärä on matala runsaasti primaarisukessioalueita sisältävässä maisemassa – ovathan etenkin aktiivisessa käytössä olevat maanottoalueet hyvin vähälajisia alueita. Lisäksi lajit todennäköisesti levittäytyvät heikosti maanottoalueiden välillä, mikä johtuu kuoppien muodosta: hiekkakuoppien seinämät ovat jyrkkiä. Ravinteiden heikosta saatavuudesta johtuen hiekkakuopilla elävien kasvien siemensato saattaa myös jäädä vähäiseksi (Campbell & Halama 1993). Täten maanottoalueet voivat turvemaiden tapaan olla leviämiseistä potentiaalisille kolonisoijille. Erityisen vaikeita leviämistäväyliä maanottoalueet ovat lajeille, jotka eivät muutenkaan pärjää avoimissa ympäristöissä. Onkin muistettava, että vaikka hiekkakuopat toimivat korvaavina elinympäristöinä paahdeympäristöjen lajeille, niin ne ovat myös leviämiseistä monille metsäisten elinympäristöjen lajeille. Esimerkiksi lahoppuilla elävien kääpälajien leviäminen kärsii lahoppuustoisten leviämiseistään puuttuessa (Nordén ym 2013).

Lajimäärä lisääntyy tarkasteltavan alueen pinta-alan kasvaessa (esim. Rosenzweig 1995). Niinpä suurikokoisilla kuopilla on todennäköisesti enemmän lajeja kuin pienillä kuopilla. Tämä näkyi myös tässä tutkimuksessa yksinkertaisesti siinä, että havaittujen kasvilajien määrä kasvoi, kun inventointujen alojen määrä lisääntyi. Saarieliömaantieteellisen teorian mukaan lajimäärä kuitenkin laskee, kun tarkasteltavan alueen etäisyys lähdepopulaatioihin kasvaa (MacArthur & Wilson 1967). Reunan etäisyydellä olikin negatiivinen suhde lajimäärään, mikä johtuu luultavasti siitä, että harvat lajit saavuttavat kaukana dispersaalilähteistä sijaitsevia maa-alueita (MacArthur & Wilson 1967). Niinpä hiekkakuopan koon ja lajimäärän suhde on tuskin lineaarinen, sillä suurilla kuopilla on suhteessa enemmän kaukana dispersiolähteistä sijaitsevia alueita kuin pienillä kuopilla. Lisäksi abioottiset olosuhteet, kuten suora auringonpaiste ja tuulisuus, ovat intensiivisempiä kauempana kuopan reunasta, mikä voi osaltaan laskea selviytyvien lajien määrää (Murcia 1995, Gray ym. 2002). Hiekkakuoppien reuna-alueet saavat myös todennäköisesti enemmän valumavesiä ja niiden mukanaan kuljettamia ravinteita ja orgaanista ainesta ulkopuolisilta alueilta, mikä voi edistää lajien selviytymistä ja allogeenistä sukessiota (Walker & Moral 2003). Täten kasvillisuuden kehitys pienillä kuopilla ja suurien kuoppien reunojen läheisillä alueilla voisi hyötyä sekä allogeenisestä materiaalista että dispersaalilähteiden läheisyydestä. Tulkintaa tukee aikaisempi tutkimustulos Tšekin tasavallasta, jossa sukessio eteni nopeiten pienillä ja luonnontilaisen kasvillisuuden ympäröimillä maanottoalueilla (Prach & Pysék 2001).

#### **4.2. Puuston ja maaperän vaikutus lajimääriin**

Puut ja niiden lajistollinen ja rakenteellinen vaihtelu luovat elinympäristöihin heterogeeniaa, joka on keskeinen osa boreaalisten metsäekosysteemien luontaista dynamiikkaa (Kuuluvainen ym. 2004). Puut muun muassa muokkaavat metsänpohjan mikroilmastoa sekä maaperän happamuutta ja ravinnetasapainoa (esim. Beatty 1984). Vaihtelu puuston rakenteessa ja lajikoostumuksessa heijastuu vaihtelevien olosuhteiden myötä myös metsänpohjan kasvilajistoon (Beatty 1984, Macdonald & Fenniak 2007). Täten rakenteeltaan ja puolajistoltaan vaihtelevat metsät tukevat monimuotoisuuden säilymistä paremmin kuin tasaikäarakenteiset yhden puolajin talousmetsät (Brockerhoff ym. 2008). Tässä tutkimuksessa männyn istutus alensi hiekkakuopan lajimäärää. Tämä voi johtua siitä, että paikallinen elinympäristön heterogeenia on istutusmänniköissä alhaisempaa kuin

alueilla, joiden puusto on levittäytynyt luonnostaan. Puuston lajistollinen ja rakenteellinen vaihtelu nostaa lajimäärää mahdollistamalla monenlaisiin olosuhteisiin sopeutuneiden kasvilajien selviämisen (Beatty 1984). On lisäksi mahdollista, että tiheä puusto vaikeuttaa maaperän resurssien kuten veden ja ravinteiden saatavuutta, minkä johdosta vain harva laji kykenee selviytymään istutetuilla aloilla (Barbier ym. 2008). Istutusmänniköissä tehdyssä harvennuskokeessa kasvilajien lukumäärä ja peittävyys olivat harvennetuilla koealoilla korkeampia kuin harventamattomilla koealoilla (Harrington & Edwards 1999).

Fasilitaatio on kasvilajien välinen positiivinen vuorovaikutussuhde, jossa kasvilaji edistää toisen kasvilajin kasvua, selviytymistä tai kelpoisuutta (Callaway 1995). Kasvilajien välistä fasilitaatiota tapahtuu etenkin sukkession alkuvaiheissa, joiden abioottiset olosuhteet ovat vaikeita useille kasvilajeille (Callaway 1995, Callaway & Walker 1997, Choler ym. 2001). Esimerkiksi sukkession alun heinät, sammalet ja varvut voivat edistää myöhempien sukkessiovaiheiden lajien kasvua ja selviytymistä tarjoamalla suojaa, vähentämällä eroosiota sekä kerryttämällä maaperään ravinteita ja orgaanista ainesta (Herrick & Wander 1999, Sedia & Ehrenfeld 2005, Ottenhof ym. 2007, Grau ym. 2010). Tämän tutkimuksen hiekka- ja sorakuopilla puusto oli istutettu suoraan paljaalle kivennäismaalle, joka on heikkotuottoista (Borgegård 1990, Anonyymi c 2015). Täten toimimalla menetetään alkuvaiheen lajien fasilitoiva vaikutus puuston ja muiden myöhempien sukkessiovaiheiden lajien kasvuun ja selviytymiselle. Itsestään ympäröiviltä alueilta leviävällä puustolla on todennäköisesti myös paikallisia sopeumia, jotka edesauttavat niiden kasvua ja selviytymistä istutettuihin puihin verrattuna (Williams 1966). Puuston istutus suoraan kivennäismaalle onkin haitallista sekä lajistollisen monimuotoisuuden että puuston kasvun kannalta. Luontainen sukkessio on todennäköisesti sekä ekologisesti että taloudellisesti männyn istutusta kestävämpi ratkaisu: alun pitkä vähäpuustoinen vaihe mahdollistaa avoimia ympäristöjä tarvitsevien lajien selviytymisen ja valmistaa maaperää myöhempien sukkessiovaiheiden lajeille sopivammaksi. Männyn istutuksen sijaan hiekkakuoppien jälkihoidossa tulisi varmistaa luontainen sukkessio alueella esimerkiksi estämällä ihmisten toiminta alueella. Luontaista ennallistamista tukevat myös aikaisemmat maanottoalueilla tehdyt tutkimukset (Prach & Pyšek 2001, Řehouňková & Prach 2008, Tropek 2012).

Typpeä yhteyttävillä kasvilajeilla on usein keskeinen merkitys ekosysteemien prosesseissa, sillä suurin osa terrestrisistä elinympäristöistä on typpirajoitteisia (Vitousek & Walker 1989, Vitousek & Howarth 1991). Tämän tutkimuksen kuopilla typpeä yhteyttävän harmaalepän esiintyvyys lisäsi lajimäärää. Harmaalepän lajimäärää nostava vaikutus voisi johtua siitä, että useimmat kasvilajit selviytyvät lepän juurieritteiden vaikutuspiirissä. Leppä saattaa myös lisätä paikallista elinympäristön heterogeeniaa muuten mäntyvaltaisilla alueilla mahdollistamalla niukatyyppisyydestä kärsivien lajien selviytymisen. Esimerkiksi jäätikön vetäytyessä paljastuneilla maa-alueilla lepät parantavat kasvien kasvua ja selviytymistä typpirikkaan juurieritteen avulla (Chapin ym. 1994). Typpeä yhteyttävät kasvit voivatkin nostaa sekä kasviyhteisön lajimäärää että perustuotantoa (Vitousek & Walker 1989, Johnson & Curtis 2001). Alaskan borealisissa metsissä, joiden valtapuulajina kasvoi leppiä ja muita typpeä yhteyttäviä lajeja, maanpäällisen biomassan vuotuinen tuotto oli huomattavasti korkeampi kuin muissa metsissä (Ruess ym. 1996). Täten esimerkiksi harmaalepän vaikutuspiirissä lajimäärän ohella myös perustuotanto voisi olla korkeampi kuin alueilla, joissa harmaaleppää ei esiinny.

Samaa ei voida sanoa tässä tutkimuksessa havaitusta yhteydestä maaperässä olevan soran (raekoko 2 – 16 mm) määrän ja kuoppien lajimäärän välillä. Yleensä soraiset maat ovat heikkotuottoisia, sillä vedenpidätyskyky ja ravinteiden saatavuus ovat sitä heikompia, mitä karkeampaa maa-ainesta on (Silver ym. 2000). Heikkotuottoisuuden ja lajimäärän

suhde voi johtua esimerkiksi resurssikilpailun vähäisyydestä (Grime 1973). Suomessa heikkotuottoiset niityt ovatkin lajistoltaan rikkaimpia, sillä yksikään laji ei muodosta erityisen tiheitä tai kookkaita kasvustoja (Foster & Gross 1998, Janssens ym. 1998, Grace & Jutila 1999). Ruohovaltaisissa elinympäristöissä tuottavuuden ja monimuotoisuuden suhde vaihtelee kuitenkin tutkimusalueen mukaan (Grace ym. 2007). Esimerkiksi Mississippin ruohotasangoilla lajimäärä on usein korkein tuottavimmilla alueilla (Tilman ym. 2001). Lajistollisen monimuotoisuuden ja tuottavuuden suhde ei olekaan yksiselitteinen ilmiö (Waide ym. 1999). Tässä tutkimuksessa harmaalepän esiintyvyyden ja soran määrän positiivinen vaikutus lajimäärään viittaa siihen, että tuottavuuden ja lajimäärän suhde vaihtelee myös paikallisesti. Täten etenkin soraiset maat voisivat soveltua paremmin monimuotoisuuden turvaamiseen kuin metsätalouden tarkoituksiin. Harmaaleppä voisi puolestaan soveltua sekä puuston kasvun lisäämiseen että lajistollisen monimuotoisuuden ylläpitämiseen muuten heikkotuottoisilla alueilla. Todennäköisesti vähäravinteisiin ja avoimiin ympäristöihin sopeutuneet paahdelajit suosivat soraisia maita ja tyypen niukkuudesta kärsivät lajit harmaalepän asuttamia alueita. Täten lajimäärä voisi olla korkein kuopilla, joissa on sekä harmaalepän asuttamia metsiköitä että avoimia ja vähäravinteisia alueita.

Tuloksia tulkittaessa ei voida sulkea pois sitä vaihtoehtoa, että erot kuoppien lajimäärissä johtuisivat vain eroista alueellisissa lajipooleissa (Ricklefs 1987, Hubbel 2001). Tällöin esimerkiksi harmaalepän esiintyvyyden positiivinen suhde lajimäärään selittyisi sillä, että kun alueella kasvaa monilajinen kasvuyhteisö, niin yhteisöön todennäköisemmin sisältyy myös harmaaleppää. Toisaalta mikäli monimuotoisuus olisi yksinomaan seurausta dispersaalista, niin vanhoilla hiekkakuopilla pitäisi olla myös korkein lajimäärä, sillä dispersaali on vanhoilla kuopilla vaikuttanut kauiten. Tässä tutkimuksessa hiekkakuopan iällä ei kuitenkaan ollut vaikutusta kasvilajimääriin. Samansuuntaisia tuloksia saatiin Espanjan uraanikaivosten ja Ruotsin hiekkakuoppien sukkessiota selvittäneissä tutkimuksissa (Martinez-Ruiz & Marrs 2007, Borgegård 1990). On kuitenkin mahdollista, että kuopan iän ja lajimäärän välillä havaittaisiin yhteys, jos iän vaikutusta pystyisi tutkimaan pidemmällä ajanjaksolla. Tämän tutkimuksen vanhimmat noin 60 vuotta käyttämättömänä olleet kuopat ovatkin varsin nuoria boreaalisten metsien luontaisen sukkession pituuteen verrattuna (Kuuluvainen ym. 2004).

### **4.3. Sukkessio ja kasvillisuuden vaihtelua selittävät tekijät**

Hiekka- ja sorakuopilta havaittujen lajien kokonaismäärä oli lähes viisinkertainen kuoppakohtaiseen keskiarvoon verrattuna, mikä viittaa korkeaan lajistolliseen vaihteluun kuoppien välillä. Vaihtelusta kertoo myös alhainen similariteetti kuoppien kasvuyhteisöjen välillä. Vaikka lajistollista vaihtelua kuoppien välillä oli runsaasti, niin samanikäiset kuopat muistuttivat toisiaan enemmän kuin eri-ikäiset kuopat, ja lajistolliset eroavaisuudet lisääntyivät kuoppien välisen ikäeron kasvaessa. Toisin sanoen hiekkakuopilla tapahtui kasvilajiston sukkessiota. Lajistokoostumuksen lisäksi myös biomassa muuttui: puuston tilavuus kasvoi iän myötä. Alueiden rakenne muuttuikin avoimista ympäristöistä kohti latvuston ja muun kasvillisuuden puolesta sulkeutunutta metsämaata. Ikäluokkien sisäinen lajistollinen vaihtelu voi osaltaan selittyä männyn istutuksella, joka todennäköisesti vaikuttaa kasvuyhteisöjen lajikoostumukseen samoilla mekanismeilla kuin lajimääriin: vain osa lajeista voi elää homogeenisessä istutusmännikössä (Macdonal & Fenniak 2007, Bockerhoff ym. 2008). Tulosteni perusteella lajisto olikin yksipuolisempaa niillä vanhoilla kuopilla, joihin oli istutettu mäntyä. Koska ikäluokkien sisäinen samankaltaisuus oli suunnilleen samansuurista sekä ensimmäisessä että viimeisessä ikäluokassa, ei voida sanoa, oliko havaittu sukkessio konvergenttistä vai divergenttistä (Walker & Moral 2003). Myös Ruotsin hiekkakuopilla tehdyssä tutkimuksessa lajistollinen vaihtelu oli suurta

kaikissa sukkessiovaiheissa (Borgegård 1990). Yleisesti ottaen konvergenssi ja divergenssi voi vaihdella esimerkiksi tarkasteltavan mittakaavan mukaan. Pohjois-Amerikkalaisen tutkimuksen mukaan boreaalisten metsien sukkessio johtaa yhteisöjen konvergenssiin, kun tarkasteltava alue on suuri (1 – 16 ha) ja divergenssiin, kun tarkastellaan pienempiä alueita (0,01 – 0,1 ha) (Frelich & Reich 1995).

Aikaisempien tutkimusten mukaan yhteisön ikä ei yksin selitä tarkasteltavan sukkessiovaiheen lajistoa (Borgegård 1990, Prach & Řehouňkova 2006). Yhteisöjen sukkessioon vaikuttavatkin esimerkiksi resurssien saatavuus, lajien väliset vuorovaikutukset ja häiriöiden määrä (Chen & Taylor 2012). Maanottoalueilla sukkession kulkuun ja lajikoostumukseen vaikuttaa voimakkaasti ympäröivien alueiden kasvillisuuden lajikoostumus (Borgegård 1990, Řehouňkova & Prach 2006) ja veden saatavuus (Řehouňkova & Prach 2006, Rahmonov & Szymczyk 2010). Tässä tutkimuksessa monet paikalliset muuttajat, kuten puuston tilavuus sekä maaperän happamuus, korreloivat tilastollisesti merkitsevästi kasvillisuuden vaihtelun suhteen. On huomattava, että sekä pH että puuston tilavuus ja korkeus korreloivat voimakkaasti iän suhteen ja niiden suhde yhteisöihin on samansuuntainen NMDS-ordinaatiossa. Luultavasti iän vaikutus kasviyhteisöjen koostumukseen liittyy juuri puuston kasvun myötä lisääntyvään varjostukseen sekä maaperän ominaisuuksien muuttumiseen kuten pH:n laskuun. Esimerkiksi Etelä-Ruotsin tammi- ja pyökkimetsissä maaperän pH ja puuston peittävyys selittivät parhaiten kenttäkerroksen kasvillisuuden eroja (Tyler 1989). Hiekkadyynien ruohovaltaisessa kasvillisuudessa happamuus määritteli voimakkaimmin lajiston koostumusta (Tahmasebi Kohyani ym. 2008). pH oli keskeinen muuttuja myös Keski-Eurooppalaisten hiekkakuoppien lajikoostumuksen määrittäjänä (Řehouňkova & Prach 2006). Happamuus vaikuttaa lajistoon, sillä eri lajit sietävät happamuutta eri tavoin (esim. Rosen ym. 2008). Lisäksi maaperän happamuus vaikuttaa kasveille käyttökelpoisten ravinteiden saatavuuteen: emäksisillä mailla kalsiumin ja fosforin saatavuus paranevat, kun taas happamilla mailla liukoista rautaa on maaperässä runsaasti (Sposito 2008). Siten happamilla mailla esimerkiksi kalkinvaattijat eivät menesty. Samoin alumiinia huonosti sietävät lajit puuttuvat happamilta mailta (Sposito 2008).

Puuston peittävyys vaikuttaa kasvillisuuden koostumukseen muun muassa säätelemällä metsän pohjalle päätyvän valon määrää (Beatty 1984, Sagar ym. 2008). Varjoisissa metsissä maaperä on viileämpi ja kosteampi kuin avoimemmissa metsissä (Weltzin & Coughenour 1990). Kun puuston peittävyys on keskimääräistä, lajimäärä on yleensä korkein, sillä sekä varjoisten että valoisien ympäristöjen suosijat pystyvät selviytymään alueella (Sagar 2008). Myös maaperän hienoaineksen ja soran määrä on aikaisemmissa tutkimuksissa selittänyt kasvillisuuden koostumusta (Řehouňkova & Prach 2006). Tässäkin tutkimuksessa pienimmän raekoon (<0,125 mm) ja soran (raekoko 2-16 mm) määrä korreloivat kasvillisuuden muutoksen suhteen. Myös kaksi muuta raekokoluokkaa (0,71 – 2 mm ja 0,125-0,2 mm) korreloivat kasvillisuuden muutoksen suhteen. Hienompina raekokojen suunta NMDS ordinaatiossa oli erisuuntainen kuin karkeampien raekokojen, mikä viittaa siihen, että eri hienojakoisilla mailla on erilaista lajistoa kuin karkeajakoisilla mailla. Lajiston erilaisuus liittyy todennäköisesti hieno- ja karkeajakoisten maiden erilaisiin kemiallisiin ja fysikaalisiin ominaisuuksiin, kuten vedenpidätyskykyyn ja ravinteisuuteen (Sposito 2008).

Mantelin testin tulosten perusteella paikalliset muuttajat korreloivat yhteisön muutoksen suhteen voimakkaammin kuin maisemamuuttajat. Tulos on erilainen kuin Keski-Euroopan hiekkakuopilla, joissa ympäröivän alueen maankäytöllä oli hieman suurempi vaikutus lajistoon kuin paikallisilla muuttujilla (Řehouňkova & Prach 2006). Syy siihen miksi tässä tutkimuksessa ei havaittu voimakkaita korrelaatioita maankäytön ja kuopan kasvillisuuden välillä, saattaa johtua siitä, että maankäytön erot eivät olleet kovin

suuria eri kohteissa. Esimerkiksi kivennäismaiden havumetsiä ja harvapuustoisia alueita oli runsaasti lähes jokaisen kuopan ympärillä. Valtaosa kuoppien lajistosta koostuu todennäköisesti näiltä pinta-alaltaan peittävilta alueilta levinneistä lajeista. Maanpeite ei myöskään suoraan kerro, mitä lajeja maanpeiteluokissa elää. Esimerkiksi kuusivaltaisten tuoreiden kankaiden ja mäntyvaltaisten kuivien kankaiden väliset lajistolliset erot ovat hyvin tunnettuja, mutta Corine-maanpeitteiden luokittelussa ei näitä havumetsiä erotella toisistaan. Erot mänty- ja kuusivaltaisten havumetsien peittävyudessa kuoppia ympäröivillä alueilla selittivät kasvillisuuden vaihtelua aikaisemmassa boreaalisen havumetsävyöhykkeen hiekkakuoppatutkimuksessa (Borgegård 1990). Mikäli häiriöt eivät muuta metsien sukkessiota, metsät kehittyvät Suomessakin maaperän kosteuden ja rehevyyden perusteella joko mänty- tai kuusivaltaisiksi metsiksi (Kuuluvainen ym. 2004). Edellä mainituista seikoista huolimatta osa maisemamuuttujista korreloi tilastollisesti merkitsevästi kasvillisuuden vaihtelun suhteen. Lisäksi maisemamuuttujien ja kasvillisuuden vaihtelun välisen korrelaation voimakkuus väheni suuremmilla puskurivyöhykkeillä. Korrelaation heikkeneminen etäisyyden kasvaessa viittaa siihen, että lähialueilla on suurempi yhteys yhteisöjen lajikoostumukseen. Primaarisukessioalueita ympäröivillä alueilla on suuri merkitys alueen lajimäärälle ja lajikoostumukselle, sillä ne määrittävät mitä lajeja ja kuinka runsaasti lajien leviäimiä alueelle päättyy (Borgegård 1990, Salonen & Setälä 1992).

Yksittäisistä maisemamuuttujista ainoastaan maa-ainesten ottoalueet korreloivat yhteisöjen erilaisuuden suhteen kaikilla etäisyyksillä. Ordinaatioiden perusteella maanottoalueiden suhde yhteisöihin on lisäksi kaikilla etäisyyksillä samansuuntainen. Todennäköisesti nämä alueet edistävät avoimiin ympärisöihin sopeutuneiden lajien ja haittaavat varjoisuutta vaativien lajien selviytymistä ja dispersaalia (Hanski 1999, Ehrlén & Eriksson 2000). Maa-ainesten ottoalueiden lisäksi 200 metrin etäisyydellä olevilla sisämaankosteikot korreloivat tilastollisesti merkitsevästi kuoppien lajistollisten erojen suhteen. Järvillä oli samansuuntainen vaikutus kuin sisämaan kosteikoilla, mutta tämä näkyi vain 1000 metrin etäisyydellä, mikä voi tosin johtua järvien puuttumisesta aivan kuoppien läheisyydestä. Kosteikoiden suhteellinen pinta-ala ympäröivillä alueilla oli lähes poikkeuksetta vähäinen, joten niiden vaikutus tuskin liittyy niiden rooliin leviämisen estäjinä. Sen sijaan niiden olemassaolo voisi viitata pohjaveden tai valumavesien parempaan saatavuuteen ja kosteissa ympäristöissä viihtyvien lajien esiintymiseen. Järviä puolestaan esiintyi runsaasti etenkin kilometrin säteellä kuopista, joten niiden yhteys yhteisöjen koostumukseen voi johtua myös niiden roolista kasvien leviämisestään. Toisaalta järvien samansuuntainen vaikutus kosteikkojen kanssa viittaa siihen, että järvetkin indikoivat kosteampaa maaperää, mikä näkyi myös kuoppien lajistossa. Kosteikkojen ja järvien ympäröimillä kuopilla esiintyi esimerkiksi korpikarhunsammalta (*Polytrichum juniperinum*), kurjenjalkaa (*Potentilla palustris*) ja saroja (*Carex sp.*).

Kivennäismaiden havumetsät korreloivat tilastollisesti merkitsevästi lajistollisten erojen suhteen vain 100 ja 200 metrin etäisyydellä kuopista. Tämä voi johtua yksinkertaisesti siitä, että iän myötä alueita ensin ympäröivät alueet muuttuvat asteittain havumetsiksi, jotka vaikuttavat lajistoon esimerkiksi vähentämällä valon määrää pohjakerroksessa (Sagar ym. 2008). Pientalojen yhteys lajistoon liittyyneen samoihin seikkoihin kuin niiden mahdollinen vaikutus kuoppien lajimääriin: pientaloalueet toimivat puutarhakarkureiden ja muiden vierasperäisten lajien levittäjinä. Lähellä kuoppia asuvat ihmiset saattavat myös harrastaa kuopilla esimerkiksi ammuntaa ja moottoriurheilua tai lisätä kuopille päätyvien ravinteiden määrää, millä voi olla vaikutusta kuoppien lajistoon (Wahlroos 2014).

#### 4.4. Kasvillisuuden vaihtelu Keski-Suomen hiekka- ja sorakuopilla

Kuoppien sisäisestä ja välisestä vaihtelevuudesta huolimatta kasviyhteisöjen sukkessiossa on nähtävissä tiettyjä päälinjoja. Etenkin heinät menestyvät alussa hyvin: koko aineiston 13 heinälaajista nuorimman ikäluokan kuopilla esiintyi 12 heinälaajaa, joista viisi ei esiintynyt lainkaan muissa ikäluokissa. Tulos alun heinävaltaisuudesta on samansuuntainen Pennasen ym. (2001) toteuttaman Hailuodon maankohoamisrannikon sukkessiotutkimuksen kanssa. Heinistä ainoastaan metsäkastikka (*Calamagrostis arundinaceae*) ja lehtonurmikka (*Poa nemoralis*) yleistyvät iän myötä. Nuorien kuoppien yleisimmät heinälaajat nurmirölli (*Agrostis capillaris*), hietakastikka (*Calamagrostis epigejos*) ja nurmilauha (*Deschampsia cespitosa*). Myös kuoppien ulkopuolella nämä lajit hyötyvät elinympäristö avoimuudesta: nurmirölli ja hietakastikka esiintyvät valtalajeina sekä kedoilla että tuoreilla niityillä, kun taas nurmilauha viihtyy tuoreilla ja kosteilla niityillä (Vainio 2001). Nurmilauhan ohella nuorilla kuopilla viihtyi harvinaisempana muitakin kosteudesta hyötyviä heinälajeja kuten polvipuntarpää (*Alopecurus geniculatus*) ja järviruoko (*Phragmites australis*). Muista putkilokasveista selkeästi kosteudesta ja avoimuudesta hyötyvä laji on pyöreälehtikihokki (*Drosera rotundifolia*), jota esiintyi monilla nuorilla kuopilla. Lajihavaintojen ja maaperänäytteiden perusteella nuorten kuoppien tasaiset pohjat voivat olla yllättävän kosteita kasvualustoja, mikä johtunee kosteutta imevän kasvillisuuden puuttumisesta (Ishizuka ym. 2002).

Heinien ohella sammalet menestyivät sukkession alkuvaiheessa. Nuorimman kuopan peittävin sammallaji oli pikkukarvasammal (*Ditrichum pusillum*), joka muodosti paljaalle hiekkamaalle laikuittaisia kasvustoja. Muilla nuorilla kuopilla sammalia esiintyi sekakasvustoina, joissa oli muun muassa kulosammalta (*Ceratodon purpureus*), hiekkalovisammalta (*Lophozia excisa*) ja varstasammalia (*Pohlia sp.*). Lisäksi kaikilla nuorilla kuopilla esiintyi törmähiekkasammalta (*Pogonatum urnigerum*). Myös muissa Suomessa tehdyissä tutkimuksissa sammalet ovat olleet runsaita sukkession alkuvaiheissa. Esimerkiksi metsäpalon jälkeen yleisimpiä pioneerilajeja ovat nuokkuvarstasammal (*Pohlia nutans*) ja kulosammal (Ruokolainen & Salo 2006). Vanhimmista kuopista kokonaan puuttuvia sammalia oli edellä mainittujen lisäksi keski-ikäisillä kuopilla yleiset hietikkotierasammal (*Racomitrium canescens*) ja karvakarhunsammal (*Polytrichum piliferum*). Nuorista kuopista puuttuivat tyypilliset metsänpohjan sammalet, seinäsammal (*Pleurozium schreberi*) ja metsäkerrossammal (*Hylocomium splendens*). Näistä metsäkerrossammal esiintyi vahvemmin vain vanhimmilla kuopilla, kun taas seinäsammal viihtyi myös keski-ikäisissä valoisammassa ympäristöissä.

Paahteisuudesta hyötyviä lajeja esiintyi pääosin nuorilla kuopilla. Nuorilla kuopilla havaittuja paahtelajeja olivat esimerkiksi mäkihorsma (*Ebilobium collinum*), ketoneilikka (*Dianthus deltoides*), ketokarvaskallioinen (*Erigeron acer* ssp. *acris*), sianpuolukka (*Arctostaphylos uva-ursi*) ja harakankeltanot (*Pilosella pilosellina*-ryhmä) (Hämet-Ahti ym. 1998). Myös kaikki tämän tutkimuksen silmälläpidettävät lajit suosivat paahteisia ympäristöjä ja esiintyivät vain nuorilla alle 20-vuotiailla kuopilla. Poikkeus oli kissankäpälä (*Antennaria dioica*), joka esiintyi myös vanhemmissa kuopissa, mutta edellytti sielläkin ympäristön avoimuutta. Silmälläpidettävistä lajeista saviämäsammalta (*Pleuridium subulatum*) ei ole ennen tavattu Keski-Suomessa (Juutinen & Ulvinen 2015). Se esiintyi kahden alle 10-vuotiaan kuopan kausikosteissa kohdissa. Ahonoidanlukko (*Botrychium multifidum*) kasvoi 16 vuotta käyttämättä olleen harvapuustoisien hiekkakuopan jäkälämatolla. Ketoneilikka ja musta-apila löytyivät noin 7-vuotiaalta kuopalta; musta-apila (*Trifolium spdiceum*) kasvoi heinävaltaisessa painanteessa ja ketoneilikka karummalla soraisella kasvualustalla. Kissankäpälä oli silmälläpidettävistä lajeista yleisin: se esiintyi kymmenellä 5 - 45 vuotta vanhalla kuopalla. Paahtelajien häviäminen sukkession edetessä johtuu valon määrän vähenemisestä, kasvillisuuden

sulkeutumisesta ja paahdelajien itävyyttä edistävän paljaan kivennäismaan peittymisestä (From 2005, Rintala & Lonka 2013). Puuston kasvaessa paahdeympäristöjen lajit häviävät kilpailun tilasta, valosta ja muista resursseista varjoisuutta paremmin sietäville kasveille (Frelich & Reich 1995, Kittamaa ym 2009). Vanhemmissa kuopissa esiintyikin monia varjoisuutta sietäviä ”metsien” lajeja kuten kuusi (*Picea abies*), kataja (*Juniperus communis*), yövilkka (*Goodyera repens*), vanamo (*Linnaea borealis*), pikkutalvikki (*Pyrola minor*), nuokkotalvikki (*Orthilia secunda*) ja kielo (*Convallaria majalis*), jotka eivät nuorimmissa kuopissa menestyneet.

Toisen ja kolmannen ikäluokan kuopissa yleisiä olivat jäkälät, jotka puuttuivat lähes täysin nuorilta kuopilta ja vähenivät kohti vanhempia kuoppia, joissa sammalet saivat suurempaa jalansijaa. Vaikka jäkälät sietävät kuivumista ja elinympäristön valoisuutta, niin nuorimpien kuoppien paahteisuus voi olla useille lajeille liikaa. Showman (1972) havaitsi, että jäkälälajit joiden primaarinen kuori sisälsi väripigmentejä, sietivät intensiivistä auringonpaistetta huomattavasti paremmin kuin väripigmentittömät lajit. Tässä tutkimuksessa ainoa nuorella, alle 10-vuotiaalla kuopalla esiintynyt jäkälä oli väritykseltään vaalea valkoporonjäkälä (*Cladonia arbuscula*). Jäkälät saattavat myös kärsiä kilpailusta sammalten ja putkilokasvien kanssa, jotka vähenevät kun mänty alkaa kasvaa. Jäkälät voivat lisäksi haitata putkilokasvien kasvua esimerkiksi hidastamalla ravinteiden ja orgaanisen aineen kertymistä (Sedia & Ehrenfeld 2005).

Sukcession alkuvaiheen yleisimmät lajit olivat hyviä levittäytyjiä (tuulilevinneisiä), jotka saavuttavat alueen muita aikaisemmin. Lajikoostumus onkin todennäköisesti seurausta sekä hyvästä levittäytymiskyvystä että selviytymisestä edesauttavista muista sopeumista, kuten kapeista ja vaha- tai karvapintaisista lehdistä. Tätä tulkintaa tukee se, ettei alkuvaiheen yhteisöissä havaittu hyvän levittäytymiskyvyn omaavia tyypillisiä metsien lajeja kuten metsäkerrossammalta ja yövilkkaa, jotka olivat yleisiä vanhoissa kuopissa. Sopeumat eivät kuitenkaan ole ainoita lajien esiintyvyyttä selittäviä tekijöitä. Esimerkiksi alueellinen lajipooli ja levittäytymisrajoitteet vaikuttavat yhteisön lajikoostumukseen (Pärtel ym. 1996, Ehrlén & Eriksson 2000). Niinpä kaikki potentiaaliset lajit eivät tarkasteltavalla alueella esiinny. Siperian taigalla tehdyssä pioneerilajitutkimuksessa kulon jälkeisten metsäalueiden puulajikoostumukseen ja lajien tiheyksiin vaikuttivat ympäröivien alueiden dispersaalilähteet ja eri puulajien levittäytymiskyvyt (Tautenhahn ym. 2015). Muodostuvan yhteisön lajikoostumuksella oli puolestaan suuri vaikutus sukcession suuntaan (Tautenhahn ym. 2015).

#### 4.5. Tulosten luotettavuus ja jatkotutkimukset

Paikallisten muuttujien vaikutuksen tarkastelussa on huomattava, että moni muuttujista korreloi kuopan iän suhteen. Esimerkiksi puuston tilavuuden ja pH:n sekä iän välillä on voimakasta korrelaatiota. Myös kuopan raekokojakauma korreloi iän suhteen: karkeampien aineiden suhteellinen osuus lisääntyi ja hienoainesten väheni iän myötä. Todennäköisesti havaittu korrelaatio johtuu aineiden lajittumisesta, mutta varmuudella tätä ei voi sanoa. Korrelaatiota havaittiin myös maisemamuuttujien ja iän välillä. Esimerkiksi 100 metrin säteellä olevat kivennäismaiden havumetsien määrä korreloi kuopan iän suhteen. Tämä voi johtua siitä, että osa inventoitavasta kuopasta sisältyy puskurivyöhykkeeseen, jota käytin maiseman vaikutuksen arvioimisessa. Sukcession alkuvaiheen kuopissa inventoitujen ruutujen ympäryys on luonnollisesti maanottoaluetta, joka iän myötä muuttuu esimerkiksi harvapuustoiseksi alueeksi ja edelleen kivennäismaiden havumetsäksi. Täten tiettyjen maanpeiteluokkien ja yhteisön muutoksen välinen suhde saattaa johtua iän myötä tapahtuvasta muutoksesta, jossa avoimet maanpeiteluokat kehittyvät sukcession myötä puuvaltaisemmiksi luokiksi.



Selittävien muuttujien välisistä korrelaatioista johtuen on joissain tapauksissa vaikea erotella, johtuuko havaittu korrelaatio kausaalista suhteesta vai onko havainto pikemminkin sivutuote jostain muusta taustalla toimivasta prosessista. Tämä koskee korrelaatioita myös laajemmassa näkökulmassa – korrelaatio ei suoraan tarkoita syy-seuraussuhdetta (Aldrich 1995). Tässä tutkimuksessa syy-seuraussuhteiden todentamista haittasi oletusten toteutumattomuus, johon muunnokset eivät suuremmin tuoneet helpotusta. Niinpä lineaarinen regressioanalyysi voitiin toteuttaa vain neljälle selittävälle muuttujalle, jotka selittivät lajimääriä varsin niukasti. Analyyseissä ei myöskään tehty ei-lineaarisia tilastollisia testejä; tosin tällaisia vuorovaikutuksia ei hajontakuvioiden tarkastelun perusteella ollut.

Yhteisöanalyyseissä päädyin parametrittomaan ordinaatiomenetelmään ja mantelin testiin, sillä näitä suositellaan runsaasti nollia sisältävälle yhteisödataalle (Zuur 2007). Parametrisen ordinaatiomenetelmän kuten kanonisen korrespondenssianalyysin (CCA) avulla olisi voitu tuottaa selitysasteita selittävien muuttujien vaikutukselle yhteisöjen koostumukseen, mutta tulosten luotettavuus ja ymmärrettävyys kärsisivät runsaasti harvalukuisia lajeja sisältävässä dataassa (Zuur 2007). Nollien määrää olisi voinut vähentää poistamalla datasta harvalukuisimpia lajeja, mutta tämä olisi tieteellisen tulkinnan kannalta arveluttavaa. Eri menetelmien käyttö hankaloittaa tulosten tarkastelua, mutta on välttämätöntä aineiston luonteen takia. Esimerkiksi Mantelin testin mukaan korkeimman korrelaation tuottavat selittävät muuttujat eivät ole samoja kuin BIOENV funktiolla tuotetut muuttujat. Tämä johtuu siitä, että BIOENV muodostaa voimakkaimmin yhteisön eroavaisuusmatriisin kanssa korreloivan etäisyysmatriisin muuttujista, jotka eivät välttämättä yksistään korreloi juuri lainkaan eroavaisuusmatriisin suhteen. Mantelin testin tulosten tulkinnassa on oltava valppaana myös siksi, että sen tuottama luku tarkoittaa korrelaatiota selittävästä muuttujasta muodostetun etäisyysmatriisin ja vastemuuttujasta muodostetun eroavaisuusmatriisin välillä. Ordinaatioihin sisällytetyt nuolet ovat myös varsin suuntaa-antavia, sillä niiden suunta perustuu maksimaaliseen korrelaatioon pisteiden suhteen, ja pisteiden sijainti perustuu kuoppien välisten lajistollisten erojen järjestyksiin – ei absoluuttisiin arvoihin.

Tässä tutkimuksessa monimuotoisuusindeksi ei korreloinut yhdenkään selittävän muuttujan suhteen. Todennäköisesti kunkin kuopan kasvilajien peittävyysien arviointiin käytetyt neljä yhden neliömetrin kasvi-inventointiruutua eivät olleet riittäviä kuoppien välisten lajistollisten erojen havaitsemiseksi, sillä kasvilajien peittävyys ja tiheydet olivat useilla kuopilla todella pieniä ja harvalukuisia lajeja oli runsaasti. Mikäli hiekkakuoppien kaltaisissa ympäristöissä tehdään jatkossa kasvilajistotutkimuksia, tulisi peittävyysien arviointiin käyttää suurempia pinta-aloja kuin tässä tutkimuksessa. Huomioitavaa on myös, että käyttämäni termi lajimäärä on todellisuudessa kasvilajiston tiheyttä kuvaava suure, sillä käytin kuoppien kasvillisuuden arviointiin kahta aarin kokoista inventointiruutua. Tämä on tietysti kasviyhteisöjen luotettavan vertailun vuoksi välttämätöntä.

Hiekkakuopan tuottavuuden ja lajimäärän yhteys jäi tässä tutkimuksessa epäselväksi. Tätä olisi kuitenkin tarpeellista tutkia, jotta voitaisiin tukea monimuotoisuuden säilymistä metsien tuottavuutta häiritsemättä. Jatkotutkimuksiin olisi mielenkiintoista sisällyttää myös maaperän kosteuden vaikutus puuston kehitykseen ja kasvilajistoon esimerkiksi mittaamalla pohjavesien syvyyksiä tutkimusaloilla (Řehouňková & Prach 2006). Koska iällä oli vaikutusta moniin muihin selittäviin muuttujiin, voisi jatkossa keskittyä samanikäisiin kohteisiin, jolloin pystyisi erottamaan muuttujien iästä riippumattoman vaikutuksen yhteisöihin. Myös muita eliöryhmiä olisi syytä tutkia. Hiekkakuopilla onkin havaittu monia paahteisista paikoista ravintokasvin tai lisääntymispaikan suhteen riippuvaisia pistiäis- ja perhoslajeja (From 2005).

#### 4.6. Johtopäätökset

Tälle tutkimukselle asetetut hypoteesit saivat tukea. Eri maankäyttömuotojen määrä Keski-Suomen hiekka- ja sorakuoppien lähiympäristössä nosti kuoppien lajimäärää, sillä monipuolinen maankäyttö lisää runsaslajisen alueellisen lajipoolin kautta paikallista lajimäärää (Pärtel ym.1996, Fahrig 2003). Mikäli kuopille oli istutettu mäntyä, lajimäärä kuitenkin laski, sillä puuston rakenteellinen ja lajistollinen yksipuolisuus alentaa kasviyhteisöjen lajimäärää vähentämällä olosuhteiden ja resurssien kirjoa (Beatty 1984, Macdonald & Fenniak 2007). Borealisille havumetsille tyypilliseen tapaan hiekka- ja sorakuoppien sukkessio eteni kohti rakenteeltaan ja lajistoltaan metsiä muistuttavia ympäristöjä (Walker & Moral 2003). Sukkessio ei kuitenkaan edennyt hiekkakuopilla konvergenttisesti eikä divergenttisesti. Sama tulos on saatu Ruotsissa, jossa hiekkakuoppien kasvilajisto vaihteli runsaasti kaikissa kehitysvaiheissa (Borgegård 1990).

Ihmisvaikutteisten alueiden vaikutus paikalliseen lajimäärään oli positiivinen, mutta niihin sisältyy myös vieraslajien leviämisen riski. Turvemaat puolestaan rajoittivat lajien levimistä hiekkakuopille (Ehrlén & Eriksson 2000). Kuoppien kasvilajimäärä lisääntyi heikkotuottoisissa soraisissa ympäristöissä ja toisaalta kasvua helpottavien lajien kuten harmaalepän läsnäollessa. Niinpä tämä tutkimus ei tuo selvyyttä tuottavuuden ja lajimäärän väliseen suhteeseen (Waide 1999). Erityisesti soranottoalueita voisi hyödyntää niiden heikkotuottoisuuden ja lajirikkauden takia paahdelajien populaatioiden turvaamisessa. Harmaalepällä voisi puolestaan olla käyttöä sekä puuston kasvun lisäämisessä (Ruess ym. 1996) että monimuotoisuuden turvaamisessa niillä maanottoalueilla, jotka halutaan käytön päätyttyä palauttaa metsämaaksi. Jatkossa hiekkakuopille voisikin istuttaa männyn sijasta harmaaleppää. Muilta osin tämä tutkimus tukee aikaisempaa maanottoalueilta saatua tulosta luontaisen sukkession eduista tekniseen ennallistamiseen verrattuna (Řehoukova & Prach 2006).

#### KIITOKSET

Haluan kiittää FT Minna-Maarit Kytöviitaa erinomaisen monipuolisesta ja asiantuntevasta ohjauksesta sekä innostavasta asenteesta, joka motivoi minua purtaessani Keski-Suomen paahteisimmista kolkista ja toisaalta piiloutuessani auringolta tutkielman kirjoitusvaiheessa. Perheeni ja ystävieni tuki oli minulle niin ikään korvaamatonta kaikissa työvaiheissa. Kiitän myös FM Anna Oldénia sammaloppaiden lainasta. Lisäksi nostan hattua Elimäki-säätiölle, joka päätti tukea maailmalle karanteen elimäkeläisen taloudellista tilannetta opintojen loppusuoralla.

## KIRJALLISUUS

- Aikio S., Väre H. & Strömmer R. 2000. Soil microbial activity and biomass in the primary succession of a dry heath forest. *Soil Biol Biochem* 32: 1091-1100.
- Alapassi M., Rintala J., Kinnunen T., Valpasvuo V., Britschgi R., Savola A., Rytteri T., Tiainen M. & Lavia M. 2009. Maa-ainesten kestävä käyttö. *Ympäristöministeriö: Ympäristöhallinnon ohjeita* 1/2009 .
- Alapassi M., Rintala J. & Sipilä P. 2001. Maa-ainesten ottaminen ja ottamisalueiden jälkihoito. *Ympäristöministeriö: Ympäristöopas* 85.
- Aldrich J. 1995. Correlations genuine and spurious in Pearson and Yule. *Statistical science* 10: 364-376.
- Anonyymi a. 2015 Maaperäkartan käyttöopas. <http://weppi.gtk.fi/aineistot/mp-opas/>. Luettu 11.6.2015.
- Anonyymi b. 2016. Vieraslajit. <http://www.vieraslajit.fi/lajit/HBE.MG2/list>. Luettu 29.4.2016.
- Anonyymi c. 2016. Metsikön uudistaminen: istuttaminen. <http://virtuoo.si.pkky.fi/metsaverkko/Metsanuudistaminen/istuttaminen.htm>. Luettu 10.5.2016.
- Barbier S., Gosselin F. & Balandier P. 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved—a critical review for temperate and boreal forests. *For Ecol Manage* 254: 1-15.
- Belnap J. 2002. Nitrogen fixation in biological soil crusts from southeast Utah, USA. *Biol Fertility Soils* 35: 128-135.
- Belnap J., Büdel B. & Lange O.L. 2001. *Biological soil crusts: characteristics and distribution*. Springer, Berlin-Heidelberg.
- Beatty S.W. 1984. Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understory plants. *Ecology* 65: 1406-1419.
- Beumer C. & Martens P. 2015. Biodiversity in my (back) yard: towards a framework for citizen engagement in exploring biodiversity and ecosystem services in residential gardens. *Sustainability Science* 10: 87-100.
- Borgegård S. 1990. Vegetation development in abandoned gravel pits: effects of surrounding vegetation, substrate and regionality. *Journal of Vegetation Science* 1: 675-682.
- Boucher D.H. 1988. *The biology of mutualism: ecology and evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Bouget C. & Duelli P. 2004. The effects of windthrow on forest insect communities: a literature review. *Biol Conserv* 118: 281-299.
- Bray J.R. & Curtis J.T. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol Monogr* 27: 325-349.
- Brockerhoff E.G., Jactel H., Parrotta J.A., Quine C.P. & Sayer J. 2008. Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? *Biodiversity & Conservation* 5: 925-951.
- Brown J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *Am Nat* 124: 255-279.
- Callaway R.M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61: 306-349.
- Callaway R.M. & Walker L.R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78: 1958-1965.
- Campbell D.R. & Halama K.J. 1993. Resource and pollen limitations to lifetime seed production in a natural plant population. *Ecology* 74: 1043-1051.
- Chapin F.S., Walker L.R., Fastie C.L. & Sharman L.C. 1994. Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. *Ecol Monogr* 64: 149-175.
- Chazdon R.L. & Fetcher N. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *The Journal of Ecology* 72: 553-564.
- Chen H.Y. & Taylor A.R. 2012. A test of ecological succession hypotheses using 55-year time-series data for 361 boreal forest stands. *Global Ecol Biogeogr* 21: 441-454.
- Choler P., Michalet R. & Callaway R.M. 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology* 82: 3295-3308.

- Clarke K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust J Ecol* 18: 117-143.
- Clements F.E. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institution of Washington, Washington D.C.
- Connell J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Connell J.H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *Am Nat* 122: 661-696.
- Connell J.H. & Slatyer R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am Nat* 111: 1119-1144.
- Cowie R. H. & Holland B. S. 2006. Dispersal is fundamental to biogeography and the evolution of biodiversity on oceanic islands. *Journal of Biogeography* 33: 193-198.
- Daubenmire R. 1968. *Plant communities. A textbook of plant synecology*. Harper & Row, New York.
- Davis M. 1991. The comparative phosphorus requirements of some temperate perennial legumes. *Plant Soil* 133: 17-30.
- Dean Jr W.E. 1974. Determination of carbonate and organic matter in calcareous sediments and sedimentary rocks by loss on ignition: comparison with other methods. *Journal of Sedimentary Research* 44: 1242-1248.
- Deines L., Rosentreter R., Eldridge D.J. & Serpe M.D. 2007. Germination and seedling establishment of two annual grasses on lichen-dominated biological soil crusts. *Plant Soil* 295: 23-35.
- Dillon P.J. & Kirchner W. 1975. The effects of geology and land use on the export of phosphorus from watersheds. *Water Res* 9: 135-148.
- Dornelas M., Connolly S.R. & Hughes T.P. 2006. Coral reef diversity refutes the neutral theory of biodiversity. *Nature* 440: 80-82.
- Eggler W.A. 1941. Primary succession on volcanic deposits in southern Idaho. *Ecol Monogr* : 277-298.
- Ehrlén J. & Eriksson O. 2000. Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. *Ecology* 81: 1667-1674.
- Elgersma A. 1998. Primary forest succession on poor sandy soils as related to site factors. *Biodiversity & Conservation* 7: 193-206.
- Engelmark O. 1999. Boreal forest disturbances. Teoksessa: Walker, L.R., (toim.). *Ecosystems of disturbed ground. Ecosystems of the world 16*. Elsevier, Amsterdam, p. 161-186.
- Eriksson O., Cousins S.A. & Bruun H.H. 2002. Land-use history and fragmentation of traditionally managed grasslands in Scandinavia. *Journal of vegetation science* 13: 743-748.
- ESRI (Environmental Systems Resource Institute). 2014. ArcMap 10.2 *ESRI, Redlands, California*.
- Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 487-515.
- Fahrig L., Baudry J., Brotons L., Burel F.G., Crist T.O., Fuller R.J., Sirami C., Siriwardena G.M. & Martin J. 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol Lett* 14: 101-112.
- Fine P.V., Mesones I. & Coley P.D. 2004. Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. *Science* 305: 663-665.
- Foley J.A., DeFries R., Asner G.P., Barford C., Bonan G., Carpenter S.R., Chapin F.S., Coe M.T., Daily G.C. & Gibbs H.K. 2005. Global consequences of land use. *Science* 309: 570-574.
- Foster B.L. & Gross K.L. 1998. Species richness in a successional grassland: effects of nitrogen enrichment and plant litter. *Ecology* 79: 2593-2602.
- Frelich L.E. & Reich P.B. 1995. Spatial patterns and succession in a Minnesota southern-boreal forest. *Ecol Monogr* 65: 325-346.
- From S. 2005. *Paahdeympäristöjen ekologia ja uhanalaiset lajit*. Vammalan Kirjapaino, Vammala.
- Gabriel D., Thies C. & Tschardtke T. 2005. Local diversity of arable weeds increases with landscape complexity. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 7: 85-93.
- Galluzzi G., Eyzaguirre P. & Negri V. 2010. Home gardens: neglected hotspots of agrobiodiversity and cultural diversity. *Biodivers Conserv* 19: 3635-3654.
- Gause G.F. 1932. Experimental studies on the struggle for existence. *J Exp Biol* 9: 389-402.

- Gilpin, M.E. & Hanski, I.A. 1991. *Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations*. Academic Press, London.
- Gleason H.A. 1939. The individualistic concept of the plant association. *Am Midl Nat* 21: 92-110.
- Gordon D.R. 1998. Effects of invasive, non-indigenous plant species on ecosystem processes: lessons from Florida. *Ecol Appl* 8: 975-989.
- Grace J.B. & Jutila H. 1999. The relationship between species density and community biomass in grazed and ungrazed coastal meadows. *Oikos* 85: 398–408.
- Grace J.B., Michael Anderson T., Smith M.D., Seabloom E., Andelman S.J., Meche G., Weiher E., Allain L.K., Jutila H. & Sankaran M. 2007. Does species diversity limit productivity in natural grassland communities? *Ecol Lett* 10: 680-689.
- Grau O., Rautio P., Heikkinen J., Saravesi K., Kozlov M.V. & Markkola A. 2010. An ericoid shrub plays a dual role in recruiting both pines and their fungal symbionts along primary succession gradients. *Oikos* 119: 1727-1734.
- Gray A.N. & Spies T.A. 1996. Gap size, within-gap position and canopy structure effects on conifer seedling establishment. *J Ecol* 84: 635-645.
- Gray A.N., Spies T.A. & Easter M.J. 2002. Microclimatic and soil moisture responses to gap formation in coastal Douglas-fir forests. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 332-343.
- Gregoire M. & Begin Y. 1993. The recent development of a mixed shrub and conifer community on a rapidly emerging coast (eastern Hudson Bay, subarctic Quebec, Canada). *J Coast Res* 9: 924-933.
- Griffin J. & Silliman B. 2011. Resource partitioning and why it matters. *Nature Education Knowledge* 3: 49.
- Grime J.P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242: 344 - 347.
- Grinnell J. 1924. Geography and evolution. *Ecology* 5: 225-229.
- Hanski I. 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Harley J.L. 1959. *The biology of mycorrhiza*. Leonard Hill, London.
- Harrington T.B. & Edwards M.B. 1999. Understorey vegetation, resource availability, and litterfall responses to pine thinning and woody vegetation control in longleaf pine plantations. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 1055-1064.
- Hautala H., Tolvanen A. & Nuortila C. 2008. Recovery of pristine boreal forest floor community after selective removal of understorey, ground and humus layers. *Plant Ecol* 194: 273-282.
- Heneberg P., Bogusch P. & Řehounek J. 2013. Sandpits provide critical refuge for bees and wasps (Hymenoptera: Apocrita). *J Insect Conserv* 17: 473-490.
- Herrick J.E. & Wander M.M. 1997. Relationships between soil organic carbon and soil quality in cropped and rangeland soils: the importance of distribution, composition, and soil biological activity. Teoksessa: Lal, R., Kimble, J.M., Follett, R.F. and Stewart, B.A. (toim.), 1997. *Soil processes and the carbon cycle*. CRC Press, Boca Raton, 11. painos, s. 402–425.
- Hodačová D. & Prach K. 2003. Spoil heaps from brown coal mining: technical reclamation versus spontaneous revegetation. *Restor Ecol* 11: 385-391.
- Hodkinson I.D., Webb N.R. & Coulson S.J. 2002. Primary community assembly on land—the missing stages: why are the heterotrophic organisms always there first? *J Ecol* 90: 569-577.
- Horn H.S. 1974. The ecology of secondary succession. *Annu Rev Ecol Syst* : 25-37.
- Houle G. 1997. No evidence for interspecific interactions between plants in the first stage of succession on coastal dunes in subarctic Quebec, Canada. *Canadian Journal of Botany* 75: 902-915.
- Hubbell S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography (MPB-32)*. Princeton University Press, New Jersey.
- Hutchinson G.E. 1957. Cold spring harbor symposium on quantitative biology. *Concluding remarks* 22: 415-427.
- Hämet-Ahti L., Suominen J., Ulvinen T. & Uotila P. 1998. *Retkeilykasvio*. Luonnontieteellinen keskusmuseo: Kasvimuseo, Helsinki.
- IBM Corp. 2013. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 22.0. *IBM Corp, Armonk, New York*.
- Ishizuka M., Ochiai Y. & Utsugi H. 2002. Microenvironments and growth in gaps. Teoksessa: Nakashizuka T. & Matsumoto Y. (toim.). 2002. *Diversity and Interaction in a Temperate Forest Community*, Springer, Japani, s. 229-244.

- Janssens F., Peeters A., Tallowin J., Bakker J., Bekker R., Fillat F. & Oomes M. 1998. Relationship between soil chemical factors and grassland diversity. *Plant Soil* 202: 69-78.
- Janzen D.H. 1974. Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica* 6: 69-103.
- Johnson D.W. & Curtis P.S. 2001. Effects of forest management on soil C and N storage: meta analysis. *For Ecol Manage* 140: 227-238.
- Jones M.M., Tuomisto H., Clark D.B. & Olivas P. 2006. Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *J Ecol* 94: 181-195.
- Jumpponen A. 2003. Soil fungal community assembly in a primary successional glacier forefront ecosystem as inferred from rDNA sequence analyses. *New Phytol* 158: 569-578.
- Jun R., Clément B. & Roze F. 2004. Primary succession of bryophyte and lichen communities in non-forested Atlantic coastal dunes: the example of the Pointe d'Arcay (France). *Nova Hedwigia* 78: 453-468.
- Juutinen R. & Ulvinen T. 2015. *Suomen sammalien levinneisyys eliömaakunnissa 6*. Suomen ympäristökeskus, Helsinki.
- Kittamaa S., Rytteri T., Ajosenpää T., Aapala K., Hallman E., Lehesvirta T. & Tukia H. 2009. *Harjumetsien paahdeympäristöt–nykytila ja hoito*. Vammalan Kirjapaino Oy, Sastamala.
- Kumar S., Stohlgren T.J. & Chong G.W. 2006. Spatial heterogeneity influences native and nonnative plant species richness. *Ecology* 87: 3186-3199.
- Kuuluvainen T. 2009. Forest management and biodiversity conservation based on natural ecosystem dynamics in northern Europe: the complexity challenge. *AMBIO: A Journal of the Human Environment* 38: 309-315.
- Kuuluvainen T., Saaristo L., Keto-Tokoi P., Kostamo J., Kuuluvainen J., Kuusinen M., Ollikainen M. & Salpakivi-Salomaa P. 2004. *Metsän kätköissä. Suomen metsäluonnon monimuotoisuus*. FIBRE/Edita Publishing Oy, Helsinki.
- Legendre P. & Legendre L. 1998. Numerical ecology: second English edition. *Developments in environmental modelling* 20.
- Lichter J. 1998. Primary succession and forest development on coastal Lake Michigan sand dunes. *Ecol Monogr* 68: 487-510.
- MacArthur R.H. & Wilson E.O. 1967. *Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, New Jersey.
- Macdonald S.E. & Fenniak T.E. 2007. Understorey plant communities of boreal mixedwood forests in western Canada: natural patterns and response to variable-retention harvesting. *For Ecol Manage* 242: 34-48.
- Maestre F.T., Bautista S., Cortina J. & Bellot J. 2001. Potential for using facilitation by grasses to establish shrubs on a semiarid degraded steppe. *Ecol Appl* 11: 1641-1655.
- Mannion D.A. 2014. *Global environmental change: a natural and cultural environmental history*. Routledge, London.
- Mantel N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res* 27: 209-220.
- Márialigeti S., Németh B., Tinya F. & Ódor P. 2009. The effects of stand structure on ground-floor bryophyte assemblages in temperate mixed forests. *Biodivers Conserv* 18: 2223-2241.
- Martínez-Ruiz C. & Marrs R. 2007. Some factors affecting successional change on uranium mine wastes: insights for ecological restoration. *Applied Vegetation Science* 10: 333-342.
- McGill B.J. 2003. A test of the unified neutral theory of biodiversity. *Nature* 422: 881-885.
- Murcia C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in ecology & evolution* 10: 58-62.
- Murray K.G. 1988. Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependent plants. *Ecol Monogr* 58: 271-298.
- Nordén J., Penttilä R., Siitonen J., Tomppo E. & Ovaskainen O. 2013. Specialist species of wood-inhabiting fungi struggle while generalists thrive in fragmented boreal forests. *J Ecol* 101: 701-712.
- Novák J. & Konvička M. 2006. Proximity of valuable habitats affects succession patterns in abandoned quarries. *Ecol Eng* 26: 113-122.

- Oksanen J., Blanchet F.G., Kindt R., Legendre P., Minchin P.R., O'Hara R., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H. & Wagner H. 2016. vegan: Community ecology package, version 2.3-5. <http://cran.r-project.org/web/packages/vegan>. Luettu 10.5.2016.
- Ottenhof C., Cano A.F., Arocena J., Nierop K., Verstraten J. & Van Mourik J. 2007. Soil organic matter from pioneer species and its implications to phytostabilization of mined sites in the Sierra de Cartagena (Spain). *Chemosphere* 69: 1341-1350.
- Pennanen T., Strömmer R., Markkola A. & Fritze H. 2001. Microbial and plant community structure across a primary succession gradient. *Scand J For Res* 16: 37-43.
- Podani J. & Schmera D. 2011. A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence-absence data. *Oikos* 120: 1625-1638.
- Poschod P., Bakker J., Bonn S. & Fischer S. 1996. Dispersal of plants in fragmented landscapes. Teoksessa: Settele, J., Margules, C., Poschod, P., Henle, K. (toim.), *Species survival in fragmented landscapes*, Springer, Netherlands, s. 123-127.
- Prach K. & Pyšek P. 2001. Using spontaneous succession for restoration of human-disturbed habitats: experience from Central Europe. *Ecol Eng* 17: 55-62.
- Prach K. & Řehouňková K. 2006. Vegetation succession over broad geographical scales: which factors determine the patterns? *Preslia*: 78: 469-480.
- Pärtel M., Zobel M., Zobel K. & van der Maarel E. 1996. The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities. *Oikos* 75: 111-117.
- R Core Team. 2016. The R Project for Statistical Computing. R version 3.2.5. <https://www.R-project.org/>. Luettu 10.5.2016.
- Rahmonov O. & Piatek J. 2007. Sand colonization and initiation of soil development by cyanobacteria and algae. *Ekológia* 26: 52-63.
- Rahmonov O. & Szymczyk A. 2010. Relations between vegetation and soil in initial succession phases in post-sand excavations. *Ekológia* 29: 412-429.
- Rassi P., Hyvärinen E. & Juslén A. ja Mannerkoski, I. 2010. *Suomen lajien uhanalaisuus-Punainen kirja 2010*. Edita Prima Oy, Helsinki.
- Redon M., Bergès L., Cordonnier T. & Luque S. 2014. Effects of increasing landscape heterogeneity on local plant species richness: how much is enough? *Landscape Ecol* 29: 773-787.
- Řehouňková K. & Prach K. 2006. Spontaneous vegetation succession in disused gravel-sand pits: Role of local site and landscape factors. *Journal of Vegetation Science* 17: 583-590.
- Řehouňková K. & Prach K. 2008. Spontaneous vegetation succession in gravel-sand pits: a potential for restoration. *Restor Ecol* 16: 305-312.
- Rice E.L. 2012. *Allelopathy*. Academic press, Orlando.
- Ricklefs R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235: 167-171.
- Riginos C. 2009. Grass competition suppresses savanna tree growth across multiple demographic stages. *Ecology* 90: 335-340.
- Rintala J. 1997. Soranottoalueiden jälkihoito: pintarakennemateriaalit suojaverhouksessa. *Suomen ympäristö* 54.
- Rintala J. & Lonka H. 2013. Maa-aineslain toimivuuden arviointi. *Suomen ympäristö* 12/2013.
- Rosen C.J., Bierman P.M. & Eliason R. 2008. Soil test interpretations and fertilizer management for lawns, turf, gardens, and landscape plants. <http://www.extension.umn.edu/garden/yard-garden/soils/soil-test-interpretations-and-fertilizer-management/>. Luettu 10.5.2016.
- Rosenzweig M.L. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ruess R.W., Cleve K.V., Yarie J. & Viereck L.A. 1996. Contributions of fine root production and turnover to the carbon and nitrogen cycling in taiga forests of the Alaskan interior. *Can J Forest Res*: 26: 1326-1336.
- Ruokolainen L. & Salo K. 2006. The succession of boreal forest vegetation during ten years after slash-burning in Koli National Park, eastern Finland. *Ann Bot Fenn* 43: 363-378.
- Sagar R., Singh A. & Singh J. 2008. Differential effect of woody plant canopies on species composition and diversity of ground vegetation: a case study. *Trop Ecol* 49: 189.
- Salonen V. 2006. *Kasviekologia: millaista on luonnonkasvien elämä?* WSOY, Helsinki.

- Salonen V. & Setälä H. 1992. Plant colonization of bare peat surface—relative importance of seed availability and soil. *Ecography* 15: 199-204.
- Schmidt W. 1989. Plant dispersal by motor cars. *Vegetatio* 80: 147-152.
- Sedia E.G. & Ehrenfeld J.G. 2005. Differential effects of lichens, mosses and grasses on respiration and nitrogen mineralization in soils of the New Jersey Pinelands. *Oecologia* 144: 137-147.
- Shannon C. 1948. A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal* 27: 379-423.
- Showman R.E. 1972. Residual effects of sulfur dioxide on the net photosynthetic and respiratory rates of lichen thalli and cultured lichen symbionts. *Bryologist* 75: 335-341.
- Silver W.L., Neff J., McGroddy M., Veldkamp E., Keller M. & Cosme R. 2000. Effects of soil texture on belowground carbon and nutrient storage in a lowland Amazonian forest ecosystem. *Ecosystems* 3: 193-209.
- Sposito G. 2008. *The chemistry of soils*. Oxford University Press, Oxford.
- Stadler J., Trefflich A., Klotz S. & Brandl R. 2000. Exotic plant species invade diversity hot spots: the alien flora of northwestern Kenya. *Ecography* 23: 169-176.
- SYKE. 2014. CORINE maanpeite 2012, 20m. Suomen ympäristökeskus.
- Tahmasebi Kohyani P., Bossuyt B., Bonte D. & Hoffmann M. 2008. Importance of grazing and soil acidity for plant community composition and trait characterisation in coastal dune grasslands. *Applied Vegetation Science* 11: 179-186.
- Tautenhahn S., Lichstein J.W., Jung M., Kattge J., Bohlman S.A., Heilmeyer H., Prokushkin A., Kahl A. & Wirth C. 2015. Dispersal limitation drives successional pathways in Central Siberian forests under current and intensified fire regimes. *Global Change Biol* 22:2178-97.
- Thompson K., Austin K.C., Smith R.M., Warren P.H., Angold P.G. & Gaston K.J. 2003. Urban domestic gardens (I): Putting small-scale plant diversity in context. *J Veg Sci* 14: 71-78.
- Tikka P.M., Högmander H. & Koski P.S. 2001. Road and railway verges serve as dispersal corridors for grassland plants. *Landscape Ecol* 16: 659-666.
- Tilman, D., Reich, P. B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T., & Lehman, C. 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294: 843-845.
- Tropek R., Kadlec T., Hejda M., Kocarek P., Skuhrovec J., Malenovsky I., Vodka S., Spitzer L., Banar P. & Konvicka M. 2012. Technical reclamations are wasting the conservation potential of post-mining sites. A case study of black coal spoil dumps. *Ecol Eng* 43: 13-18.
- Tropek R., Kadlec T., Karesova P., Spitzer L., Kocarek P., Malenovsky I., Banar P., Tuf I.H., Hejda M. & Konvicka M. 2010. Spontaneous succession in limestone quarries as an effective restoration tool for endangered arthropods and plants. *J Appl Ecol* 47: 139-147.
- Tyler G. 1989. Interacting effects of soil acidity and canopy cover on the species composition of field-layer vegetation in oak/hornbeam forests. *For Ecol Manage* 28: 101-114.
- Vainio M., Kekäläinen H., Alanen A. & Pykälä J. 2001. Suomen perinnebiotoopit. Perinnemaisemaprojektin valtakunnallinen loppuraportti. *Suomen ympäristö* 527.
- Valtonen A., Jantunen J. & Saarinen K. 2006. Flora and lepidoptera fauna adversely affected by invasive *Lupinus polyphyllus* along road verges. *Biol Conserv* 133: 389-396.
- van der Valk A.G. 1992. Establishment, colonization and persistence. Teoksessa: Glenn-Lewin, D.C., Peet, R.K. & Veblen, T.T. (toim.) *Plant succession: theory and prediction*, Chapman Hall, London, s. 60-102.
- Vellend M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *Q Rev Biol* 85: 183-206.
- Vilà M., Espinar J.L., Hejda M., Hulme P.E., Jarošík V., Maron J.L., Pergl J., Schaffner U., Sun Y. & Pyšek P. 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecol Lett* 14: 702-708.
- Vitousek P.M. & Howarth R.W. 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur? *Biogeochemistry* 13: 87-115.
- Vitousek P.M. & Walker L.R. 1989. Biological invasion by *Myrica faya* in Hawai'i: plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. *Ecol Monogr* 59: 247-265.
- Wahlroos J. 2014. Pohjavesialueilla sijaitsevien maa-ainesten ottoalueiden tila ja kunnostustarve Keski-Suomen maakunnassa. *Elinkeino-, liikenne ja ympäristökeskus, raportteja* 101/2014.



- Waide R., Willig M., Steiner C., Mittelbach G., Gough L., Dodson S., Juday G. & Parmenter R. 1999. The relationship between productivity and species richness. *Annu Rev Ecol Syst* 30: 257-300.
- Walker L.R. & Del Moral R. 2003. *Primary succession and ecosystem rehabilitation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Weiher E., Freund D., Bunton T., Stefanski A., Lee T. & Bentivenga S. 2011. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 366: 2403-2413.
- Weltzin J.F. & Coughenour M.B. 1990. Savanna tree influence on understory vegetation and soil nutrients in northwestern Kenya. *J Veg Sci* 1: 325-334.
- Whittaker R.H. 1970. *Communities and ecosystems*. Macmillan, New York.
- Wiegand G. & Felinks B. 2001. Primary succession in post-mining landscapes of Lower Lusatia—chance or necessity. *Ecol Eng* 17: 199-217.
- Wiens J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Funct Ecol* 3: 385-397.
- Williams, G.C. 1966. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton University Press, Princeton.
- Zuur A., Ieno E.N. & Smith G.M. 2007. *Analysing ecological data*. Springer Science & Business Media, New York.

Liite 1. Analyyseissä käytetyt selittävät muuttujat (vasemmanpuolisin sarake). Sarakkeessa A on ilmoitettu tilastollisesti merkitsevien muuttujien suhde tai vaikutuksen suunta kokonais- ja/tai putkilokasvilajimääriin summa- (+) ja erotusmerkeillä (-). Maisemamuuttujien kohdalla vuorovaikutuksen suunnan merkintään riittää tilastollinen merkitsevyys yhdellä etäisyydellä kuopista. Sarakkeessa B on ilmoitettu symbolilla § ne muuttujat, jotka korreloivat tilastollisesti merkitsevästi kasvillisuuden lajistollisen vaihtelun suhteen. NS = suhde ei tilastollisesti merkitsevä. Selittävät muuttujat ovat pääosin suhdeasteikollisia. Poikkeavan asteikon tyyppi on ilmoitettu 'Lisätieto'-sarakkeessa.

## LIITE 1

Selittävä muuttuja	A	B	Lisätieto
Ikä	NS	§	
Ikäluokka	NS	§	Järjestysasteikko
<b>Paikalliset muuttujat</b>			
pH	NS	§	
Raekoko >16 mm (%)	NS	NS	
Raekoko 2 - 16 mm (%)	+	§	
Raekoko 0,71 - 2 mm (%)	NS	§	
Raekoko 0,2 - 0,71 mm (%)	NS	NS	
Raekoko 0,125 - 0,2 mm (%)	NS	§	
Raekoko <0,125 mm (%)	NS	§	
Orgaaninen aines (%)	NS	§	
Puuston tilavuus (m <sup>3</sup> )	NS	§	
Puuston korkeus (m)	NS	NS	
Puuston lukumäärä	NS	NS	
Etäisyys reunaan (m)	-	NS	
Paljaan maan peittävyys	NS	§	
Mänty istutettu	-		Luokitteluasteikko
Lepän esiintyvyys	+		Luokitteluasteikko
Reunat tasattu	-		Luokitteluasteikko
<b>Maisemamuuttujat</b>			
Kerrostaloalueet	NS	NS	
Pientaloalueet	+	§	
Palveluiden alueet	NS	NS	
Teollisuuden alueet	NS	NS	
Liikennealueet	+	NS	
Maa-ainesten ottoalueet	-	§	
Kaatopaikat	NS	NS	
Rakennustyöalueet	NS	NS	
Vapaa-ajan asunnot	NS	NS	
Muut urheilu- ja vapaa-ajan toiminta -alueet	NS	NS	
Golfkentät	NS	NS	
Pellot	NS	§	
Hedelmäpuu- ja marjapensasviljelmät	NS	NS	
Luonnon laidunmaat	NS	NS	
Käytöstä poistunut maatalousmaa	NS	NS	

---

Puustoiset pelto- ja laidunmaat	NS	NS	
Lehtimetsät kivennäismaalla	NS	NS	
Lehtimetsät turvemaalla	NS	NS	
Havumetsät kivennäismaalla	NS	§	
Havumetsät turvemaalla	-	NS	
Havumetsät kalliomaalla	NS	NS	
Sekametsät kivennäismaalla	+	NS	
Sekametsät turvemaalla	-	NS	
Sekametsät kalliomaalla	NS	NS	
Harvapuustoiset alueet , cc <10%	+	NS	cc=latvuspeittävyys
Harvapuustoiset alueet, cc 10-30%, kivennäismaalla	NS	NS	
Harvapuustoiset alueet, cc 10-30%, turvemaalla	NS	NS	
Harvapuustoiset alueet, cc 10-30%, kalliomaalla	NS	NS	
Harvapuustoiset alueet, sähkölinjan alla	NS	NS	
Kalliomaat	NS	NS	
Sisämaan kosteikot	NS	§	
Avosuot	NS	NS	
Turvetuotantoalueet	NS	NS	
Joet	NS	NS	
Järvet	NS	NS	
Maanpeiteluokkien lukumäärä	+	NS	

---

Liite 2. Hiekka- ja sorakuopilta löydetty kasvi- ja jäkälälajit sekä niiden yleisyys koko aineistossa ja esiintyvyys eri ikäluokissa. Lajin (vasemmanpuolisin sarake) esiintyvyys on merkattu symbolilla x 'Ikäluokka'–sarakkeisiin. Lajin prosentuaalinen esiintyvyys aineiston kuopilla on 'Yleisyys'–sarakeessa. Yleisyys on laskettu vain analyysihin sisällytetyillä kuopilla (N=40) esiintyneille kasvilajeille. Lajit on järjestetty luokittelun (putkilokasvit, sammalet ja jäkälät) ja yleisyyden mukaan. Oikeanpuolisin sarake sisältää tietoa lajien uhanalaisuudesta ja haitallisuudesta. Lisäksi sarakeessa on tarkennettu, jos laji kasvoi inventointiruutujen ulkopuolella tai esiintyi ainoastaan analyyseistä poistetulla kuopalla.

## LIITE 2

	Ikäluokka 1	Ikäluokka 2	Ikäluokka 3	Ikäluokka 4	Ikäluokka 5	Yleisyys	Lisätieto (uhanalaisuus, haitallisuus ym.)
<b>Putkilokasvit</b>							
<b>(Tracheobionta)</b>							
<i>Pinus sylvestris</i>	x	x	x	x	x	100	
<i>Betula pubescens</i>	x	x	x	x	x	92,5	
<i>Ebilobium angustifolium</i>	x	x	x	x	x	92,5	
<i>Salix sp.</i>	x	x	x	x	x	85	
<i>Betula pendula</i>	x	x	x	x	x	82,5	
<i>Calluna vulgaris</i>	x	x	x	x	x	82,5	
<i>Agrostis capillaris</i>	x	x	x	x	x	77,5	
<i>Alnus incana</i>	x	x	x	x	x	75	
<i>Calamagrostis epigejos</i>	x	x	x	x	x	72,5	
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	x	x	x	x	x	72,5	
<i>Picea abies</i>	x	x	x	x	x	70	
<i>Vaccinium myrtillus</i>	x	x	x	x	x	67,5	
<i>Hieracium umbellata</i>	x	x	x	x	x	62,5	
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	x	x	x	x	x	60	
<i>Sorbus aucuparia</i>	x	x	x	x	x	57,5	
<i>Populus tremula</i>	x	x	x	x	x	55	
<i>Hieracium vulgata</i>	x	x	x	x		52,5	
<i>Deschampsia flexuosa</i>	x	x	x	x	x	50	
<i>Achillea millefolium</i>	x	x	x	x	x	42,5	
<i>Salix caprea</i>	x	x	x	x	x	40	
<i>Melampyrum pratense</i>		x	x	x	x	40	
<i>Orthilia secunda</i>		x	x	x	x	37,5	
<i>Solidago virgaurea</i>		x	x	x	x	37,5	
<i>Leontodon sp.</i>	x	x	x			32,5	
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	x	x	x	x	x	30	
<i>Empetrum nigrum</i>		x	x	x	x	30	
<i>Luzula multiflora</i>	x	x	x	x		30	
<i>Tussulago farfara</i>	x	x	x			30	
<i>Deschampsia cespitosa</i>	x	x	x	x		27,5	
<i>Equisetum arvense</i>	x	x	x	x		27,5	
<i>Gnaphalium sylvaticum</i>	x	x	x			27,5	

<i>Luzula pilosa</i>	x	x	x	x	27,5	
<i>Pyrola minor</i>		x	x	x	27,5	
<i>Antennaria dioica</i>	x	x	x	x	25	Silmälläpidettävä (NT)
<i>Prunella vulgaris</i>	x	x	x		25	
<i>Fragaria vesca</i>		x	x	x	22,5	
<i>Rubus idaeus</i>	x		x	x	22,5	
<i>Rumex acetosella</i>	x	x	x		22,5	
<i>Veronica officinalis</i>	x	x	x		22,5	
<i>Juniperus communis</i>			x	x	20	
<i>Ebilobium collinum</i>	x	x			20	
<i>Taraxacum sp.</i>	x	x			20	
<i>Cirsium palustre</i>	x	x			17,5	
<i>Erigeron acer</i>	x	x			17,5	
<i>Trifolium hybridum</i>	x	x			17,5	
<i>Poa nemoralis</i>				x	15	
<i>Achillea ptarmica</i>	x	x	x		15	
<i>Goodyera repens</i>				x	15	
<i>Linnaea borealis</i>			x		15	
<i>Lycopodium clavatum</i>		x		x	15	
<i>Pilosella pilosellina</i>	x	x			15	
<i>Pyrola rotundifolia</i>		x	x	x	15	
<i>Carex ovalis</i>	x	x			12,5	
<i>Hieracium sylvatica</i>	x		x	x	12,5	
<i>Hypericum maculatum</i>	x	x	x	x	12,5	
<i>Maianthemum bifolium</i>				x	12,5	
<i>Trientalis europeae</i>				x	12,5	
<i>Artemisia vulgaris</i>	x	x			10	
<i>Dryopteris carthusiana</i>			x	x	10	
<i>Lupinus polyphyllus</i>	x	x			10	Haitallinen vieraslaji
<i>Melampyrum sylvaticum</i>		x	x	x	10	
<i>Rubus saxatilis</i>			x	x	10	
<i>Viola canina</i>	x	x			10	
<i>Ebilobium montanum</i>	x		x	x	10	
<i>Angelica sylvestris</i>				x	7,5	
<i>Cerastium fontanum</i>	x	x			7,5	
<i>Euphrasia sp.</i>		x	x		7,5	
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>			x	x	7,5	
<i>Pyrola chloranta</i>				x	7,5	
<i>Ranunculus repens</i>	x				7,5	
<i>Sagina procumbens</i>	x	x			7,5	
<i>Tanacetum vulgare</i>		x			7,5	
<i>Acer platanoides</i>				x	5	
<i>Calamagrostis purpurea</i>	x			x	5	
<i>Festuca ovina</i>	x				5	
<i>Phleum pratense</i>	x	x			5	
<i>Alchemilla sp.</i>	x				5	

<i>Campanula patula</i>	x		x		5			
<i>Carex echinata</i>			x		x	5		
<i>Carex sp.</i>	x					5		
<i>Cirsium arvense</i>	x		x			5		
<i>Drosera rotundifolia</i>	x	x				5		
<i>Galium album</i>	x	x				5		
<i>Juncus filiformis</i>	x				x	5		
<i>Lathyrus pratensis</i>	x	x				5		
<i>Leucanthemum vulgare</i>	x		x			5		
<i>Lycopodium annotinum</i>					x	5		
<i>Moneses uniflora</i>					x	x	5	
<i>Oxalis acetosella</i>					x	x	5	
<i>Plantago major</i>	x						5	
<i>Potentilla erecta</i>			x				5	
<i>Senecio viscosus</i>	x						5	
<i>Trifolium repens</i>	x						5	
<i>Rubus odoratus</i>					x	x	5	Puutarhakarkuri
<i>Galeopsis speciosa</i>	x				x		5,0	
<i>Cornus alba</i>						x	2,5	Puutarhakarkuri
<i>Alopecurus geniculatus</i>	x						2,5	
<i>Alopecurus pratensis</i>	x						2,5	
<i>Elymus repens</i>	x						2,5	
<i>Phragmites australis</i>	x						2,5	
<i>Aegopodium podagraria</i>					x		2,5	
<i>Anthriscus sylvestris</i>					x		2,5	
<i>Botrychium multifidum</i>		x					2,5	Silmälläpidettävä (NT)
<i>Campanula rotundifolia</i>		x					2,5	
<i>Carex nigra</i>					x		2,5	
<i>Cirsium sp.</i>	x						2,5	
<i>Convallaria majalis</i>						x	2,5	
<i>Dryopteris filix-mas</i>			x				2,5	
<i>Equisetum sylvaticum</i>	x						2,5	
<i>Filago arvensis</i>	x						2,5	
<i>Filipendula ulmaria</i>	x						2,5	
<i>Galium palustre</i>					x		2,5	
<i>Galium uliginosum</i>	x						2,5	
<i>Gnaphalium uliginosum</i>	x						2,5	
<i>Juncus alpinoarticulatus</i>		x					2,5	
<i>Juncus conglomeratus</i>		x					2,5	
<i>Lycopodium complanatum</i>						x	2,5	
<i>Lysimachia vulgaris</i>					x		2,5	
<i>Myosotis arvensis</i>			x				2,5	
<i>Paris quadrifolia</i>						x	2,5	
<i>Polygonum aviculare</i>	x						2,5	
<i>Potentilla palustris</i>					x		2,5	
<i>Pyrola media</i>					x		2,5	

<i>Ranunculus acris</i>				x		2,5	
<i>Rhododendron tomentosum</i>				x		2,5	
<i>Silene dioica</i>				x		2,5	
<i>Stellaria graminea</i>	x					2,5	
<i>Tripleurospermum inodorum</i>	x					2,5	
<i>Veronica chamaedrys</i>				x		2,5	
<i>Vicia cracca</i>	x					2,5	
<i>Viola riviniana</i>		x				2,5	
<i>Spergularia rubra</i>	x					2,5	
<i>Urtica dioica ssp. sondenii</i>				x		2,5	
<i>Circaea alpina</i>				x		2,5	
<i>Myosotis sylvatica</i>				x		2,5	
<i>Melilotus albus</i>				x		2,5	Tulokaslaji
<i>Dianthus deltoides</i>	x					2,5	Ei ruudulla. Silmälläpidettävä (NT)
<i>Trifolium spicidum</i>	x					2,5	Ei ruudulla. Silmälläpidettävä (NT)
<i>Rosa rugosa</i>	x					2,5	Ei ruudulla. Erityisen haitallinen vieraslaji.
<i>Senecio jacobaea</i>		x				2,5	Ei ruudulla
<i>Quercus robur</i>				x		2,5	Ei ruudulla
<i>Geum rivale</i>					x	2,5	Ei ruudulla
<i>Vaccinium uliginosum</i>		x				2,5	Ei ruudulla
<i>Ribes nigrum</i>				x		2,5	Ei ruudulla
<i>Ribes spicatum</i>					x	2,5	Ei ruudulla
<i>Geranium sylvaticum</i>	x					0	Analyyseistä poistetulla kuopalla
<i>Prunus padus</i>	x					0	Analyyseistä poistetulla kuopalla
<i>Vicia sepium</i>	x					0	Analyyseistä poistetulla kuopalla
<i>Trifolium pratense</i>	x					0	Analyyseistä poistetulla kuopalla
<i>Carex digitata</i>						0	Analyyseistä poistetulla kuopalla
<i>Melica nutans</i>		x				0	Analyyseistä poistetulla kuopalla

### **Sammalet (Bryobionta)**

<i>Polytrichum juniperinum</i>	x	x	x	x	x	82,5
<i>Pogonatum urnigerum</i>	x	x	x	x		70
<i>Pleurozium schreberi</i>		x	x	x	x	62,5
<i>Polytrichum piliferum</i>	x	x	x	x		62,5
<i>Dicranum polysetum</i>	x	x	x	x	x	60
<i>Racomitrium canescens</i>	x	x	x	x		52,5
<i>Hylocomium splendens</i>		x	x	x	x	30
<i>Sciuro-hypnum curtum</i>	x	x	x	x	x	20
<i>Polytrichum commune</i>		x	x	x	x	17,5
<i>Ptilidium ciliare</i>			x	x	x	12,5
<i>Aulacomnium palustre</i>			x	x	x	10
<i>Ditrichum pusillum</i>	x	x				7,5
<i>Ptilium crista-castrensis</i>			x		x	7,5
<i>Climacium dendroides</i>			x	x		5
<i>Dicranum majus</i>				x		5

<i>Plagiomnium medium</i>					x	5	
<i>Pleurozium subulatum</i>	x	x				5	Silmälläpidettävä (NT)
<i>Cirriphyllum sp.</i>			x			2,5	
<i>Dicranum scoparium</i>					x	2,5	
<i>Eurhynchium hians</i>					x	2,5	
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>					x	2,5	
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>			x			2,5	
<i>Sanionia uncinata</i>					x	2,5	
<i>Sphagnum russowii</i>					x	2,5	
<i>Sphagnum sp.</i>					x	2,5	
<i>Sphagnum girgensohnii</i>					x	2,5	Ei ruudulla
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>		x				0	Analyyseistä poistetulla kuopalla
Maanpinnan sammalet	x	x	x	x	x	77,5	Sekakasvusto, lajeja: <i>Bryum sp.</i> , <i>Ceratodon purpureus</i> , <i>Ditrichum pusillum</i> , <i>Lophozia excisa</i> , <i>Marchantiophyta sp.</i> , <i>Pohlia annotinum</i> , <i>Pohlia nutans</i> , <i>Pohlia sp.</i>
<b>Jäkälät (Lichenes)</b>							
<i>Cladonia rangiferina</i>		x	x	x	x	65	
<i>Cladonia arbuscula</i>	x	x	x	x	x	62,5	
Torvijäkälät ( <i>Cladonia sp.</i> )		x	x	x	x	62,5	Lukuisia lajeja
<i>Cladonia cornuta</i>		x	x	x	x	52,5	
Tinajäkälät ( <i>Stereocaulon sp.</i> )		x	x	x		50	Lukuisia lajeja
<i>Cetraria islandica</i>		x	x	x	x	27,5	
<i>Cladonia stellaris</i>		x	x	x	x	15	
Nahkajäkälä ( <i>Peltigera sp.</i> )		x	x	x		15	