METSÄNTUTKIMUSLAITOKSEN TIEDONANTOJA 705, 1998

Monimuotoinen metsä

Metsäluonnon monimuotoisuuden tutkimusohjelman väliraportti

Erkki Annila (toim.)



VANTAAN TUTKIMUSKESKUS

METLA

METSÄNTUTKIMUSLAITOKSEN TIEDONANTOJA 705, 1998

Monimuotoinen metsä

Metsäluonnon monimuotoisuuden
tutkimusohjelman väliraportti

Erkki Annila (toim.)

VANTAAN TUTKIMUSKESKUS

Annila, E. (toim.) 1998. Monimuotoinen metsä. Metsäluonnon monimuotoisuuden tutkimusohjelman väliraportti. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 705. 335 s. ISBN 951-40-1647-5. ISSN 0358-4283.

Avainsanat: biodiversiteetti, monimuotoisuuden seuranta, sukkessio, luonnonmetsät, lahopuu, uhanalaiset lajit, ekologiset käytävät, monimuotoisuuden arvottaminen

Julkaisija: Metsäntutkimuslaitos, Vantaan tutkimuskeskus. Hyväksytty 24.9.98.

Kansikuva: E. Oksanen / Metla

Painopaikka ja -vuosi: Gummerus Kirjapaino Oy, 1998

Tilaukset: Metsäntutkimuslaitos, Unioninkatu 40A, 00170 Helsinki,
puh. (09) 857 051, faksi (09) 8570 5717.

Kirjoittajien yhteystiedot:
Metla, Vantaan tutkimuskeskus, PL 18, 01301 Vantaa:
Erkki Annila (erkki.annila@metla.fi), *Anna-Maija Hallaksela* (anna-maija.hallaksela @metla.fi), *Heikki Henttonen* (heikki.henttonen@metla.fi), *Antti Isomäki* (antti.isomaki @metla.fi), *Jyrki Jalonen* (jyrki.jalonen@metla.fi), *Leila Korpela* (leila.korpela@ metla.fi), *Michael Müller* (michael.mueller@metla.fi), *Hannu Nousiainen* (hannu. nousiainen@metla.fi), *Antti Reinikainen* (antti.reinikainen@metla.fi), *Mari Rusanen* (mari.rusanen@metla.fi), *Juha Siitonen* (juha.siitonen@metla.fi), *Markku Tamminen* (markku.tamminen@metla.fi), *Rauni Valjakka* (rauni.valjakka@metla.fi), *Ilkka Vanha-Majamaa* (ilkka.vanha-majamaa@metla.fi).

Metla, Helsingin tutkimuskeskus, Unioninkatu 40A, 00170 Helsinki:
Tiina Tonteri, Vantaa (tiina.tonteri@metla.fi), *Erkki Tomppo* (erkki.tomppo@metla.fi).

Metla, Kannuksen tutkimusasema, PL 44, 69101 Kannus:
Jyrki Kangas (jyrki.kangas@metla.fi).

Metla, Parkanon tutkimusasema, Kaironiementie 54, 39700 Parkano:
Pentti Niemistö (pentti.niemisto@metla.fi).

Metla, Rovaniemen tutkimusasema, PL 16, 96301 Rovaniemi:
Kari Mikkola (kari.mikkola@metla.fi), *Arto Naskali* (arto.naskali@metla.fi), *Martti Varmola* (martti.varmola@metla.fi).

Helsingin yliopisto, Ekologian ja systematiikan laitos, Populaatiobiologian os., PL 17, 00014 Helsingin yliopisto: *Voitto Haukisalmi* (voitto.haukisalmi@helsinki.fi), *Jari Niemelä* (jari.niemela@helsinki.fi).

Oulun yliopisto, Biologian laitos, PL 333, 90571 Oulu: *Pasi Reunanen* (preunane@ mail.student.oulu.fi).

Metsänjalostussäätiö, Viljatie 4 A, 00700 Helsinki: *Anu Mattila* (anu.mattila@metla.fi), *Pekka Vakkari* (pekka.vakkari@metla.fi).

Helena Pirkkalainen, 19900 Joutsa.

Copyright: Metsäntutkimuslaitos

Sisällys

Lukijalle *Erkki Annila* (toim.) 4

Monimuotoisuuden mittaaminen ja seuranta

1 Luonnon monimuotoisuuden arviointi valtakunnan metsien inventoinnissa. *Erkki Tomppo ja Tiina Tonteri* 7
2 Metsä- ja suokasvillisuuden seuranta VMI:n yhteydessä. *Antti Reinikainen, Kari Mikkola, Ilkka Vanha-Majamaa, Hannu Nousiainen ja Markku Tamminen* 19
3 Luonnontilaisten metsien rakenne seurantakoealoilla. *Antti Isomäki, Pentti Niemistö ja Martti Varmola* 75
4 Metsien perinnöllinen monimuotoisuus. *Mari Rusanen, Pekka Vakkari ja Anu Mattila* 87

Luonnonmetsien monimuotoisuutta ylläpitävät tekijät

5 Tulen vaikutus taimettumiseen, aluskasvillisuuden sukkessioon ja sienilajistoon. *Ilkka Vanha-Majamaa* 99
6 Lahopuun merkitys metsäluonnon monimuotoisuudelle – kirjallisuuskatsaus. *Juha Siitonen* 131
7 Reunavaikutteisen suokasvillisuuden merkitys metsien monimuotoisuudelle. *Leila Korpela* 163
8 Metsän sukkessio ja lehtipuut. *Pasi Reunanen* 177

Talousmetsien monimuotoisuus

9 Uusittujen metsänkäsittelymenetelmien vaikutus uhanalaisiin lajeihin. *Erkki Annila* 197
10 Kuusen neulasten endofyyttisienien diversiteetti erilaisissa eteläsuomalaisissa metsissä. *Michael Müller, Rauni Valjakka ja Anna-Maija Hallaksela* 223
11 Metsänkäsittelyn vaikutus aluskasvillisuuteen – tutkimuksen ja otannan ongelmat. *Jyrki Jalonen ja Ilkka Vanha-Majamaa* 239
12 Ekologisten käytävien merkityksestä keskisuomalaisissa talousmetsissä. *Heikki Henttonen, Voitto Haukisalmi, Helena Pirkkalainen ja Jari Niemelä* 255

Monimuotoisuuden arvottaminen

13 Biodiversiteetti ja metsien suojelu. *Jyrki Kangas* 275
14 Biodiversiteetin suojelun tavoitteiden ja prioriteettien määrittäminen kohti integroivaa lähestymistapaa. *Arto Naskali* 287

Lukijalle

Metsätalouden ympäristöohjelmassa vuodelta 1994 asetetaan tavoitteeksi, että luonnonsuojelu- ja metsäntutkimus tuottavat monipuolista ja kattavaa tietoa metsäluonnon biologiasta, metsien monimuotoisuudesta ja sen kehityksestä sekä metsätalouden toimenpiteiden vaikutuksista. Erääksi tutkimuksen painoalaksi määriteltiin metsäluonnon biologinen monimuotoisuus. Ohjelmassa korostetaan lisäksi monipuolisen metsä- ja suoekosysteemien seurantajärjestelmien aikaansaamista sekä luonnon monimuotoisuuden ja kestävän metsätalouden kriteerien kehittämistä, samoin kuin metsätalouden taloudellisia ja ympäristötietoja yhdistävän tilinpitojärjestelmän kehittämistä.

Vastatakseen omalta osaltaan ympäristöohjelman tavoitteiden saavuttamisesta Metsäntutkimuslaitos perusti vuonna 1995 *Metsäluonnon monimuotoisuus* -tutkimusohjelman. Päätavoitteeksi määriteltiin metsäluonnon biologisen monimuotoisuuden ja metsävarojen kestävän käytön välisten suhteiden tutkiminen.

Monimuotoisuus perustuu ajalliseen, metsän eri kehitysvaiheiden väliseen vaihteluun ja alueelliseen, eri kasvupaikkojen väliseen vaihteluun. Metsien hyväksikäyttö vaikuttaa molempiin päävaihtelutekijöihin. Metsien hoidolla ja hakkuilla vaikutetaan ajalliseen vaihteluun, metsän rakenteeseen eri kehitysvaiheissa, ja metsänparannustoimenpiteillä, lähinnä ojituksella, kasvupaikkojen väliseen vaihteluun. Tutkimushankkeissa selvitetään metsän rakenteen ja erilaisten metsänkäsittelyjen vaikutusta eliölajistoon metsikkötasolla sekä metsän eri kehitysvaiheiden merkitystä biologiselle monimuotoisuudelle. Olennaista näissä tutkimuksissa on tieto luonnontilaisten metsien kehityksestä ja eri kehitysvaiheiden rakenteesta.

Tutkimusta kohdistetaan myös alueelliseen, ekosysteemien monimuotoisuuteen, joka rakentuu erillisten metsiköiden ja kasvupaikkojen monimuotoisuudesta. Tarkoituksena on tuottaa tietoa alue-ekologista metsäsuunnittelua varten. Olennaisena osana tutkimusohjelmassa on metsäluonnon valtakunnallinen seuranta, jonka tarkoituksena on selvittää erilaisten kasvupaikkojen (avainbiotoopit) esiintymistiheyttä ja luonnontilaisuuden astetta sekä miten metsien käsittely valtakunnallisella tasolla on vaikuttanut monimuotoisuuteen. Valtakunnallinen seuranta edellyttää monimuotoisuuden indikaattorien ja mittausmenetelmien kehittämistä.

Ohjelman tavoitteena on lisäksi tuottaa tietoa, joka edesauttaisi puuntuotannollisten ja monimuotoisuuden säilyttämiseen liittyvien tavoitteiden yhteensovittamista. Tarkoituksena on kehittää ympäristötaloudellisia malleja puuntuotannon ja luontoarvojen yhteensovittamiseksi sekä lisätä tietoa luontoarvojen sisällöstä, taloudellisesta merkityksestä ja ohjauskeinoista.

Kaikki käynnissä olevat tutkimushankkeet ovat vielä kesken, joten tässä väliraportissa esitetyt tulokset ovat suurimmaksi osaksi alustavia. Tulosten julkaiseminen yhdessä kirjallisuuteen pohjautuvan tarkastelun kanssa on kuitenkin jo tässä vaiheessa katsottu tarkoituksenmukaiseksi, jotta tieto saataisiin mahdollisimman nopeasti palvelemaan käytäntöä.

Vantaalla 1.9.1998

Erkki Annila
tutkimusohjelman koordinaattori



E. Oksanen

Monimuotoisuuden mittaaminen ja seuranta

1 Luonnon monimuotoisuuden arviointi valtakunnan metsien inventoinnissa

Erkki Tomppo ja Tiina Tonteri

Sisällys

Valtakunnan metsien inventoinnin (VMI) rooli biodiversiteettitiedon tuottajana 8
Biodiversiteettitiedon tarpeet Suomessa 9
Biodiversiteetin inventoinnin lähestymistavat 12
Luonnon monimuotoisuuteen liittyvät mittaukset valtakunnan metsien inventoinnissa 14
Luonnon monimuotoisuuden inventoinnin kehittäminen valtakunnan metsien inventoinnissa 15
Kirjallisuus 16

Valtakunnan metsien inventoinnin (VMI) rooli biodiversiteettitiedon tuottajana

Valtakunnan metsien inventointi (VMI) on tuottanut harhatonta ja luotettavaa suuraluetietoa Suomen metsävaroista 75 vuoden ajan. Tietoja on käytetty muun muassa suuralueiden metsätalouden suunnittelussa, metsäpolitiikan taustatietoina sekä metsäteollisuuden kapasiteetin mitoituksessa. Inventointien aloittamisen taustalla oli huoli metsävarojen riittävyydestä laajenevan metsäteollisuuden raaka-aineen tyydyttäjänä ja lisäksi tarve verottaa metsien tuottoa.

Ensimmäinen inventointi tehtiin vuosina 1921–1924. Se ja kolme seuraavaa inventointia perustuivat maasto-otantaan ja koealojen mittaukseen. Viidennestä inventoinnista (1967–1970) alkaen on käytetty ilmavalokuvia pohjoisimman Suomen alueella. Kahdeksannen inventoinnin aikana (1986–1994) kehitettiin VMIstä ns. monilähdeinventointi, joka maastomittausten lisäksi hyödyntää satelliittikuvia ja numeerista karttatietoa (Tomppo 1996a).

Yhdeksäs inventointi aloitettiin keväällä 1996. Uutena kokonaisuutena inventointiin liitettiin luonnon monimuotoisuuteen liittyviä muuttujia. Kaikista inventoinneista on vastannut Metsäntutkimuslaitos.

Nykyisin VMIssä on käytössä kaksi systemaattiseen otantaan perustuvaa koealaverkkoa. Metsävarojen inventointiin tarkoitettu koealaverkko käsittää noin 70 000 koealaa. Kahdeksannessa inventoinnissa merkittiin Pohjois-Suomesta lähtien viidesosa koealoista pysyviksi. Vuosina 1985–1986 perustettiin pääasiassa metsien terveydentilan seurantaan tarkoitettu koealaverkko. Se käsittää koko maassa noin 3 000 pysyvää koealaa.

Valtakunnan metsien inventointi on tulevaisuudessa myös osa kansallista biodiversiteetin seurantajärjestelmää. Tavoitteena on tuottaa tietoa luonnon monimuotoisuudesta ja siihen vaikuttavista tekijöistä. Inventoitavien ja seurattavien muuttujien valinnan olisi hyvä perustua ekologiseen tutkimukseen biodiversiteetin suhteesta eliöiden populaatio-, yhteisö- ja ekosysteemitasojen ilmiöihin ja prosesseihin (Johnson ym. 1996). Luonnon monimuotoisuutta koskevan tilastotiedon tarvitsijoiden tarpeet sekä käytettävissä olevat resurssit kuitenkin pitkälti määräävät nykyisin sen, mitä voidaan inventoida. VMI sopii luonteensa vuoksi varsin hyvin laajoja alueita koskevan tiedon keräämiseen ja yleisten trendien seurantaan. Sen sijaan harvinaisten ilmiöiden, kuten harvalukuisten tai uhanalaisten eliöiden esiintymisen inventointiin, se ei sovellu.

Biodiversiteettitiedon tarpeet Suomessa

On todennäköistä, että luonnon monimuotoisuuden tutkimuksen lisääntymisen ja metsätalouden muutosten myötä on syntynyt uudenlaisia inventointiluonteisen metsäluonnon monimuotoisuustiedon tarpeita. Luonnon monimuotoisuuden arvioinnin suunnittelua varten selvitettiin näitä tarpeita 90 organisaatiolle lähetetyllä kyselyllä. Kysely lähetettiin seuraavanlaisille organisaatioille, joiden arvioitiin tarvitsevan monimuotoisuustietoa tulevaisuudessa:

- metsäalan yritykset
- metsäalan järjestöt yms. organisaatiot
- ministeriöt
- yliopistojen ekologiset ja metsäekologiset laitokset
- eräät valtion liikelaitokset tai valtionhallintoon kuuluvat organisaatiot
- eräät valtion tutkimuslaitokset
- luonnon- tai ympäristönsuojelua harjoittavat kansalaisjärjestöt.

Useat näistä organisaatioista ovat valtakunnallisia, mutta koska haluttiin saada tietoa myös käytännön metsätalouden tarpeista, kysely lähetettiin myös alueellisille metsäkeskuksille ja metsänhoitoyhdistysten liitoille.

Kysely sisälsi 18 kysymystä vastaajasta, biodiversiteettitutkimuksesta, biodiversiteetin inventoinnista ja seurannasta, inventointitulosten julkaisusta, biodiversiteetin huomioon ottamisesta metsätalouden suunnittelussa sekä valtakunnan metsien inventoinnista. VMIn kehittämisen kannalta neljä pääkysymystä olivat:

1. Mitä tavoitteita metsä- ja suoluonnon monimuotoisuuden mittaamisella valtakunnan metsien inventoinnissa (VMI) tulisi olla?
2. Missä määrin seuraavien asioiden mittaaminen on valtakunnan metsien inventoinnissa tarpeellista? (50 biodiversiteettiin liittyvää asiaa lueteltu, tärkeys arvioitiin asteikolla 1–5.)
3. Jos rahaa on käytettävissä vähän, minkä luonnon monimuotoisuuteen liittyvien asioiden mittaaminen olisi kaikkein oleellisinta valtakunnan metsien inventoinnissa?
4. Mitä hyötyjä arvelet luonnon monimuotoisuuden tilaa ja muutosta koskevan tiedon tuovan edustamallesi organisaatiolle?

Kysymysten 1, 3 ja 4 tulokset taulukoitiin organisaatiotyypeittäin. Organisaatioiden tiedontarpeiden laatua ja vaihtelua analysoitiin tekemällä pääkomponenttianalyysi kysymyksen 2 vastausten korrelaatiomatriisista (ter Braak 1987).

Vastaajien mielestä VMIn monimuotoisuusmittausten tärkeimpiä tavoitteita tulisi olla biodiversiteetin tilan selvittäminen ja sen muutosten seuranta (taulukko 1). Jotkut vastaajista pitivät joitakin kysymyksessä 2 mainittuja asioita niin tärkeinä, että ne listattiin myös täs-

sä kohdassa. Viisi vastaajaa esitti, että luonnon monimuotoisuuden muutosten seuranta tulisi perustaa biodiversiteetti-indikaattorien käyttöön.

Pääkomponenttianalyysi kysymyksen 2 vastauksista osoitti, että biodiversiteetin arvioiduissa tietotarpeissa on kaksi tärkeää vaihtelusuuntaa. Toinen näistä kuvasi biodiversiteettimittausten yleistä tärkeänä pitämistä. Toinen vaihtelusuunta ulottui jo mitattavista yleisluontoisista puusto- ja kasvupaikkamuuttujista biodiversiteetin vaikeammin mitattaviin yksityiskohtiin, kuten taksonomisiin lajiryhmiin. Kunkin aiheryhmän muuttujat (esim. puustomuuttujat, biotooppiin liittyvät asiat, diversiteetin komponentit tai taksonomiset lajiryhmät) korreloivat voimakkaasti keskenään, mutta jatkumon päät, puusto ja lajiryhmät, olivat keskenään jokseenkin korreloimattomia. Näiden ääripäiden katsottiin edustavan kahta selkeästi erilaista lähestymistapaa. Taksonomisten lajiryhmien ja diversiteetin komponenttien mittaaminen on biodiversiteetin suoraa mittaamista, kun taas puustoon, kasvupaikkaan ja biotooppeihin liittyvien asioiden mittaaminen on epäsuoraa arviointia indikaattorien avulla. Organisaatioluokkien mielipiteet eivät selkeästi eronneet toisistaan.

Taulukko 1. Kymmenen yleisimmin mainittua asiaa vastauksissa kysymykseen "Mitä tavoitteita metsä- ja suoluonnon monimuotoisuuden mittaamisella valtakunnan metsien inventoinnissa (VMI) tulisi olla?". Vastausten frekvenssit esitetään organisaatioluokittain.

	Yritykset	Metsäal. järj.	Valtion lait.	Minist.	Yliop. lait.	Valtion tutk. lait.	Luonn. suoj. järj.	Kaikki
Biodiversiteetin tila	3	8	2	1	2	0	0	16
Biodiversiteetin muutokset	1	7	1	1	2	0	1	13
Avainbiotooppeihin liittyvät asiat	1	4	0	0	1	1	0	7
Tietoa ympäristöystävällisen metsätalouden kehittämiseen	3	1	1	1	0	0	0	6
Tietoa metsänkäsittelyn vaikutuksesta biodiversiteettiin	0	3	1	0	1	0	0	5
Biodiversiteetti-indikaattorien käyttö inventoinnissa	1	2	0	0	1	1	0	5
Taksonomiset lajiryhmät	1	2	0	0	1	0	0	4
Tulosten luotettavuus	1	1	0	0	1	1	0	4
Lahopuun määrä ja laatu	0	2	0	0	0	1	0	3
Luonnonsuojelualueiden pinta-ala	1	2	0	0	0	0	0	3
Kysymykseen vastanneiden organisaatioiden lukumäärä	9	19	5	2	6	1	1	43

Organisaatioluokkien lyhenteet: Yritykset = metsäalan yritykset; Metsäal. järj. = metsäalan järjestöt ym. organisaatiot; Valtion lait. = valtion liikelaitokset tai valtionhallintoon kuuluvat organisaatiot; Minist. = ministeriöt; Yliop. lait. = yliopistojen laitokset; Valtion tutk. lait. = valtion tutkimuslaitokset; Luonn. suoj. järj. = luonnon- tai ympäristönsuojelua harjoittavat kansalaisjärjestöt.

Taulukko 2. Kymmenen yleisimmin mainittua asiaa vastauksissa kysymykseen "Jos rahaa on käytettävissä vähän, minkä luonnon monimuotoisuuteen liittyvien asioiden mittaaminen olisi kaikkein oleellisinta valtakunnan metsien inventoinnissa?". Vastausten frekvenssit esitetään organisaatioluokittain.

	Yritykset	Metsäal. järj.	Valtion lait.	Minist.	Yliop. lait.	Valtion tutk. lait.	Luonn. suoj. järj.	Kaikki
Avainbiotooppeihin liittyvät asiat	5	6	2	1	0	1	1	16
Lahopuun määrä ja laatu	4	4	2	0	2	1	0	13
Uhanalaiset lajit	4	3	1	1	3	0	0	12
Taksonomiset lajiryhmät	1	5	1	0	1	0	0	8
Biodiversiteetin indikaattorit	0	4	0	1	1	1	0	7
Harvinaiset biotoopit tai ekosysteemit	1	1	3	1	0	0	0	6
Ilmansaasteindikaattorilajit	1	1	1	0	0	0	1	4
Avainlajit	2	2	0	0	0	0	0	4
Lajilukumäärät	1	1	1	0	1	0	0	4
Harvinaisten tai uhanalaisten lajien potentiaaliset elinympäristöt	2	2	0	0	0	0	0	4
Kysymykseen vastanneiden organisaatioiden lukumäärä	10	17	5	2	7	1	2	44

Luokkien lyhenteiden selitykset kuten taulukossa 1.

Taulukko 3. Kymmenen yleisimmin mainittua hyötyä vastauksissa kysymykseen "Mitä hyötyjä arvelet luonnon monimuotoisuuden tilaa ja muutosta koskevan tiedon tuovan edustamallesi organisaatiolle?". Vastausten frekvenssit esitetään organisaatioluokittain.

	Yritykset	Metsäal. järj.	Valtion lait.	Minist.	Yliop. lait.	Valtion tutk. lait.	Luonn. suoj. järj.	Kaikki
Ympäristöystävällisen metsätalouden kehittyminen	2	6	1	0	0	0	0	9
Tutkimuksen kehittyminen	0	2	0	0	6	1	0	9
Oman tiedotuksen kehittyminen	2	3	1	0	0	0	0	6
Taustatietoa, vertailuaineistoa	0	3	1	0	2	0	1	7
Imagon paraneminen	4	0	1	0	0	0	0	5
Informaatiota tuotteiden markkinointiin	4	1	0	0	0	0	0	5
Toiminnan kehittäminen	1	3	0	1	0	0	0	4
Koulutuksen kehittyminen	1	1	0	0	2	0	0	4
Riippumatonta, objektiivista tietoa	1	3	0	0	0	0	0	4
Kriteerejä ekosertifiointiin	2	0	1	0	0	0	0	3
Tietoa monimuotoisuuden tilasta	1	2	0	0	0	0	0	3
Kysymykseen vastanneiden organisaatioiden lukumäärä	9	19	5	2	7	1	1	44

Luokkien lyhenteiden selitykset kuten taulukossa 1.

Jos resursseja on vähän, avainbiotoopit, lahopuu ja uhanalaiset lajit ovat vastaajien mielestä tärkeimpiä mittauksen kohteita (kysymys 3, taulukko 2). Inventointitiedosta saatavat hyödyt arvioitiin erilaisiksi organisaatiotyypistä riippuen (taulukko 3). Metsäalan järjestöt arvioivat ympäristöystävällisen metsätalouden kehittymisen olevan tärkein hyöty, kun taas imagon paraneminen ja markkinointihyöty olivat tärkeimpiä metsäteollisuusyrityksille ja tutkimuksen edistyminen yliopistojen laitoksille.

Biodiversiteetin inventoinnin lähestymistavat

Biodiversiteetin mittaamisen tehtävä valtakunnan metsien inventoinnissa on tuottaa inventointi- ja seurantaluonteista tietoa Suomen metsä- ja suoluonnon monimuotoisuudesta sekä siihen vaikuttavista tekijöistä tietoja tarvitsevien tahojen käyttöön. Esimerkiksi kun biodiversiteetin ylläpitäminen asetetaan keskeiseksi metsätalouden tavoitteeksi, metsien inventoinnin tulisi tarjota välineitä biodiversiteetin muutosten arviointiin. Ihanteellisen biodiversiteetin seurantajärjestelmän tulisi ottaa seuraavat asiat huomioon (ks. esim. Jeffers 1996):

1. Kaikki relevantit biologiset organisaatiotasot.
2. Biodiversiteetin kannalta keskeiset populaatio- ja yhteisötason prosessit.
3. Keskeiset maisematason spatiaaliset prosessit.
4. Sukkessio ja muut temporaaliset muutokset.
5. Biodiversiteettiin vaikuttavat abioottiset tekijät.
6. Ihmisen vaikutus biodiversiteettiin.
7. Edellisten tekijöiden relevantit kombinaatiot.
8. Harhaton ja riittävän kattava otanta sekä terveet analyysimenetelmät.

Kaikkien näiden asioiden huomioonottamiseen inventoinneissa vaadittaisiin runsaasti resursseja. Biologisten inventointien ja seurantojen ongelmana onkin yleisesti saatavan tiedon tarkkuuden optimointi annettujen kustannusten puitteissa (Margules ja Austin 1991). Tämä on lähes aina vaikea tehtävä, sillä mitattavat muuttujat edellyttävät usein erilaisia otanta-asetelmia. Yleensä päädytään kompromisseihin eri muuttujien vaatimien otanta-asetelmien välillä.

Maisematason diversiteetin arviointiin on todennäköisesti tulevaisuudessa mahdollista käyttää kustannustehokkaita kaukokartoitusmenetelmiä. Laji-, populaatio-, ja yhteisötason monimuotoisuuden arvioinnissa taas on erotettavissa kaksi lähestymistapaa. Biodiversiteettiä voidaan inventoida joko suoraan tarkastelemalla eliöitä ja yhteisöjä

(Jeffers 1996) tai epäsuorasti bioindikaattoreita tai monimuotoisuuteen vaikuttavia ympäristötekijöitä apuna käyttäen (Angelstam 1996).

Suoran inventoinnin edut ovat:

1. Saatava tieto on tarkkaa ja luotettavaa, jos otanta suoritetaan huolellisesti.
2. Aineistoa voidaan käyttää myös ekologisen tutkimuksen aineistona.
3. Aineistoa on mahdollista käyttää ekologisten mallien rakentamiseen, joita puolestaan voidaan käyttää inventoinnin kehittämiseen.

Suoran inventoinnin haitat ovat:

1. Vaatii runsaasti työvoimaa ja raskaan taustaorganisaation.
2. Hyvin suuret kustannukset.
3. Lajien määrittämiseen voi olla vaikea saada riittävää määrää asiantuntijoita, koska kyseistä työvoimaa on vähän.
4. Lajinmääritys, näytteiden käsittely ym. on hidasta, joten tulosten saaminen vie aikaa.

Epäsuoran inventoinnin edut ovat:

1. On suhteellisen helppoa kerätä aineistoa laajoilta alueilta.
2. Tarvitaan paljon vähemmän työvoimaa kuin suorassa inventoinnissa.
3. Pienempi määrä erikoisasiantuntijoita riittää.
4. Pienemmät kustannukset.
5. Tuloksia saadaan nopeasti.

Epäsuoran inventoinnin haitat ovat:

1. Jotta indikaattoreita voisi käyttää biodiversiteetin ennustamiseen, täytyy rakentaa simulointi- tai kalibrointimalleja. Tämä useimmiten merkitsee laajan erillisen tutkimusprojektin toteuttamista ennen varsinaisen inventoinnin aloittamista.
2. Simulointi- tai kalibrointimallien tulee olla riittävän tarkkoja. Käytännössä tämä merkitsee, että:
   - Mallit ovat riittävän tarkkoja laajoilla maantieteellisillä alueilla.
   - Indikaattoreilla on hyvä indikaattoriarvo.
   - Indikaattorien havainnointi ja mittaaminen on helppoa.
   - Mallit ottavat kaikki tärkeät ennustettavaan asiaan vaikuttavat tekijät huomioon.
3. Ei tuota ekologisen tutkimuksen aineistoksi kelpaavaa tietoa.
4. Epäsuora inventointi ei ole itseään korjaavaa, ts. inventointijärjestelmän kehittämiseen tarvitaan erillistä tutkimusta.

Suora biodiversiteetin inventointi tarjoaa huolellisesti suoritettuna enemmän informaatiota ja aineistoa tutkimukselle, paremman luotettavuuden sekä monipuolisempia kehittymismahdollisuuksia kuin indikaattoreihin perustuva lähestymistapa. Koko maan mittakaavassa suora lähestymistapa kuitenkin vaatisi valtavan määrän taloudellisia ja työvoimaresursseja. Tämän vuoksi valtakunnan metsien inventointi pyrkii inventoimaan luonnon monimuotoisuutta mahdollisimman korkeatasoisin epäsuorin menetelmin. Toistaiseksi tämä toteutetaan lähinnä inventoimalla biodiversiteetin säilymismahdollisuuksiin vai-

kuttavia tekijöitä, kuten puuston rakennetta, kuolleen puuaineksen määrää ja laatua, avainbiotooppien määrää ja tilaa sekä biodiversiteetin säilyttämiseksi kehitettyjen uusien metsänuudistamistoimenpiteiden käyttöä. Biodiversiteetin mittaamisen kehittäminen valtakunnan metsien inventoinnissa on ollut yksi Metsämiesten Säätiön rahoittaman hankkeen *Metsän biologinen monimuotoisuus ja sen dynamiikka sekä menetelmä monimuotoisuuden arvioimiseksi* osahankkeista. V. 1996 päättyneen yhteistutkimushankkeen yhtenä tehtävänä onkin ollut kehittää epäsuoria menetelmiä luonnon monimuotoisuuden inventointiin.

Luonnon monimuotoisuuteen liittyvät mittaukset valtakunnan metsien inventoinnissa

Jo tavanomaisista metsävarojen inventointiin mitatuista ja arvioiduista muuttujista osa kuvaa luonnon monimuotoisuuteen vaikuttavia ympäristötekijöitä tai jopa luonnon monimuotoisuutta sinänsä. Tällaisia muuttujia ovat esimerkiksi kasvupaikkatyyppi, maalaji, puulajisuhteet, puuston rakenne ja joissakin inventoinneissa tehty aluskasvillisuuden kuvaus. Maastossa mitataan tai arvioidaan nykyisin runsaat 150 tunnusta. Ne voidaan jakaa seuraaviin ryhmiin (Tomppo 1996b):

1. *Kasvupaikkatiedot:* maaluokka ja sen muutokset, suunta ja etäisyys lähimpään kuvionrajaan, kasvupaikkatyyppi, kasvupaikkatyypin tarkennus, suotyypin lisämääreet, maalaji, maaperän orgaanisen kerroksen laatu ja paksuus, ojitustilanne ja ojitusehdotus, veroluokka ym.
2. *Puujaksoittaiset puustotiedot:* puuston kehitysluokka, syntytapa, vallitseva puulaji, sivupuulaji, runkoluku, tekninen laatu, keskiläpimitta, keskipituus ja ikä sekä tuhojen laatu, syntyajankohta, aiheuttaja ja aste.
3. *Muut metsikköä koskevat tiedot:* rungolla kasvavien jäkälien runsaus, metsikön laatu, tehdyt metsänhoito- ja hakkuutyöt ja niiden ajankohta, hoito- ja hakkuuehdotukset ja ehdotettu ajankohta, sekä puuston pohjapinta-ala ym.
4. *Metsälakiehdotuksen mukaiset avainbiotoopit* kartoitetaan 30 m säteiseltä ympyrältä. Inventoinnilla pyritään selvittämään tietyntyyppisten biotooppien määrää ja tilaa sekä arvioimaan varsinaisten avainbiotooppien osuutta näistä. Muuttujia ovat: biotoopin tyyppi, pinta-ala, ihmistoiminnan vaikutuksen voimakkuus, avainbiotoopin huomioonottaminen metsänkäsittelyssä sekä arvo avainbiotooppina.
5. *Kaikkien puulajien määrä* selvitetään vain pysyvillä koealoilla.
6. *Puukohtaiset tiedot:* koordinaatit (vain pysyvillä koealoilla), puulaji, rinnankorkeusläpimitta, puuluokka ja sen tarkennus sekä latvuskerros.

7. *Joka seitsemännestä puusta kerättävät lisätiedot:* syntytapa, yläläpimitta (6 m), kuoren paksuus, alimman kuolleen oksan korkeus, alimman elävän oksan korkeus, pituuskasvu, läpimitan kasvu, rinnankorkeusikä, tuhon laatu, ajankohta ja aste, tuhon aiheuttaja, harsuuntuminen sekä puutavaran määrää ja laatua koskevat tiedot.
8. *Avainlajipuut ja suuret puut* mitataan 12,52 m säteiseltä ympyräkoealalta: puulaji, rinnankorkeusläpimitta, puuluokka ja sen tarkennus sekä latvuskerros.
9. *Lahopuu ja muu kuollut puu* mitataan joka toiselta 7 m säteiseltä ympyräkoealalta. Mitattavat tunnukset ovat puulaji, puun ulkoasu, kuoren peittävyys, lahon aste, rinnankorkeusläpimitta (pystypuut), tyvi- ja latvaläpimitta (maapuut), pituus sekä maapuun luokka (maapuut).

Näiden muuttujien lisäksi 3 000 pysyvän koealan järjestelmässä kuvataan kasvillisuus ja metsikön kerroksellisuus, arvioidaan ilmansaasteindikaattorijäkälien runsautta ja kääpien esiintymistä lahopuulla sekä kuvataan kasvupaikka tarkasti. Puustomittaukset on tehty kolmesti viiden vuoden välein, ja kasvillisuusmittaukset kahteen kertaan, kymmenen vuoden välein. Jatkossa mittaukset toistunevat joka kymmenes vuosi.

3 000 koealan kasvillisuus- ja puustoaineiston perusteella on jo voitu arvioida kangasmetsien aluskasvillisuuden monimuotoisuutta ja siihen vaikuttavia tekijöitä (Tonteri ym. 1990, Tonteri 1994, Oksanen ja Tonteri 1995, Korpela 1998, Reinikainen ym. 1998).

Luonnon monimuotoisuuden inventoinnin kehittäminen valtakunnan metsien inventoinnissa

Luonnon monimuotoisuuden mittaamista valtakunnan metsien inventoinnissa kehitetään jatkuvasti. VMIssä inventoidaan tällä hetkellä melko vähän bioottista luonnon monimuotoisuutta. Kasvi-, eläin- ja sienilajien inventointi edellyttäisi lisäresursseja, esimerkiksi jokaiseen mittausryhmään yhden biologin. Harvinaisten ilmiöiden havainnointi, kuten uhanalaisten eliöiden esiintymisen kartoitus tai uhanalaisten biotooppien tilan ja muutosten seuranta edellyttäisi kokonaan omaa koealajärjestelmää, sillä nykyinen koealajärjestelmä löytää vain hyvin pienen määrän näitä kohteita.

Avaruudesta ja ilmasta tapahtuva kaukokartoitus voi kuitenkin olla apuväline myös luonnon monimuotoisuuden arvioinnissa. VMIssä käytetään jo nyt satelliittikuvia tuottamaan metsävaratietoa pienalueille, jopa metsikkökuviotasolle. Satelliittikuvien ja maastomittausten tuottamien puusto- ja kasvupaikkatietojen avulla voitaneen ar-

vioida myös eliölajien esiintymistodennäköisyyksiä. Samoin niiden avulla voitaneen arvioida maisematason monimuotoisuuteen liittyviä tekijöitä, esimerkiksi vanhojen metsien pirstoutumista. Uusien, alueellisesti ja spektrisesti tarkempien satelliittikuvien avulla saatetaan tulevaisuudessa saada tietoa myös avainbiotoopeista.

Valtakunnan metsien inventoinnissa tutkitaan parhaillaan myös ilmasta tapahtuvan kaukokartoituksen soveltuvuutta metsävarojen ja eliöstön arviointiin. Lentokäyttöinen kuvaava spektrometri, AISA, tuottaa tietoa lähes 300 kapealla spektrikanavalla. Pienin maastoelementti voi olla tyypillisesti neliömetrin kokoinen. Kuvaava spektrometri antaa siten metsästä puutason tietoa. Sen avulla voitaneen kartoittaa myös aluskasvillisuuden vaihtelua. Tätä tietoa puolestaan voitaisiin käyttää apuna esimerkiksi avainbiotooppien inventoinnissa. Jokaisella kasvilajilla ja sitä kautta kasviyhteisöllä on sille tyypillinen spektri, jonka avulla kasvillisuustyypit voitaneen tunnistaa.

Tilastolliseen viitekehykseen perustuva monilähdeinventointi, maastomittaukset, ilmasta ja avaruudesta tapahtuva kaukokartoitus sekä muu numeerinen paikkatieto yhdistettynä ekologiseen tietoon mahdollistanee jatkossa metsäluonnon biologisen monimuotoisuuden seurannan kohtuukustannuksin. Pitkät metsävara-aikasarjat mahdollistanevat puuston monimuotoisuudessa tapahtuneiden muutosten arvioinnin.

Kirjallisuus

Angelstam, P.K. 1996. Forest landscape management for maintenance of biodiversity – a Swedish perspective. Julkaisussa: Bachmann, P., Kuusela, K. & Uuttera, J. (toim.). Assessment of biodiversity for improved forest management. Proceedings of the international workshop 12–17 June, 1995. European Forest Institute. EFI Proceedings 6: 69–86.

Jeffers, J.N.R. 1996. Measurement and characterisation of biodiversity in forest ecosystems – new methods and models. Julkaisussa: Bachmann, P., Kuusela, K. & Uuttera, J. (toim.). Assessment of biodiversity for improved forest management. Proceedings of the international workshop 12–17 June, 1995. European Forest Institute. EFI Proceedings 6: 59–67.

Johnson, K.H., Vogt, K.A., Clark, H.J., Schmitz, O.J. & Vogt, D.J. 1996. Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. Trends in Ecology and Evolution 11: 372–377.

Korpela, L. 1998. Reunavaikutteisen suokasvillisuuden merkitys metsien monimuotoisuudelle. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 705: 163–175.

Margules, C.R. & Austin, M.P. 1991. Nature conservation: cost-effective biological surveys and data analysis. CSIRO, Australia. 207 s.

Oksanen, J. & Tonteri, T. 1995. Rate of compositional turnover along gradients and total gradient length. Journal of Vegetation Science 6: 815–824.

Reinikainen, A., Mikkola, K., Vanha-Majamaa, I., Nousiainen, H. & Tamminen, M. 1998. Metsä- ja suokasvillisuuden seuranta VMI:n yhteydessä. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 705: 19–73.

ter Braak, C.J.F. 1987. Ordination. Julkaisussa: Jongman, R.H., ter Braak, C.J.F. & Tongeren, O.F.R. van (toim.). Data analysis in community and landscape ecology. Pudoc, Wageningen. 299 s.

Tomppo, E. 1996a. Multi-source national forest inventory of Finland. New thrusts in forest inventory. Proceedings of the Subject Group S4.02-00 'Forest resource inventory and Monitoring' and Subject Group S4.12-00 'Remote sensing technology'. Volume I. IUFRO XX World Congress 6–12 August, 1995, Tampere, Finland. European Forest Institute. EFI Proceedings 7. 15 s.

— 1996b. Biodiversity monitoring in Finnish forest inventories. Julkaisussa: Bachmann, P., Kuusela, K. & Uuttera, J. (toim.). Assessment of biodiversity for improved forest management. Proceedings of the international workshop 12–17 June, 1995. European Forest Institute. EFI Proceedings 6: 87–94.

Tonteri, T 1994. Species richness of boreal understorey forest vegetation in relation to site type and successional factors. Annales Zoologici Fennici 31: 53–60.

— , Mikkola, K. & Lahti, T. 1990. Compositional gradients in the forest vegetation of Finland. Journal of Vegetation Science 1: 691–698.

12 viitettä.

2 Metsä- ja suokasvillisuuden seuranta VMI:n yhteydessä

Antti Reinikainen, Kari Mikkola,
Ilkka Vanha-Majamaa, Hannu Nousiainen
ja Markku Tamminen

Sisällys

Johdanto 20
Aineisto ja menetelmät 22
Otantamenetelmät 22
Kenttätyöt 23
Tiedonhallinta ja -käsittely 25
Lajikarttojen tuottaminen 27
Tulokset 28
Metsien ikäluokka-, puulaji- ja kasvupaikkajakaumat 28
Kasvillisuuskerrosten ja kasvumuotoryhmien peittävyys 31
Lajimäärä 35
Yleisyys 35
Runsaus 37
Lajien alueellinen runsaus 40
Tulosten tarkastelu 42
Virhelähteet 42
Tulosten tulkintaa 43
Yhteisöt ja monimuotoisuus 48
Päätelmiä ja näkymiä 50
Kirjallisuus 51
Kartat 1–9 58

Johdanto

Cajanderin (1909, 1913, 1926) kehittämän aluskasvillisuuteen perustuvan metsä- ja suotyyppijärjestelmän varhainen omaksuminen käytännön metsätalouden kasvupaikkaluokitukseksi oli tärkein syy siihen, että kasvillisuuden havainnoinnista tuli alusta asti oleellinen osa valtakunnan metsien inventointia (Ilvessalo 1927). Kiinnostusta myös kasvillisuuden lajistollisen ja rakenteellisen vaihtelun tutkimiseen oli jo ensimmäisestä inventoinnista lähtien, mutta varsinaisia runsaushavaintoja aluskasvillisuudesta kirjattiin vasta 2. VMI:ssa (1936–38). Inventointiryhmien vapaaehtoisuuteen perustuneen lajikartoituksen tuloksia ei kuitenkaan ole julkaistu. Valtakunnan metsien 3. inventoinnissa (1951–53) silloinen Metsätieteellinen tutkimuslaitos toteutti professori Viljo Kujalan johdolla lähes koko maan kattavan perusteellisen kasvillisuusinventoinnin kertakoealoilla (Ilvessalo 1951, 1956, Kujala 1964). Tämä on edelleen laajin metsä- ja suokasvillisuudestamme tehty otos.

Seuraavien 30 vuoden aikana kasvillisuuden havainnointi VMI:ssa rajoittui kasvupaikkatyyppien määrittämiseen. Tämän työn kasviekologinen tarkkuus 5.–7. VMI:ssa oli karkeampi kuin 1.–4. VMI:ssa, koska oli siirrytty käyttämään yksinkertaistettua sovellutusta (Kuusela ja Salminen 1969, Ahti 1974) Huikarin (1952, 1974) luokituksesta. 7. VMI:ssa inventoitiin erillisenä kasvillisuustunnuksena poron ravintokasvien runsauksia Pohjois-Suomessa (Mattila 1981). Vasta 1980-luvulla, kun mm. ilmansaasteiden oletetut vaikutukset metsäekosysteemiin nousivat tutkimusongelmaksi, VMI:ssa kiinnostuttiin uudelleen kasvillisuudesta, nyt potentiaalisena bioindikaattorina. Samoihin aikoihin yhteiskunnan nopeasti muuttuvat tietotarpeet alkoivat muutenkin näkyä tähän asti yksinomaan metsäsektoria palvelleen VMI:n sisällössä (Kuusela 1979, 1981, Reinikainen 1990). Metsäekosysteemien muutosten seurantaa palvelemaan perustettiin 8. VMI:n yhteydessä vuosina 1985–86 3 009 pysyvän koealan verkko.

Kun 5. VMI:ssa (1964–70) oli siirrytty linja-arvioinnista nk. lohkoinventointiin (Kuusela ja Salminen 1969), perustettiin 8. VMI:n alkaessa (1985–86) joka neljännelle lohkolle neljä tarkasti paikannettua pysyvää koealaa. Koealoilla suoritettuun ekologiseen havainto- ja näytteenotto-ohjelmaan (Reinikainen ja Nousiainen 1985, Reinikainen 1990) kuului keskeisenä osana kasvillisuuden inventointi. Koealat muodostavat nykyisin metsien terveydentilan seurannan valtakunnallisen runkojärjestelmän (Salemaa ym. 1991). Pysyvät koealat lukeutuvat myös puustomittauksiltaan VMI:n tarkimpaan koealakategoriaan ja palvelevat erityisesti kasvun seurantaa ja mallien kehittämistä

(Hynynen 1996). Sittemmin pysyvät koealat jäivät varsinaisen VMI:n lohkojen ulkopuolelle erilliseksi verkoksi. Niitä kutsutaan kuitenkin käytännöllisistä syistä 8. VMI:n pysyviksi koealoiksi. Ne on mitattu puuston ja metsien terveydentilan tunnusten osalta uudelleen v. 1990 sekä 1995 ja kasvillisuuden ja muiden biologisten tunnusten osalta v. 1995.

1980-luvun aikana sekä 3. VMI:n että 8. VMI:n kasvillisuusaineistot tallennettiin ja siirrettiin myöhemmin tietokantoihin. Vuonna 1995 suoritetun uusintainventoinnin aineiston tarkistustyö ja liittäminen tietokantaan on käynnissä. 1.–4. VMI:n vielä paperiarkistoissa olevan biologisen materiaalin tallennus on myös vireillä. Nopeasti kehittynyt tietotekniikka on mahdollistanut mm. paikkatietoanalyysit sekä havainnollisen teemakarttamateriaalin tuottamisen massiivisistakin aineistoista. Vaikka linja-arviointikauden koealojen paikkatiedon tarkkuus ei ole täsmällisyydessään nykyisiin pysyviin koealoihin rinnastettava, se riittää hyvin lajikarttatuotantoon ja alueellisiin tarkasteluihin.

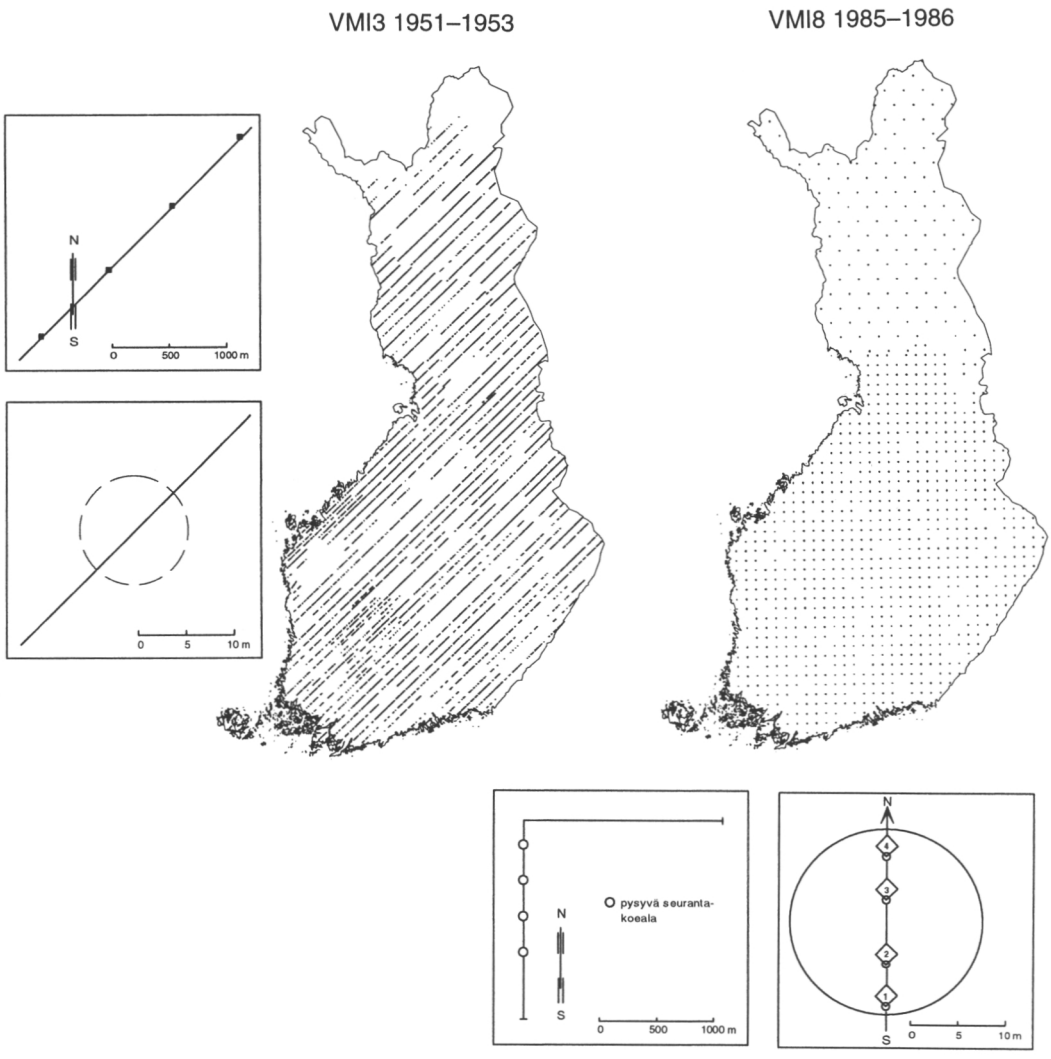
VMI:n kasvillisuusaineistoja on toistaiseksi käytetty melko niukasti suhteessa järjestelmän kattavuuden tarjoamiin mahdollisuuksiin. Kujala (1964) julkaisi 3. VMI:n aineistosta selvityksen Suomen metsä- ja suokasvilajien esiintymisestä ja ekologiasta sekä lajien levinneisyyskartat. Sepponen ym. (1982) käyttivät 3. VMI:n aineistoa kuvatessaan Pohjois-Suomen metsätyyppejä. Kuusipalon (1985) ja Hotasen ja Nousiaisen (1990) ekologiset luokitustutkimukset perustuvat tekijäin omiin otoksiin 7. VMI:n verkosta. 8. VMI:n kivennäismaiden aineistoa on käytetty mm. metsätyyppiopin ja -järjestelmän kriittiseen tarkasteluun (Lahti ja Väisänen 1987, Tonteri ym. 1990b), metsäkasvillisuuden sukkession, päävaihtelusuuntien ja monimuotoisuuden lähteiden analyysiin (Tonteri ym. 1990a, Tonteri 1994, Oksanen ja Tonteri 1995). VMI:n turvemaiden kasvillisuusaineistoa on käytetty mm. karujen rämeiden luokitusanalyysiin (Nieminen ja Pätilä 1990), turvekangastyyppien kuvaukseen (Reinikainen 1994a) ja korpisten soiden ja soistuneiden kankaiden kasvillisuuden rakenteen, ekologisten vaihtelusuuntien ja monimuotoisuuden analyysiin (Korpela 1994, Korpela ja Reinikainen 1996a, b).

Tämän artikkelin tarkoituksena on kuvata 3. ja 8. VMI:n kasvillisuustutkimuksen menetelmät, kasvillisuusaineistot ja muun biologisen tiedon sisältävän tietokannan rakenne, tuoda esiin joitakin aineistojen vertailuun liittyviä ongelmia sekä alustavasti tarkastella 3. ja 8. VMI:n aineistoissa ilmeneviä selvimpiä eroja ja niiden mahdollisia syitä.

Aineisto ja menetelmät

Otantamenetelmät

1.–4. VMI:t suoritettiin linja-arviointeina. Inventointilinjat kulkivat maan halki lounaasta koilliseen. Etelä- ja Keski-Suomessa linjat sijaitsivat 13 km:n välein (Vaasan ja Itä- ja Pohjois-Hämeen metsänhoi-



Kuva 1. 3. VMI:n inventointilinjat, kasvillisuuskoealat ja näytealan sijainti linjalla sekä 8. VMI:n pysyviä koealoja sisältävät lohkot ja koealojen ja kasvillisuusruutujen sijainti lohkolinjalla.

tolautakunnan alueella 6,5 km:n välein), Kainuun–Pohjois-Pohjanmaan vyöhykkeellä välimatka oli 16 km ja Lapissa Muoniosta, Kittilästä, Sodankylästä, Pelkosenniemeltä ja Sallasta alkaen 20 km (kuva 1). Havumetsärajan pohjoispuolella olevia Lapin alueita ei tutkittu. Metsänarvioiminen suoritettiin kuvioittain linjaa kuljettaessa sekä 1 km:n välein sijaitsevilta 0,1 ha:n ympyräkoealoilta. Kasvillisuus inventoitiin kultakin koealalta 0,01 ha:n (= 1 aari = 100 m^2) kokoiselta samankeskiseltä näytealalta (Ilvessalo 1951, 1956, Kujala 1964).

5. VMI:sta (1964–70) lähtien otantamenetelmänä on ollut lohkoinventointi (Kuusela ja Salminen 1969). 8. VMI:n pysyvien koealojen perustaminen toteutettiin ryväsotoksena lohkoinventoinnin yhteydessä ja koealaverkko on koko inventoinnin tapaan systemaattinen otos Suomen metsätalousmaasta (Tomppo ja Siitonen 1991, Metsätilastollinen... 1997). Lohkoinventointi perustuu Etelä-Suomessa 16 x 16 km:n, Pohjois-Suomessa 24 x 32 km:n suuruisiin yhtenäiskoordinaatistoon sidottuihin inventointiyksiköihin. Lohkolinjojen sijainti, pituus, muoto ja koealatiheys ovat vaihdelleet inventoinnista toiseen. 8. VMI:ssa (Salminen 1993) alueyksikön kulmiin sijoitetut inventointilinjat olivat 4 100 m:n pituisia ja käsittivät 2 050 m:n mittaiset S-N- ja W-E- suuntaiset osat. Koealahierarkian eri kategorioihin kuuluvia koealoja mitattiin linjalla 200 m:n välein. Pysyvät koealat sijoitettiin lohkon S-N- suuntaiselle linjalle neljän koealan rypääksi 400 m:n välein. Pysyviä koealoja sisältävien lohkolinjojen vastinpisteiden väliseksi etäisyydeksi tuli Etelä-Suomessa 16 km ja Lapissa 32 km (kuva 1). Kasvillisuuden inventointi pysyvillä koealoilla oli sidoksissa muuhun koealalla suoritettavaan ekologiseen seurantaohjelmaan (Reinikainen ja Nousiainen 1985) ja menetelmä sopeutettiin inventoinnin nopeaan työrytmiin.

Kenttätyöt

3. VMI:ssa kasvupaikkaluokitus suoritettiin kivennäismaiden osalta käyttäen Cajanderin metsätyyppejä ilmastovyöhykkeittäisine variantteineen (Kalela 1961) lähinnä Kujalan (1979 (1953)) myöhemmin julkaistujen kuvauksien mukaisesti. Soiden luokituksessa pyrittiin suotyyppeihin Lukkalan ja Kotilaisen (1945) mukaan. 100 m^2:n näytealа luokitettiin yhteen tyyppiin. 8. VMI:ssa 300 m^2:n suuruisten ympyräkoealojen kasvillisuus kartoitettiin aluksi VMI:n ryhmänjohtajan määrittelemien metsikkökuvioiden ja biologin erottelemien metsä- ja suotyyppikuvioiden suhteen. Kasvupaikkaluokitus suoritettiin kuvioittain 5. VMI:stä lähtien käytetyllä periaatteella, mutta nyt

lisämäärein tarkennettuna siten, että varsinaisten metsä- ja suotyyppien (Lehto ja Leikola 1987, Laine ja Vasander 1990) muodostaminen on mahdollista luokituskoodien perusteella. Kasvillisuusnäytealoista (ruuduista) määritettiin, miltä osin (%) ne edustivat eri tyyppikuvioita ja niiltä erotettuja osakasvustoja. Kenttä- ja pohjakerroksen kasvillisuus (= aluskasvillisuus) inventoitiin ympyräkoealalle systemaattisesti sijoitetuilta 4–6 2 m^2:n (1,41 x 1,41 m) suuruiselta näytealalta (kuva 1). Puiden ja pensaiden taimet 50 cm:n korkeuteen saakka luettiin kenttäkerrokseen. Lisäksi kirjattiin ns. ulkolajit, ts. koealalla, mutta ei näyteruuduilla esiintyneet lajit. Pensaskerroksen ja puuston latvuskerrosten lajien runsaudet arvioitiin koko koealalta latvuspeittävyysprosentteina (Reinikainen ja Nousiainen 1985).

Sekä vuosina 1951–53 että 1985–86 aluskasvillisuuden inventointimenetelmänä oli kenttä- ja pohjakerroksen lajien peittävyysprosenttien arviointi. 3. VMI:ssa se suoritettiin 100 m^2:n ympyräkoealalta käyttäen runsausasteikkoa δ, +, 1/2, 1, 2, 3...10, 13, 20, 30, 40,... 100 % ja 8. VMI:ssa 2 m^2:n ruuduilta peittävyysasteikolla 0.1, 0.2, 0.5, 1, 2, 3, 5, 7, 10, 15, 20...90, 93, 95, 97, 98, 99, 100 %.

8. VMI:ssa koealaotos oli täysin systemaattinen ja kohdistui metsätalousmaahan. 3. VMI:n otoksessa linjatiheys vaihteli. Kasvillisuuskuvaukset peittävyysarvioineen oli määrä tehdä ensisijaisesti kasvullisen ja huonokasvuisen metsämaan koealoilta. Suurimmat otoksesta puuttuvat kasvupaikkaryhmät olivat puuttomat ja hyvin vähäpuustoiset suot sekä joutomaan kallio- ja tunturikasvupaikat. Myös metsämaaluokkien koealoja jäi pois aineistosta mm. vastikään suoritettujen hakkuiden ja maastoryhmän kiireen vuoksi. Koealaverkkoon syntyi lisää aukkoja, kun aineistoa esikäsittelyvaiheessa karsittiin työn epätasaisuuden vuoksi (Kujala 1964) ja jätettiin pois lähes kaikki ojitetut suot ja joukko epätyypillisiä metsäkoealoja. Tässä väliraportissa esiteltävään 3. VMI:n jatkoanalyysiin kelpuutettiin Kujalan (1964) käyttämän aineiston paikkatiedoiltaan varmistetut 9 206 koealaa (kuva 1), joista kivennäismailla on 6 576 ja turvemailla 2 630 kappaletta. 8. VMI pysyvistä koealoista on tässä tarkastelussa mukana 2 970 koealaa, joista 1 813 edustaa kivennäismaita ja 1 157 turvemaita. Erot 3. ja 8. VMI:n otannassa, maa- ja kasvupaikkaluokituksessa sekä 3. VMI:n aineiston karsinta aiheuttivat sen, ettei suoraan vertailukelpoisia koealajoukkoja voitu muodostaa. Kujalan karsiman aineiston käyttö mahdollistaa vertailun vuonna 1964 julkaistuihin yleisyyskarttoihin, joita on käytetty myös oppi- ja käsikirjoissa (Jalas 1965, 1980, Kalliola 1973). Yhteenlaskettu peittävyyksien suhteen inventoitu pinta-ala 3. VMI:ssa oli 92,1 ha ja 8. VMI:ssa 2,4 ha (yhteensä 11 962 2 m^2:n ruutua). Lajiston inventoinnin ja kasvupaikkaluokituksen suhteen tutkitut pinta-alat lähenevät toisiaan

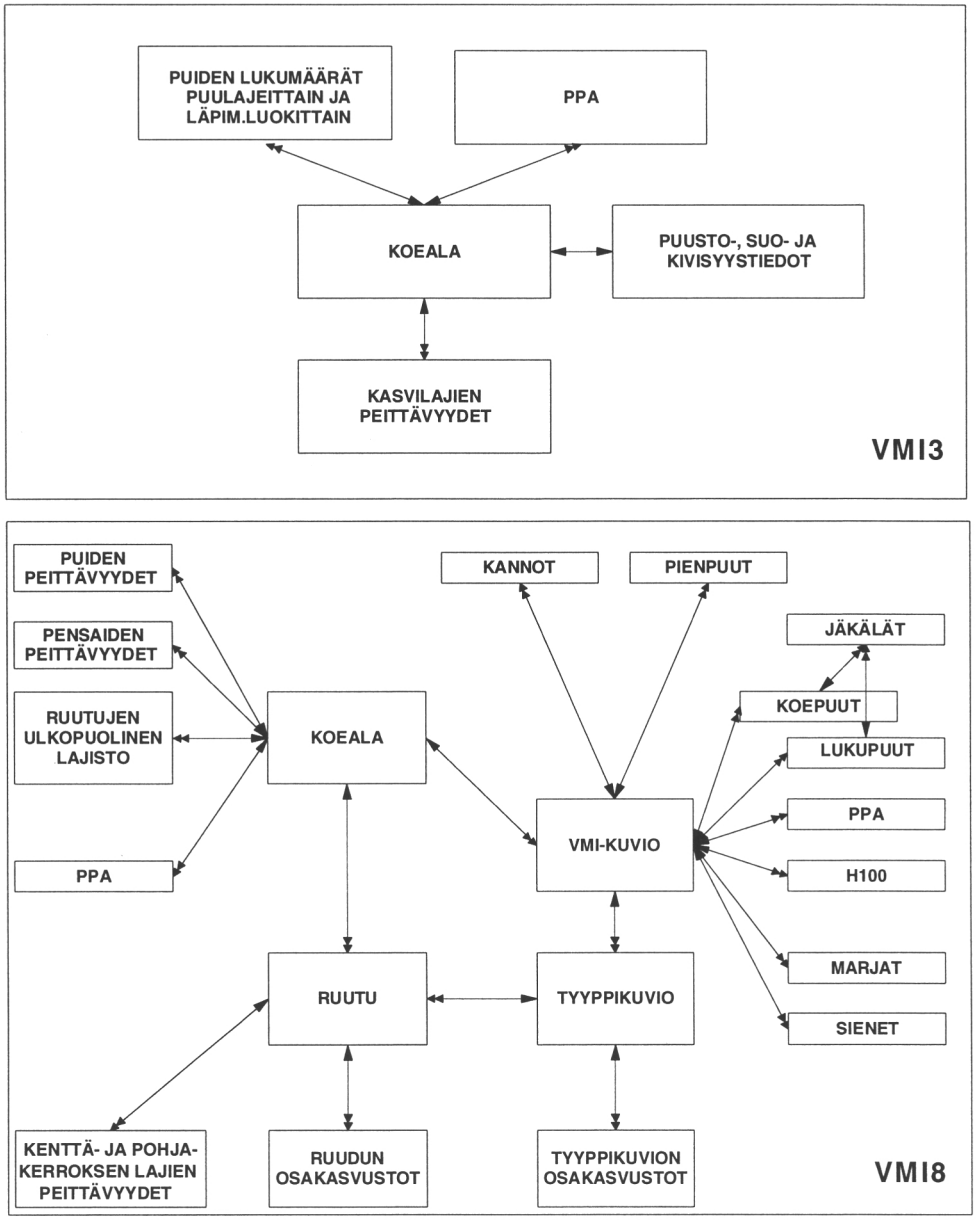
(3. VMI:ssa 9 206 x 0,01 ha = 92,06 ha, 8. VMI:ssa 3 009 x 0,03 ha = 90,27 ha).

Kummallakin inventointikerralla työ jakautui lukuisien havainnoitsijoiden kesken. 3. VMI:ssa 42 eri henkilöä osallistui inventointeihin, kaikkina kolmena vuonna 3, kahtena vuonna 11 henkilöä ja loput 28 vain yhtenä kesänä. Havainnoitsijoista valtaosa oli biologisia tai maatalous-metsätieteellisiä aineita opiskelevia ylioppilaita. 8. VMI:ssa ryhmä oli koulutustaustaltaan tasaisempi. Etelä-Suomen (Oulun lääni mukaan luettuna) inventoi vuonna 1985 13 biologia, joista neljä oli loppututkinnon suorittaneita kasviekologeja ja loput 2.–5. vuosikurssin kasviekologian opiskelijoita. Kesällä 1986 Pohjois-Suomen inventoi kolme edellisenä vuonna mukana ollutta FK-biologia. 3. VMI aloitettiin keväällä lumien lähdettyä ja sitä jatkettiin syksyllä joidenkin ryhmien osalta lumen tuloon saakka. 8. inventointi aloitettiin eteläisimmästä Suomesta toukokuun viimeisellä ja lopetettiin lokakuun ensimmäisellä viikolla.

Tiedonhallinta ja -käsittely

Inventointitiedot on tallennettu Paradox for Windows 5.0 -tietokantaan. Tähän relaatiotietokantaan tiedot on järjestetty hierarkkisesti siten, että jokaista hierarkiatasoa vastaa vähintään yksi tietokannan taulu. Siten esimerkiksi 3. VMI aineiston tietokannassa koealaa kuvaavista tiedoista on muodostettu taulu, jossa jokaista koealaa vastaa yksi rivi. Tätä riviä puolestaan vastaa kasvilajien peittävyydet sisältävässä taulussa rivi jokaista koealalla esiintyvää lajia kohden. 8. VMI:n tietokannan rakenne on 3. VMI:a monimutkaisempi lähinnä siitä syystä, että kanta sisältää sekä ruutu- että koealakohtaista tietoa, joilla molemmilla on tietty alisteisuus VMI:n metsikkökuvioihin ja kasvillisuuskartoituksen tyyppikuvioihin (kuva 2).

Tätä artikkelia varten em. tietokannoista haettiin kasvilajien lukumäärää, yleisyyttä ja runsautta koskevia tietoja. Kasvillisuustiedon taustaksi laskettiin kasvupaikkojen tyyppijakaumat sekä metsien ikä- ja puulajisuhteet. Lajien yleisyydet eli frekvenssit laskettiin prosentteina koealamäärästä. 8. VMI:n frekvenssiarvoihin laskettiin myös ulkolajit. Runsaudet ovat 3. VMI:ssa lajien kokonaispeittävyyksiä näytealalla ja 8. VMI:ssa näytealoilta laskettuja keskipeittävyyksiä. Aluskasvillisuuden kokonaispeittävyydet sekä peittävyydet kasvumuotoryhmittäin ja kerroksittain saatiin summaamalla vastaavat lajien kokonais- tai keskipeittävyydet. Lajikartat perustuvat näihin runsausarvoihin. Vertailujen tueksi laskettiin lajeille kasvumuotoryhmittäin



Kuva 2. 3. ja 8. VMI:n biologisten tietokantojen rakenne käsitekaavioina. Merkintä KOEALA <——> PUUSTO tarkoittaa, että yhtä KOEALA-taulun riviä vastaa korkeintaan yksi PUUSTO-taulun rivi ja päinvastoin. Merkintä KOEALA <——>> RUUTU tarkoittaa, että yhtä KOEALA-taulun riviä voi vastata useita RUUTU-taulun rivejä. PPA = puuston pohjapinta-ala rinnankorkeudella.

ja kasvillisuuskerroksittain myös suhteelliset osuudet ao. ryhmän kokonaispeittävyydestä. Vertailua varten 8. VMI:n turvemaiden aineistosta poistettiin ojittamattomat avosuot (123 koealaa) ja kivennäismaiden aineistosta joutomaat (34 koealaa).

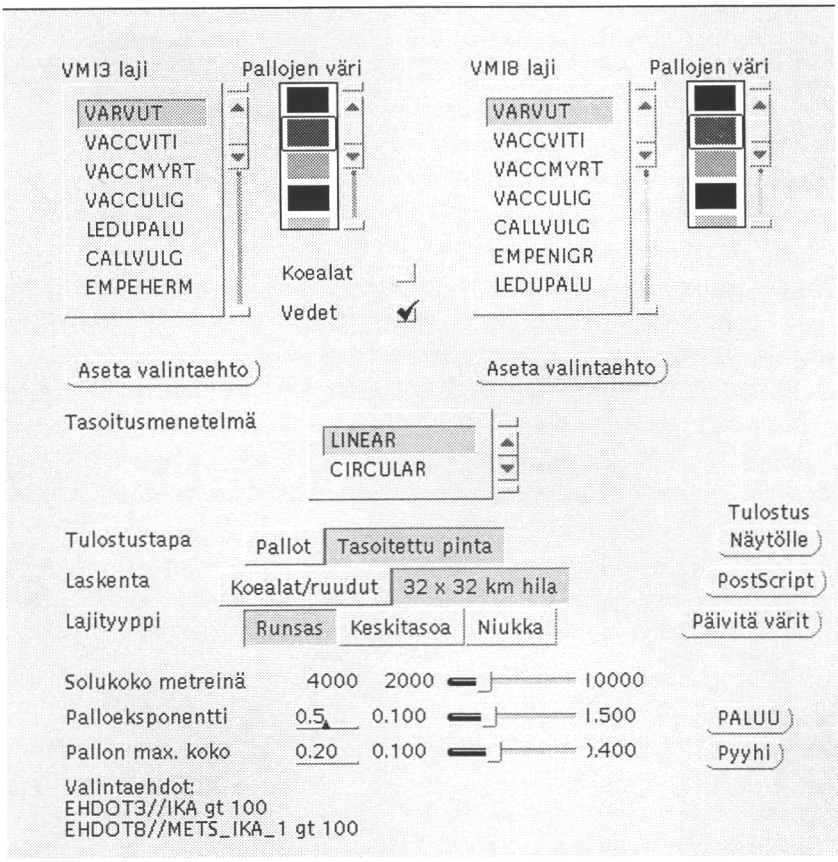
Kasvupaikkatyyppejä käsiteltiin koko 8. VMI:n tarkkuutta vastaavalla tasolla lisämääreitä huomioimatta. 8. VMI:n osalta käytettiin koealan keskipisteen tyyppikuvion edustamaa kasvupaikkatyyppiä. Kasvien tieteelliset nimet yhdenmukaistettiin vastaamaan putkilokasvien osalta Hämet-Ahdin ym:n (1986), sammalten Koposen ym. (1977) ja jäkälien osalta Santessonin (1993) nimistöä.

Lajikarttojen tuottaminen

Kasvilajien keskimääräisiä runsauksia otoksissa kuvaavat kartat tuotettiin ARC/INFO -GIS ohjelmistolla. Työtä varten laadittiin ARC/INFOn AML-makrokielellä sovellus, jolla loppukäyttäjä voi tuottaa aineistosta erilaisia lajikarttoja (kuva 3).

Lajien runsausarvot interpoloitiin kartoille muodostamalla aluksi 32 x 32 km:n ruudukko, jonka ruutukeskipisteiden ominaisuustiedoiksi annettiin jokaisen lajin keskirunsaus ao. ruudulla. Tästä väliaikaisesta tiedostosta laskettiin lopullinen tasoitettu pinta kriging-menetelmällä käyttäen GAUSSIAN-funktiota semivarianssin sovitukseen (Oliver ja Webster 1990, GRID... 1992). Kriging-tasoitus on interpolointiprosessi, joka generoi annettujen pisteiden tarkastelumuuttujan arvoista estimaatin kyseiselle pinnalle. Kriging mahdollistaa ilmiön alueellisen käyttäytymisen tutkimisen ja vasta tämän jälkeen siihen parhaiten sopivan varianssimallin käytön.

Runsaiden ja niukkojen lajien runsausarvojen kuvaaminen lajikartassa samalla sävyasteikolla hukkaa runsaasti informaatiota. Tämän vuoksi alueellisten erojen havainnollistamiseen käytettiin kolmea erilaista remapping-funktiota, joiden avulla interpoloidut arvot muunnettiin 127 sävyn vaaleasta syaanista tummaan magentaan liukuvaan väriasteikkoon. Kartan värin kuvaama kasvin runsaus (= peittävyys) luetaan pystyakselilta punaisen viivan ja ko. värin leikkauskohdasta.

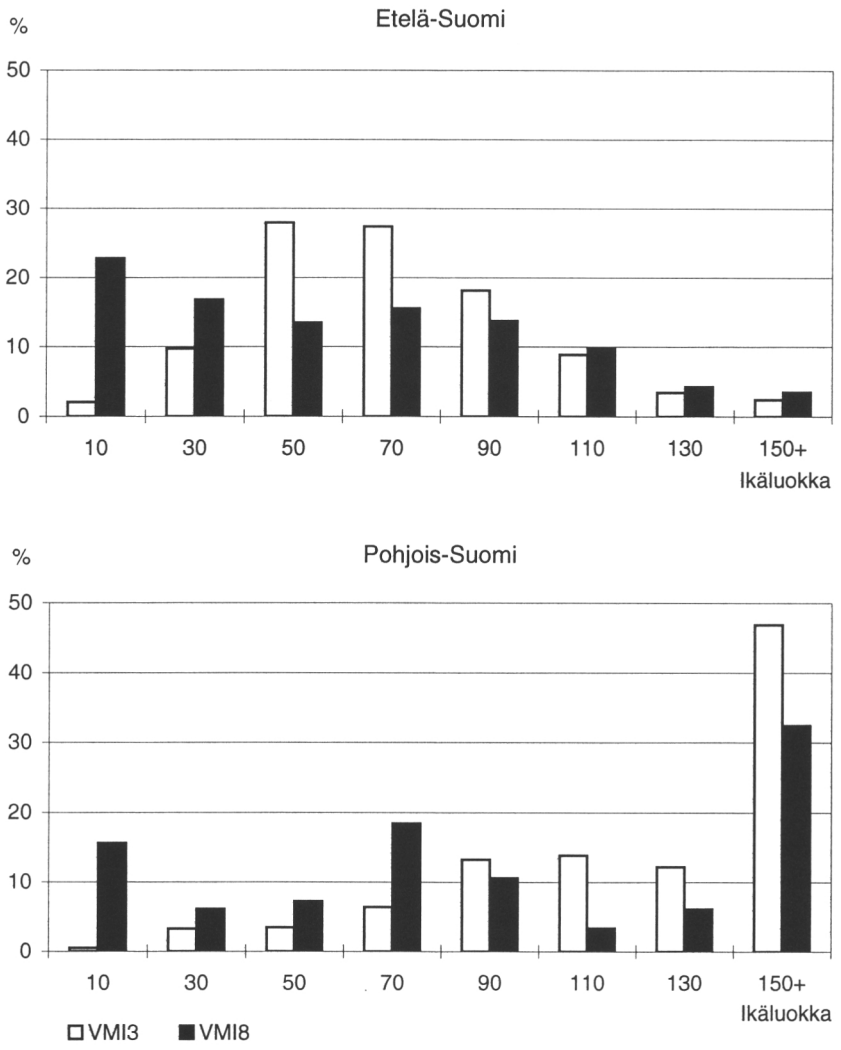


Kuva 3. ARC/INFO -lajikarttasovelluksen käyttöliittymä.

Tulokset

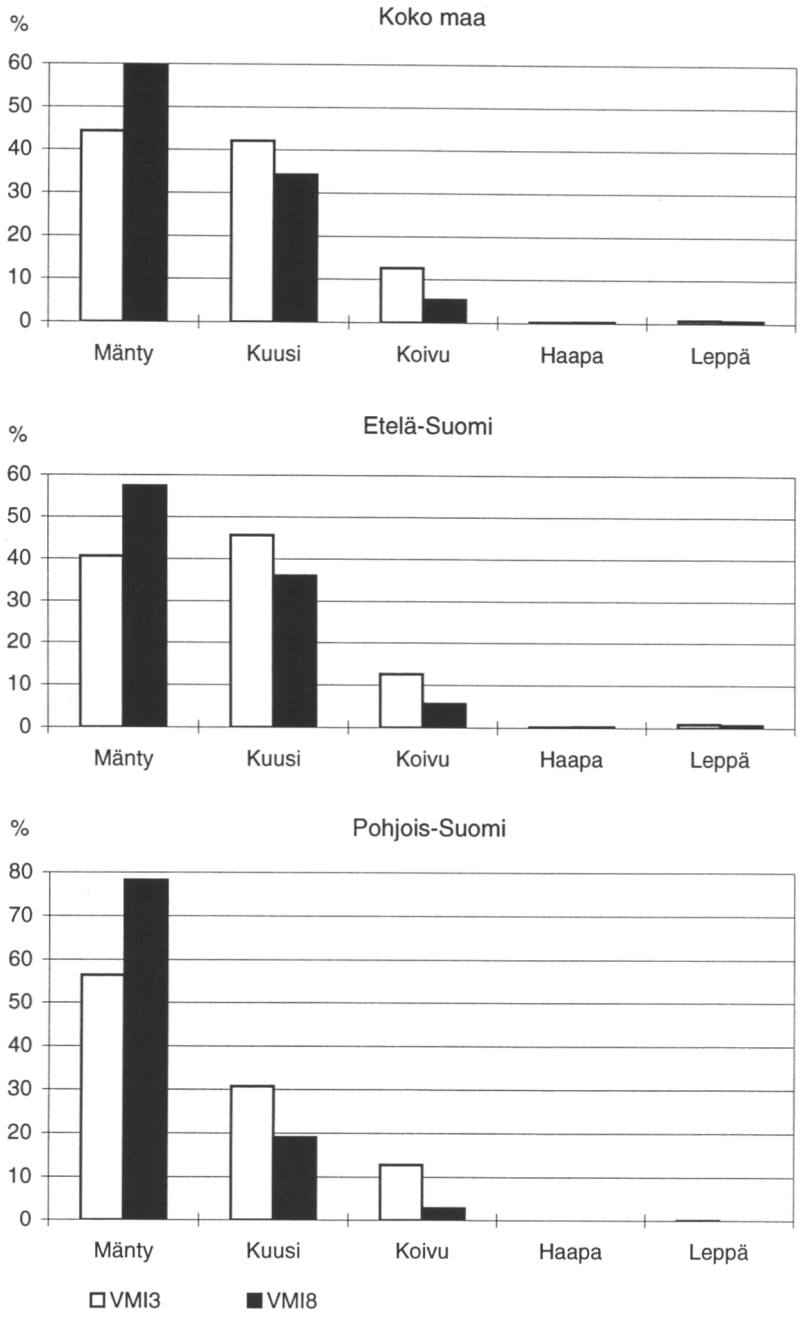
Metsien ikäluokka-, puulaji- ja kasvupaikkajakaumat

Metsien ikäluokkajakauma, jota on tilastoitu vertailukelpoisesti inventoinnista toiseen, (Tomppo ja Henttonen 1996), on 1950-luvulta lähtien tasoittunut (kuva 4). Ensimmäisessä ja kolmannessa inventoinnissa jakaumat olivat varsin samanlaiset (Metsätilastollinen... 1996). Etelä-Suomessa tasoittuminen on tapahtunut siten, että nuorimpien (10 ja 30) ja vanhimpien ikäluokkien (>90) osuus on kasvanut ja luokkien 70–90 osuus on pienentynyt. Pohjois-Suomessa taas nuoret ikäluokat (10–70) ovat runsastuneet ja sitä vanhemmat vähentyneet.



Kuva 4. Kivennäismaan metsien ikärakenne 3. VMI:n kasvullisella ja huonokasvuisella metsämaalla ja 8. VMI:n metsä- ja kitumaalla biologisten tietokantojen aineiston mukaan. Esim. ikäluokka 50 sisältää 41–60 vuotiaat metsiköt.

Toinen metsätalouden ohjaama aluskasvillisuuteen vaikuttava muutos on ollut puulajisuhteiden kehitys 1950-luvulta 1980-luvulle. Mäntyvaltaisten metsien osuus on kasvanut kuusivaltaisten metsien kustannuksella. Myös koivuvaltaisten metsien osuus on vähentynyt (kuva 5). Lehtipuuvaltaisuus on kuitenkin 7. VMI:n jälkeen kääntynyt nousuun ikäluokkajakauman muutosta myötäillen (Tomppo ja Henttonen 1996).



Kuva 5. Kivennäismaan metsien puulajivaltaisuuden jakauma 3. VMI:n kasvullisella ja huonokasvuisella metsämaalla ja 8. VMI:n metsä- ja kitumaalla biologisten tietokantojen aineiston mukaan.

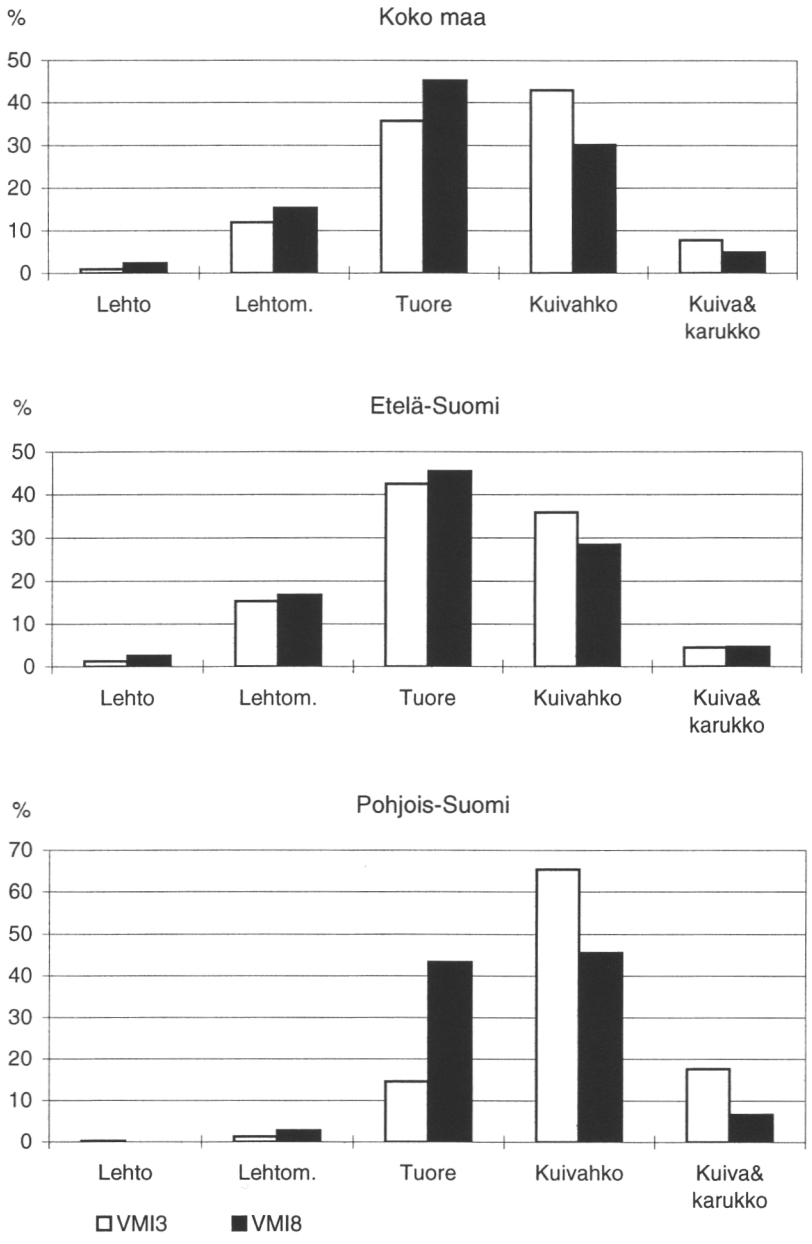
3. VMI:n mukaan yleisin kasvupaikkatyyppi oli kuivahkot kankaat. Sen osuus oli 8. inventointiin mennessä pienentynyt koko maassa 12–13 prosenttiyksikköä, Etelä-Suomessa n. 8 prosenttiyksikköä ja Pohjois-Suomessa peräti n. 20 prosenttiyksikköä. Samalla tuoreet kankaat olivat nousseet yleisimmäksi kasvupaikkatyypiksi koko maassa (kuva 6). Myös lehtojen ja lehtomaisten kankaiden suhteellinen osuus oli kasvanut välillä 3.–8. VMI. Kaiken kaikkiaan aineistossa oli siis havaittavissa selvä muutos rehevämpään suuntaan erityisesti Pohjois-Suomen osalta.

Soiden kasvupaikkajakaumaa on metsäojituksella pyritty tavoitteellisesti muuttamaan (Heikurainen 1983, Metsätilastollinen... 1992, 1997). Radikaali muutos, joka lähes kokonaan on tapahtunut 3. ja 8. VMI:n välisenä aikana (Reinikainen 1995), ei ole VMI:n aineistosta tilastoitavissa vähittäisenä prosessina suotyypin tarkkuudella (Eurola ym. 1991). Turvekankaiden osuus oli 3. VMI:n aikaan n. 2,5 % turvemaiden alasta ja 8. VMI:n pysyvien koealojen jakauman mukaan n. 15 %. Noin 50 % alkuperäisestä suopinta-alasta oli 1985–86 käymässä läpi muutosprosessia kasvillisuussukkession ojikko- ja muuttumavaiheissa.

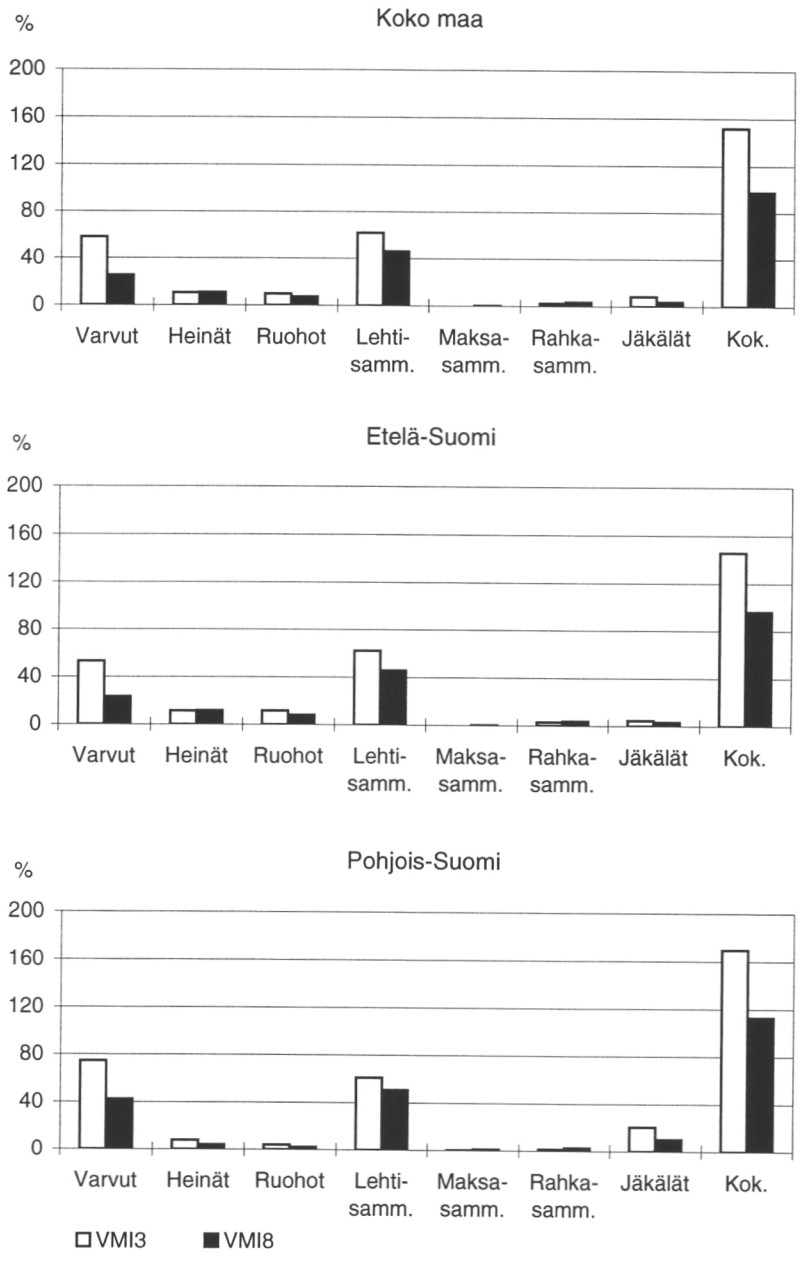
Kasvillisuuskerrosten ja kasvumuotoryhmien peittävyys

Kasvillisuuden kokonaispeittävyys arvioitiin 3. VMI:ssa keskimäärin huomattavasti suuremmaksi kuin 8. VMI:ssa (kuvat 7 ja 8). Pohjakerroksen osalta ero on noin 20 prosenttiyksikköä ja kenttäkerroksen osalta 40 prosenttiyksikköä.

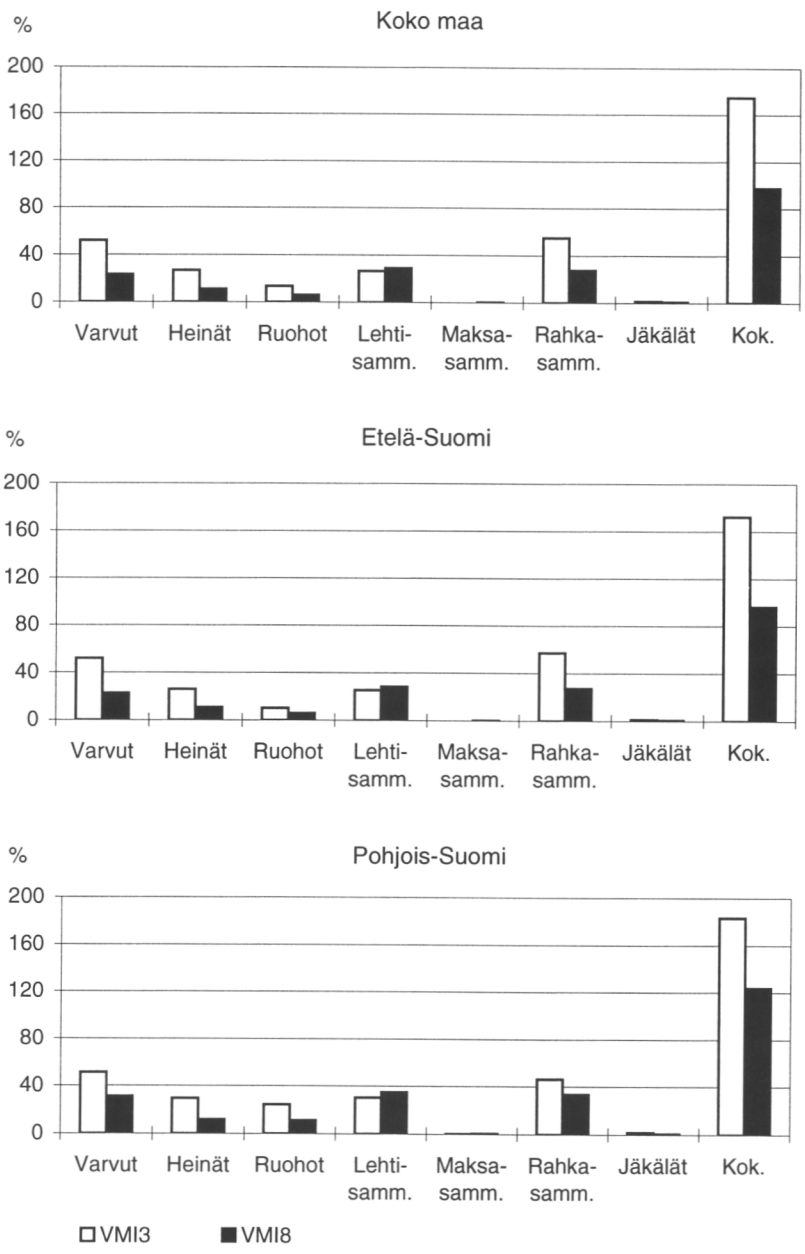
Kasvumuotoryhmittäin tarkasteltuna suurimmat absoluuttiset erot olivat kivennäismailla varpujen ja lehtisammalten peittävyydessä koko maassa sekä jäkälien ja heinien runsaudessa erityisesti Pohjois-Suomessa. Turvemailla varpujen, heinien ja ruohojen kokonaispeittävyys oli koko maassa pienempi 8. VMI:ssa kuin 3. VMI:ssa, samoin rahkasammalten erityisesti Etelä-Suomessa. Kerroksittain suhteellisina osuuksina tarkasteltuna varpujen peittävyys oli 8. VMI:ssa Etelä-Suomen kivennäismailla alempi ja heinien korkeampi kuin 3. VMI:ssa. Jäkälien osuus oli Pohjois-Suomessa 8. VMI:ssa pienempi kuin 3. VMI:ssa. Turvemailla lehtisammalten osuus oli korkeampi 8. VMI:ssa, mutta rahkasammalten alempi.



Kuva 6. Kivennäismaan metsien kasvupaikkatyyppijakauma 3. VMI:n kasvullisella ja huonokasvuisella metsämaalla ja 8. VMI:n metsä- ja kitumaalla biologisten tietokantojen aineiston mukaan.



Kuva 7. Kivennäismaiden aluskasvillisuuden keskimääräinen kokonaispeittävyys ja sen jakautuminen kasvumuotoryhmien kesken 3. VMI:n kasvullisella ja huonokasvuisella metsämaalla ja 8. VMI:n metsä- ja kitumaalla.



Kuva 8. Aluskasvillisuuden keskimääräinen kokonaispeittävyys ja sen jakautuminen kasvumuotoryhmien kesken 3. VMI:n metsä- ja kitumaan ojittamattomilla soilla ja 8. VMI:n metsä- ja kitumaan soilla.

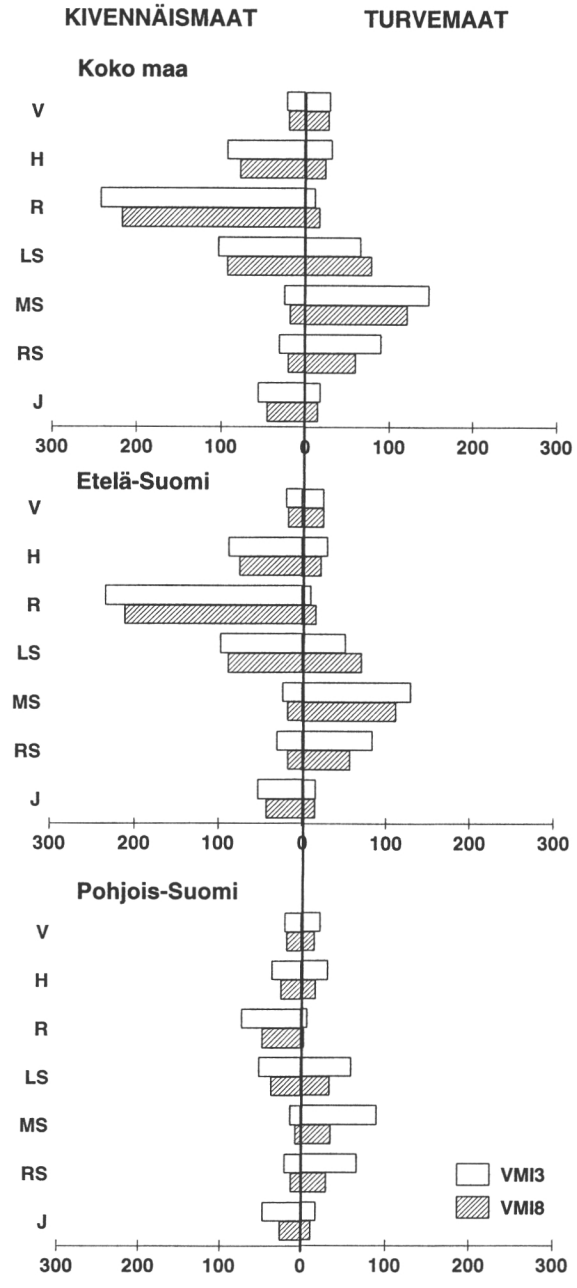
Lajimäärä

Koealoilla tavattu kokonaislajimäärä, johon 8. VMI:ssa laskettiin myös ns. ulkolajit, oli molemmissa inventoinneissa lähes sama (kuva 9). 8. VMI:ssa näytealoilla tavattujen lajien määrä vaihteli kerroksittain 82–90 % koko koealalla tavatusta määrästä. Ulkolajien osuus kokonaislajimäärästä oli 13 %, kenttäkerroksessa 17 % ja pohjakerroksessa 8 %. Ositettaessa aineistoa maantieteellisesti, maalajeittain, kasvillisuuskerroksittain ja kasvumuotoryhmittäin havaittiin eroja lajimäärissä inventointien välillä. Kivennäismailla kaikkien ryhmien, erityisesti sammalten, lajimäärät olivat 3. VMI:ssa suurempia. Turvemailla rahkasammalten lajimäärä koko maassa oli 8. VMI:ssa selvästi alempi kuin 3. VMI:ssa. Sen sijaan lehtisammalten ja ruohojen lajimäärät Etelä-Suomessa olivat 8. VMI:ssa suurempia kuin 3. VMI:ssa.

Yleisyys

Kivennäismaiden kolme yleisintä lajia puolukka (*Vaccinium vitis-idaea*), seinäsammal (*Pleurozium schreberi*) ja mustikka (*Vaccinium myrtillus*) olivat samat 3.:ssa ja 8.:ssa VMI:ssa (taulukko 1). Seinäsammal ja puolukka olivat myös turvemaiden yleisyyslistojen kärjessä. 3. VMI:ssa kivennäismailla 55 ja turvemailla 54 lajia saavutti yli 10 %:n yleisyyden, 8. VMI:ssa vastaavat luvut olivat 52 ja 48 lajia. 50 yleisimmän lajin listat olivat molemmissa inventoinneissa varsin samanlaiset: kivennäismailla lajeista oli yhteisiä 80 % ja turvemailla 74 %.

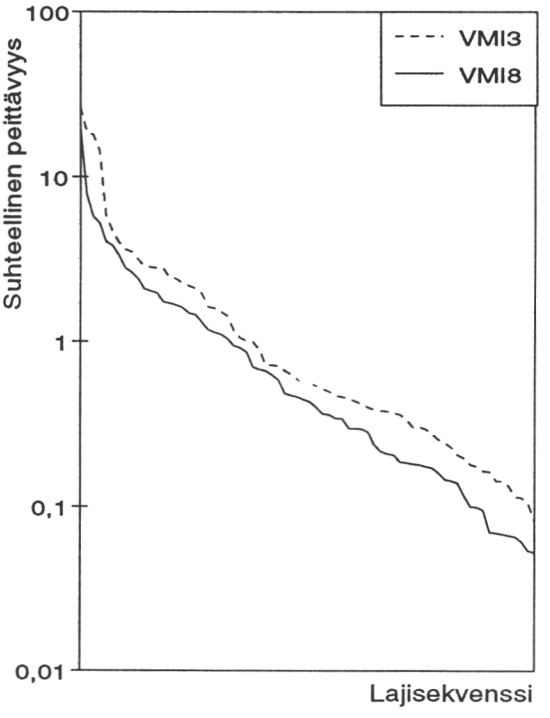
Yleisyyslistojen loppupäätä tarkasteltiin Etelä-Suomen osalta. Alueelta löydettiin 3. VMI:ssa 696 ja 8. VMI:ssa 676 lajia. Näistä 435 sattui koealoille molemmissa inventoinneissa. 8. VMI:sta puuttui 150 3. VMI:ssa tavattua lajia ja 8. VMI:ssa löydettiin 111 3. VMI:sta puuttunutta lajia. Lajistollinen yhtäläisyys inventointien välillä oli vain 63,4 %. Kuitenkin kaikki lajit, joiden frekvenssi jommassakummassa inventoinnissa oli yli 1,23 %, olivat yhteisiä. Noin 75 % erosta aiheutui lajeista, joiden frekvenssi toisessa inventoinneista jäi alle 0,1 %. Korkeimmalla 3. VMI:ssa havaitulla frekvenssillä (36 koealaa, 0,55 %) jäi 8. VMI:n lajilistalta pois sarjatalvikki (*Chimaphila umbellata*). Korkeimman frekvenssin 8. VMI:n uusista lajeista (32 koealaa, 1,23 %) saavutti ojanukkasammal (*Dicranella cerviculata*).



Kuva 9. Koealoilla havaitut kokonaislajimäärät 3. ja 8. VMI:ssa suuralueittain ja kasvumuotoryhmittäin. Maaluokat kuten kuvissa 4–8. Kasvumuotoryhmät: V = varvut, H = heinämäiset kasvit, R = ruohot, LS = lehtisammalet, MS = maksasammalet, RS = rahkasammalet, J = jäkälät.

Runsaus

Runsauden mukaan tarkasteltuna (taulukot 1 ja 2) dominanttilajeja oli varsinkin kivennäismailla 8. VMI:ssa vähemmän kuin 3. VMI:n aineistossa. Dominanssi-diversiteettikäyrän mukaan (kuva 10) ero oli selvä ja systemaattinen. Seinäsammal oli kivennäismaiden runsain laji molemmissa inventoinneissa. Yleisimmän lajin, puolukan, runsaus oli 8. VMI:ssa kolmannes 3. VMI:ssa havaitusta, samoin kuin 3. yleisimmän lajin, mustikan. Myös muiden varpujen kohdalla ero oli samansuuntainen mutta pienempi. Kangaskynsisammalen (*Dicranum polysetum*) peittävyys taas oli 8. VMI:ssa suurempi kuin 3. VMI:ssa. Turvemaiden runsain laji molemmissa inventoinneissa oli 8. VMI:n yleisyyslistalla 3.–4. sijalla oleva kollektiivilaji ´Recurvum coll´, jonka yleisin ja runsain laji on jokasuonrahkasammal (*Sphagnum angustifolium*). Yleisten varpulajien, erityisesti rämevarpujen sekä rahkasammalten peittävyydet olivat 8. VMI:ssa selvästi alemmat. Myös turvemailla kynsisammalten (*Dicranum* spp.) keskipeittävyys oli 8. VMI:ssa korkeampi kuin 3. VMI:ssa.



Kuva 10. Koko kasvillisuusaineiston dominanssi-diversiteettikäyrät 3. ja 8. VMI:ssa.

Taulukko 1. Kivennäismaiden 50 yleisimmän lajin frekvenssit (F, %), keskipeittävyydet (D, %) ja peittävyyden suhteelliset osuudet kasvillisuuskerroksessa (Dk, %) ja kasvumuotoryhmässä (Dm, %) 3. VMI:n kasvullisella ja huonokasvuisella metsämaalla ja 8. VMI:n metsä- ja kitumaalla.

VMI3	F	D	Dk	Dm
Puolukka	96,7	21,44	27,04	36,74
Seinäsammal	94,5	33,10	45,28	53,34
Mustikka	93,8	22,46	28,33	38,49
Metsäkerrossammal	79,5	18,55	25,37	29,88
Metsälauha	79,3	5,43	6,85	51,53
Kangaskynsisammal	65,3	1,92	2,63	3,10
Kevätpiippo	61,2	0,47	0,60	4,49
Korpikarhunsammal	49,8	4,42	6,04	7,12
Kangasmaitikka	49,5	1,30	1,64	13,41
Variksenmarja	47,5	5,52	6,96	9,46
Kultapiisku	46,0	0,33	0,42	3,43
Harmaaporonjäkälä	45,3	2,86	3,92	33,94
Metsätähti	45,2	0,47	0,59	4,84
Valkoporonjäkälä	44,0	2,79	3,81	33,01
Vanamo	43,2	0,94	1,19	9,70
Oravanmarja	42,6	1,33	1,67	13,64
Kanerva	41,8	5,12	6,46	8,78
Kivikynsisammal	35,9	0,60	0,81	0,96
Pilkkunahkajäkälä	34,8	0,32	0,44	3,80
Juolukka	34,0	2,12	2,68	3,64
Nuokkutalvikki	33,0	0,25	0,32	2,62
Riidenlieko	26,2	0,30	0,38	0,51
Lillukka	25,4	0,43	0,54	4,41
Suopursu	25,2	1,01	1,28	1,74
Metsämaitikka	24,8	0,61	0,77	6,28
Metsäkastikka	23,8	0,98	1,24	9,29
Metsäimarre	23,7	0,49	0,62	5,02
Sulkasammal	22,5	0,41	0,56	0,65
Kangaskarhunsammal	21,8	0,49	0,67	0,79
Pallosara	20,4	0,75	0,95	7,14
Metsäliekosammal	18,8	0,77	1,06	1,24
Ketunleipä	18,7	0,50	0,63	5,18
Isokynsisammal	18,4	0,23	0,32	0,37
Kantokynsisammal	18,4	0,74	1,01	1,19
Ahomansikka	18,1	0,19	0,24	1,98
Metsäalvejuuri	18,0	0,18	0,23	1,86
Maitohorsma	17,8	0,07	0,08	0,67
Palleroporonjäkälä	15,3	1,57	2,15	18,67
Nurmirölli	14,8	0,77	0,97	7,30
Hietakastikka	14,7	0,39	0,50	3,73
Metsäkorte	13,7	0,18	0,23	1,84
Rätvänä	13,5	0,06	0,08	0,66
Kielo	13,4	0,06	0,08	0,64
Nurmilauha	12,9	0,64	0,80	6,02
Korpirahkasammal	12,2	1,08	1,48	43,14
Rohtotädyke	12,2	0,04	0,05	0,42
Metsäorvokki	12,2	0,04	0,05	0,40
Pohjankorvajäkälä	12,2	0,26	0,36	3,14
Kangaskeltalieko	11,1	0,07	0,09	0,13
Suonihuopasammal	11,0	0,11	0,14	0,17

VMI8	F	D	Dk	Dm
Seinäsammal	96,4	26,28	48,48	56,67
Puolukka	96,2	7,34	16,31	28,99
Mustikka	93,1	10,37	23,05	40,96
Kivikynsisammal	79,9	2,35	4,33	5,06
Metsälauha	79,3	5,02	11,16	46,33
Metsäkerrossammal	77,1	5,88	10,85	12,69
Kangaskynsisammal	76,7	4,01	7,39	8,64
Kevätpiippo	60,3	0,25	0,56	2,33
Korpikarhunsammal	56,2	3,50	6,45	7,54
Harmaaporonjäkälä	52,1	1,64	3,03	42,34
Metsätähti	51,8	0,36	0,81	4,86
Oravanmarja	50,4	1,06	2,35	14,16
Valkoporonjäkälä	43,8	1,44	2,66	37,29
Kangasmaitikka	42,2	0,25	0,55	3,28
Kultapiisku	41,1	0,20	0,44	2,63
Maitohorsma	40,1	0,63	1,41	8,46
Kangaskarhunsammal	40,1	0,77	1,42	1,66
Nuokkuvarstasammal	39,9	0,17	0,31	0,36
Kanerva	39,5	2,97	6,60	11,72
Suikerosammal	36,5	1,17	2,17	2,53
Variksenmarja	35,6	2,30	5,11	9,08
Metsäkastikka	35,4	2,32	5,17	21,44
Vanamo	34,9	0,28	0,63	3,80
Harmaapikaritorvijäkälä	31,0	0,05	0,09	1,22
Puikkotorvijäkälä	30,9	0,06	0,11	1,58
Juolukka	28,3	1,51	3,35	5,96
Lillukka	27,0	0,45	1,01	6,07
Pallosara	26,6	0,61	1,36	5,65
Metsäalvejuuri	26,5	0,29	0,63	3,81
Isokynsisammal	22,2	0,52	0,97	1,13
Metsäkorte	21,9	0,30	0,68	4,07
Metsämaitikka	21,8	0,10	0,23	1,36
Metsäimarre	21,6	0,56	1,24	7,45
Suonihuopasammal	21,6	0,16	0,29	0,34
Recurvum coll	21,2	0,86	1,59	24,23
Ketunleipä	20,4	0,57	1,26	7,57
Suopursu	19,0	0,65	1,45	2,58
Nuokkutalvikki	18,9	0,05	0,12	0,70
Sulkasammal	18,2	0,26	0,49	0,57
Korpirahkasammal	17,6	1,33	2,46	37,48
Riidenlieko	17,2	0,10	0,23	0,41
Pikkutorvijäkälä	17,1	0,02	0,04	0,52
Maksasammalet	16,9	0,20	0,36	48,10
Silotorvijäkälä	16,6	0,05	0,09	1,24
Kielo	16,0	0,11	0,24	1,47
Nurmilauha	15,1	0,59	1,32	5,46
Ahomansikka	14,4	0,07	0,16	0,96
Torvijäkälät	13,2	0,04	0,07	0,95
Nurmirölli	12,9	0,49	1,09	4,54
Jauhepikaritorvijäkälä	12,8	0,01	0,03	0,36

Taulukko 2. Turvemaiden 50 yleisimmän lajin frekvenssit (F, %), keskipeittävyydet (D, %) ja peittävyyden suhteelliset osuudet kasvillisuuskerroksessa (Dk, %) ja kasvumuotoryhmässä (Dm, %) 3. VMI:n kasvullisen- ja huonokasvuisen metsämaan ojittamattomilla soilla ja 8. VMI:n metsä- ja kitumaan soilla. Kollektiivilajiin ´Recurvum coll´ sisällytetty jokasuonrahkasammal, sararahkasammal (*Sphagnum fallax)* ja sirorahkasammal (*S. flexuosum*).

VMI3	F	D	Dk	Dm
Seinäsammal	75,2	9,34	11,26	35,22
Juolukka	72,3	7,45	7,65	14,37
Puolukka	70,9	8,58	8,82	16,56
Variksenmarja	68,2	7,38	7,58	14,24
Suopursu	66,3	7,29	7,50	14,07
Mustikka	64,8	8,64	8,88	16,68
Recurvum coll	63,2	19,63	23,68	35,78
Muurain	62,1	5,40	5,55	40,07
Pallosara	61,3	7,96	8,18	29,88
Tupasvilla	59,6	8,15	8,38	30,60
Suokukka	52,6	3,00	3,08	5,79
Korpikarhunsammal	51,7	8,98	10,83	33,88
Varvikkorahkasammal	45,6	5,99	7,23	10,92
Punarahkasammal	43,5	3,60	4,34	6,55
Isokarpalo	43,2	2,46	2,53	4,74
Suonihuopasammal	42,9	0,79	0,95	2,97
Ruskorahkasammal	37,8	10,79	13,01	19,66
Metsäkerrossammal	36,9	3,59	4,33	13,55
Rämekarhunsammal	36,4	1,61	1,94	6,08
Harmaaporonjäkälä	35,0	0,77	0,93	52,82
Metsäkorte	30,1	1,74	1,78	12,89
Korpirahkasammal	29,1	7,00	8,44	12,76
Valkoporonjäkälä	27,0	0,41	0,50	28,21
Kanerva	24,4	3,74	3,85	7,22
Rahkasara	23,8	1,69	1,73	6,33
Kangasmaitikka	21,5	0,26	0,27	1,93
Vaivero	21,3	1,53	1,57	2,95
Pikkukarpalo	18,9	1,26	1,29	2,43
Metsätähti	18,7	0,19	0,20	1,42
Pyöreälehtikihokki	17,2	0,23	0,24	1,71
Kangasrahkasammal	16,6	1,43	1,73	2,61
Kangaskynsisammal	15,1	0,23	0,28	0,89
Metsälauha	14,6	0,40	0,41	1,49
Järvikorte	14,4	0,64	0,66	4,78
Nuokkutalvikki	13,8	0,14	0,14	1,01
Riippasara	12,7	0,30	0,31	1,12
Raate	12,7	1,44	1,48	10,66
Jouhisara	12,5	1,91	1,96	7,16
Kurjenjalka	12,0	0,38	0,39	2,85
Korpikastikka	11,3	0,51	0,53	1,92
Luhtavilla	10,9	0,21	0,22	0,79
Oravanmarja	10,9	0,16	0,16	1,18
Kultapiisku	10,4	0,09	0,09	0,68
Suokorte	10,3	0,48	0,49	3,56
Pullosara	10,3	0,62	0,64	2,33
Vanamo	10,2	0,16	0,17	1,20
Riidenlieko	10,1	0,12	0,12	0,23
Kalvakkarahkasammal	9,9	1,28	1,55	2,34
Harmaasara	9,6	0,30	0,30	1,11
Jokapaikansara	9,5	0,42	0,43	1,57

VMI8	F	D	Dk	Dm
Seinäsammal	92,3	14,44	25,15	50,09
Puolukka	84,4	4,78	10,57	20,61
Recurvum coll	82,8	12,95	22,55	46,86
Jokasuonrahkasammal	82,6	12,70	22,11	45,94
Korpikarhunsammal	71,9	6,38	11,11	22,13
Mustikka	69,3	5,42	12,00	23,38
Juolukka	69,2	4,46	9,87	19,24
Suonihuopasammal	63,9	0,75	1,30	2,60
Pallosara	62,9	2,83	6,26	25,96
Variksenmarja	60,8	3,04	6,73	13,12
Tupasvilla	52,5	2,72	6,03	25,00
Kangaskynsisammal	52,3	0,94	1,64	3,26
Kivikynsisammal	52,0	0,57	1,00	1,98
Rämekarhunsammal	52,0	2,04	3,55	7,06
Suopursu	51,3	2,24	4,97	9,68
Muurain	50,6	1,90	4,21	31,11
Varvikkorahkasammal	50,2	4,49	7,82	16,26
Isokarpalo	49,6	0,41	0,90	1,75
Metsäkerrossammal	49,2	1,66	2,89	5,75
Variksenmarja	48,8	2,28	5,06	9,85
Suokukka	46,6	0,42	0,93	1,81
Punarahkasammal	46,3	1,58	2,75	5,72
Harmaaporonjäkälä	46,3	0,44	0,77	60,65
Nuokkuvarstasammal	44,4	0,20	0,34	0,68
Korpirahkasammal	41,4	5,23	9,12	18,94
Valkoporonjäkälä	35,6	0,16	0,29	22,34
Metsätähti	32,3	0,29	0,64	4,69
Metsäkorte	32,1	0,99	2,19	16,16
Maitohorsma	30,2	0,28	0,62	4,56
Metsäalvejuuri	29,8	0,44	0,97	7,18
Kanerva	29,5	1,85	4,09	7,97
Metsälauha	28,4	0,92	2,03	8,41
Suikerosammal	28,4	0,58	1,01	2,01
Vaivero	27,0	0,42	0,93	1,80
Harmaapikaritorvijäkälä	25,6	0,02	0,04	2,91
Kangaskarhunsammal	25,2	0,52	0,91	1,80
Kangasmaitikka	25,0	0,08	0,18	1,36
Puikkotorvijäkälä	21,1	0,01	0,02	1,61
Korpikastikka	21,0	0,92	2,03	8,42
Kangasrahkasammal	20,5	0,87	1,51	3,13
Maksasammalet	20,0	0,08	0,14	38,42
Harmaasara	19,5	0,29	0,65	2,69
Ruskorahkasammal	19,5	1,18	2,05	4,25
Kevätpiippo	18,3	0,07	0,15	0,64
Pikkukarpalo	18,0	0,04	0,09	0,17
Oravanmarja	18,0	0,17	0,38	2,80
Nurmilauha	16,9	0,76	1,69	7,00
Kurjenjalka	15,9	0,24	0,53	3,89
Nuokkutalvikki	15,3	0,05	0,11	0,81
Vanamo	15,2	0,07	0,15	1,12

Lajien alueellinen runsaus

Tähän raporttiin on valittu näytteitä teema- ja lajikartoista yleisimpien metsä- ja suokasvien listalla selvimpiä runsauseroja 3. ja 8. VMI:n välillä osoittaneista kasvumuotoryhmistä, ekologisista ryhmistä ja niiden keskeisistä lajeista. Valittuja karttoja on syytä tarkastella yhdessä taulukoiden 1 ja 2 sekä kuvien 7 ja 8 kanssa. Inventointien välisessä vertailussa on muistettava erot menetelmissä sekä otosten maaluokka- ja kasvupaikkasisällössä.

Varpujen kokonaispeittävyys (kartta 1:0) oli kasvumuotoryhmistä selvimmin alempi 8. VMI:ssa kuin 3. VMI:ssa sekä kivennäismailla että turvemailla. Kivennäismailla ero selittyy pääosin puolukan ja mustikan (kartat 1:1 ja 1:2) runsauseroilla. Variksenmarjan (*Empetrum nigrum*) peittävyys oli 8. VMI:ssa pienempi Etelä-Suomessa mutta suurempi Pohjois-Suomessa. Myös kanervan (*Calluna vulgaris*) runsaudessa havaittiin alueittaisia eroja inventointien välillä. Vanamon (*Linnaea borealis*) peittävyys oli 8. VMI:ssa koko maassa pienempi kuin 3. VMI:ssa. Ero oli suurin Kainuussa. Turvemailla varpujen runsauserot olivat samansuuntaiset kuin kivennäismailla (kartta 2:0), mutta tasaisemmin kaikkien suovarpujen kesken jakautuneet. Rämevarpujen yleislinjaa edustaa suopursu (*Ledum palustre*, kartta 2:1) kun taas vaiveron (*Chamaedaphne calyculata*, kartta 2:2) ja isokarpalon (*Vaccinium oxycoccos*) kohdalla ero oli hieman selvempi.

Heinämäisten lajien (kartta 3:0) pienempi kokonaispeittävyys 8. VMI:ssa Pohjois-Suomessa selittyy metsälauhan (*Deschampsia flexuosa*, kartta 3:1) runsauseroilla. Etelä-Suomessa metsälauhan paikoin korkeammat arvot ja erityisesti metsäkastikka (*Calamagrostis arundinacea*) nostavat heinämäisten kokonaispeittävyyden 8. VMI:ssa hieman suuremmaksi kuin 3. VMI:ssa. Esim. nurmiröllin (*Agrostis capillaris*, kartta 3:2) peittävyys oli Itä- ja Etelä-Suomessa hieman alempi 8. VMI:ssa, mutta sitä tavattiin pohjoisempana kuin 3. VMI:ssa. Turvemailla heinämäisten kasvien kokonaispeittävyys (kartta 4:0) oli 8. VMI:ssa alempi kuin 3. VMI:ssa. Eron taustalla olivat yhtäältä pienet erot hyvin yleisten lajien, kuten tupasvillan (*Eriophorum vaginatum*, kartta 4:1) ja pallosaran (*Carex globularis*) runsaudessa ja toisaalta useat selvemmät samansuuntaiset erot keskiyleisten lajien peittävyydessä, esimerkkeinä rahkasara (*Carex pauciflora*, kartta 4:2) ja mutasara (*Carex limosa*). Harmaasara (*Carex canescens*), joka 8:ssa VMI:ssa oli yleisempi ja yhtä runsas kuin 3. VMI:ssa, oli poikkeus sarakasvien yleislinjasta. Heinistä metsälauhan peittävyys oli myös turvemailla suurempi 8. VMI:ssa kuin 3. VMI:ssa.

Ruohojen kokonaispeittävyys oli myös sekä kivennäis- että turvemailla (kartat 5:0 ja 6:0) alempi 8. VMI:ssa kuin 3. VMI:ssa, mutta ero oli pienempi kuin varpujen kohdalla. Kivennäismailla selvästi alempia peittävyyksiä 8. VMI:ssa osoittivat yleisimmistä metsäruohoista mm. kangasmaitikka (*Melampyrum pratense*) ja nuokkutalvikki (*Orthilia secunda*) sekä metsien niittyruohoista esim. ahomansikka (*Fragaria vesca*, kartta 5:2), ja tädykkeet (*Veronica officinalis* ja *V. chamaedrys*). Maitohorsman (*Epilobium angustifolium*, kartta 5:1) runsaus taas oli 8. VMI:ssa selvästi suurempi kuin 3. VMI:ssa. Myös yleisten metsäsaniaisten, metsäalvejuuren (*Dryopteris carthusiana*), metsäimarteen (*Gymnocarpium dryopteris*) ja hiirenportaan (*Athyrium filix-femina*) peittävyysero ainakin suhteellisesti tarkasteltuna poikkesi ruohojen yleisestä suuntauksesta. Turvemailla yleisimmistä suoruohoista mm. suomuuraimen (*Rubus chamaemorus*, kartta 6:1) ja raatteen (*Menyanthes trifoliata*, kartta 6:2) keskipeittävyys oli 8. VMI:ssa alempi ja runsaan esiintymisen alue pienempi kuin 3. VMI:ssa. Turvemaiden metsäruohoista metsäalvejuuri oli 8. VMI:ssa selvästi runsaampi kuin 3. VMI:ssa.

Lehtisammalien (kartta 7:0) runsauden ja alueellisen esiintymisen eroista selvin oli kynsisammalen suvun (*Dicranum* spp., kartta 7:1) yleisten kangasmetsälajien (*D. polysetum*, *D. scoparium* ja *D. majus*) suurempi peittävyys 8. VMI:ssa kuin 3. VMI:ssa Etelä-Suomessa sekä kivennäis- että turvemailla. Kivennäismailla kahden yleisimmän kangasmetsäsammalen, seinäsammalen (*Pleurozium schreberi*) ja etenkin metsäkerrossammalen (*Hylocomium splendens*, kartta 7:2) keskipeittävyys taas oli 8. VMI:ssa alempi koko maassa. Turvemailla tilanne oli seinäsammalen kohdalla päinvastainen. Suikerosammalia (*Brachythecium* spp.), varstasammalta (*Pohlia nutans*) ja maksasammalia (*Hepaticae*) löydettiin sekä kivennäis- että turvemailta enemmän 8. VMI:ssa kuin 3. VMI:ssa.

Rahkasammalten (*Sphagnum* spp., kartta 8:0) kokonaispeittävyys niiden pääkasvupaikoilla turvemailla oli keskimäärin alempi 8. VMI:ssa kuin 3. VMI:ssa. Esim. karuimpien soiden ruskorahkasammal (*Sphagnum fuscum*, kartta 8:1) oli erityisesti etelärannikolla ja Järvi-Suomessa niukempi 8. VMI:ssa. Kalvasrahkasammalen (*Sphagnum papillosum*) kuten muidenkin yleisten nevalajien peittävyydet ja esiintymisalueet olivat 8. VMI:ssa pienemmät kuin 3. VMI:ssa

Jäkälien runsauserot inventointien välillä olivat selvimmät Pohjois-Suomessa. Erot selittyvät poronjäkälien (*Cladonia*, subsp. *Cladina* spp., kartta 9:0), varsinkin palleroporonjäkälän (*Cladonia stellaris*, kartta 9:1), harmaaporonjäkälän (*C. rangiferina*) ja valkoporonjäkälän (*C. arbuscula*) pienemmillä peittävyyksillä 8. VMI:ssa sekä kivennäis- että turvemailla.

Tulosten tarkastelu

Virhelähteet

3. ja 8. VMI:n kasvillisuustietojen vertailua vaikeuttaa eri inventointikerroilla käytetty erilainen otanta ja inventointimenetelmä. Kummassakaan inventoinnissa menetelmää ei voitu suunnitella kasvillisuustutkimuksen ehdoilla (Kujala 1964, Reinikainen 1990). Näytealojen koko ja määrä sekä inventoinnin tarkkuus ja ajankohta määräytyivät VMI:n työskentelyn mukaan. 8. VMI:ssa ei taas voitu jäljitellä 3. VMI:n menetelmää, koska koealat ja kasvillisuusnäytealat 1985–86 perustettiin pysyviksi seurantaa varten. Tällöin pyrittiin näytealojen tarkan paikantamisen avulla panostamaan peräkkäisten peittävyysarvioiden luotettavuuteen, jotta tulevat inventoinnit voisivat antaa tietoa erityisesti yleisimpien lajien runsausmuutoksista. Etenkään 8. VMI:n 3 009 koealan otos ei tavoita harvinaisuuksia eikä uhanalaisia biotooppeja ja lajeja, vaan sen tehtävä on lähinnä talousmetsien yleistilan seuranta kytkettynä VMI:n yleistämiskehikkoon (Reinikainen 1994b, 1995, Haeggström 1996, Tomppo ja Tonteri 1998).

Lajien runsauksien osalta 3. VMI:ssa inventoitu pinta-ala on lähes 40-kertainen 8. VMI:iin verrattuna. Lajimäärätarkasteluissa inventoidut pinta-alat ovat jotakuinkin yhtä suuret vaikkakin erisuuriksi (1 ja 3 aaria) koealoiksi jakautuneena. Sekä lajien etsiminen että peittävyyden arviointi ovat erilaisia prosesseja 1–3 aarin ja 2 m^2:n näytealalla. Sekä 3. että 8. VMI:ssa lajeja on luultavasti jäänyt löytymättä koealan suuren koon vuoksi. 8. VMI:ssa kaikkien lajien löytyminen näytealoilta on ollut todennäköisempää. Lajilistan täydentäminen nk. ulkolajeilla ei ehkä toisaalta ole ollut riittävän tehokasta ainakaan pohjakerroslajien osalta. 3. VMI:ssa käytetty peittävyyden arviointi koko suurelta näytealalta johtaa helpommin nk. kasvusto- tai kloonipeittävyyden arviointiin. Arvoista tulee suurempia kuin arvioitaessa projektiopeittävyyttä, jota käytettiin 8. VMI:ssa. Arviointimenetelmän vaikutus peittävyyksissä todettuihin eroihin vaihtelee ilmeisesti kasvumuotoryhmittäin ja lajeittain summautuen kokonaispeittävyyteen.

8. VMI on systemaattinen otos, joskin koealatiheys on erilainen Etelä- ja Pohjois-Suomessa. 3. VMI:n otos ei ole systemaattinen vaihtelevan linjatiheyden, linjaston aukkojen ja eri syistä puuttuvien koealojen vuoksi. Kuvia, taulukoita ja karttoja tarkasteltaessa on otettava huomioon, ettei suora inventointien välinen vertailu ole luvallista, vaan menetelmäerojen lisäksi on otettava huomioon aineistojen maa- ja kasvupaikkaluokkasisällöstä aiheutuvat erot.

Muita virhevaihtelun lähteitä ovat inventointien jakautuminen usealle eri kasvukaudelle ja niiden fenologisesti liian varhainen alku ja myöhäinen päättyminen (Kujala 1964). Myös monen havainnoitsijan käyttö peittävyyden arvioinnissa on tunnettu virhelähde (Pakarinen 1984, Jukola-Sulonen ja Salemaa 1985, Bråkenhielm ja Qinghong 1995). Virhe korostuu nopeassa työskentelyssä, kuten valtakunnan metsien inventoinnissa. 8. VMI:n 13 arvioitsijaa osallistuivat yhteiseen usean viikon koulutus- ja kalibrointijaksoon ennen inventointia. Silti inventoinnin jälkeen suoritetussa testissä arvioitsijoiden väliset erot peittävyysarvoissa vaihtelivat 15–40 % riippuen kasvilajista (Tonteri 1990). 8. VMI:n ja sitä seuraavien pysyvien koealojen inventointien tuloksiin on mahdollista käyttää havainnoitsija- ja lajikohtaisia korjauskertoimia. 3. ja 8. VMI:n vertailussa tätä mahdollisuutta ei ole.

3. ja 8. VMI:n kasvillisuustulosten vertailu sellaisenaan tilastollisin menetelmin ei ole mahdollista. Tässä alustavassa tarkastelussa keskitytään vain selvimpien erojen suuntien ja suuruusluokkien kuvaamiseen ja mahdollisten syiden pohdintaan. Ilmaisuilla muutos, yleistyminen, runsastuminen ym. tarkoitetaan seuraavassa tarkastelussa vain kahdessa inventoinnissa havaittua selvää eroa. Vertailua voitaneen myöhemmin tarkentaa mm. ottamalla avuksi lajien runsaussuhteet, suorittamalla uudelleen skaalauksia ja laskemalla 8. VMI:n aineistosta tyyppikuvio- ja osakasvustopinta-aloilla painotettuja peittävyyskeskiarvoja sekä erityisesti tarkastelemalla yksittäisten lajipeittävyyksien asemesta yhteisöekologisia tunnuslukuja.

Tulosten tulkintaa

Suomen metsä- ja suokasvien esiintymistä 1950-luvulta vuosiin 1985–86 tarkasteltaessa ilmeisimmät muutoksen taustatekijät voidaan karkeasti ryhmitellä seuraaviin aiheuttajaryhmiin: (1) luontainen sukkessio, (2) ennen seurantajaksoa vallinneet metsien käyttömuodot, joiden vaikutus jaksolla voidaan olettaa väheneväksi, (3) uudet ja jakson aikana yleistyneet metsänhoidon ja -parannuksen menetelmät sekä (4) ilmaston, ilman laadun ja laskeuman muutokset. Ryhmien (2)–(4) tekijöiden ja kasvillisuusmuutosten samanaikaisuutta ja -paikkaisuutta analysoimalla (Salemaa ym. 1991) voidaan jäljittää muutosten mahdollisia syitä. Vertaamalla lajien vastetta tietoihin niiden ekologiasta ja vasteeseen laboratorio- ja kenttäkokeissa on mahdollista arvioida samanaikaisten ja -paikkaisten tekijöiden sopivuutta havaittujen vasteiden ekologiseksi selitykseksi. Samanaikaiset muu-

tokset ympäristössä ja metsätalouden menetelmissä ovat tietenkin vaikutuksiltaan vaikeasti eroteltavissa.

1950-luvulle tultaessa perinteisen metsien käytön vaikutukset olivat vaimenemassa. Harsintatyyppisistä hakkuista alettiin luopua. Metsälaidunnus väheni nopeasti. Tulen vaikutus oli oleellisesti pienentynyt kaskeamisen loputtua jo vuosisadan alussa (Heikinheimo 1915), ja suuntaus jatkui kulojen laajuuden jyrkästi supistuessa ja kulotuksenkin vähentyessä 1960-luvulla (Vanha-Majamaa 1998). Tästä lähtötilanteesta on 3. ja 8. VMI:n välillä tapahtunut metsätalouden tarkastelujakson aikana omaksumien (Metsätilastollinen... 1997) hakkuu- ja uudistamistapojen, puulajivalinnan ja metsänparannusmenetelmien (ojitus, lannoitus, muokkaus) ohjaamana metsien ikäjakaumassa ja puulajisuhteissa (Tomppo ja Henttonen 1996) muutos, johon vaste kasvillisuudessa on odotettavissa. Samaan aikaan lisääntynyt ja laadullisesti muuttunut laskeuma, erityisesti typen osuus siinä (Hyvärinen 1993), on yksi useimmin epäiltyjä muutoksen aiheuttajia (Lähde ja Nieppola 1987a ja b). Ilmastollisesti aikaväli 1950–1985 ei ole siinä määrin poikkeava, että suuria metsä- ja suokasvillisuuden muutoksia olisi ollut odotettavissa.

VMI:ssa todettujen kasvillisuuserojen tulkintaa vaikeuttaa se, että kokeellinen ja kvantitatiivinen tieto metsäkasvillisuuden sukkessiosta ja em. tekijäin vaikutuksesta metsä- ja suokasvilajeihin ja -kasvillisuuteen on edelleen aukkoista ja epätasaista. Monien tarkastelujaksolle tyypillisten metsätalouden työmuotojen ja niiden oheisilmiöiden (esim. avohakkuu ja sen tuottamat runsaat hakkuutähteet, metsäkoneiden jäljet, tieverkon tiheneminen) vaikutuksesta kasvillisuuteen on hyvin niukasti, jos lainkaan tutkimustuloksia (Kylä-Setälä ja Assmuth 1996). Laajimminkin tutkittujen sekundäärisukkessioiden (metsäojitus, lannoitus) tuntemuksen kattavuus on yleistämistä ajatellen heikohko.

3. ja 8.VMI:n kangasmetsien kasvupaikkatyyppijakauman vertailu viittaa siihen, että Suomen metsäkasvillisuudessa on tapahtunut muutos rehevämpään suuntaan. Etelä-Suomessa siirtymä on ollut vähäisempi. Ilmiö on samansuuntainen sen pitkäaikaismuutoksen kanssa, joka on todettu alkuperäiseltä metsätyypiltään tunnetuilla koealoilla (Lähde ja Nieppola 1987a, Lindberg ym. 1994). Jotta yhdeksi syyksi epäillyn lisääntyneen typpilaskeuman osuus ilmiössä voitaisiin määrittää, pitäisi mm. selvittää metsätyyppien indikaattoreina käytettyjen kasvilajien käyttäytyminen maankäytön, hakkuiden ja puulajivaihtelun suhteen (Tonteri ym. 1990a, Vanha-Majamaa 1993, Lindberg ym. 1994, Reinikainen 1994a). On myös muistettava yli 3 milj. ha:n lannoitusten (Metsätilastollinen... 1997) mahdollinen vaikutus (Reinikainen 1975). Nykyaikaisen metsätalouden aiheutta-

mista kasvillisuusmuutoksista seuraaviin metsätyyppiluokituksen vaikeuksiin ovat kiinnittäneet huomiota mm. Sepponen (1978), Hämet-Ahti (1984) ja Vanha-Majamaa (1993). Muutoksilla on saattanut olla vaikutusta VMI:ssa tehtyyn luokitustyöhön. Pohjois-Suomessa havaittuun erityisen selvään tyyppijakauman muutokseen lienee typpilaskeuman ohella merkittävänä syynä lisääntynyt porotalous. Laidunnuksen metsätyyppikuvaa rehevöittäviä vaikutuksia ovat ravintokasvien, erityisesti poronjäkälien väheneminen, maan pinnan rikkoutumista seuraava pioneerisammalten runsastuminen ja typpilisä, jonka seurauksena jäkälät korvautuvat sammalilla. Näitä kasvillisuusmuutoksia, jotka Helle ja Aspi (1983) sekä Väre ym. (1995) ovat todenneet laidunnukseltaan kontrolloiduilla koealoilla, vastaavia lajien runsauseroja näkyy VMI-aineistoissa. Kasvillisuuden antaman metsätyyppikuvan muutosta vastaavaa boniteetin nousua ei ole todettu (Väre ym. 1995).

Lajimäärien vertailukelpoisuutta 3. ja 8. VMI:n välillä rajoittavat menetelmien erot. Lisäksi sitä heikentää määritystyön erilainen tarkkuus ja ilmeisesti suurempi epätasaisuus 3. VMI:ssa (Kujala 1964). Keskimäärin ja useimmissa kasvumuotoryhmissä 3. VMI:n lajimäärät olivat hieman suurempia, mutta kauttaaltaan samaa suuruusluokkaa molemmissa aineistoissa. Inventoinneissa todettujen kokonaislajimäärien yhtäsuuruus osoittautuu kuitenkin näennäiseksi tarkasteltaessa lajiston yhteistä osuutta ja yleisyyslistojen loppupäätä. Noin 25 % lajistosta on ei-yhteistä ja edustaa niin pieniä yleisyysarvoja, että molempien inventointien otanta on niille riittämätön. Erityisesti harvinaisemman sammal- ja jäkälälajiston erilaisuus on seurausta paitsi sattumasta myös käytetyn taksonomian sekä lajintuntemuksen ja määritystason eroista.

Turvemailla havaittu lehtisammalten ja ruohojen lajimäärän kasvu selittynee osin metsäojituksen vaikutuksilla ja 1985–86 vallineella tilanteella ojitettujen soiden sukkessiossa (Eurola ym.1991, Reinikainen 1995). On vanhastaan tunnettua, että ojituksen jälkeisessä muuttumavaiheessa esiintyy monilla suotyypeillä lajiluvun tilapäinen nousu suo- ja metsälajiston samanaikaisen läsnäolon vuoksi (Sarasto 1957, Mannerkoski 1970). Myös tietyn suolajiston sitkeä säilyminen ojituksen jälkeen on voitu pitkäaikaisissa seurannoissa todeta (Reinikainen 1984).

Monimuotoisuustutkimuksen kannalta lajimäärien tarkastelu paljastaa mielenkiintoisen seikan. Vaikkei lajimäärän muutoksesta inventointien välillä saadakaan varmoja tuloksia, nähdään, että yleinen metsä- ja suolajisto varsin alhaiseen frekvenssirajaan (n. 1 %) saakka on säilynyt. Sekä 'kadonneessa' että 'uudessa' lajistossa, niiltä osin kuin lajien löytymistä ja tuntemista voidaan pitää molemmissa inven-

toinneissa yhtä mahdollisena, esiintyy tiettyä selitettävyyttä. 8. VMI:sta puuttuvissa lajeissa näyttää olevan runsaasti mm. varsinaiselle metsäkasvillisuudelle vieraita, varhaisempien maankäyttömuotojen reliktejä, kulo- ja kaski- sekä metsälaidunkasveja (Heikinheimo 1915, Linkola 1917, Kujala 1964, 1979, Esseen ym. 1992) kun taas uusista lajeista huomattava osa on pioneeri- ja rikkakasvilajistoa.

Yksi aluskasvillisuuden kokonaispeittävyydessä välillä 3.–8. VMI havaitun eron tärkeimpiä syitä lienee metsien ikäluokkajakauman muutos. Sulkeutuneen kenttä- ja pohjakerroksen ikäluokista on tapahtunut siirtymää ikäluokkiin, joita luonnehtii puuston sulkeutumiseen liittyvä aluskasvillisuuden niukkuus. Mainittakoon, että Lähde ja Nieppola (1987a ja b) ovat lähes samalla 30-vuotisjaksolla todenneet 14–20 % suuruisen kokonaispeittävyyden alenemisen myös karujen kankaiden (CT–VT) vanhojen, puustoltaan lähes muuttumattomien pysyvien koealojen aluskasvillisuudessa. Tosin tämäkin tilastollisesti testaamaton ero perustui lajipeittävyyksien arviointiin.

Kasvumuotoryhmittäisistä runsauseroista varpujen kokonaispeittävyyden lasku on huomattavin. Ero, joka erityisesti kivennäismailla aiheutuu valtavarvuista, puolukasta ja mustikasta, selittynee osin arviointimenetelmillä osin nuorempien sukkessiovaiheiden suuremmalla osuudella 8. VMI:ssa (Ilvessalo 1922, Nieppola 1992). Kanerva, jonka kohdalla ero on pienempi, onkin monilla kasvupaikoilla hakkuista hyötyvä laji (Kujala 1979, Nieppola 1992). Em. Lähteen ja Nieppolan (1987a ja b) tutkimuksessa varpujen väheneminen 1950-luvulta 1980-luvulle oli kenttäkerroksen kasvumuotoryhmistä selvintä. Lannoitus, jonka kohteena kivennäismailla ovat olleet puolukan, mustikan ja kanervan pääkasvupaikat, vähentää myös varpuisuutta (Mälkönen ym. 1982, Mäkipää 1994). Turvemailla varpujen yleisesti pienempi peittävyys 8. VMI:ssa voidaan ainoastaan osittain selittää metsäojituksella, koska lajien suhde ojitussukkessioon vaihtelee suotyypeittäin (Sarasto 1961, Laine ja Vanha-Majamaa 1992). Aitojen rämevarpujen ojituksenkestävyys on hyvä. Sen sijaan esim. nevaisille rämeille tyypillisten karpalon ja vaiveron reaktio ojituskokeissa on ollut samansuuntainen kuin ero VMI:n aineistoissa (Reinikainen 1984, Hotanen ja Nousiainen 1990).

Heinämäisistä lajeista Etelä-Suomessa 8. VMI:ssa runsaampina esiintyvät metsälauha ja metsäkastikka ovat tunnettuja hakkuista hyötyjiä (Kujala 1979). Ne saavat kilpailuetua myös lannoituksesta (Mälkönen ym. 1982, Mäkipää 1993, 1994). Metsien 'kulttuurilajeista' usein yleisin ja runsain, nurmirölli (Linkola 1917, Kujala 1964, 1979, Jukola-Sulonen 1983) on edelleen varsin runsas. Etelässä se on saattanut taantua laiduntamisen loppumisen ja kuusettumisen takia, mutta valosta ja maanpinnan rikkomisesta hyötyvänä se on 8. VMI:ssa

runsaampi pohjoisessa. Soiden sarakasvilajeista useimmat ovat vähentyneet myös pitkäaikaisissa ojituskokeissa (Sarasto 1957, 1961, Reinikainen 1984, Aapala ja Kokko 1988, Laine ja Vanha-Majamaa 1992, Laine ym. 1995, Laiho ja Finér 1996). Mm. näiden lähteiden mukaan molemmissa inventoinneissa saman runsauden saavuttava harmaasara taas kuuluu ojitusta hyvin sietäviin jopa siitä hyötyviin lajeihin (Reinikainen 1984). Rahkasaran muita yleisiä lajeja selvempään vähenemiseen on tarpeen etsiä muitakin syitä kuin ojitus.

Harvoista 8. VMI:ssa runsaammista ruohoista maitohorsma on hakkuista, metsäpaloista, lannoituksesta ja maankäsittelyistä hyötyvä pioneerilaji (Reinikainen 1965, Ferm ja Pohtila 1977, Mälkönen 1977, Lindholm ja Vasander 1987). Uudistusalat maanmuokkaustoimenpiteineen ovat luoneet sille suotuisia kasvupaikkoja. Myös esimerkeiksi valituista 3. VMI:ssa runsaammista lajeista ahomansikan ja tädykkeiden on todettu hyötyvän osin samoista tekijöistä (Kujala 1979). Ilmeisesti ne kuitenkin ovat lisäksi tarvinneet joitakin kaski- ja metsälaidunkauden metsiin liittyviä tekijöitä ja kärsineet kuusettumisesta. Kangasmaitikka ja nuokkutalvikki tunnetaan kangasmetsien paksukunttaisissa, vanhemmissa sukkessiovaiheissa parhaiten viihtyvinä lajeina (Ilvessalo 1922, Kujala 1964). Niiden asema on heikentynyt metsien ikäjakauman muuttuessa. Peittävyyttään lisänneistä tuoreiden metsien saniaisista metsäalvejuuri tiedetään ainakin turvemailla sekä ojituksesta että lannoituksesta hyötyjäksi (Reinikainen 1965, 1994a). Muuten metsäsaniaisten suhteelliseen runsauteen 8. VMI:ssa ei löydy selitystä koetuloksista. Turvemaiden ruohojen lajilukumäärän ja peittävyyden alenemisen takana on mitä ilmeisimmin metsäojitus, joka ensimmäisenä vähentää tätä soilla enimmäkseen nevaisuutta, luhtaisuutta ja korpisuutta suosivaa kasvumuotoryhmää (Eurola ym. 1994, Korpela ja Reinikainen 1996a ja b). Muurain ja raate taas edustavat sitkeätä lajistoa, joka peittävyyttään menettäen pitkään säilyttää yleisyytensä entisillä kasvupaikoillaan (Sarasto 1961).

Lehtisammalten ryhmän selvimmästä erosta, kangasmetsien yleisten kynsisammallajien runsastumisesta eteläisimmässä Suomessa, on saatu viitteitä jo aikaisemmin (Lähde ja Nieppola 1987a ja b, Mikkola ja Jukola-Sulonen 1993). Ilmiö on yhteisötasolla tulkittu siten, että kynsisammallajit saavat typpilaskeumasta kilpailuetua laskeumalle herkempien kerros- ja seinäsammalen kustannuksella (Mäkipää 1994, 1995, Mäkipää ym. 1998). Suikerosammalten runsaampi esiintyminen 8. VMI:n aineistossa voi liittyä samaan ilmiöön ja ehkä myös suvun enimmäkseen vaateliaiden lajien (Kalliola 1973) kasvupaikkavalikoiman laajentumiseen laskeuman ja lannoituksen (Gerhardt ja Kellner 1986) takia sekä hakkuutähteenä lahoavan maapuun vaikutukseen. Rehevähköjen turvemaiden metsäojitusalueiden turpeen maa-

tuminen ja puustojen sulkeutuminen näyttää myös suosivan suikerosammalia (Reinikainen 1994a). Pioneerisammalista yleisimpiin kuuluva varstasammal taas hyötyy maanpinnan rikkoutumisesta, lannoituksesta ja valon lisääntymisestä (Reinikainen 1965, Vasander ym. 1993).

Rahkasammalten lajimäärän, yleisyyden ja runsauden aleneminen sekä kivennäis- että turvemailla laajojen metsäojitusten (n. 6 milj. ha, Metsätilastollinen....1992, 1997) seurauksena on jo Tantun (1915) ja Melinin (1917) tutkimusten perusteella ollut odotettavissa. Lukuunottamatta kalvasrahkasammalen tässä edustamia nevalajeja ero näkyy VMI-aineistoissa aikaisempiin tutkimustuloksiin verrattuna yllättävän pienenä. Osasyynä lienee turvekangassukkession odottamattoman hidas eteneminen käytännön ojitusalueilla (Eurola ym. 1991, Reinikainen 1995). Yhtäpitävästi inventointien ja ojituskokeiden tulosten mukaan etenkin yleisimpien korpi- ja rämerahkasammalten säilyvyys ojitusalueiden lajistossa on hyvä (Sarasto 1961, Reinikainen 1984, 1994a).

Jäkälien kokonaispeittävyyden 3. ja 8. VMI:n välisen eron tärkein komponentti sekä kivennäis- että turvemailla on varsinaisten poronjäkälien pienempi peittävyys Pohjois-Suomessa. Porolaidunten kasvillisuustutkimukset (Helle ja Aspi 1983, Käyhkö ja Pellikka 1993, Väre ym. 1995) tukevat käsitystä laidunnuksen ratkaisevasta osuudesta vähenemiseen. Jäkälän intensiivisimmän korjuun alueita (Kauppi 1979) erottuu etelämpänä vaalentuneina palleroporonjäkälän runsauskartassa (kartta 9:1). Etelä-Suomen karujen kankaiden poronjäkälien vähenemisen syytä on etsitty mm. laskeumasta (Lähde ja Nieppola 1987a ja b). Kulonjälkeisen uudistumisen väheneminen ja palosta uudistuneen pinta-alan jatkuva pieneneminen lienee yksi tärkeä yleinen syy poronjäkäläisten yhteisöjen vähenemiseen (Oksanen ja Ahti 1982).

Yhteisöt ja monimuotoisuus

Nyt esitetyt tulokset voivat vain heijastaa tiettyjä kehityssuuntia yhteisörakenteissa ja monimuotoisuudessa. Lajien yleisyys- ja runsausjärjestyslistojen vertailu osoittaa sekä kivennäis- että turvemailla suhteellisen vähäistä muutosta yleisimmässä lajistossa, mutta eroja runsaussuhteissa (Nieppola 1992). Metsä- ja suokasvillisuuden valtalajit ovat säilyttäneet asemansa. Ne ovat kasvupaikoillensa hyvin sopeutuneita generalisteja, joiden kilpailuvahvuuden horjuttamiseen tarvitaan merkittäviä kasvuolojen muutoksia. Tällöinkin vain niiden runsaus alenee, mutta kasvupaikallansa ne yleensä säilyvät sukkession

kaikissa vaiheissa (Ilvessalo 1922, Nieppola 1992). Niiden joukosta löytyvät olosuhteiden muuttuessa yleensä myös syrjäyttävät kilpailijat (esim. kynsisammalet / metsäkerrossammal) ja joillekin käsittelyille seurauksena ominaisen yhden lajin invaasion (Reinikainen 1975, Vasander 1982) vallitsevimmat lajit. Suojelullisessa mielessä tämä lajisto on tavallisinta ja varmimmin säilyvää. Sen katoaminen ilmentää jo vakavia ympäristöhaittoja (Salemaa ym. 1994). Laskennallisia alfa-diversiteetin tunnuslukuja tämän lajiston esiin tunkeutuminen yleensä alentaa lajirunsauden pienetessä kilpailupaineessa, tasaisuusindeksien alentuessa ja dominanssi-indeksien vastaavasti noustessa (Vasander 1984, Vasander ym. 1993).

Boreaalisten metsien lajistollista monimuotoisuutta nostavat suhteellisen niukkalajisesta 'perustasosta' (Tonteri 1994) luonnonmetsille enemmän tai vähemmän vieraat lajit (Linkola 1917, Palmgren 1922). Jos metsäkasveina pidetään luonnonvaraisen metsäsukkession eri vaiheissa esiintyviä lajeja (Palmgren 1922), em. 'lisälajit' ovat enimmäkseen aikansa metsien käsittelyn ja muun maankäytön heijastajia. Näiden 'muiden kasvupaikkojen lajien' pääsyä sulkeutuneeseen metsäkasvillisuuteen edistävät erilaiset ekosysteemiä nuorentavat häiriöt. Tällaisessa sekundäärisessä pioneerivaiheessa metsäkasvillisuudessa vierailee metsäsukkession omien harvalukuisten pioneerilajien lisäksi mm. rikkakasvimaisia lajeja lyhytaikaisina vierailijoina. Juuri tiettyä metsäkasvillisuuden tilapäislajistoa koskevaa eroa 3. ja 8. VMI:n välillä kuvaa kokonaislajilistojen ero (yli 30 % lajinimikkeistä). Tämän lajiston voi odottaa olevan varsinaista metsälajistoa harvinaisempaa. 3. VMI:n jälkeen listalta pois jäänyt putkilokasvilajisto (80 lajia) saa Hiitosen (1933) Suomen Kasviossa esittämien yleisyyspisteiden (1–10) mukaan pistekeskiarvon 3.04 ja 8. VMI:ssä tavattu 'uusi lajisto' (57 lajia) keskiarvon 2.32. Molemmat ryhmät sisältävät varsin harvinaisia lajeja.

Merkittävin alfa- ja betatason monimuotoisuuden muutos on tapahtumassa turvemaiden kasvillisuudessa ojitusalueilla. Vertailtaessa 3. ja 8. VMI:n lajien yleisyyslistoja, runsauksia ja alueellista esiintymistä näyttää siltä, että ennustetussa (Tanttu 1915, Melin 1917, Borg ja Reinikainen 1972, Reinikainen 1984) ja varsin intensiivisesti seuratussa (Sarasto 1957, Hotanen ja Vasander 1992, Laine ja Vanha-Majamaa 1992, Laine ym. 1995) muutoksessa ollaan keskimäärin vaiheessa, jossa kasvupaikan lajimäärä on korkea metsä- ja suolajien samanaikaisen esiintymisen vuoksi. Märimpien soiden lajien kohdalla ero 3. ja 8. VMI:n välillä on suurin tässäkin tarkastelussa, josta kuitenkin ojittamattomat avosuot puuttuvat. Soiden varsinaisen arvodiversiteetin, harvinaisten suotyyppien ja uhanalaisten lajien (Aapala

ym. 1996) muutosta VMI:t eivät tavoita tyydyttävästi. Sekä vähentyneissä yleisissä ja 8. VMI:ssa kokonaan listoilta kadonneissa lajeissa on kuitenkin odotetusti huomattavan paljon korpien, luhtien, lähteikköjen ja lettojen lajeja (Reinikainen 1984).

Päätelmiä ja näkymiä

Tässä raportissa on 3. ja 8. VMI:n tulosten vertailussa pitäydytty yksinkertaistetussa kysymysten asettelussa: (1) millaisia eroja on todettavissa yleisimpien metsä- ja suokasvilajien runsaudessa ja (2) mitä voidaan olemassa olevan tiedon perusteella päätellä erojen ilmeisimmistä syistä.

Aineistojen ja menetelmien eroista huolimatta vertailussa havaitaan yleisten ja runsaiden metsä- ja suokasvien peittävyyksissä sellaisia eroja, jotka mitä ilmeisimmin kuvaavat todellista muutosta ja sen suuntaa. Useimmat havaituista eroista saavat tukea samoissa otoksissa havaituista kasvupaikka- ja ikäluokkajakauman sekä puulajivaltaisuuden eroista. Tarkastelujaksolle tyypillisten metsätalouden suurten muutosten, erityisesti hakkuiden ja metsäojituksen seuraukset näkyvät lajien runsausluvuissa. Tätä päätelmää tukevat myös enimmät julkaistut havainnot tarkasteltavien lajien vasteista kenttäkokeissa ja erilaisissa seurannoissa. Erojen ymmärtämiseksi on analyysien edetessä tarpeen entistä paremmin ottaa huomioon ennen tarkastelujaksoa vallinnet olosuhteet. Maankäytön ja metsäpalojen historia on osoittautunut yhdeksi keskeisimmistä metsien rakenteen muutoksen selittäjistä (esim. Östlund ym. 1997).

Suhteellisten peittävyysarvojen ja runsauden alueellisen jakauman alustavat tarkastelut viittaavat siihen, että on löydettävissä keinoja, joilla vertailun luotettavuutta voidaan vastaisuudessa parantaa. Myös tarkasteltavien otosten vertailukelpoisuutta on mahdollista jossain määrin kohentaa ottamalla käyttöön Kujalan (1964) hylkäämiä osia 3. VMI:n aineistosta.

Monimuotoisuuden tunnusten, lajimäärien ja alfa-diversiteetin indeksien tarkastelua inventointien väliset menetelmäerot vaikeuttavat eniten. Lajien runsaussuhteisiin perustuvien vaihtelugradienttien analyysien voidaan olettaa kärsivän vähemmän näistä menetelmäeroista (Jukola-Sulonen ja Salemaa 1985). Muuttuvan maankäytön, metsätalouden ja ympäristönmuutosten vaikutusta yhteisörakenteisiin, kasvillisuudessa ilmeneviin vaihtelusuuntiin sekä beta- ja kokonaisdiversiteetin ekologisiin lähteisiin (Tonteri ym. 1990a, Nieppola 1992) on mahdollista tarkastella. Voidaan myös selvittää, millaisia

uusia vaihtelugradientteja erilaiset metsätalouden toimenpiteet voivat tuottaa (Reinikainen 1994a) ja syntyykö joissakin käsittelyissä sellaista uutta diversiteettiä, jolla voisi olla merkitystä toisaalla vähentyneen monimuotoisuuden korvaajana tai palauttajana.

Kiitokset

Käsikirjoituksen ovat lukeneet professorit Leena Hämet-Ahti, Teuvo Ahti ja Erkki Annila sekä lisensiaatit Juha-Pekka Hotanen ja Maija Salemaa. Tekijät kiittävät arvokkaista ja huomioonotetuista korjausehdotuksista.

Kirjallisuus

Aapala, K. & Kokko, A. 1988. Ojituksen vaikutuksesta kenttäkerroksen kasvilajeihin. Summary: Changes in the ground vegetation of drained mires. Suo 39(3): 41–49.

— , Heikkilä, R. & Lindholm, T. 1996. Protecting the diversity of Finnish mires. Teoksessa: Vasander, H. (toim.). Peatlands in Finland. Finnish Peatland Society, Helsinki. s. 45–57.

Ahti, E. 1974. Soiden luokituksesta valtakunnan metsien inventoinnin yhteydessä. Summary: Peatland classification in connection with the national forest inventory in Finland. Suo 25: 71–72.

Borg, P. & Reinikainen, A. 1972. Luonnon moninaiskäyttö ja soiden ojitus. Suomen Luonto 31(1): 5–14.

Bråkenhielm, S. & Qinghong, L. 1995. Comparison of field methods in vegetation monitoring. Water, Air and Soil Pollution 79: 75–87.

Cajander, A.K. 1909. Über Waldtypen. Acta Forestalia Fennica 1(1): 1–175.

— 1913. Studien über die Moore Finnlands. Acta Forestalia Fennica 2(3): 1–208.

— 1926. The theory of forest types. Acta Forestalia Fennica 29(3): 1–108.

Esseen, P-A., Ehnström, B., Ericson, L. & Sjöberg, K. 1992. Boreal Forests – The Focal Habitats of Fennoscandia. Teoksessa: Hansson, L. (toim.). Ecological principles of nature conservation. Applications in temperate and boreal environments. Elsevier Science Publishers, London. s. 252–325.

Eurola, S., Aapala, K., Kokko, A., & Nironen, M. 1991. Mire type stastistics in the bog and southern aapa mire areas of Finland (60–66° N). Annales Botanici Fennici 28: 15–36.

— , Huttunen, A. & Kukko-oja, K. 1994. Suokasvillisuusopas. Oulanka Reports 13. 81 s.

Ferm, A. & Pohtila, E. 1977. Pintakasvillisuuden kehittyminen ja muokkausjäljen tasoittuminen auratuilla metsänuudistusaloilla Lapissa. Summary: Succession of ground vegetation and levelling of ploughed tracks on reforestation areas in Finnish Lapland. Folia Forestalia 319. 34 s.

Gerhardt, K. & Kellner, O. 1986. Effects of nitrogen fertilizers on the field- and bottomlayer species in some Swedish coniferous forests. Meddelanden från Växtbiologiska Institutionen, Uppsala, Sweden. Rap. 1. 44 s.

Grid Command References 1992. Environmental Systems Research Institute Inc., ArcInfo Command References. 88 s.

Haeggström, C.-A. 1996. The investigation of the vascular plant flora in Finland. Memoranda Societatis Fauna Flora Fennica 72: 181–193.

Heikinheimo, O. 1915. Kaskiviljelyksen vaikutus Suomen metsiin. Referat: Der Einfluss der Brandwirtschaft auf die Wälder Finnlands. Acta Forestalia Fennica 4. 472 s.

Heikurainen, L. 1983. Soiden käyttö metsänkasvatukseen. Teoksessa: Laine, J. (toim.). Suomen suot ja niiden käyttö. Suoseura ry., Helsinki. s. 52–59.

Helle, T. & Aspi, J. 1983. Effects of winter grazing by reindeer on vegetation. Oikos 40: 337–343.

Hiitonen, I. 1933. Suomen Kasvio. Otava, Helsinki. 771 s.

Hotanen, J.-P. & Nousiainen, H. 1990. Metsä- ja suokasvillisuuden numeerisen ryhmittelyn ja kasvupaikkatyyppien rinnastettavuus. Summary: The parity between numerical units and site types of forest and mire vegetation. Folia Forestalia 763. 54 s.

— & Vasander, H. 1992. Eteläsuomalaisten metsäojitettujen turvemaiden kasvillisuuden numeerinen ryhmittely. Summary: Postdrainage development of vegetation in southern Finnish peatlands studied by numerical analysis. Suo 43(1): 1–10.

Huikari, O. 1952. Suotyypin määritys maa- ja metsätaloudellista käyttöarvoa silmällä pitäen. Summary: On the determination of mire types, specially considering their drainage value for agriculture and forestry. Silva Fennica 75: 1–22.

— 1974. Site quality estimation of forest land. Proceedings of the International Symposium on Forest Drainage, Jyväskylä–Oulu, Finland. s. 15–24.

Hynynen, J. 1996. Puuston kehityksen ennustaminen MELA-järjestelmässä. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 612: 21–37.

Hyvärinen, A. 1993. Ilman laatu Suomessa. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 446: 12–18.

Hämet-Ahti, L. 1984. Changes in the northern boreal vegetation and flora in Finland after the Second World War. Phytocoenologia 12(2/3): 359–361.

— , Suominen, J., Ulvinen, T., Uotila, O., & Vuokko, S. (toim.). 1986. Retkeilykasvio. Suomen Luonnonsuojelun Tuki Oy, Helsinki. 598 s.

Ilvessalo, Y. 1922. Vegetationsstatistische Untersuchungen über die Waldtypen. Acta Forestalia Fennica 20(3): 1–73.

— 1927. Suomen metsät. Tulokset vuosina 1921–24 suoritetusta valtakunnan metsien arvioimisesta. Summary: The forests of Suomi (Finland). Results of the general survey of the forests of the country carried out during the years 1921–24. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 11. 616 s.

— 1951. III valtakunnan metsien arviointi. Suunnitelma ja maastotyön ohjeet. Summary: Third national forest survey of Finland. Plan and instructions for field work. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 39(3): 1–67.

— 1956. Suomen metsät vuosista 1921–24 vuosiin 1951–53. Kolmeen valtakunnan metsien inventointiin perustuva tutkimus. Summary: The forests of

Finland from 1921–24 to 1951–53. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 47(1):1–227.

Jalas, J. 1965. Suuri kasvikirja II. Otava, Helsinki. 893 s.

— 1980. Suuri kasvikirja III. Otava, Helsinki. 944 s.

Jukola-Sulonen, E.-L. 1983. Vegetation succession of abandoned hayfields in central Finland. A quantitative approach. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 112. 85 s.

— & Salemaa, M. 1985. A comparison of different sampling methods of quantitative vegetation analysis. Silva Fennica 19(3): 325–337.

Kalela, A. 1961. Waldvegetationszonen Finnlands und ihre klimatischen Paralleltypen. Archivum Societatis Vanamo 16 (Suppl.): 65–83.

Kalliola, R. 1973. Suomen kasvimaantiede. WSOY, Porvoo-Helsinki. 308 s.

Kauppi, M. 1979. The exploitation of Cladonia stellaris in Finland. Lichenologist 11(1): 85–89.

Koponen, T., Isoviita, P., & Lammes, T. 1977. The bryophytes of Finland: An annotated checklist. Flora Fennica 6: 1–77.

Korpela, L. 1994. Voidaanko monimuotoisuuden tunnuksilla tarkentaa luokitusta ja ordinaatioiden tulkintaa. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 531: 45–50.

— & Reinikainen, A. 1996a. A numerical analysis of mire-margin forest vegetation in South and Central Finland. Annales Botanici Fennici 33: 183–197.

— & Reinikainen, A. 1996b. Patterns of diversity in boreal mire margin vegetation. Suo 47(1): 17–28.

Kujala, V. 1964. Metsä- ja suokasvilajien levinneisyys- ja yleisyyssuhteista Suomessa. Referat: Über die Frequenzverhältnisse der Wald- und Moorpflanzen in Finnland. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 59(1). 137 s. + kartasto.

— 1979. Suomen metsätyypit. Abstract: Forest types of Finland. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 92(8). 45 s.

Kuusela, K. 1979. Valtakunnan metsien inventointi metsäekosysteemien seurantajärjestelmässä. Academia Scientarum Fennica, vuosikirja 1979: 135–143 ja Metsä ja Puu 10/1979: 4–8.

— 1981. From timber surveys to monitoring of the forest ecosystem. XVII IUFRO World Congress, Kyoto, Japan. Sept. 6–17.1981, Subject Group S4, 02. 4 s.

— & Salminen, S. 1969. The 5th national forest inventory in Finland. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 69(4). 72 s.

Kuusipalo, J. 1985. An ecological study of upland forest site classification in southern Finland. Acta Forestalia Fennica 192: 1–78.

Kylä-Setälä, A.-M. & Assmuth, T. 1996. Suomen maaperän tila, kuormitus ja suojelu. Suomen Ympäristökeskus, Helsinki. Suomen Ympäristö 10. 172 s.

Käyhkö, J. & Pellikka, P. 1993. Porolaidunnuksen vaikutus kasvipeitteeseen Enontekiön Näkkälän paliskunnassa – SPOT XS satelliittiaineiston digitaalinen tulkinta. Summary: Remote sensing of the impact of reideer grazing on vegetation in Näkkälä reindeer co-operative, Enontekiö municipality, NW Finland, using SPOT XS data. Terra 105(2): 83–96.

Lahti, T. & Väisänen, R.A. 1987. Ecological gradients of boreal forests in south Finland: an ordination test of Cajander's forest site type theory. Vegetatio 68: 145–156.

Laiho, R. & Finér, L. 1996. Changes in root biomass after water-level drawdown on pine mires in southern Finland. Scandinavian Journal of Forest Research 11: 251–260.

Laine, J. & Vanha-Majamaa, I. 1992. Vegetation ecology along a trophic gradient on drained pine mires in southern Finland. Annales Botanici Fennici 29: 213–233.

— & Vasander, H. 1990. Suotyypit. Kirjayhtymä, Helsinki. 80 s.

— , Vasander, H. & Laiho, R. 1995. Long-term effects of water-level drawdown on the vegetation of drained pine mires in southern Finland. Journal of Applied Ecology 32: 785–802.

Lehto, J. & Leikola, M. 1987. Käytännön metsätyypit. Kirjayhtymä, Helsinki. 98 s.

Lindberg, H., Tonteri, T., Hotanen, J.-P. & Lahti, T. 1994. Metsätyyppikuvan muutos vuosina 1912–1991 Heinolassa. IV kasvitieteen päivät Joensuussa 26.–27.5.1994. Joensuun yliopisto, matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta. Raportti 33. s. 52.

Lindholm, T. & Vasander, H. 1987. Vegetation and stand development of mesic forest after prescribed burning. Silva Fennica 21: 259–278.

Linkola, K. 1917. Itä-Karjalan metsätyyppejä koskevia havaintoja. Acta Forestalia Fennica 7: 224–245.

Lukkala, O. & Kotilainen, M. J. 1945. Soiden metsäojituskelpoisuus. 4. painos. Keskusmetsäseura Tapio, Helsinki. 48 s.

Lähde, E. & Nieppola, J. 1987a. Metsäkasvillisuuden muutoksista Etelä-Suomen vanhoissa männiköissä. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 220. 21 s.

— & Nieppola, J. 1987b. Vegetation changes in old stands of Pinus sylvestris L. in Southern Finland. Scandinavian Journal of Forest Research 2: 369–377.

Mannerkoski, H. 1970. Ojituksen vaikutus kasvilajien runsauden kehitykseen turvealustalla. Summary: On the development of plant cover after drainage of peatlands. Suo 21(6): 99–103.

Mattila, E. 1981. Survey of reindeer winter ranges as a part of the Finnish National Forest Inventory. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 99(6). 74 s.

Melin, E. 1917. Studier över de norrländska myrmarkernas vegetation med särskild hänsyn till deras skogsvegetation efter torrläggning. Norrländskt Handbibliotek 7: 1–426.

Metsätilastollinen vuosikirja 1990–91. 1992. Metsäntutkimuslaitos. SVT 1992(3). 281 s.

Metsätilastollinen vuosikirja 1996. 1997. Metsäntutkimuslaitos. SVT 1996(3). 351 s.

Mikkola, K. & Jukola-Sulonen, E.-L. 1993. Aluskasvillisuuden muutokset. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 446: 151–153.

Mäkipää, R. 1993. Typpi-ja fosforilisäyksen vaikutus pintakasvillisuuden biomassaan ja ravinteiden käyttöön. Luonnon Tutkija 97(2): 70–73.

— 1994. Effects of nitrogen fertilization on the humus layer and ground vegetation under closed canopy in boreal coniferous stands. Silva Fennica 28(2): 81–94.

— 1995. Sensitivity of forest floor mosses in boreal forests to nitrogen and sulphur deposition. Water and Soil Pollution 85: 1239–1244.

— , Mikkola, K., Reinikainen, A. & Salemaa, M. 1998. Metsäsammalet ympäristömuutosten ilmentäjänä. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 691: 126–127.

Mälkönen, E. 1977. Annual primary production and nutrient cycle in a birch stand. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 91(5). 35 s.

— , Kellomäki, S. & Holm, J. 1982. Typpi-, fosfori- ja kalilannoituksen vaikutus kuusikon pintakasvillisuuteen. Summary: Effect of nitrogen, phosphorus and potassium fertilization on ground vegetation in Norway spruce stands. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 98(3). 35 s.

Nieminen, M. & Pätilä, A. 1990. Karujen rämeiden luokittelu pintakasvillisuuden ja ravinnetunnusten avulla. Summary: Classification of oligotrophic pine mires on the basis of ground vegetation and fertility parameters. Folia Forestalia 749. 29 s.

Nieppola, J. 1992. Long-term vegetation changes in stands of Pinus sylvestris in southern Finland. Journal of Vegetation Science 3: 475–484.

Oksanen, J. & Ahti, T. 1982. Lichen rich pine forest vegetation in Finland. Annales Botanici Fennici 19: 275–301.

— & Tonteri, T. 1995. Rate of compositional turnover along gradients and total gradient length. Journal of Vegetation Science 6: 815–824.

Oliver, M.A. & Webster, R. 1990. Kriging: a method of interpolation for geographical information systems. International Journal of Geographic Information Systems 4(4): 313–332.

Pakarinen, P. 1984. Cover estimation and sampling of boreal vegetation in Northern Europe. Teoksessa: Knapp, R. (toim.). Sampling methods and taxon analysis in vegetation science. Dr. W. Junk Publishers, The Hague. Handbook of Vegetation Science 4: 35–44.

Palmgren, A. 1922. Zur Kenntnis des Florencharakter des Nadelwaldes. Acta Forestalia Fennica 22(2). 115 s.

Reinikainen, A. 1965. Vegetationsuntersuchungen auf dem Walddüngungs-Versuchsfeld des Moores Kivisuo, Kirchsp. Leivonmäki, Mittel-Finnland. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 59(5): 1–62.

— 1975. Lannoituksen vaikutuksesta metsäekosysteemiin. Suomen Luonto 34(6): 319–322.

— 1984. Suotyypit ja ojituksen vaikutus pintakasvillisuuteen. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 156: 7–21.

— 1990. Ecological monitoring as a part of the Finnish National Forest Inventory. Proc. of the Seminar of Ecological Statistics. Rome, 28 March – 1 April 1988. s. 259–271.

— 1994a. Turvekankaat – kangasmetsäkasvillisuutta turvemaalla? Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 531: 11–18.

— 1994b. Expectations concerning the monitoring and research of biodiversity aimed at the National Forest Inventory (NFI) in Finland. Julkaisussa: E. Paavilainen & L. Halko (toim.). Finnish-Canadian Forestry Seminar. Gustavelund, Tuusula, Finland, May 16–18, 1994. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 512: 44–48.

— 1995. VMI ja metsäkasvillisuuden monimuotoisuus. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 564: 103–115.

— & Nousiainen, H. 1985. Biologien työohjeet VMI 8:n pysyviä koealoja varten. Metsäntutkimuslaitos. Moniste. 42 s. + liitteet.

Salemaa, M., Jukola-Sulonen, E.-L. & Lindgren, M. 1991. Forest condition in Finland, 1986–1990. Silva Fennica 25(3): 147–175.

— , Vanha-Majamaa, I., Reinikainen, A. & Nousiainen, H. 1994. Metsä- ja suokasvillisuuden muutokset raskasmetallien kuormittamassa ympäristössä. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 527: 72–84.

Salminen, S. 1993. Eteläisimmän Suomen metsävarat 1986–1988. Summary: Forest resources of southernmost Finland. Folia Forestalia 825. 111 s.

Santesson, R. 1993. Lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. SBT-förlaget, Lund. 240 s.

Sarasto, J. 1957. Metsän kasvattamiseksi ojitettujen soiden aluskasvillisuuden rakenteesta ja kehityksestä Suomen eteläpuoliskossa. Referat: Über Struktur und Entwicklung der Bodenvegetation auf für Walderziehung entwässerten Moore in der südlichen Hälfte Finnlands. Acta Forestalia Fennica 65(7): 1–108.

— 1961. Über die Klassifizierung der für Walderziehung entwässerten Moore. Acta Forestalia Fennica 74(5): 1–47.

Sepponen, P. 1978. Eräitä Cajanderin metsätyyppiteorian sovellutusongelmia Pohjois-Suomessa. Metsä ja Puu 6–7: 12–15.

— , Laine, L., Linnilä, K., Lähde, E. & Roiko-Jokela, P. 1982. Metsätyypit ja niiden kasvillisuus Pohjois-Suomessa: valtakunnan metsien III inventoinnin (1951–1953) aineistoon perustuva tutkimus. Summary: The forest site types of North Finland and their floristic composition. Folia Forestalia 517. 32 s.

Tanttu, A. 1915. Tutkimuksia ojitettujen soiden metsittymisestä. Referat: Studien über die Aufforstungsfähigkeit der entwässerten Moore. Acta Forestalia Fennica 5(2): 1–245.

Tomppo, E. & Henttonen, H. 1996. Suomen metsävarat 1989–1994 ja niiden muutokset vuodesta 1951 lähtien. Metsäntutkimuslaitos. Metsätilastotiedote 354. 18 s.

— & Siitonen, M. 1991. The National Forest Inventory in Finland. Paperi ja Puu 73(2). 8 s.

— & Tonteri, T. 1998. Luonnon monimuotoisuuden arviointi valtakunnan metsien inventoinnissa. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 705: 7–17.

Tonteri, T. 1990. Inter-observer variation in forest vegetation cover assessments. Silva Fennica 24(2): 189–196.

— 1994. Species richness of boreal understorey forest vegetation in relation to site type and successional factors. Annales Zoologici Fennici 31: 53–60.

— , Mikkola, K. & Lahti, T. 1990a. Compositional gradients in the forest vegetation of Finland. Journal of Vegetation Science 1: 691–698.

— , Hotanen, J.-P. & Kuusipalo, J. 1990b. The Finnish forest site type approach: ordination and classification studies on mesic forest sites in southern Finland. Vegetatio 87: 85–98.

Vanha-Majamaa, I. 1993. Metsätyypin määrittämisvaikeudet. Luonnon Tutkija 97(1): 20–27.

— 1998. Tulen vaikutus taimettumiseen, aluskasvillisuuden sukkessioon ja sienilajistoon. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 705: 99–129.

Vasander, H. 1982. Plant biomass and production in virgin, drained and fertilized sites in a raised bog in southern Finland. Annales Botanici Fennici 19: 103–125.

— 1984. Effect of forest amelioration on diversity in an ombrotrophic bog. Annales Botanici Fennici 21: 7–15.

— , Kuusipalo, J. & Lindholm, T. 1993. Vegetation changes after drainage and fertilization in pine mires. Suo 44(1): 1–9.

Väre, H., Ohtonen, R. & Oksanen, J. 1995. Effects of reindeer grazing on understorey vegetation in dry Pinus sylvestris forests. Journal of Vegetation Science 6(4): 523–530.

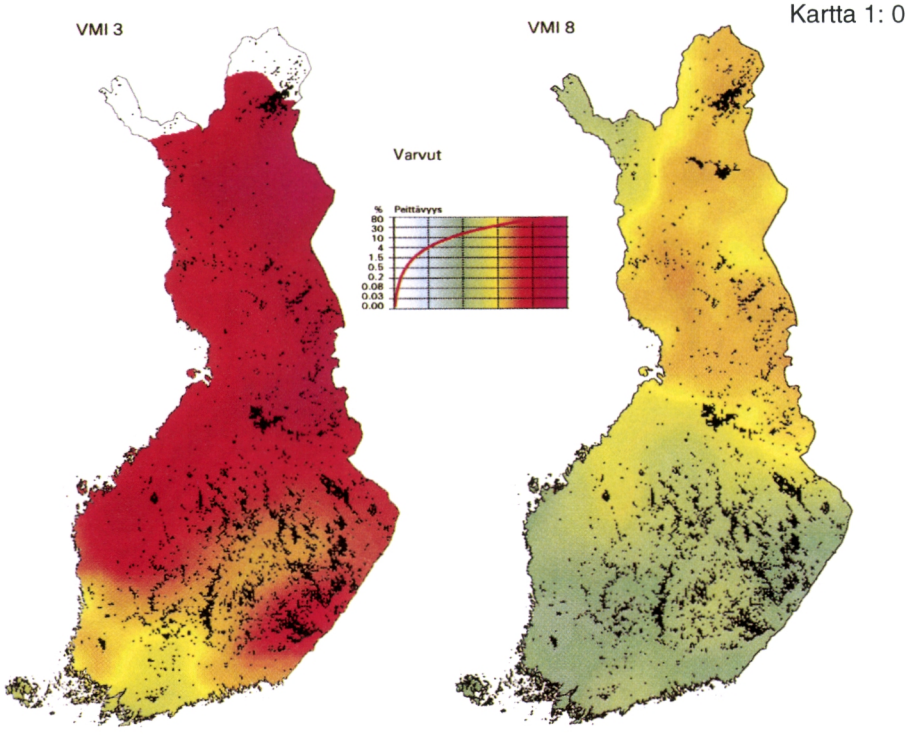
Östlund, L., Zackrisson, O. & Axelsson, A.L. 1997. The history and transformation of a Scandinavian boreal forest landscape since the 19th century. Canadian Journal of Forest Research 27: 1198–1206.

112 viitettä.

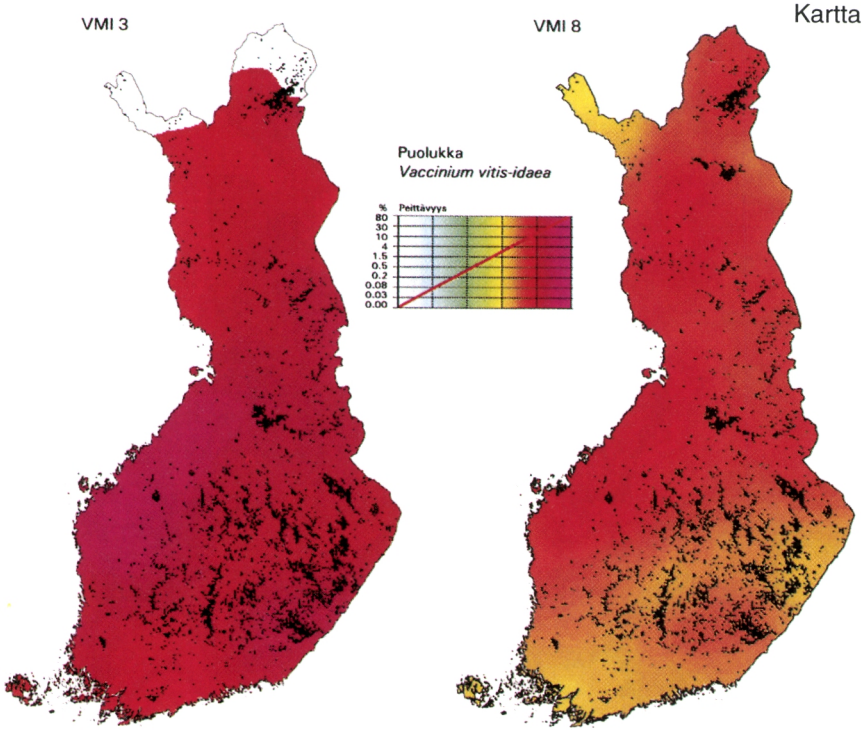
Varpujen runsaus kivennäismailla 3. ja 8. VMI:ssa. 3. VMI:n aineiston muodostavat Kujalan (1964) aineiston kasvullisen ja huonokasvuisen metsämaan koealat. 8. VMI:n aineistoon kuuluvat kivennäismaiden metsä- ja kitumaan koealat.

Kartat 1:0. Varpujen kokonaispeittävyys.
1:1. Puolukan peittävyys.
1:2. Mustikan peittävyys.

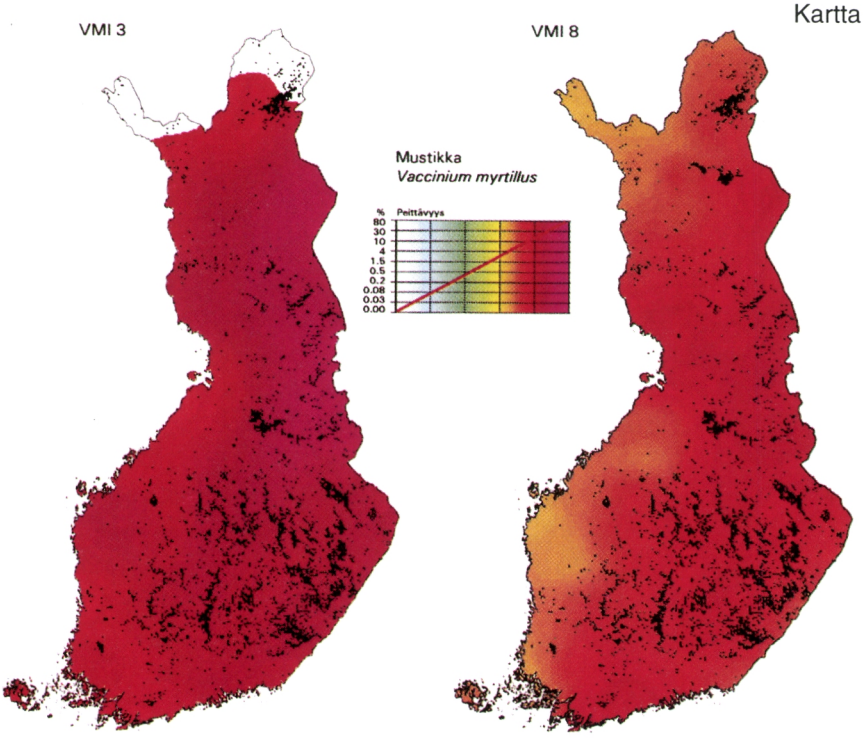
Kartta 1: 0



Kartta 1: 1



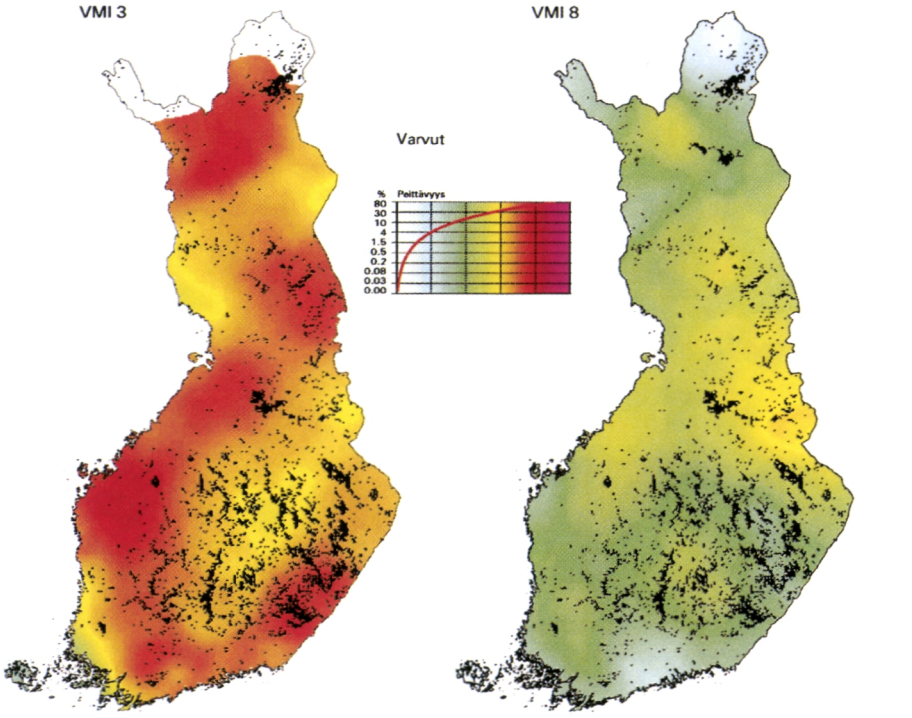
Kartta 1: 2



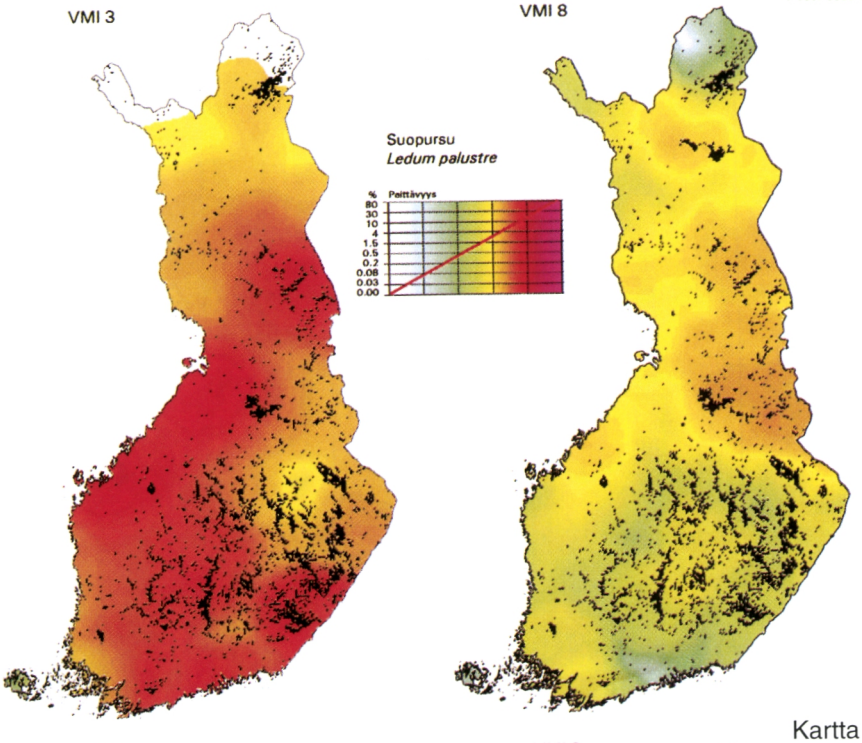
Varpujen runsaus turvemailla 3. ja 8. VMI:ssa. 3. VMI:n aineistona ovat kasvullisen ja huonokasvuisen metsämaan ojittamattomat suot ja 8. VMI:n aineistona metsä- ja kitumaan suot.

Kartat 2: 0. Varpujen kokonaispeittävyys.
2: 1. Suopursun peittävyys.
2: 2. Vaiveron peittävyys.

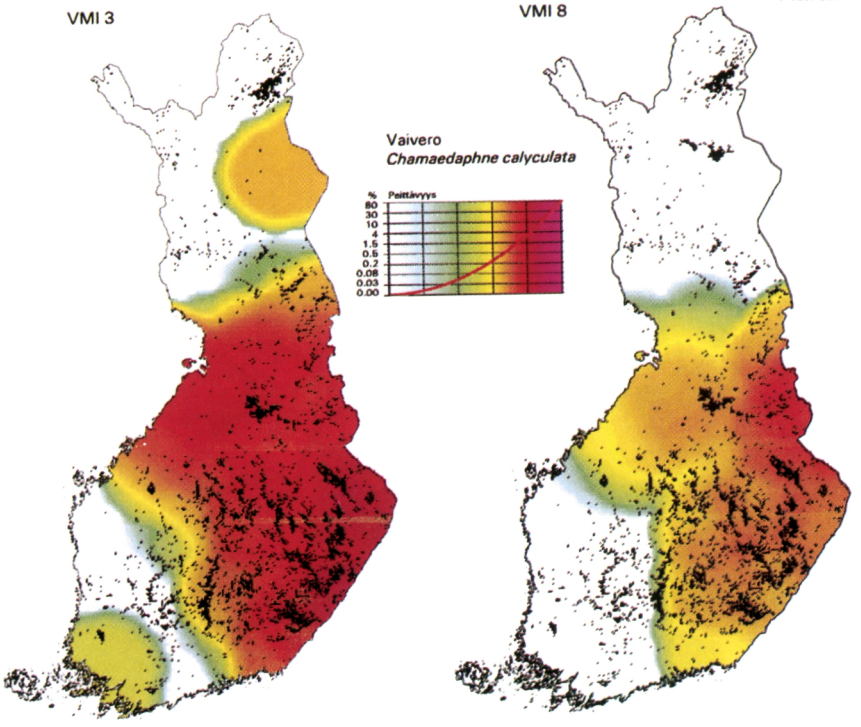
Kartta 2: 0



Kartta 2: 1



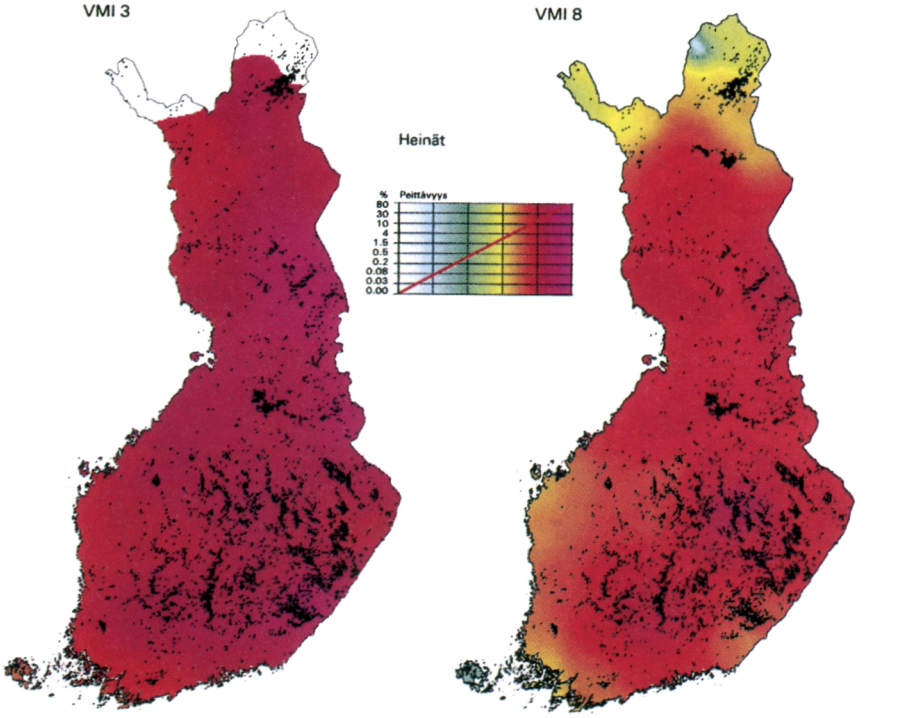
Kartta 2: 2



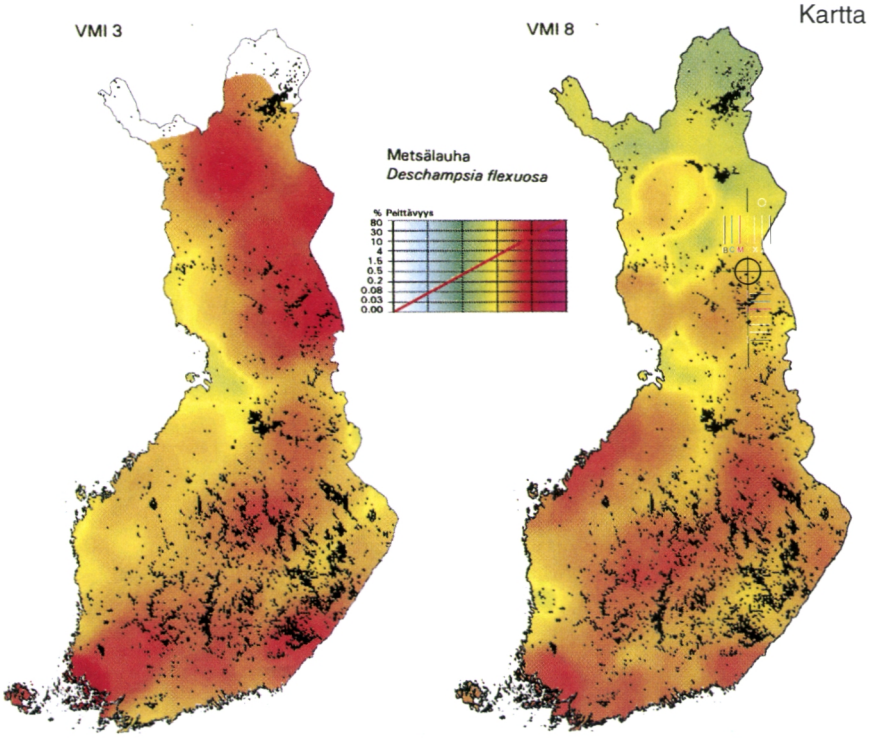
Heinämäisten kasvien runsaus kivennäismailla 3. ja 8. VMI:ssa. VMI:n aineiston muodostavat Kujalan (1964) aineiston kasvullisen ja huonokasvuisen metsämaan koealat. 8. VMI:n aineistoon kuuluvat kivennäismaiden metsä- ja kitumaan koealat.

Kartat 3: 0. Heinämäisten kasvien kokonaispeittävyys.
3: 1. Metsälauhan peittävyys.
3: 2. Nurmiröllin peittävyys.

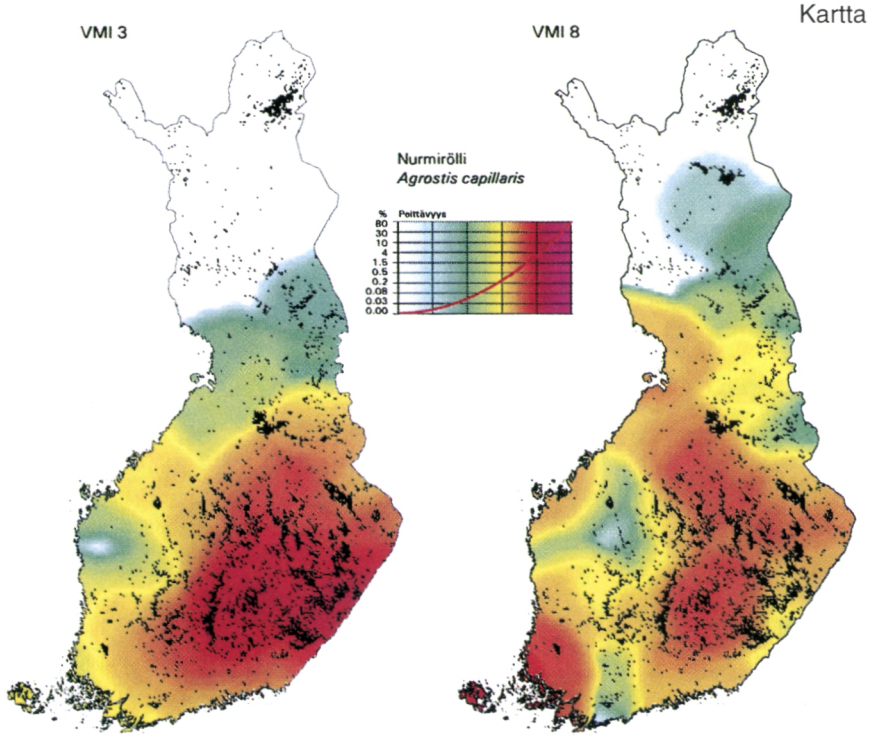
Kartta 3: 0



Kartta 3: 1



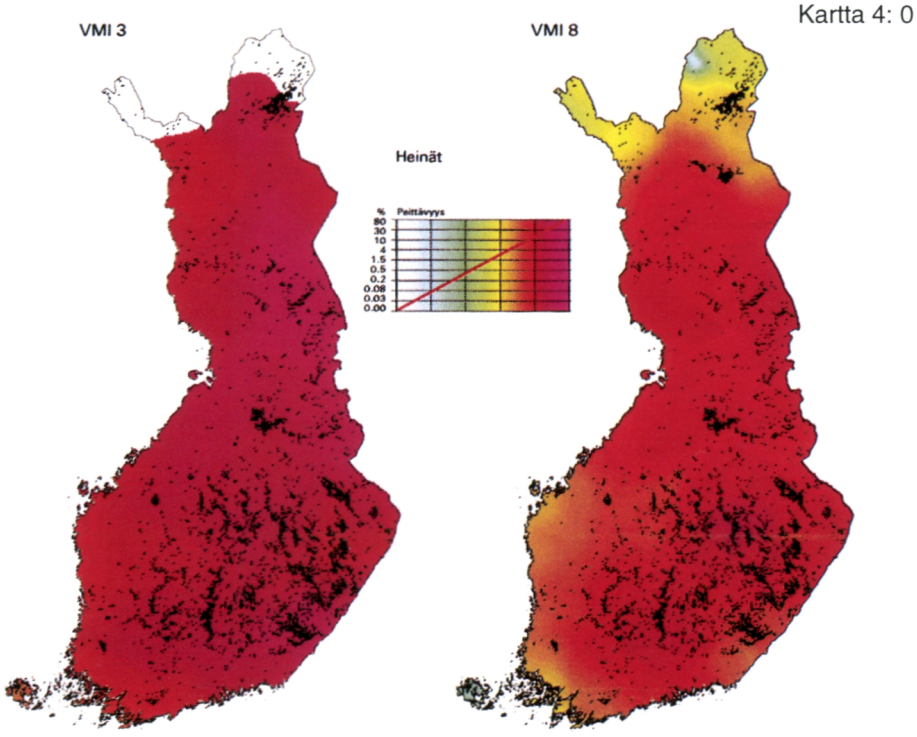
Kartta 3: 2



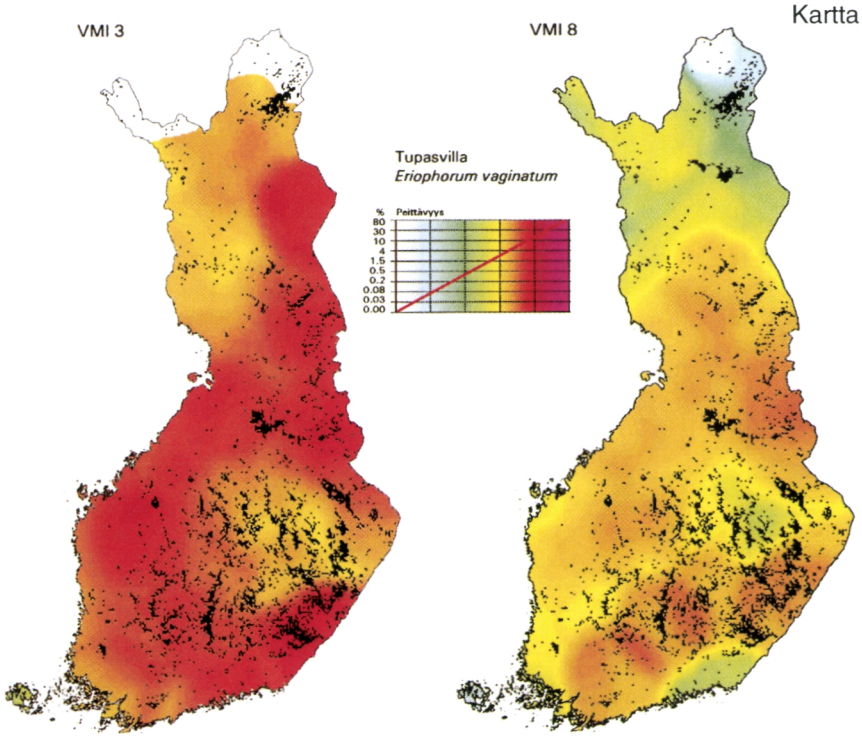
Heinämäisten kasvien runsaus turvemailla 3. ja 8. VMI:ssa. 3. VMI:n aineistona ovat kasvullisen ja huonokasvuisen metsämaan ojittamattomat suot ja 8. VMI:n aineistona metsä- ja kitumaan suot.

Kartat 4: 0. Heinämäisten kasvien kokonaispeittävyys.
4: 1. Tupasvillan peittävyys.
4: 2. Rahkasaran peittävyys.

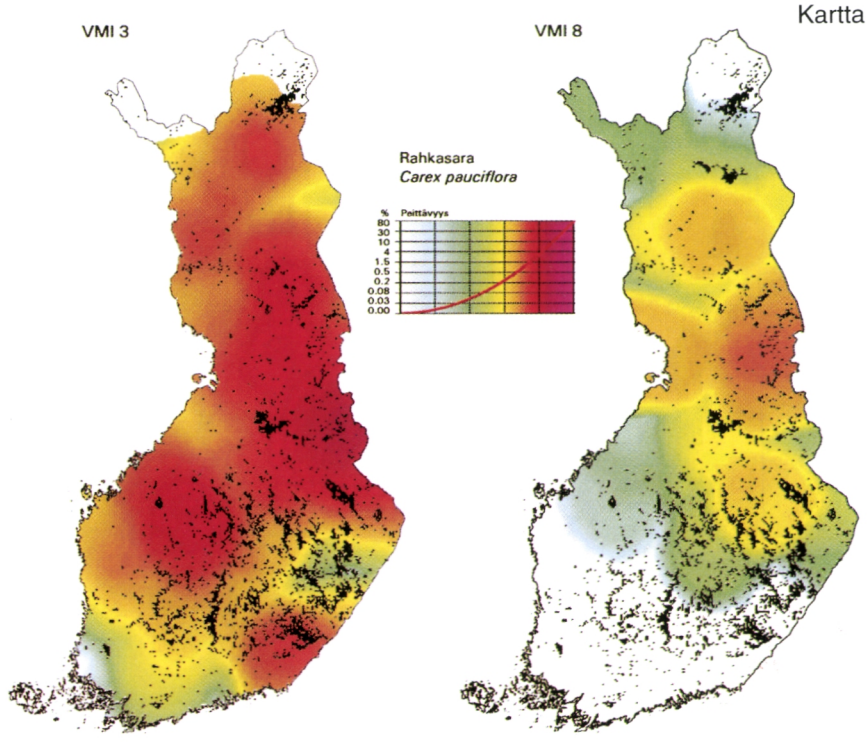
Kartta 4: 0



Kartta 4: 1



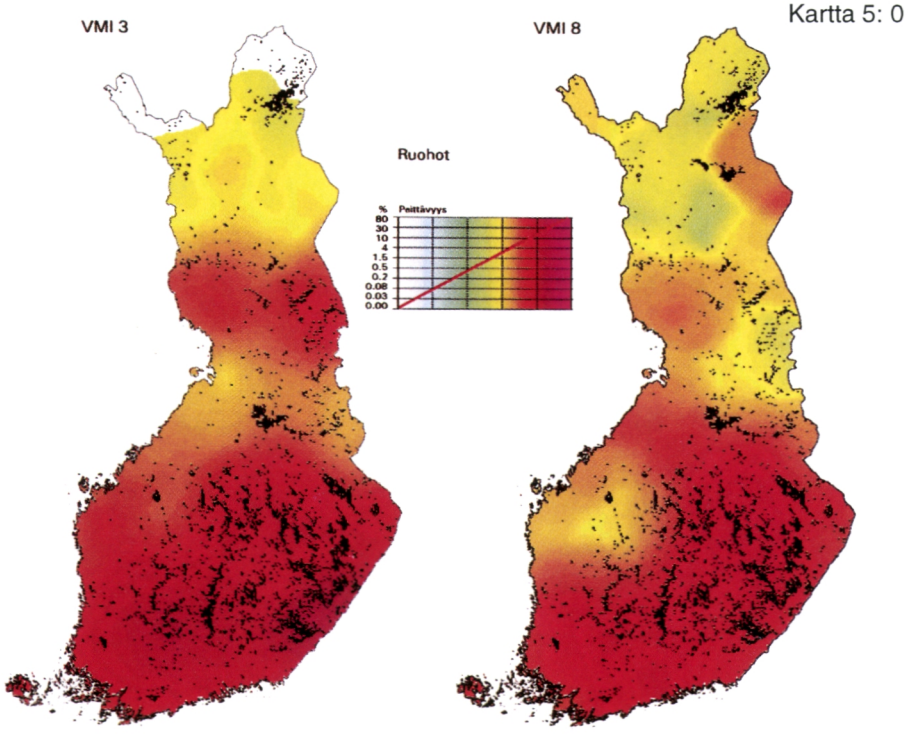
Kartta 4: 2



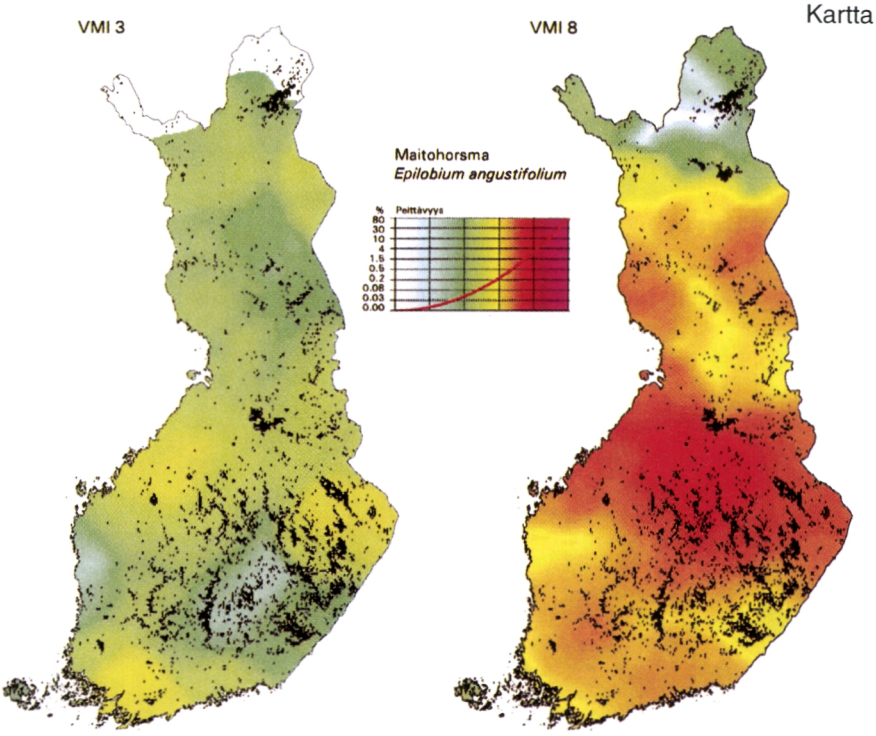
Ruohojen runsaus kivennäismailla 3. ja 8. VMI:ssa. VMI:n aineiston muodostavat Kujalan (1964) aineiston kasvullisen ja huonokasvuisen metsämaan koealat. 8. VMI:n aineistoon kuuluvat kivennäismaiden metsä- ja kitumaan koealat.

Kartat 5: 0. Ruohojen kokonaispeittävyys.
5: 1. Maitohorsman peittävyys.
5: 2. Ahomansikan peittävyys.

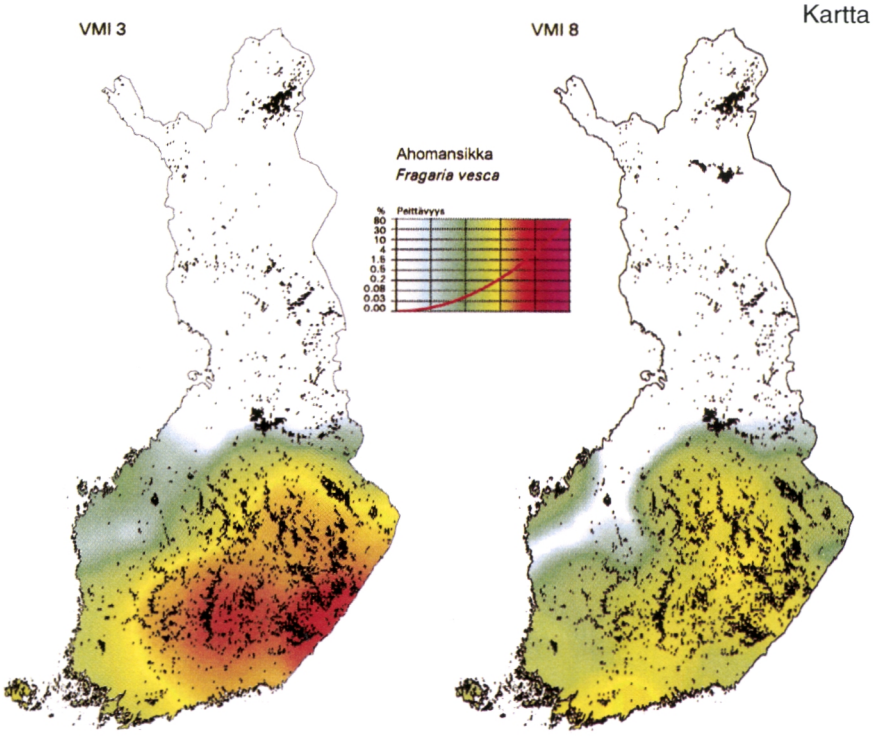
Kartta 5: 0



Kartta 5: 1



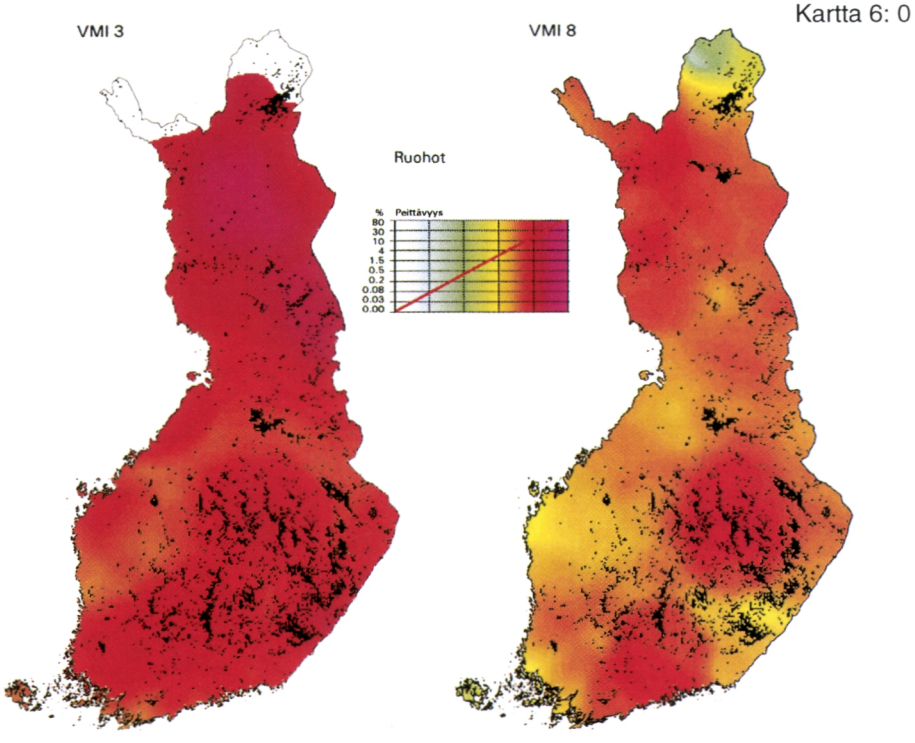
Kartta 5: 2



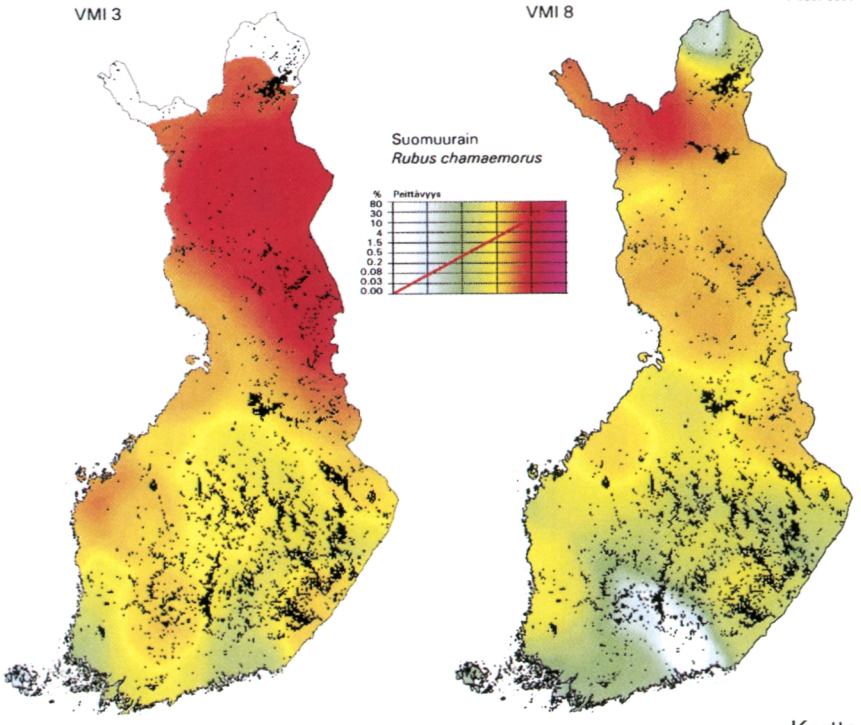
Ruohojen runsaus turvemailla 3. ja 8. VMI:ssa. 3. VMI:n aineistona ovat kasvullisen ja huonokasvuisen metsämaan ojittamattomat suot ja 8. VMI:n aineistona metsä- ja kitumaan suot.

Kartat 6: 0. Ruohojen kokonaispeittävyys.
6: 1. Muuraimen peittävyys.
6: 2. Raatteen peittävyys.

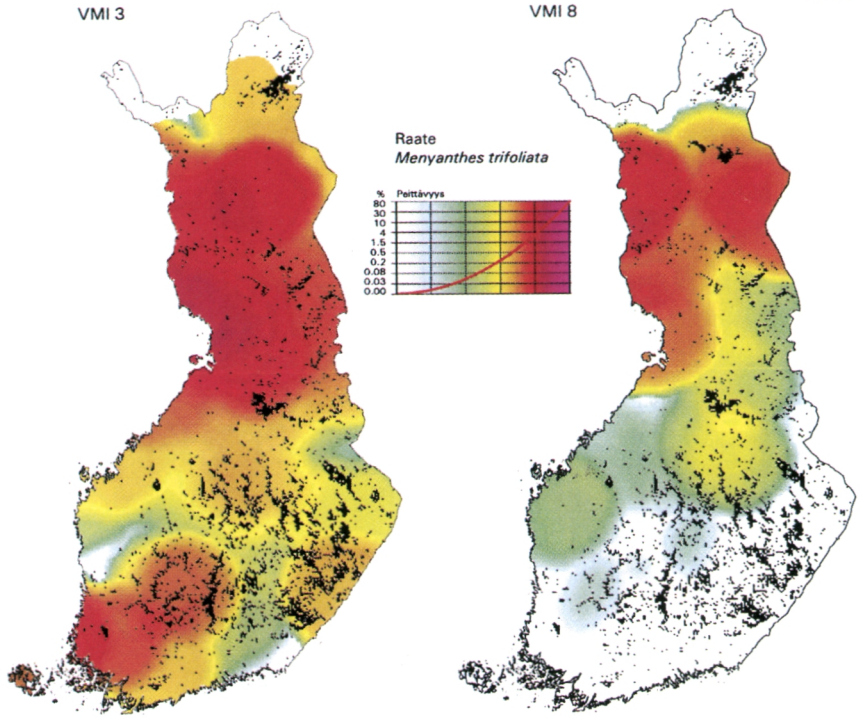
Kartta 6: 0



Kartta 6: 1



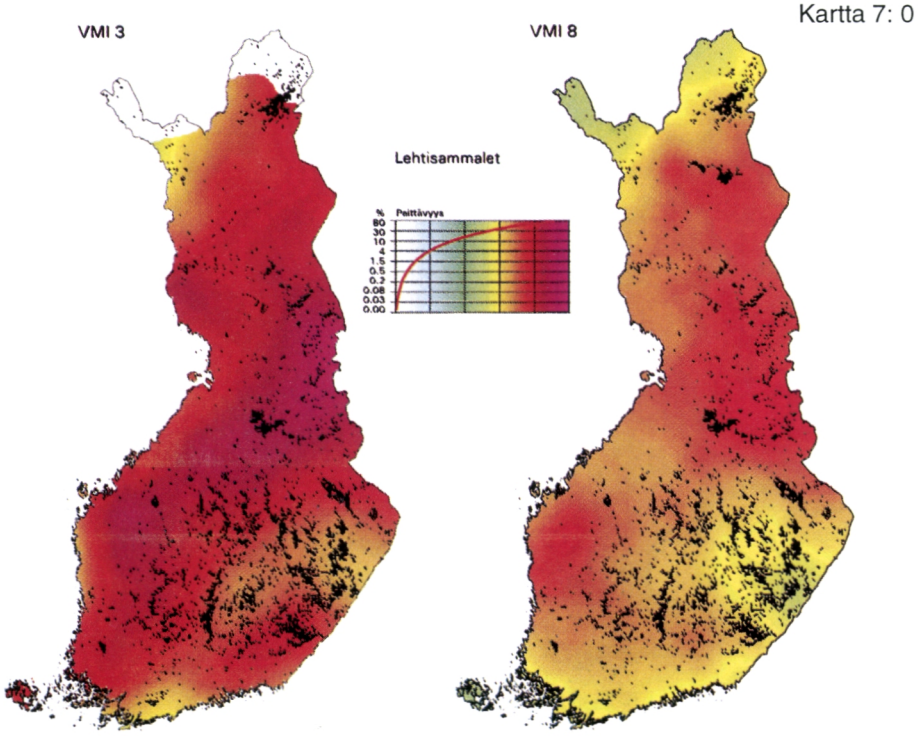
Kartta 6: 2



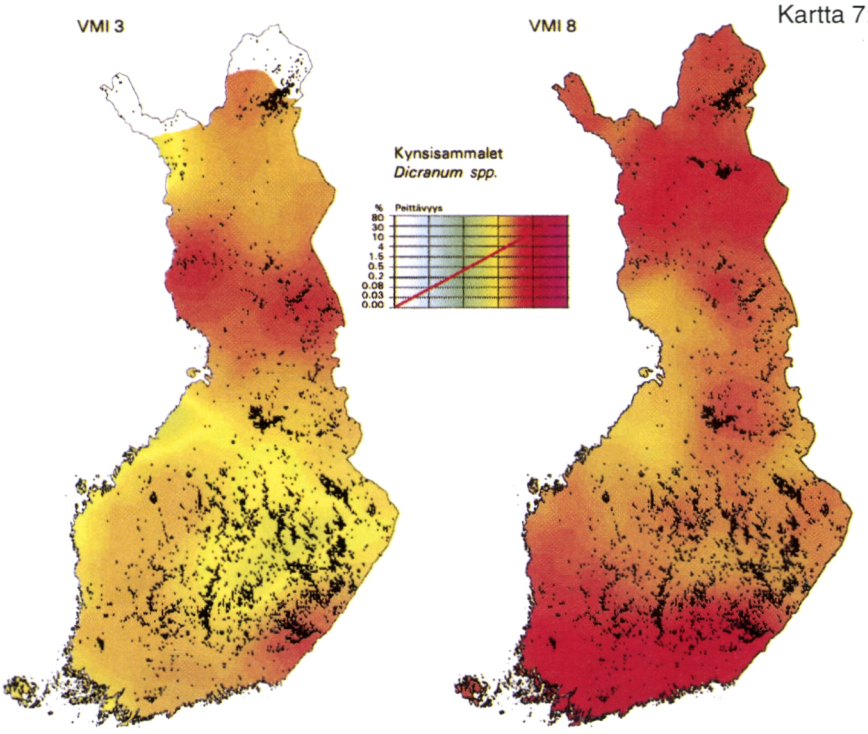
Lehtisammalten runsaus kivennäismailla 3. ja 8. VMI:ssa. VMI:n aineiston muodostavat Kujalan (1964) aineiston kasvullisen ja huonokasvuisen metsämaan koealat. 8. VMI:n aineistoon kuuluvat kivennäismaiden metsä- ja kitumaan koealat.

Kartat 7: 0. Lehtisammalten kokonaispeittävyys.
7: 1. Kynsisammalten peittävyys.
7: 2. Metsäkerrossammalen peittävyys.

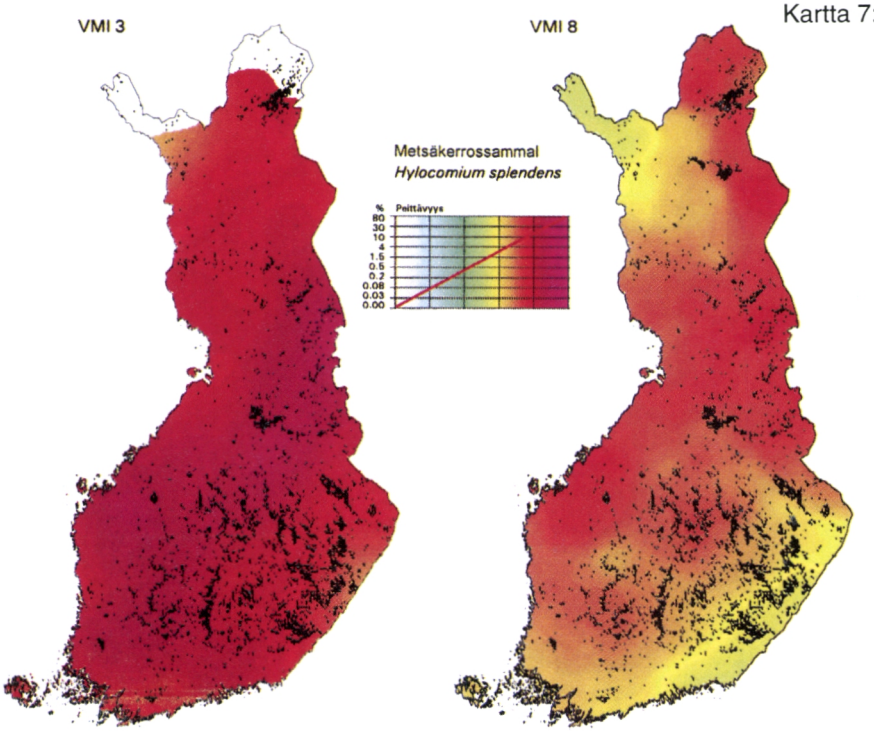
Kartta 7: 0



Kartta 7: 1



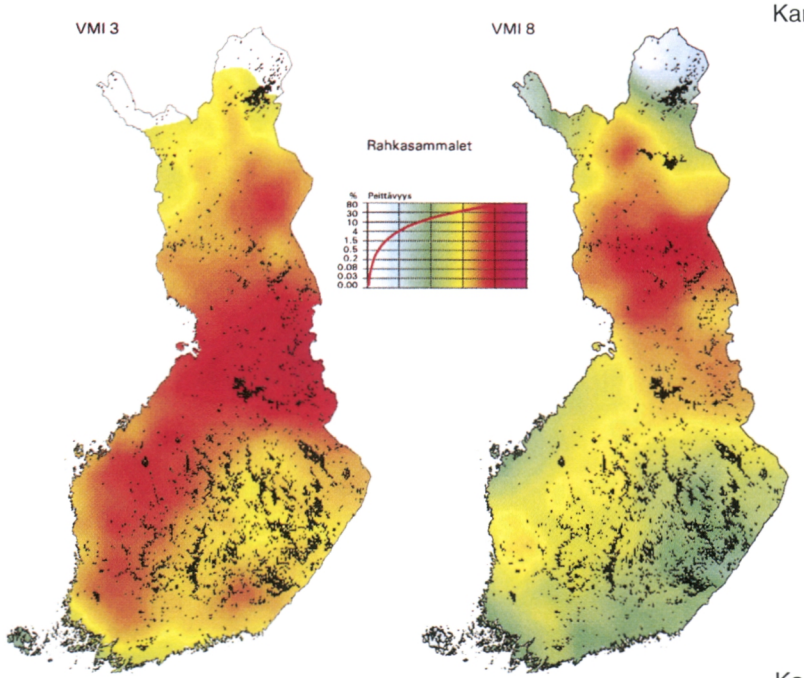
Kartta 7: 2



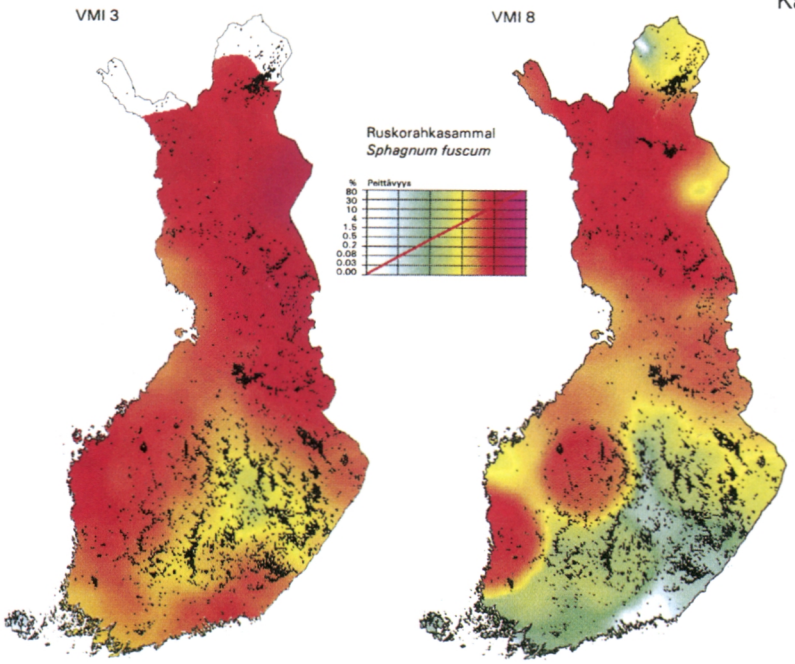
Rahkasammalten runsaus turvemailla 3. ja 8. VMI:ssa. 3. VMI:n aineistona ovat kasvullisen ja huonokasvuisen metsämaan ojittamattomat suot ja 8. VMI:n aineistona metsä- ja kitumaan suot.

Kartat 8: 0. Rahkasammalten kokonaispeittävyys.
8: 1. Ruskorahkasammalen peittävyys.

Kartta 8: 0



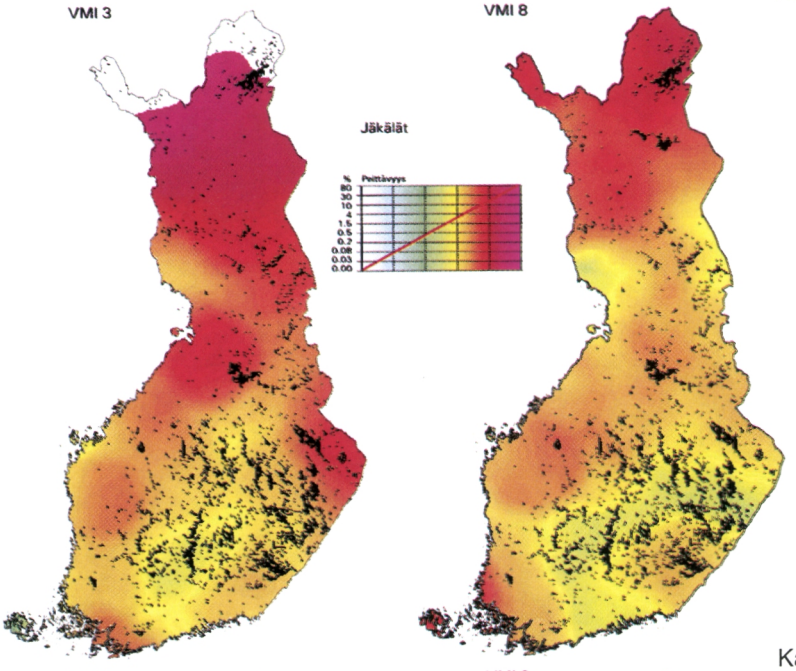
Kartta 8: 1



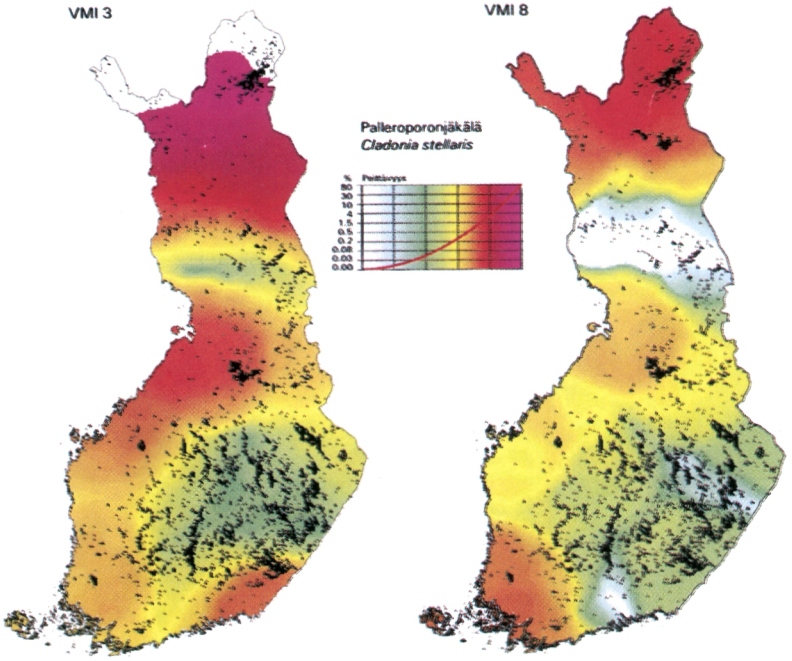
Jäkälien runsaus kivennäismailla 3. ja 8. VMI:ssa. VMI:n aineiston muodostavat Kujalan (1964) aineiston kasvullisen ja huonokasvuisen metsämaan koealat. 8. VMI:n aineistoon kuuluvat kivennäismaiden metsä- ja kitumaan koealat.

Kartat 9: 0. Jäkälien kokonaispeittävyys.
9: 1. Palleroporonjäkälän peittävyys.

Kartta 9: 0



Kartta 9: 1



3 Luonnontilaisten metsien rakenne seurantakoealoilla

Antti Isomäki, Pentti Niemistö
ja Martti Varmola

Sisällys

Tausta 76
Seurantakokeiden perustamistyöt 77
Metsiköiden valinta 77
Metsiköiden määrä 78
Koemetsikölle asetettavat vaatimukset 78
Kokeiden sijoitus maastoon 79
Vuoden 1996 loppuun mennessä perustetut kokeet 81
Puuston määrä kokeilla 82
Tutkimushankkeen arviointia 85
Koeverkon käyttö 86
Kirjallisuus 86

Tausta

Metsäntutkimuslaitoksessa käynnistettiin keväällä 1993 *Luonnontilaisten metsien kehitys*- niminen tutkimushanke, jonka tehtävänä on:

- vertailla luonnontilaisten ja talousmetsien ominaisuuksia keskenään,
- kehittää luonnontilaisuutta kuvaavia käsitteitä ja mittareita,
- tuottaa perustietoa monimuotoisen metsänhoidon kehittämiseksi sekä
- lisätä tietoa luonnonmetsien kehitysdynamiikasta.

Tutkimuksen ensimmäisessä vaiheessa perustetaan 10 vuoden aikana mahdollisimman laaja ja edustava pysyvien seurantakokeiden verkko, jonka avulla tuotetaan monipuolista tietoa luonnontilaisten metsien rakenteesta ja kehityksestä sukkession eri vaiheissa. Perustamisen jälkeen hanke ylläpitää koeverkkoa ja tarjoaa siihen kuuluvia koemetsiköitä Metsäntutkimuslaitoksen omille tutkimushankkeille sekä myös yliopistojen ja muiden tutkimusyhteisöjen käyttöön.

Hankkeen tavoitteena on tukea ja tehostaa luonnonmetsiin kohdistuvaa tutkimusta Suomessa ja sen lähialueilla. Hankkeen oma tutkimuksellinen mielenkiinto kohdistuu luonnontilaisten metsien puustoihin, erityisesti luontaiseen uudistumiseen, puulajidynamiikkaan, puiden väliseen kilpailuun ja tilajärjestykseen, puiden elossapysymisen ja luontaisen kuolemisen sääntöihin sekä puuston ja biomassan tuotoksen kuvaamiseen.

Hankkeen puitteissa on vuoden 1996 loppuun mennessä perustettu Suomen alueelle 254 seurantakoetta sekä Karjalan tasavaltaan 14 ja Komin alueelle kolme. Yhteistyö Karjalan Tiedekeskuksen Metsäinstituutin kanssa aloitettiin heti hankkeen käynnistämisen jälkeen vuoden 1993 keväällä. Komin tiedekeskuksen kanssa yhteistyö alkoi vuotta myöhemmin.

Hankkeen rinnalla, mutta hallinnollisesti siitä täysin erillisesti Metsäntutkimuslaitos ja Euroopan Metsäinstituutti koordinoivat Euroopan Unionin rahoittamaa COST Action E4-hanketta *Forest reserves research network*, jolla pyritään mm. yhtenäistämään luonnontilaisten metsien tutkimusmenetelmiä. Hankkeen eräänä tavoitteena on myös luoda luonnonmetsiä koskeva koeverkko koko Eurooppaan. Metsäntutkimuslaitoksen alulle panemaa seurantaa pidetään mallina laajemmalle kansainväliselle monitorointihankkeelle.

COST-hankkeessa lähdetään siitä, että pysyvien seurantakokeiden verkko voisi parhaimmillaan edustaa koko Euroopan luonnontilaisia metsäalueita mukaanluettuna myös Suomesta itään sijaitseva pohjoinen havumetsävyöhyke. Näin saatava maantieteellinen laajuus antaisi hankkeeseen liitettäville metsäekologisille osatutkimuksille laajan, vertaansa vailla olevan taustan.

Kokeita ei perusteta pelkästään vanhoihin metsiin, vaan mahdollisimman monipuolisesti ikä- ja puulajisuhteiltaan vaihteleviin, erilaisilla kasvupaikoilla kasvaviin luontaisesti syntyneisiin metsiin. Tavoitteeksi asetetuista, noin 450:sta koekohteesta on valmiina lähes puolet. Jatkossa pyritään löytämään lisää sellaisia metsikkötyyppejä, joihin kokeita on perustettu tähän mennessä niukasti. Tutkimuksen piiriin tulleilta suojelualueilta puuttuu etenkin nuoria luonnontilaisia metsiä. Myös lehtipuuvaltaisia kohteita on kertynyt niukasti, vaikka kuolemassa ja lahoamassa olevia lehtipuita on löytynyt kohtalaisen runsaasti sekapuina.

Luonnonmetsillä tämän tutkimuksen yhteydessä tarkoitetaan puustoisia tai metsäksi uudistuvia alueita, joissa ei ole havaittavissa merkkejä ihmisen aiheuttamista muutoksista sen enempää maaperässä kuin puustossakaan. Seurantakohteita valittaessa on kuitenkin oltu jossakin määrin joustavia, sillä ihmisen toiminnoilta täysin säästyneitä metsiä ei juuri Suomen alueelta ole löydettävissä.

Metsikkökohtaisesta seurantayksiköstä käytetään tämän tutkimuksen yhteydessä nimitystä *koe*, joka koostuu tekstin yhteydessä lähemmin kuvatulla tavalla toisiinsa suhteutetuista *koealoista*. Vaikka sana *koe* viittaakin ihmisen järjestämään kokeiluun eli koejäsenten tarkoitushakuiseen manipulointiin, luonnonmetsät-tutkimushankkeessa tällaisesta ei ole kysymys. *Koe*-nimitystä käytetään tässä yhteydessä lähinnä siksi, että tämä termi on jo vakiintunut vastaaville havaintokohteille talousmetsissä, ja tästä syystä se esiintyy useissa muissa yhteyksissä, mm. koerekisterissä ja lomakkeissa.

Seurantakokeiden perustamistyöt

Metsiköiden valinta

Kokeet on sijoitettu ensisijaisesti valtion omistamiin luonnonsuojelualueisiin eli luonnon- ja kansallispuistoihin sekä Metsähallituksen ja Metsäntutkimuslaitoksen sisäisillä päätöksillä rauhoitettuihin metsiin. Myös muut metsäalueet voidaan ottaa huomioon, mikäli niiden käsittelemättömyydestä saadaan riittävät takeet.

Tavoitteena on luoda eri metsäkasvillisuusvyöhykkeisiin metsikkökokeiden verkko siten, että kutakin yleistä kasvupaikkatyyppiä kohti saadaan sille tyypillisiä metsikkörakenteita edustavat sarjat seuraavan jaottelun mukaisesti:

Kasvupaikkatyypit	Vallitseva puulaji
Lehdot ja lehtomaiset kankaat	kuusi, lehtipuu
Tuoreet kankaat	kuusi, koivu, mänty
Kuivahkot kankaat	mänty, kuusi
Kuivat ja karut kankaat	mänty

Kutakin kasvupaikkatyypin ja vallitsevan puulajin yhdistelmää kohti pyritään löytämään metsän eri sukkessiovaiheita edustavia kohteita seuraavasti:

- uudistumisvaihe, esimerkiksi metsäpalon jälkeinen pioneeripuuston vaihe;
- nuoruusvaihe, jolle on tyypillistä mm. latvuskerroksen sulkeutuminen, puulajien välinen kilpailu ja puuston voimakas kasvu;
- kypsyysvaihe, stabiili *pysähtyneisyyden* kausi;
- rappeutumisvaihe.

Metsiköiden määrä

Jos lähdetään edellä kuvatusta metsiköiden tavoitejakaumasta, täydellinen sarja eri puulajien ja kehitysvaiheiden yhdistelmiä edellyttäisi 32 metsikköä. Käytännössä tähän ei katsota päästävän – ainakaan alkuvaiheessa. Kenttätöiden ja tavoitteena olevan koeverkon mitoituksessa oletetaan, että tavoitteeksi asetetusta 32 koemetsiköstä korkeintaan 20 löytyy ja voidaan ottaa mukaan.

Metsäkasvillisuusvyöhykkeittäin metsikkösarjoja tavoitellaan seuraavasti:

Vyöhyke	Sarjoja	Alueet
1	1	Saaristo ja eteläinen rannikko
2	5	Lounais-Häme ja Uusimaa, Länsi-Suomen rannikko, Häme, Savo ja Keski-Suomi, Itä-Suomi
3	5	Suomenselkä, Pohjanmaa, Kainuu, Ylä-Savo, ns. Lapin kolmio
4	2	Etelä-Lappi, Koillismaa
5	1	Metsä-Lappi

Myöhemmässä vaiheessa tehdään päätökset soiden ja soistuneiden kankaiden mukaanotosta sekä kalliometsien ja poikkeuksellisten kasvupaikka- ja puustokohteiden seurannasta. Kokonaistavoitteena on pidetty 400–500 pysyvän seurantakokeen verkkoa.

Koemetsiköllе asetettavat vaatimukset

Koemetsiköiksi on pyritty valitsemaan kutakin kasvupaikkaluokkaa keskimääräisesti edustavia, vähintään kahden hehtaarin suuruisia alueita. Mikäli valinnanvaraa on ollut, etusija on annettu metsiköille, jotka yhdessä muodostavat mahdollisimman täydellisen sarjan tavoiteltuja metsikkötyyppejä. Myös metsiköiden sijainti tiestöön nähden

ja muutkin niiden saavutettavuuteen liittyvät seikat on otettu huomioon.

Kokeiden sijoitus maastoon

Metsikkökohtainen koe koostuu useasta koealasta. Kaikki koealat ovat ympyränmuotoisia, joten niiden sijainti määritellään keskipisteen ja säteen avulla. Metsikköön perustetaan kaksi, osittain päällekkäistä koealaryhmää, joista toisella seurataan taimikkoa ja toisella varttunutta puustoa. Raja määräytyy puiden rinnankorkeusläpimitan ($d_{1,3}$) mukaan.

Taimikkoa ja alle 50 mm:n läpimittaista puustoa seurataan yhdeksällä ympyränmuotoisella, keskenään samankokoisella koealalla. Näiden koealojen koko on 100 m^2 eli niiden säde on 5,64 m.

Koealojen keskipisteet sijaitsevat kahdella toisiaan vastaan kohtisuoralla linjalla, jotka sijoitetaan pääilmansuuntien mukaisesti siten, että leikkauspiste sijaitsee seurattavan metsikön keskialueella.

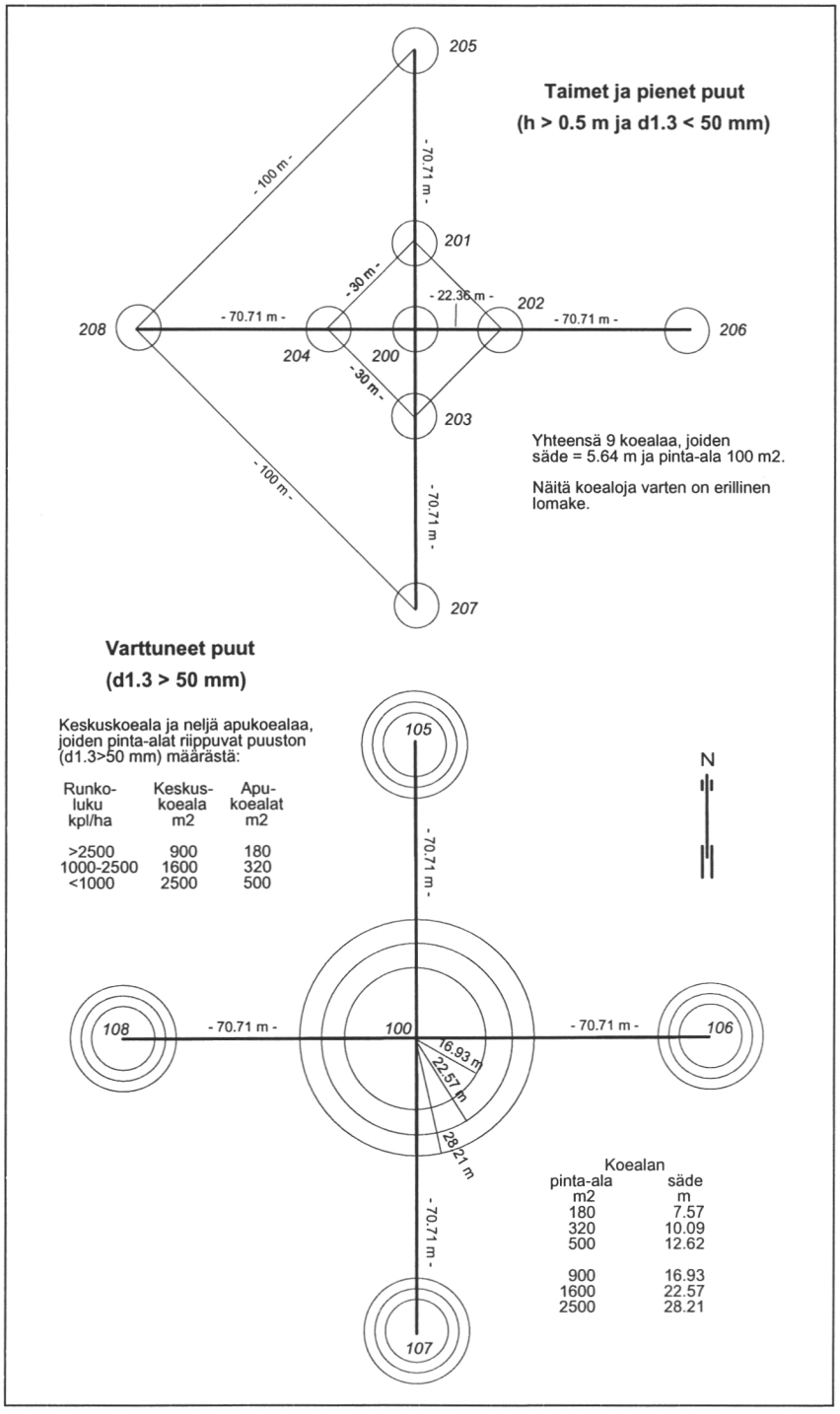
Yksi koeala sijoitetaan linjojen leikkauspisteeseen eli keskuspisteeseen, neljä 22,36 m:n etäisyydelle ja neljä 70,71 m:n etäisyydelle siitä (kuva 1). Näin määriteltyinä koealojen keskipisteet sijaitsevat kahden sisäkkäisen neliön nurkkapisteissä. Ulommainen neliö on 100 m x 100 m eli 1 ha ja sisempi 30 m x 30 m eli 900 m^2.

Varttuneen puuston eli läpimitaltaan yli 50 mm puiden seurantaa varten metsikköön perustetaan ympyrän muotoinen keskuskoeala em. linjojen leikkauspisteeseen ja neljä ympyrän muotoista apukoealaa, joiden keskipisteet ovat samat kuin neljän uloimman taimikkokoealan keskipisteet.

Keskuskoealan koko riippuu yli 50 mm läpimittaisten puiden lukumäärästä seuraavasti:

Runkoluku kpl/ha	Koealan koko m^2	Säde m	Runkoluku kpl/koeala
<1000	2500	28,21	< 250
1000-2000	1600	22,57	160–320
>2000	900	16,93	> 180

Ympyränmuotoiset neljä apukoealaa sijoitetaan pääilmansuuntien mukaan linjatuille suorille siten, että kunkin keskipisteen etäisyys linjojen leikkauspisteestä on 70,71 m eli ne ovat samankeskeisiä ulommaisten taimikkokoealojen kanssa.

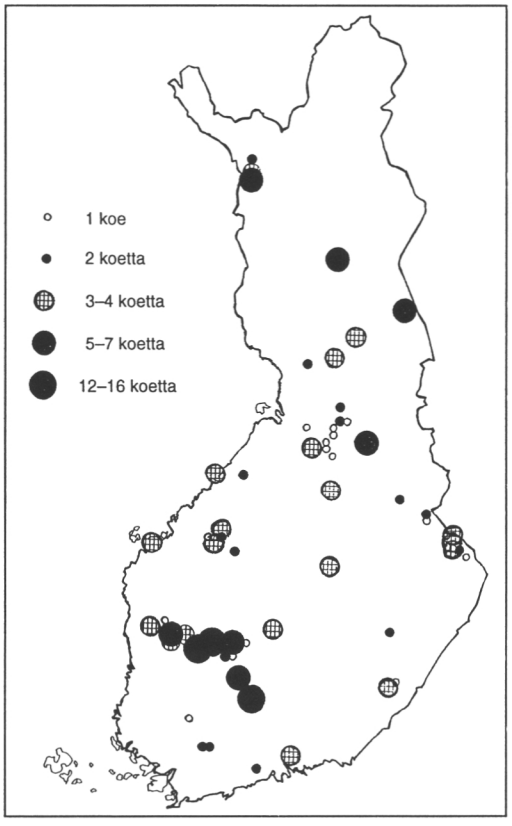


Kuva 1. Koealojen sijoitus tutkimusmetsikköön.

Vuoden 1996 loppuun mennessä perustetut kokeet

Metsäntutkimuslaitoksen eri toimipisteet ovat yhteistyössä maanomistajien ja luonnonsuojelualueiden haltijoiden kanssa perustaneet kaikkiaan 254 seurantakoetta luonnontilaisiin metsiköihin Suomessa (kuva 2). Yhteistyössä Karjalan ja Komin tiedekeskusten kanssa kokeita on perustettu myös 17 metsikköön Venäjällä. Vuosittain ja Metlan eri toimipaikoittain seurantakokeita on perustettu seuraavasti:

Vuosi	kpl	Toimipaikka	kpl
1990	6	Vantaan tutkimuskeskus	43
1991	3	Joensuun tutkimusasema	36
1992	17	Kannuksen tutkimusasema	26
1993	40	Muhoksen tutkimusasema	49
1994	62	Parkanon tutkimusasema	68
1995	74	Rovaniemen tutkimusasema	32
1996	52		
Yht.	254		254



Kuva 2. Luonnontilaisten metsien koeverkosto (1996).

Suomeen perustetuista kokeista yli puolet on tuoreiden ja lehtomaisten kasvupaikkojen kuusivaltaisissa metsissä (taulukko 1). Mäntyvaltaisten metsien painopiste on kuivahkoilla tai kuivilla kankailla, mutta myös reheviä männiköitä sisältyy aineistoon. Koivuvaltaisia metsiä koesarjassa on tällä hetkellä 15 kappaletta eli 6 % ja mukana on myös kolme paloalueelle perustettua koetta, joissa perustamishetkellä ei ollut eläviä puita lainkaan.

Taulukko 1. Luonnontilaisten metsien kehitys -tutkimukseen kuuluvien kokeiden lukumäärä kasvupaikkatyypeittäin ja pääpuulajeittain vuoden 1996 lopussa.

Kasvupaikka	Paloalue	Haapa	Koivu	Kuusi	Mänty	Yht.
Karukko					6	6
Kuiva					29	29
Kuivahko				7	52	59
Tuore	3	1	9	72	20	105
Lehtomainen			6	39	9	54
Lehto				1		1
Yhteensä	3	1	15	119	116	254

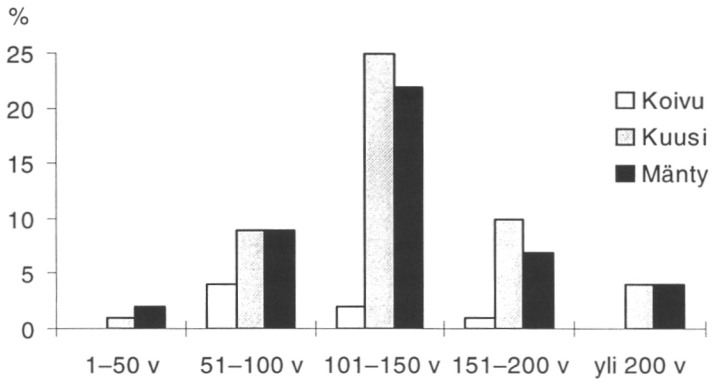
Puuston määrä kokeilla

Aineiston peruslaskenta on tähän mennessä tehty vuoteen 1995 mennessä perustetuista kokeista. Puustoista on laskettu monipuoliset puustotunnukset puulajeittain erikseen elävälle ja kuolleelle puulle. Kuollut puu on jaettu lisäksi pystypuustoon ja maapuuhun.

Miltei puolet lunnontilaisten metsien kokeiden puustosta on keski-iältään 100–150-vuotiaita (kuva 3). Tätä nuorempia puustoja on 25 % ja vanhempia 26 %. Keski-iältään yli 200-vuotiaita puustoja aineistoon kuuluu tällä hetkellä 8 %.

Elävää puustoa on sitä enemmän mitä rehevämpi on kasvupaikka. Lehtomaisilla kasvupaikoilla elävää puustoa on kokeilla keskimäärin 544 m^3/ha (taulukko 2). Suurin puuston määrä on lehtomaisissa mäntyvaltaisissa metsiköissä, keskimäärin 643 m^3/ha. Puuston määrä vähenee siirryttäessä karummille kasvupaikoille. Tuoreilla kankailla elävän ja kuolleen puuston määrä on keskimäärin lähes 400 m^3/ha, kuivahkoilla lähes 250 m^3/ha ja kuivilla kankailla, jotka kaikki ovat mäntyvaltaisia, noin 150 m^3/ha. Mainittakoon, että mittausten yhteydessä löydettiin tiettävästi Suomen korkein kuusi, 43,2 m, Vesijaon luonnonpuistosta Padasjoelta.

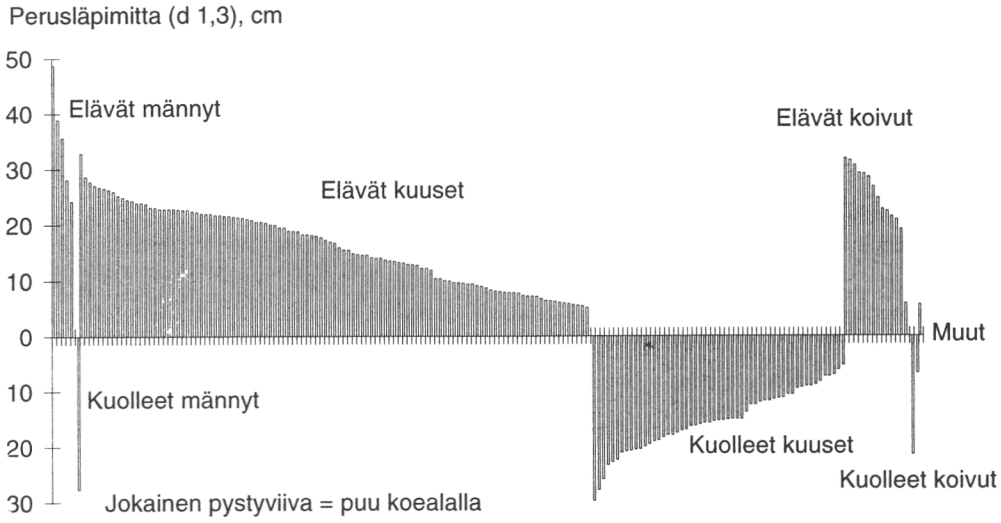
Kuolleen pystypuuston määrä on suurin lehtomaisissa kuusikoissa, keskimäärin 57 m^3/ha. Sekä kuolleen pystypuuston että maapuiden määrä on yleensä suurin kuusikoissa (kuva 4). Mänty- ja koivuvaltaisten metsiköiden kuolleen puuston määrä jää noin puoleen kuusikoiden vastaavasta.



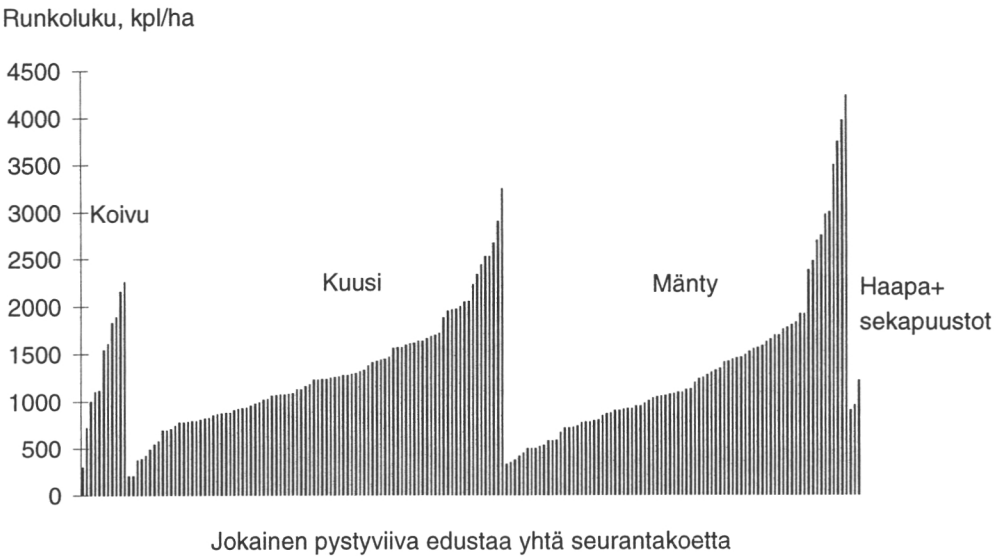
Kuva 3. Puuston ikäluokkajakauma luonnontilaisten metsien koesarjassa vuonna 1996.

Taulukko 2. Luonnontilaisten metsien kehitys -tutkimukseen kuuluvien kokeiden elävän ja kuolleen puuston keskimääräinen tilavuus puulajeittain ja kasvupaikkatyypeittäin vuoden 1995 lopussa.

Kasvupaikka	Pääpuulaji				Keski-
	Haapa	Koivu	Kuusi	Mänty	arvo
Elävä ja kuollut puusto, m^3/ha					
Kuiva				145	145
Kuivahko			206	239	232
Tuore	329	298	418	350	387
Lehtomainen		422	533	643	544
Keskiarvo	329	348	450	278	363
Kuollut pystypuusto, m^3/ha					
Kuiva				14	14
Kuivahko			15	19	18
Tuore	27	25	44	27	41
Lehtomainen		4	57	17	45
Keskiarvo	27	16	47	19	34
Maapuut, m^3/ha					
Kuiva				10	10
Kuivahko			18	20	20
Tuore	20	11	26	7	21
Lehtomainen			23	6	21
Keskiarvo	20	11	24	14	19



Kuva 4. Elävien ja kuolleiden puiden läpimittajakauma ($D_{1,3}$) kokeessa no. 731 kesäkuussa 1994. Puuston ikä 151–200 vuotta. Jokainen pylväs kuvaa yhtä puuta. Komin tasavalta, Ljalin tutkimusmetsä.



Kuva 5. Luonnontilaisten metsien runkoluvun jakauma puulajeittain vuonna 1995.

Kuolleen puuston ja erityisesti kuolleen maapuuston määrää pidetään eräänä metsän luonnontilaisuuden keskeisenä indikaattorina. Siitosen laatiman kirjallisuuskatsauksen (1998) mukaan todella luonnontilaisissa metsissä lahopuun määrät ovat huomattavasti tämän aineiston lukuja korkeampia. Esimerkiksi Etelä-Suomen tuoreiden kankaiden kuusivaltaisissa luonnontilaisissa metsissä lahopuuta on noin 90–120 m³/ha. Aineistossa esiintyvät alhaiset kuolleen pysty- ja erityisesti maapuuston määrät vahvistavat käsitystä, etteivät ainakaan kaikki hankkeen seurantakohteet ole olleet historialliselta taustaltaan täysin luonnontilaisia.

Puuston runkoluku on keskimäärin 1 320 kpl/ha vaihdellen kokeittain välillä 330–4 200 kpl/ha (kuva 5). Vaikka vaihtelu runkoluvun suhteen on suurta, kasvupaikkatyypeittäiset ja pääpuulajeittaiset keskimääräiset runkoluvut ovat samansuuruisia, 1 200–1 500 puuta/ha. Eniten puita on koivuvaltaisissa metsiköissä, keskimäärin 1 520 kpl/ha ja tuoreilla kankailla, keskimäärin 1 400 kpl/ha.

Tutkimushankkeen arviointia

Seurantakokeiden perustaminen pääsi vauhtiin vuonna 1993 ja neljässä vuodessa tavoitteesta, 450 kokeesta, on perustettu yli puolet. On ilmeistä, että tavoite saavutetaan ennen vuosikymmenen vaihtumista. Tarkoituksena on mitata kokeet 10 vuoden välein. Voidaan sanoa, että ensimmäisen uusintamittauksen jälkeen koeverkoston arvo tulee lisääntymään suuresti, kun ryhdytään analysoimaan puustoissa 10 vuoden aikana tapatuneita muutoksia.

Hankkeen evaluointi tehtiin Evon metsäoppilaitoksen opinnäytetyönä (Välimäki 1996). Eräänä evaluoinnin osana haastateltiin viittä koeverkoston potentiaalista käyttäjää, jotka työskentelevät metsäekologian ja -biologian tutkijoina Metsäntutkimuslaitoksessa, Helsingin yliopistosta ja Suomen ympäristökeskuksesta. Asiantuntijoiden mukaan hanke on arvokas nimenomaan sen laajuuden vuoksi. Kuolleen puuaineksen mittaus- ja määrityskysymyksiä on erikseen tarkastellut opinnäytetyössään Wollschläger (1996). Hankkeen todellinen arvo tullaan kuitenkin näkemään vasta vuosikymmenten kuluttua. Ongelmaksi nähtiin hankkeen lähteminen liikkeelle suhteellisen kapea-alaisesti puuntuotannollisista lähtökohdista. Jotta hanke onnistuu, siihen on saatava yhdistettyä eri tieteenalojen tutkijoita. Hanketta tulee markkinoida eri tiedeyhteisöjen piirissä.

Koeverkon käyttö

Perusteilla olevien kokeiden sijainti- ja puustotiedot julkaistaan myöhemmin siten, että ne ovat aiheesta kiinnostuneiden tutkijaryhmien käytettävissä. Tavoitteena on saattaa koeverkko mahdollisimman monipuolisen tutkimuksen piiriin. Metsäntutkimuslaitos vastaa kokeiden ylläpidosta ja lähinnä puustoon kohdistuvista mittauksista. Mikä tahansa muukin luonnontilaisiin metsiin kohdistuva tutkimus on tervetullutta, mikäli se ei vaaranna koemetsien luonnontilaista kehitystä.

Pysyvän koeverkon perustaminen merkitsee pitkällä aikavälillä luonnonmetsiin kohdistuvan tutkimuksen oleellista rationalisointia. Useiden tutkimushankkeiden kohdistaminen samoihin koemetsiköihin vähentää päällekkäistyötä, lisää havaintojen luotettavutta, parantaa ilmiöiden välisten vuorovaikutusten tutkimusmahdollisuuksia ja tuottaa myös muuta synergiaetua, jota erillisillä, lyhytaikaisilla tutkimuksilla ei voida saavuttaa.

Kirjallisuus

Siitonen, J. 1998. Lahopuun merkitys metsäluonnon monimuotoisuudelle – kirjallisuuskatsaus. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 705: 131–161.

Välimäki, S. 1996. Metsäntutkimuslaitoksen Luonnontilaisten metsien kehitys -hankeen arviointi. Opinnäytetyö. 39 s.

Wollschläger, L. 1996. Totholzforschung in borealen Wäldern am Beispiel einer Fallstudie im Urwald Multiharju (Nationalpark Seitseminen, Finnland). Albert-Ludwigs-Universität Freiburg. Freiburg i. Br., im Juli 1996. Diplomityö. 69 s.

3 viitettä.

4 Metsien perinnöllinen monimuotoisuus

Mari Rusanen, Pekka Vakkari
ja Anu Mattila

Sisällys

Metsiköiden geneettinen rakenne 88
Viljelymetsät 90
Monimuotoisuuden säilyttäminen 92
Kynäjalavan perinnöllinen muuntelu 95
Kirjallisuus 96

Metsiköiden geneettinen rakenne

Metsän eliöryhmien ja lajien väliset erot ovat pohjimmiltaan perinnöllisiä, mutta varsinaisesti geneettisellä muuntelulla tarkoitetaan lajin sisäistä muuntelua, joka merkitsee sekä yksilöiden erilaisuutta että niiden kykyä tuottaa uusia tyyppejä seuraavaan sukupolveen. Jokaisessa puussa arvioidaan olevan 15 000–25 000 geeniparia, jotka yhdessä muodostavat yksilön genotyypin. Yksi geenipari sijaitsee samassa kohdassa kromosomia ja vaikuttaa tiettyyn ominaisuuteen. Pari voi koostua kahdesta identtisestä alleelista, jolloin yksilö on homotsygootti, tai alleelit voivat olla erilaiset, jolloin yksilö on heterotsygootti. Kun metsikön puut lisääntyvät, saa syntyvä uusi siemen isänsä toisen alleelin siitepölyhiukkasen mukana ja äitinsä toisen alleelin munasolun kautta. Jos nämä alleelit ovat erilaiset, on uusi yksilö tämän geenin suhteen heterotsygootti.

Metsikön geneettinen monimuotoisuus on suuri, jos
- metsikössä on useita eri genotyyppejä
- metsikössä esiintyy paljon eri alleeleja
- metsikössä on paljon heterotsygootteja yksilöitä.

Yleisesti ottaen puulajit ovat geneettisesti muuntelevampia kuin muut eliöryhmät, johtuen ilmeisesti pitkäikäisyydestä, ristipölytyksestä, laajasta levinneisyydestä ja tehokkaasta geenivirrasta. Paljassiemenisten kasvien (havupuiden) on todettu sisältävän enemmän muuntelua isoentsyymeillä mitattuna kuin muiden eliöryhmien ja koppisiemenisten puiden enemmän muuntelua kuin koppisiemenisten ruohovartisten kasvien (Hamrick ja Godt 1989).

Muuntelun määrän lisäksi on tarpeen tietää, miten muuntelu on jakautunut ja ryhmittynyt, ovatko Etelä-Suomen männyt geneettisesti erilaisia kuin Lapin männyt tai kuinka läheisiä sukulaisia ovat järven itä- ja länsirannan kynäjalavat. Tällaisia kysymyksiä tarkasteltaessa tutkittavat ominaisuudet jaetaan karkeasti kahteen ryhmään sen perusteella, ovatko ne adaptiivisia vai neutraaleita.

Adaptiiviset ominaisuudet ovat tärkeitä yksilön sopeutuneisuudelle vallitseviin olosuhteisiin, tärkeimpänä yleensä ilmastoon. Adaptiivisten ominaisuuksien geneettistä muuntelua mitataan vaikkapa kokeella, jossa useat eri maantieteelliset alkuperät kasvavat yhdessä, mutta säilyttävät siirrettyinäkin geneettisesti määräytyneitä ominaisuuksiaan kuten silmun puhkeamisen ajankohdan keväällä tai talveen valmistautumisen ajoituksen syksyllä. Yksilön kannalta sopeutumisessa on ratkaisevaa jälkeläistuotto eli miten paljon geenejään yksilö saa siirrettyä seuraaviin sukupolviin, ei niinkään yksilön oma menestyminen kasvussa tai laadun suhteen. Usein kylläkin kyky vallata elintilaa varmistaa

myös menestyksellistä lisääntymistä.

Neutraaleiksi kutsutaan ominaisuuksia, joilla ei ole havaittavaa vaikutusta yksilön menestymiseen. Neutraaleja geenejä käytetään koko genomia koskevien estimaattien tekemiseen, esimerkiksi merkkeinä tutkittaessa siitepölyn kulkeutumista tai arvioitaessa geneettisen muuntelun määrää ja rakennetta tilastollisesti populaatiotasolla. Muuntelun määrä neutraaleissa ominaisuuksissa on erittäin tärkeä, koska se kuvastaa lajin tai populaation evolutiivista potentiaalia, kykyä sopeutua muuttuviin olosuhteisiin.

Geneettisen muuntelun määrää tietyssä tilanteessa voidaan arvioida, mutta tila ei ole staattinen, vaan populaatiot 'elävät geneettisesti' evolutiivisten voimien ohjaamina. Mutaatio tuottaa geeneistä uusia muunnoksia, alleeleja, joiden kohtaloon seuraavissa sukupolvissa vaikuttavat sattuma (drifti) sekä valinta (selektio). Sattuman vaikutus on merkittävä populaatioissa, joissa lisääntymiseen osallistuvia yksilöitä on vähän ja geenien kulkeutuminen populatioiden välillä on vähäistä. Eriksson (1996) katsoo tässä mielessä pieniksi populaatioiksi alle 20 yksilön metsiköt. Useat jalojen lehtipuiden metsiköt ovat Suomessa niin pieniä ja hajallaan, että ne ovat alttiita sattuman vaikutukselle. Geneettisessä mielessä populaatioiden koko ei riipu ainoastaan metsikön yksilömäärästä, vaan sitä pienentävät lisäksi hyönteispölytteisyys tai raskas siitepöly tuulipölytteisillä lajeilla, huonosti leviävät isot siemenet sekä siementuotolle epäedulliset ilmasto-olosuhteet. Mänty, kuusi ja koivut eivät normaalisti ole populaatiogeneettiselle sattumalle alttiita. Niiden populaatiot ovat laajoja ja yhtenäisiä ja sekä siitepöly että siemenet leviävät erittäin tehokkaasti tuulen mukana.

Valinta ohjaa uuden mutaation kohtaloa seuraavissa sukupolvissa mutaation merkityksestä ja vaikutusasteesta (dominanssista) riippuen. Erittäin haitalliset elinvoimaa tai lisääntymiskykyä heikentävät mutaatiot karsiutuvat luonnollisesti nopeasti, jos ne ovat dominoivia eli tulevat esiin yksilön ilmiasussa. Resessiiviset haitalliset alleelit sen sijaan ovat piilossa, kunnes tulevat esille esimerkiksi sukusiitoksen yhteydessä. Tällaisten alleelien karsiutuminen populaatiosta on tehotonta. Valinnan suuntaava vaikutus näkyy hyvin adaptiivisissa ominaisuuksissa, vaikkapa männyn kasvurytmissä. Mikolan (1982) aineistossa, joka käsitti Tuusulassa kasvavia männyn jälkeläistöjä eri puolilta Suomea, pohjoisimmat alkuperät muodostivat päätesilmun jo kesäkuun puolivälissä, kun taas eteläisimmät alkuperät muodostivat päätesilmunsa syyskuussa. Tällaiset sopeutumaominaisuudet on välttämätöntä ottaa huomioon metsänviljelyssä ja niiden hallitsemisella voidaan myös lisätä viljelyvarmuutta. Kuusella vältetään keväthallan aiheuttamia tuhoja, kun käytetään lievästi etelästä siirrettyä alkuperää, jolla on hiukan luontaista alkuperää myöhäisempi kasvuun lähtö.

Viljelymetsät

Vuonna 1995 Suomessa uudistettiin metsää noin 170 000 ha, tästä noin kolmasosa luontaisesti ja kaksi kolmasosaa viljellen (Metsätilastollinen vuosikirja 1996). Luontaisesti uudistettaessa suuri osa syntyneistä sirkkataimista karsiutuu satunnaisesti tai kasvupaikan mikro-olosuhteiden takia, mutta myös valinnalla on osuutensa prosessissa. Voitaisiin ajatella, että sisäsiittoiset taimet karsiutuisivat luonnossa tehokkaammin kuin taimitarhalla. Geneettiset analyysit, joissa on verrattu taimitarhataimia ja luonnontaimia männyllä, eivät ole kuitenkaan paljastaneet merkittäviä eroja ryhmien välillä (Muona ja Kärkkäinen 1992). Jos uudistamisessa käytetään kasvupaikalle sopivaa alkuperää, ja viljelyn annetaan vielä täydentyä luontaisesti syntyneillä taimilla, ei viljely menetelmänä kavenna metsikön geneettistä monimuotoisuutta.

Metsänviljelyssä käytetystä aineistosta männyllä ja rauduskoivulla runsas puolet on peräisin *siemenviljelyksiltä*, kuusella vain noin neljäsosa (Metsätilastollinen vuosikirja 1996). Siemenviljelykset ovat siemenen tuotantopopulaatioita, jotka on perustettu varttamalla ulkomuodoltaan ja kasvultaan hyviä, luonnosta valittuja puita. Viljelyksen tuottaman aineiston monimuotoisuuteen vaikuttaa sen geneettisen pohjan laajuus. Käytännössä tärkeimmät vaikuttavat tekijät ovat viljelyksen kloonimäärä ja kloonien vartemäärien jakautuminen, joskin myös kukkimisrunsaus, painottuminen emi- tai hedekukintaan, kloonien väliset erot kukkimisajankohdassa sekä ilmasto-olosuhteet (tuulen suunta kukkimisen aikana) vaikuttavat syntyvän sadon geneettiseen koostumukseen.

Männyn ja kuusen siemenviljelyksillä tapahtuu taustapölytystä niin runsaasti, että jopa puolet siemensadosta saattaa olla ympäröivien metsien siitepölyllä pölyttynyttä. Tämä laajentaa sadon geneettistä pohjaa, mutta vaikeuttaa useissa tapauksissa oikean käyttöalueen määrittämistä sekä alentaa jalostushyötyä.

Klooni- ja vartemäärille on asetettu rajoitukset metsänviljelyaineiston kauppaa koskevissa säädöksissä siten, että männyllä ja kuusella tulee kullakin siemenviljelyksellä olla vähintään 30 eri kloonia, joiden vartemäärät eivät saa poiketa kloonien vartemäärien keskiarvosta enempää kuin 30 % (Koski 1980). Koivulla on hyväksytty myös kahden kloonin siemenviljelyksiä, jos tuotettu risteytysyhdistelmä on osoittautunut testauskokeissa erityisen edulliseksi. Kahden kloonin siemenviljelysten tapauksessa monimuotoisuutta vaalitaan alueellisella tasolla siten, että tuotettavan risteytysyhdistelmän koko-

naismäärää rajoitetaan. Tämä tapahtuu kontrolloimalla samaa yhdistelmää tuottavien siemenviljelysten määrää.

Kloonimetsätalous kaventaa aina paikallisesti geneettistä monimuotoisuutta, kun metsikössä on useita saman yksilön identtisiä kopioita. Kotimaisista puulajeista haapa ja lehmus lisääntyvät luonnostaan tehokkaasti kasvullisesti ja leviävät klooneina. Kasvullisen lisäämisen tekniikkaa on kehitetty Suomessa pisimmälle kuusella (pistokaslisäys) ja koivulla (mikrolisäys).

Metsänviljelyaineiston kauppaa koskevassa Maa- ja metsätalousministeriön päätöksessä (1992) sekä Metsäntutkimuslaitoksen työohjeessa (Venäläinen ja Viherä-Aarnio 1992) pyritään turvaamaan sekä viljelyvarmuus että monimuotoisuus alueellisella tasolla kuusen ja koivun osalta. Aineistoiden suhteen kontrolloidaan sekä yhdistelmään kuuluvien kloonien määrää että tietyn taimen kopioiden enimmäismäärää. Yhdistelmään saa kuulua sitä vähemmän klooneja mitä pitempiaikaisista kokeista hyvät testaustulokset on saatu. Myös yksittäinen klooni voidaan hyväksyä myyntiin, jos se on osoittautunut (5 %:n riskillä) vertailuerien keskiarvoa paremmaksi vähintään kolmessa 15-vuotiaassa kokeessa. Tällöinkään kloonin kokonaislisäysmäärä ei saa ylittää kahta miljoonaa kappaletta. Käytännössä kloonattua metsänviljelyaineistoa ei ole myynnissä Suomessa tällä hetkellä, eikä ole näköpiirissä että sen osuus lisääntyisi lähivuosina huomattavasti.

Yleismaailmallisesti tärkeimpiä klonaalisesti lisättyjä metsäpuita ovat japaninsetri (*Cryptomeria japonica*), eukalyptus (*Eucalyptus grandis*), radiatamänty (*Pinus radiata*) ja poppelit. Kun yhtä tai vain muutamaa kloonia käytetään laajassa mittakaavassa, usein siirrettynä kauas luontaiselta alueeltaan, on mahdollista että tauti- tai hyönteisresistenssin murtumisesta aiheutuu suuria taloudellisia tappioita sekä ympäristövahinkoa. Usein tuhojen perimmäisenä syynä on kuitenkin heikosti sopeutunut alkuperä eikä niinkään kloonatun lisäysaineiston käyttö (esim. Zobel ym. 1987).

Suomessa eksooteilla puulajeilla ei ole merkitystä metsätaloudessa. Yhteensä ulkolaisia puulajeja on istutettu noin 30 000 ha, joka on lähes kokonaan Siperian lehtikuusta ja kontortamäntyä. Suomessa ei myöskään ole harrastettu pitkiä siemensiirtoja laajassa mittakaavassa, joten metsämme ovat alkuperältään varsin lähellä luontaista ja meillä on hyvä lähtökohta myös onnistuneelle geneettiselle suojelulle. Esimerkiksi Saksassa on metsien intensiivinen käyttö 1700- ja 1800-luvuilla johtanut laajamittaiseen kuusen keinolliseen uudistamiseen jo 1900-luvun alkupuolella. Kun alkuperiä on tässä yhteydessä siirretty kontrolloimattomasti ja kirjanpito on ollut puutteellista, ovat varmasti tunnetut luontaiset metsiköt nykyään harvinaisuuksia. Tämä vaikeut-

taa seka metsänviljelyä että geneettistä suojelua, erityisesti tilanteessa, jossa ilmansaasteiden aiheuttamat tuhot pakottavat nopeisiin ja kalliisiin pelastustoimenpiteisiin (Wolf 1995).

Monimuotoisuuden säilyttäminen

Geneettinen säilyttäminen on varojen käyttämistä viisaasti, mahdollisimman monien ihmisten hyödyksi pisimmällä mahdollisella ajanjaksolla. Yksityiskohtaisempia tavoitteita ovat esimerkiksi ilmastonmuutokseen varautuminen, tautiresistenssin säilyttäminen, metsänjalostuksen tehostaminen tai verrokkiaineiston varaaminen tulevaa tutkimusta palvelemaan. Kun valitaan kuhunkin tilanteeseen sopivaa geneettisen suojelun strategiaa, joudutaan ottamaan huomioon tavoitteet, lajin ekologiset ja geneettiset ominaispiirteet sekä taloudelliset puitteet. Kantavana motiivina tulisi kaikissa tapauksissa olla kauas tulevaisuuteen tähtäävä työskentely, joka ei ole sidottu taloudellisten voittojen tavoittelemiseen tai hyödyn välittömään mittaamiseen. Päätavoite on säilyttää niin suuri osa geneettisestä muuntelusta, että evolutiivinen potentiaali, kyky sopeutua muuttuvissa olosuhteissa, säilyy pitkällä tähtäimellä.

Kun tehdään geneettisen suojelun ohjelmaa, joudutaan etsimään tasapainoa suojeluun käytettyjen resurssien ja odotettavissa olevan tuloksen välillä. Voidaan vaikkapa laskea, kuinka suuri osuus metsikön tai lajin alleeleista saadaan talteen kullakin otoskoolla. Yleisesti voidaan sanoa, että mitkään suojeluohjelmat eivät tähtää kaiken muuntelun suojelemiseen eli kaikkien alleelien mukaan ottaamiseen. Ohjelmien ulkopuolelle jätetään tietoisesti harvinaisia alleeleja, joiden pyydystäminen vaatisi käytännöllisesti katsottuna kaikkien metsiköiden suojelua. Yleisen genetiikan teorian mukaan nämä harvinaiset alleelit eivät vaikuta suotuisasti mihinkään ominaisuuteen vallitsevissa olosuhteissa, muussa tapauksessa ne eivät olisi harvinaisia. Tietenkin jollakulla yksittäisellä alleelilla saatta olla ennalta-arvaamattoman hyviä ominaisuuksia tuntemattomassa tulevaisuudessa, mutta joka tapauksessa on mahdotonta arvata, mitkä yksittäiset alleelit miljoonien harvinaisten joukosta olisi valittava erityisesti suojeltavien joukkoon.

Eräs mahdollisuus olisi pyrkiä suojelemaan vallitsevissa olosuhteissa suotuisat geenit. Tavoitteeksi tämä vaihtoehto on kovin vaatimaton sekä tehtävänä sikäli hyödytön, että vallitsevissa olosuhteissa suotuisat geenit säilyvät normaalisti ilman erityistä huolenpitoakin laajalle levinneillä ja tuulipölytteisillä lajeilla. Lisäksi suojelu kohdistuisi yksinomaan adaptiivisiin ominaisuuksiin kuten kasvurytmiin ja

lisääntymiskykyyn. Jotkut suojeluohjelmat keskittyvät suojelemaan geenejä, jotka saattavat osoittautua hyödyllisiksi tulevaisuudessa. Tällainen saattaa tulla kyseeseen rohtokasvien suvuissa, mutta metsäpuilla on jokseenkin mahdotonta arvata edes tulevaisuuden käyttötarpeita, eikä ominaisuuksiin vaikuttavia geenejä tunneta kuin poikkeustapauksissa.

Suomessa metsäpuiden geenivarojen säilyttäminen voidaan vielä toteuttaa luonnonmetsien pohjalta, mutta tätä mahdollisuutta ei ole loputtomasti tarjolla. Yleismaailmallisesti väestönkasvu ja siitä johtuva maankäytön muutos vähentää maapallon metsäalaa vuodessa noin 15 miljoonalla hehtaarilla. Vaikka meillä metsävaroja näyttää riittävän, on ajateltava myös tilannetta 2000-luvulla ja sen jälkeen. Jatkuva väestönkasvu ja mahdollinen ilmaston muutos aiheuttavat varmasti kovia paineita boreaalisen vyöhykkeen metsille. Ellei metsäpuiden geenivarojen säilyttämiseen ryhdytä hyvissä ajoin, joudutaan niiden kanssa samanlaiseen vaivannäköön kuin peltokasveilla on jo tapahtunut. Useimmissa tapauksissa metsäpuiden geenivarat voidaan säilyttää "luonnollisella tavalla luonnollisessa paikassa" eli *in situ*, joskin bioteknologisten menetelmien kehittyminen, lähinnä solukkoviljelyn soveltaminen puiden monistamiseen, mahdollistaa kryopreservaation käytön geneettisen monimuotoisuuden säilyttämisessä koivulla (Ryynänen1995). Kryopreservaatio on materiaalin varastointia hyvin alhaisissa lämpötiloissa, yleensä nestetypessä –196 °C.

Hyvin pitkän aikajänteen vuoksi geenivarojen säilyttämisessä pitää olla sellainen järjestelmä, joka uudistumisen kautta takaa säilytettävän geenivarannon siirtymisen sukupolvesta toiseen, sillä perintötekijät säilyvät ja siirtyvät vain elävien yksilöiden mukana. Pääpuulajiemme geneettisestä suojelusta huolehditaan varaamalla geenireservimetsiä, jotka ovat luontaisesti syntyneitä ja jotka uudistetaan joko luontaisesti tai viljellen metsikön omasta siemenestä kasvatetuilla taimilla (Koski 1995). Näiden metsiköiden minimikooksi on asetettu 100 ha, jotta turvataan riittävä metsikön sisäinen pölytys. Kullakin puulajilla pyritään luomaan noin kymmenen geenireservimetsän maantieteellisesti kattava verkosto, joka yhteensä turvaa myös ilmastollisen sopeutumisen ja adaptiivisen muuntelun säilyttämisen. Strategia sopii lajeille, joilla on voimakas geenivirta ja laaja, yhtenäinen levinneisyysalue.

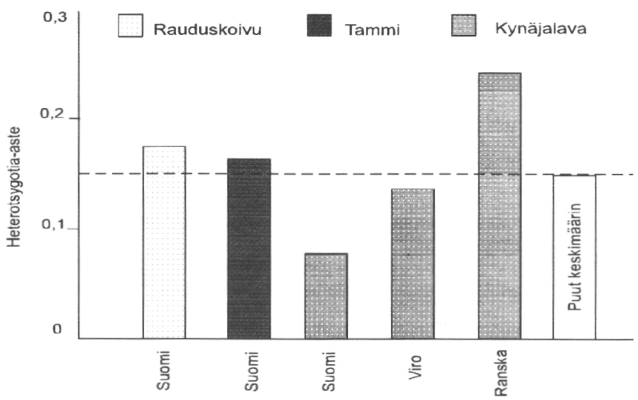
Jaloilla lehtipuilla populaatiot kattavat maantieteellisesti pienemmän alueen Suomessa, sekä ovat yleensä hyvinkin pieniä ja toisistaan eristäytyneitä. Näyttää myös siltä, että nämä populaatiot ovat geneettisesti toisistaan erilaistuneita paljon enemmän kuin pääpuulajeillamme, mistä seuraa että suojelun päästrategia on *ex situ*-tyyppinen (Rusanen 1996). Kullekin lajille perustetaan joko vartteilla tai siementaimilla kokoelmia, joihin kerätään yksilöitä useasta eri populaatiosta.

Kynäjalavan perinnöllinen muuntelu

Suomalaisista jalopuulajeista on levinneisyytensä puolesta mielenkiintoisin tietyntyyppisiin tulvarantoihin erikoistunut kynäjalava. Luonnonvaraisten puiden määrä Suomessa on nykyään ehkä alle 2 000 ja Pyhäjärven-Vanajaveden (Kokemäenjoen vesistön latvaosien) ulkopuolella on vain muutama kynäjalavametsikkö. Tutkimusta varten kerättiin silmunäytteet 14 suomalaisesta ja yhdestä virolaisesta metsiköstä. Mukana on kaksi eristynyttä kotimaista metsikköä, Lohjan Jalassaari ja Loviisan Tesjoki. Kaikkiaan analysoitiin 20 entsyymigeeniä, joiden perusteella arvioitiin muuntelun määrä kussakin metsikössä mitattuna yksilöiden odotettuna heterotsygotia-asteena. Suomalaisten metsiköiden heterotsygotia-estimaatti vaihteli välillä 0,03–0,12 keskiarvon ollessa 0,08. Ainoan virolaisen metsikön arvoksi saatiin 0,13. Arvojen tulkinta on vaikeaa, kuten kaikissa pirstoutumistutkimuksissa. Arvoja voi kuitenkin verrata muihin puulajeihin ja muualta saatuihin arvioihin.

Keskimääräinen heterotsygotia-aste puuvartisille lajeille on 0,15 (Hamrick ym. 1992). Yleisesti ottaen heterotsygotian määrä on tuulipölytteisillä ja yhtenäisen levinneisyysalueen lajeilla korkeampi kuin hyönteispölytteisillä tai hajanaisen levinneisyysalueen lajeilla. Suomalaisella rauduskoivulla on heterotsygotia-asteen estimaatiksi saatu 0,17 (Wang 1996) ja tammella 0,16 (Mattila ja Vakkari 1996). Suomalaisten kynäjalavien heterotsygotia-aste on selvästi näitä alhaisempi. Toisaalta perinnöllistä muuntelua on kuitenkin jäljellä myös eristyneimmissä metsiköissä (Lohja ja Tesjoki). Kirjallisuustiedon perusteella laskettu heterotsygotia-arvo ranskalaisille kynäjalaville (0,24, Machon ym. 1995) on korkeampi kuin suomalaiset arvot, mutta luvut eivät ole suoraan vertailukelpoisia erilaisen näytteenoton vuoksi.

Kaiken kaikkiaan näyttää ilmeiseltä, että pirstoutuminen on vähentänyt muuntelua suomalaisissa kynäjalavapopulaatioissa. Pirstoutumisen lisäksi näiden populaatioiden muuntelun määrään vaikuttaa metsiköiden sijainti levinneisyysalueen reunalla. Yleisesti odotetaan reunapopulaatioiden sisältävän vähemmän muuntelua kuin keskusalueen populaatioiden. Neutraaleissa ominaisuuksissa muuntelua näyttää kuitenkin olevan yhtä paljon koko levinneisyysalueella (Tigerstedt 1994). Tältä pohjalta voidaan arvella pirstoutumisen ja alhaisen populaatiokoon olevan sijaintia tärkeämpi kynäjalavametsiköiden neutraalin muuntelun määrään vaikuttava tekijä.



Kokoelmat suojataan ja taimia hoidetaan intensiivisesti. Tuomalla yhteen eri populaatioiden sisältämää muuntelua laajennetaan geneettistä pohjaa, mikä palvelee myöhemmin myös siementuotantotarkoitusta. Kokoelmien lisäksi vaahteralla ja lehmuksella on valittu joitakin geenireservimetsiä, joissa pieniä esiintymiä koetetaan metsänhoitotoimenpitein auttaa laajenemaan. Luonnonmetsissä esiintymien täydellinen rauhoitus ei useinkaan lisää tai säilytä monimuotoisuutta, parempi vaihtoehto on auttaa luontaista uudistumista aktiivisella metsänhoidolla (Raisio 1996).

Oleellinen osa geneettistä suojelua on viljelyaineiston viisas ja kontrolloitu käyttö. Erityisen tärkeää tämä on lajeilla, joiden vuotuisat viljelymäärät ovat pienet ja joilla hyvin sopeutuneen viljelyaineiston saatavuus on huonoa (Rusanen ym. 1996). Kun kaikilla puulajeilla käytetään alkuperältään sopivaa ja geneettiseltä taustaltaan tunnettua viljelyaineistoa, luodaan edellytykset sekä onnistuneelle metsätaloudelle että geneettisen monimuotoisuuden säilyttämiselle.

Kirjallisuus

Eriksson, G. 1996. Evolutionary genetics and conservation of forest tree genetic resources. Julkaisussa: Turok, J., Eriksson, G., Kleinschmit, J. & Canger, S. Noble hardwoods network. Report of the first meeting 24–27 March 1996, Escherode, Germany. International Plant Genetic Resources Institute, Rooma, Italia. s. 159–167.

Hamrick, J.L. & Godt, M.J. 1989. Allozyme diversity in plant species. Teoksessa: Brown, A.H.D., Clegg, M.T., Kahler, A.L. & Weir, B.S. (toim.). Plant population genetics, breeding and genetic resources. Sinauer Associates. USA. s. 43–63.

— , Godt, M.J.W. & Sherman-Broyles, S.L. 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. New Forests 6: 95–124.

Koski, V. 1980. Minimivaatimukset männyn siemenviljelyksille Suomessa. Silva Fennica 14(2): 136–149.

— 1995. Conservation of Norway spruce gene resources in Finland. Julkaisussa: Turok, J., Koski, V., Paule, L. & Frison, E. (toim.). Picea abies Network. Report of the first meeting, 16–18 March 1995, Tatra National Park, Stará Lesná, Slovakia. International Plant Genetic Resources Institute, Rooma, Italia. s. 12–15.

Maa- ja metsätalousministeriön päätös metsänviljelyaineiston kaupasta 1533/92. 5 s. + 2 liites.

Machon, N., Lefranc, M., Bilger, I. & Hnery, J.-P. 1995. Isozymes as an aid to clarify the taxonomy of French elms. Heredity 74: 39–47.

Mattila, A. & Vakkari, P. 1997. Genetic variation of Quercus robur and Ulmus laevis in Finland. Nordic Group for Forest Genetics and Tree Breeding.

Meeting in Estonia, June 3–7. Forestry Studies XXVIII. Estonian Agricultural University, Tartu. s. 63–68.

Metsätilastollinen vuosikirja 1996. 1997. Metsäntutkimuslaitos. SVT, maa- ja metsätalous 1996:3. 352 s.

Mikola, J. 1982. Bud-set phenology as an indicator of climatic adaptation of Scots pine in Finland. Silva Fennica 16(2): 178–184.

Muona, O. & Kärkkäinen, K. 1992. Effect of forest management on gene pools. New Forests 5: 123–139.

Raisio, J. 1996. Jalojen lehtipuiden luontaiset esiintymät – menneisyyden jäänteitä vai huomisen puita? Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 605: 53–66.

Rusanen, M. 1996. Noble hardwoods genetic resources and their conservation in Finland. Julkaisussa: Turok, J., Eriksson, G., Kleinschmit, J. & Canger, S. Noble harddwoods network. Report of the first meeting 24–27 March 1996, Escherode, Germany. International Plant Genetic Resources Institute, Rooma, Italia. s. 155–158.

— , Mattila, A. & Vakkari, P. 1996. Jalojen lehtipuiden geneettinen monimuotoisuus – säilytä ja käytä. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 605: 45–52.

Ryynänen, L. 1995. Geenipankki pakkasessa: esimerkkinä koivun kryopreservaatio. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 574: 27–34.

Tigerstedt, P.M.A. 1994. Adaptation, variation and selection in marginal areas. Euphytica 77: 171–174.

Wang, T. 1996. Allozyme variation in populations, full-sib families and selfed lines in Betula pendula Roth. Theor. Appl. Gen. 92: 1052–1058.

Venäläinen, M. & Viherä-Aarnio, A. 1992. Kloonien ja klooniyhdistelmien merkitseminen klooniaineistojen luetteloihin. Työohje nro 216. Metsäntutkimuslaitos, metsägeneettinen rekisteri. Moniste. 12 s.

Wolf, H. 1995. The conservation of Norway spruce gene resources in the Federal Republic of Germany. Julkaisussa: Turok, J., Koski, V., Paule, L. & Frison, E. (toim.). Picea abies Network. Report of the first meeting, 16–18 March 1995, Tatra National Park, Stará Lesná, Slovakia. International Plant Genetic Resources Institute, Rooma, Italia. s.70–78.

Zobel, B.J., van Wyk, G. & Stahl, P. 1987. Growing exotic forests. John Wiley & Sons. New York. 508 s.

20 viitettä.



J. Siitonen

Luonnonmetsien monimuotoisuutta ylläpitävät tekijät

5 Tulen vaikutus taimettumiseen, aluskasvillisuuden sukkessioon ja sienilajistoon

Ilkka Vanha-Majamaa

Sisällys

Johdanto 100
Palanut alue taimettuu suotuisissa oloissa hyvin 103
Maaperän siemen- ja itiöpankki aktivoituvat häiriötilanteessa 107
Aluskasvillisuuden sukkessio on erilainen avohakkuun ja metsäpalon tai kulotuksen jälkeen 108
Tuli muuttaa sienilajistoa 118
Johtopäätökset 120
Kirjallisuus 121

Johdanto

Lajiston säilymisessä talousmetsissä on oleellista, miten eri prosessit ja sukkessiokierto eroavat talousmetsissä verrattuna luonnonsukkessioon (Esseen ym. 1992). Talousmetsissä erilaiset hakkuut ym. metsänkäsittelyt ovat suurin häiriötekijä, boreaalisissa luonnonmetsissä vastaavasti tuli, myrsky ja hyönteistuhot aiheuttavat merkittävimmät häiriöt. Tämän vuosisadan kuluessa sekä metsätaloustoimissa että tulen vaikutuksissa suomalaiseen metsäluontoon on tapahtunut suuria muutoksia. Luonnontilaisten metsien määrä on vähentynyt ja metsien talouskäyttö on lisääntynyt. Tämä on aiheuttanut muutoksia metsien ikäluokkajakaumassa, ts. nuorempien sukkessiovaiheiden metsiä on huomattavasti enemmän kuin aikaisemmin (Metsätilastollinen... 1997). Nämä metsät ovat pääsääntöisesti kehittyneet avohakkuiden tai muiden uudistushakkuiden jälkeen. Vastaavasti kaskikulttuurin loppuminen ja sen vaikutusten näkyminen enää vain itäsuomalaisessa metsäluonnossa (Tonteri ym. 1990) ja metsäpalojen tehokas torjunta on aiheuttanut sen, että nuoria metsäpalon jälkeisiä sukkessiovaiheita on niukasti. Metsäpalojen nykyinen merkitys Suomen metsien kehitykseen on siten tällä hetkellä melko vähäinen.

Palofrekvenssi vaikuttaa suuresti boreaalisen metsän rakenteeseen ja kasvillisuuden koostumukseen ja vaihtelee kasvillisuustyypin, topografian ja rinteen suunnan mukaan (Zackrisson 1977, Haapanen ja Siitonen 1978, Engelmark 1984, 1987, Bradshaw 1993, Lehtonen ym. 1996). Syttymisherkkyys ja palojen voimakkuus riippuvat suuresti metsien rakenteesta ja palamisherkän materiaalin määrästä (Hardy ja Arno 1996, Schimmel ja Granström 1997). Myös ihmistoiminnalla on ollut suuri vaikutus palofrekvenssiin (Huttunen 1980, Tolonen 1983, Lehtonen ym. 1996, Östlund ym. 1997), eikä luontaista palofrekvenssiä siten voi välttämättä edes määrittää, sillä ennen ihmistoimintaa Fennoskandiassa vallinneet olosuhteet ovat vaihdelleet, eikä maantieteellisesti eri alueiden palofrekvenssi ole välttämättä vertailukelpoinen. Vuosittain arvioidaan metsäpinta-alasta palaneen noin 1 % (Zackrisson 1977).

Metsäpaloja on nykyään Suomessa vuosittain keskimäärin 500 ja palojen määrä on pysynyt suunnilleen samana viimeisten vuosikymmenten aikana. Vuotuisen paloalueen kokonaispinta-ala sen sijaan on laskenut viime vuosikymmenten kuluessa. Paloalueiden keskikoko oli vuosina 1865–1870 131 ha ja tämän vuosisadan alkupuolella Pohjois-Suomessa 40 ha ja Etelä-Suomessa 18 ha (Saari 1923). Vuodesta 1980 lähtien paloalueen keskikoko on koko maassa ollut keskimäärin enää 0,9 ha (Metsätilastollinen... 1997) ja on siten laskenut merkittävästi

sammutustoiminnan tehostumisen myötä. Vuodesta 1980 on palanut vuodessa keskimäärin 500 hehtaaria.

Luonnontilaisissa metsissä paloalueiden keskikoko lienee ollut metsien rakenteellisista eroista johtuen ja sammutustoiminnan kokonaan puuttuessa vielä viime vuosisadan keskikokoa suurempi. Rikkonaisesta topografiasta, tuhansista järvistä ja soista johtuen laajat latvapalot eivät luultavasti ole aikaisemminkaan vallinneet Fennoskandiassa (Haapanen ja Siitonen 1978, Granström 1996). Lisäksi lehtipuilla on Fennoskandian luonnonmetsissä kohtalaisen suuri osuus latvuskerroksesta usein myös myöhemmissä sukkessiovaiheissa. Pohjois-Amerikan boreaalisissa metsissä on laajojen latvapalojen leviämistä estäviä tekijöitä vähemmän, mistä syystä palot ovat kohtalaisen laajoja ja yleisiä (Johnson 1992, Weber ja Flannigan 1997). Pelkästään Kanadassa palaa vuosittain yli 4 milj. ha metsää (Anon 1996, Weber ja Flannigan 1997).

Kaskialueiden pinta-aloista ei ole tarkkoja tilastotietoja olemassa, mutta Heikinheimo (1915) arvioi, että 30-vuotiseen kaskeamiskiertoon olisi mm. vuoden 1870 tienoilla tarvittu 15 % kasvullisesta metsämaasta. Kaskeaminen on ollut myös tärkeimpiä metsäpalojen syttymissyitä (Heikinheimo 1915). Tulen käyttö myös varsinaisessa metsänuudistamisessa eli kulottamisessa yleistyi viime vuosisadan loppupuolelta lähtien. Kulotuksen käyttö oli runsainta 1950- ja 1960 -luvuilla ja vuotuiset pinta-alat suurimmillaan yli 30 000 hehtaaria. Kulotusta käytettiin mm. paksusammalkuusikoiden uudistamisessa (Sirén 1955). Metsäpalojen merkityksen vähennyttyä kulotus siten jossakin määrin korvasi metsäpaloja maaperän kunnon ja uudistumisedellytysten ylläpitäjänä. Tällä hetkellä kulotetaan vuosittain vähän yli tuhat hehtaaria (Metsätilastollinen... 1997) ja kulotusalojen kokonaispinta-ala on murto-osa metsämaan pinta-alasta. Aivan viime vuosina kulotuksen käyttö on lievästi lisääntynyt.

Tietämys metsäluonnon palonjälkeisestä kehityksestä on yllättävän vähäinen. Jopa avohakkuu rinnastetaan usein vaikutuksiltaan metsäpaloon, vaikka sukkessiokehitys avohakkuun ja metsäpalon jälkeen on erilainen (Ehnes ja Shay 1997, Rintoul 1997). Myöskään pystypuuston palamisen jälkeisestä sukkessiosta ei ole kunnollisia seurantatietoja, vaan usein oletetaan, että avohakatun ja kulotetun metsän sukkessio olisi lähes samankaltainen pystyyn palaneen metsän kanssa. Paloekologiseen tutkimukseen liittyy miltei aina metsänhoidollisia aspekteja (Ruuhijärvi ym. 1985), mikä tekee luontaisen sukkession pitkäaikaisen seurannan vaikeaksi tavoitteiden osittaisen ristiriitaisuuden vuoksi. Kulotuksen jälkeinen kasvillisuuden sukkessio ei täysin vastaa metsäpalon jälkeistä kasvillisuuden sukkessiota, sillä puusto yleensä poistetaan ennen kulotusta. Puuston poisto ja hakkuutähteiden

määrä vaikuttavat mm. palon intensiteettiin (Vasander ja Lindholm 1985). Kulotukseen perustuva tutkimus kuitenkin mahdollistaa paloa edeltävän kasvillisuuden kuvauksen, joka metsäpalotutkimuksista yleensä puuttuu.

Palon jälkeistä kasvillisuuden kehitystä kuvattaessa käytetään usein eri aikoina palaneiden alueiden kasvillisuuskuvauksia. Kasvillisuuden kehitykseen kulon jälkeen vaikuttavat kuitenkin paloa edeltänyt kasvillisuus ja puulajisuhteet, palon voimakkuus ja -ajankohta, palaneen alueen koko, sääolot, maaperän siemenpankki, ympäröivän alueen kasvillisuus ja alueelle tuleva siemenmateriaali, joten luotettavan aikasarjan rakentaminen vaikeutuu. Laajemmat sukkessiotarkastelut (Sarvas 1937, Sirén 1955) on kerätty eri paloalueilta, jolloin vaihtelu eri tekijöiden suhteen voi olla suurta. Luotettavimmin sukkessiosarjan kuvaus onnistuu pysyvillä koealoilla. Pitkän aikavälin sukkessiotarkasteluja pysyvillä koealoilla on tehty vain muutamia (Vanha-Majamaa ja Lähde 1991). Huolimatta kasvillisuuden laajasta käytöstä metsien luokittelussa ja metsänkäsittelyistä johtuvien eri sukkessiovaiheiden runsaasta esiintymisestä suomalaisessa metsäluonnossa, eri sukkessiovaiheiden kuvaus sekä luonnon- että talousmetsissä on edelleen pääosin tekemättä.

Muutamat kasvilajit ovat kokonaan riippuvaisia tai hyötyvät merkittävästi metsäpaloista boreaalisessa metsäkasvillisuudessa. Putkilokasveista huhtakurjenpolvi (*Geranium bohemicum* L.), (hämeen)kylmänkukka (*Pulsatilla patens* (L.) Miller), kangasvuokko (*Pulsatilla vernalis* (L.) Miller) ja sarjatalvikki (*Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton), jäkälistä mm. *Hypocenomyce*-suvun lajit (Timdal 1984), ja sammalista useat pioneerilajit tarvitsevat tulta tai hyötyvät merkittävästi palaneista alueista tai niiden mukanaan tuomista sukkessiovaiheista, sekä palaneesta lahopuusta (Ingelög ym. 1987, Esseen ym. 1992, Rassi ym. 1992). Mainituista lajeista mm. sarjatalvikki on harvinaistunut suomalaisessa metsäluonnossa viimeisten vuosikymmenten kuluessa (Reinikainen ym. 1998). Metsäpalot vaikuttavat kasvillisuuden lajimääriin ja lajien runsaussuhteisiin ja ylläpitävät maisemallista vaihtelua (Turner ym. 1994). Tätä kautta ne välillisesti vaikuttavat muihin eliölajeihin ja ekologisiin prosesseihin (Haila ym. 1994, Gossow 1996). Hiiltynyt puu on elinehto usealle uhanalaiselle lajille, ja monet eliöt ovat sopeutuneet metsäpalon jälkeiseen sukkessioon (Esseen ym. 1992, Penttilä ja Kotiranta 1996, Punttila ja Haila 1996). Metsäpaloalueilta tavataan mm. 14 uhanalaista selkärangattomiin kuuluvaa eläinlajia (Metsätilastollinen... 1997).

Laajojen viimeaikaisten metsäpalojen puuttuminen vaikeuttaa tulen maisematason vaikutusten arviointia. Kiinnostavaa on, missä mää-

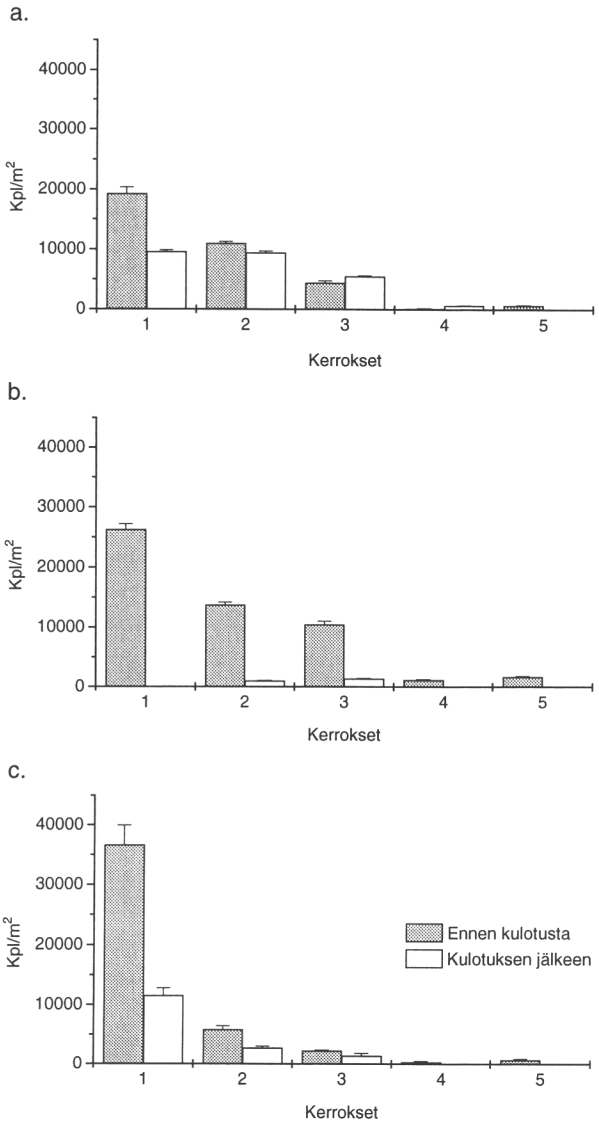
rin tulta voidaan palauttaa takaisin boreaaliseen ekosysteemiin, jotta säilytetään aikaisemman häiriödynamiikan luoma diversiteetti.

Tässä katsauksessa käsitellään taimettumista ja kasvillisuuden sukkessiota metsäpalon ja kulotuksen jälkeen sekä tulen vaikutusta maaperän siemenpankkiin ja sienilajistoon. Tarkastelu perustuu kirjallisuuteen, sekä Metsäntutkimuslaitoksen monimuotoisuustutkimusohjelmassa meneillään olevaan paloekologiseen tutkimukseen.

Palanut alue taimettuu suotuisissa oloissa hyvin

Puustosukkessio alkaa pioneeripuista, joita ovat koivut (*Betula pendula* Roth, *Betula pubescens* Ehrh.), haapa (*Populus tremula* L.), harmaaleppä (*Alnus incana* (L.) Moench) ja mänty (*Pinus sylvestris* L.). Nuori metsä on siemen- ja vesasyntyistä lehtipuumetsää, mutta kuusikin (*Picea abies* (L.) Karst.) itää pystyyn palaneen puuston alla (Vanha-Majamaa ym. 1996b). Yleensä sukkessiossa lyhytikäisten pioneeripuiden väistyessä ensin mänty ja lopulta kuusi valtaavat alaa.

Paloalueen metsittyminen alkaa joko alueella ennestään olevista siemenistä, sinne tulevista siemenistä tai kasvullisena lisääntymisenä. Kotoisista puulajeista mänty kestää tulta kuusta ja koivua paremmin (Kolström ja Kellomäki 1993), mutta ei tarvitse tulta uudistuakseen, kuten esim. kontortamänty (*Pinus contorta* Douglas ex Loudon) (Anderson ja Romme 1991). Suomalaisten puulajien siemenet eivät kestä korkeita lämpötiloja, ja ne tuhoutuvat yleensä palossa (kuva 1). Paloalueen maan siemenpankkiin ei siten yleensä jää puulajien siemeniä. Niinpä kehittyvä puusto syntyy alueelle tulevista siemenistä ja kasvullisena lisääntymisenä. Siemensadanta on yleensä sitä pienempi mitä kauempana alue on siementävästä puustosta ja riippuu myös siemensadon runsaudesta, vallitsevista tuuliolosuhteista, topografiasta, siementen lentokyvystä, sekä eläinten kuljetuksesta. Syntyvien taimien määrää ja lajistoa selittävät myös puulajikoostumus, puuston määrä palon jälkeen ja mikroilmasto (Vanha-Majamaa ym. 1996b). Sekä hies- että rauduskoivun siemenet voivat lentää tuulen mukana kauas siementävästä puusta (Sarvas 1948). Kuusen siemenet voivat levitä 200 metrin päähän siementävästä puusta ja keväisin lumen pinnalla jopa kauemmaksi, joskin tyhjien siementen osuus kasvaa etäisyyden kasvaessa (Heikinheimo 1932). Siementen leviämisellä lumen pinnalla on suuri merkitys lajeille, joiden siemenet varisevat lumiseen aikaan, ja leviäminen on tehokkaampaa aukoissa kuin metsi-



Kuva 1. Koivun itäneiden siementen määrä kerroksittain eri käsittelyillä Vilppulan siemenpankkimateriaalissa ennen ja jälkeen kulotuksen vuonna 1994. Näytteet otettiin ennen kulotusta toukokuussa ja kulotuksen jälkeen heinäkuussa. a) avohakkuu, b) kulotettu avohakkuu, c) kulotettu metsä. Kerrokset: K = karikekerros ja elävä kasvillisuus, H1 = humuskerroksen ylin osa 0–2 cm, H2 = humuskerroksen loppuosa mineraalimaan rajaan saakka, M1 = mineraalimaan ylin osa 0–2 cm, M2 = mineraalimaan alempi osa 2–5 cm. Kulotetun metsän aluskasvillisuudesta tuhoutui noin puolet.

kön sisällä (Greene ja Johnson 1997). Männyn siemenet leviävät 70–100 metrin päähän, ja tehokkain siemensadanta on 30–40 metrin etäisyydellä (Lehto 1956). Eläimet paitsi syövät, myös levittävät puiden siemeniä. Esim. linnut, kuten rastaat (*Turdus* ssp.) ja tilhet (*Bombycilla garrulus*), levittävät tehokkaasti pihlajan siemeniä (Pokorný 1973, Mitchell 1986). Tämä voi vaikuttaa puulajisukkessioon (Vanha-Majamaa ym. 1996b). Suurin osa kuusen siemenistä karisee huhti-toukokuussa, pääosa männyn siemenistä touko-kesäkuussa ja koivun siemenet elo-syyskuussa (Heikinheimo 1932). Koivun siemenet itävät yleensä vasta seuraavana kesänä. Vuosittainen siemensato ja sääolot vaihtelevat suuresti, mikä vaikuttaa taimettumiseen.

Orgaanisen aineksen määrä vähenee paloissa (Slaughter ym. 1998). Ohuempi humuskerros johtaa kohonneisiin maalämpötiloihin, millä on suotuisa vaikutus taimettumiseen, sekä orgaanisen aineksen vähenemisestä johtuen heikompaan vedenpidätyskykyyn. Moreenimailla vesitalous ei yleensä ole ongelma taimettumisen kannalta, mutta kulotus sopii parhaiten tuoreille ja kuivahkoille moreenimaille (Mälkönen ja Levula 1996). Yhdessä ravinnetalouden muutosten kanssa em. seikat vaikuttavat suoraan taimettumiseen ja taimien elossasäilymiseen (Mallik ym. 1988, Mälkönen ja Levula 1996). Kulotuksen jälkeen maaperän ravinnepitoisuus kasvaa (Ahlgren ja Ahlgren 1960, Viro 1969, Raison 1979, Kubin 1984, Feller 1988), joskin suorat vaikutukset voivat olla melko lyhytaikaisia (Mälkönen ja Levula 1996). Taimettuminen kulotuksen jälkeen on suhteellisen heikkoa ensimmäisten vuosien kuluessa, mutta olosuhteet 3–5 vuoden kuluttua palon jälkeen ovat suotuisampia (Sarvas 1937, Yli-Vakkuri 1961, Engelmark 1993, Schimmel 1993) ja pitkänajan vaikutukset yleensä myös positiivisia (Sarvas 1948). Kasvukauden aikana ilman ja maan lämpötila, tuulen voimakkuus ja lyhytaaltosäteily ovat pääsääntöisesti alhaisempia, ja vastaavasti maan- ja ilmankosteus suurempia metsikön sisällä kuin esim. avohakkuualalla. Kaikkien näiden muuttujien vaihtelu on pienempää metsikön sisällä kuin avoimella kasvupaikalla (Chen ym. 1993). Kyseiset muuttujat vaikuttavat luonnollisesti suoraan taimettumisolosuhteisiin. Toisaalta elävien siemenpuiden välittömässä läheisyydessä taimettumisen on todettu olevan heikompaa (Kuuluvainen ja Pukkala 1989). Metsäpalon jälkeen kuolleilla puilla on toisenlainen vaikutus, sillä puut eivät enää ota maasta vettä eivätkä ravinteita.

Metsäpalon jälkeen kuusen on todettu ilmaantuvan tuoreen kankaan kasvupaikalle ennen mäntyä kuolleen puuston suojassa (Engelmark 1993). Kuolleet puut muuttavat mikroilmastollisia olosuhteita ja edistävät siten taimettumista jo ennen kaatumistaan (Vanha-Majamaa ym. 1996b). Myöhemmin maatuessaan ne luovutta-

vat ravinteita ja tarjoavat sopivan taimettumisalustan. Optimaalinen kuusen siementen itämislämpötila on +21 °C ja itäminen vaikeutuu lämpötilan ylittäessä +23 °C (Leinonen ym. 1993). Avohakkuualoilla humuksen pintalämpötilat ylittävät usein +30 °C (Viro 1974). Palaneella avohakkuualalla lämpötilat ovat vieläkin korkeampia johtuen kasvillisuuden puuttumisesta ja mustan maan ja hiilen aiheuttamasta kasvaneesta hiilen absorptiosta (Ahlgren ja Ahlgren 1960). Itämisolosuhteet palaneen metsikön sisällä ovat siten vähemmän äärevistä lämpötilaoloista ja alhaisemmasta haihtumisesta johtuen edullisemmat esim. kuusen siementen itämiselle ja taimien alkukehitykselle kuin kulotuksen jälkeen palaneella avohakkuualalla. Myös taimien kuolleisuus ainakin ensimmäisinä vuosina on palaneen pystymetsän alla alhaisempi kuin palaneella avohakkuualalla (Vanha-Majamaa ym. 1996b), mikä todennäköisesti johtuu suotuisammasta mikroilmastosta.

Paloalueen muulla kasvillisuudella on myös merkittävä vaikutus taimettumiseen. Sukkession alkuvaiheissa aluskasvillisuudella voi olla positiivinen vaikutus johtuen sen mikroilmastoa vakauttavasta vaikutuksesta (Connell ja Slatyer 1977). Myöhemmin sukkession kuluessa ja kilpailun lisääntyessä kasvillisuudella on usein negatiivinen vaikutus taimettumiseen ja taimien elossasäilymiseen (Hertz 1932, 1935, Lehto 1956). Kasvillisuuden sukkessionopeus vaihtelee kasvupaikkatyypistä (Tonteri ja Oksanen 1997), edeltäneen palon voimakkuudesta ym. johtuen ja vaikuttaa siten eri tavoin sekä paikallisessa että ajallisessa mitassa taimettumiseen. Kasvillisuuden sukkessiossa palaneen metsän ja palaneen avohakkuualan välillä esiintyy eroja jo pari vuotta palon jälkeen (kuva 1), joten on luultavaa, että erot vaikuttavat välillisesti jossakin määrin myös taimettumiseen.

Uudistusala on lukuisten erilaisten mikroympäristöjen muodostama mosaiikki. Puuyksilölle suotuisa mikroympäristö on erilainen yksilön eri kehitysvaiheissa. Ympäristö joka on edullinen siemenen itämiselle ei välttämättä ole sitä taimen kehitykselle. Samoin eri puulajien vaatimukset poikkeavat toisistaan. Taimeen vaikuttavan mikroympäristön koko kasvaa yksilön kasvaessa. Uudistumista voidaan tutkia yksilötasolla, josta tutkimus voidaan yleistää koko uudistusalan tasolle selvittämällä erilaisten mikroympäristöjen jakautumista uudistusalalla. Samalla voidaan verrata eri uudistamismenetelmien vaikutuksia taimettumiseen. Tutkimusta tarvitaan mm. eri puulajien taimettumisen eroista metsäpalojen ja metsänhoidollisen kulotuksen jälkeen, maanmuokkauksen ja kulotuksen vaikutuksesta taimettumiseen, sekä ympäristöolojen, kilpailutekijöiden, aluskasvillisuuden ja erilaisten siemenvuosien vaikutuksesta taimettumiseen metsäpalojen ja kulotuksen yhteydessä. Palaneen puuaineksen merkitys taimettumiselle on edelleen pääosin selvittämättä. Jättämällä kulotuksen yhteydessä jon-

kin verran suojaavaa puustoa lisätään monimuotoisuuden säilyttämisen kannalta tarpeellisen lahopuun ja hiiltyneen puun määrää, parannetaan luontaisen uudistumisen edellytyksiä ja metsikön uudistumista. Kulotusajankohta tulisi suunnitella ensisijaisesti suhteessa siemensadannan vuosittaisvaihteluihin, jolloin luontainen uudistuminen onnistuisi parhaiten.

Maaperän siemen- ja itiöpankki aktivoituvat häiriötilanteessa

Maaperässä olevista siemenistä voi päätellä, millaista kasvillisuutta kasvupaikalla on ollut aikaisemmin, ja siemenet edustavat myös kasvupaikan potentiaalista kasvillisuutta. Siemenpankissa saattaa siten olla enemmän lajeja kuin maanpäällisessä kasvillisuudessa (Fenner 1985). Siemenet ovat jakautuneet maan eri kerroksiin sen mukaan, milloin ne ovat maahan tulleet ja miten ne ovat maassa kulkeutuneet. Siemen- ja itiöpankkiin on siten kertynyt leviäimiä metsän eri kehitysvaiheista. Vain osa siemenistä säilyy elävinä pitkään, joten suurin osa siemenpankin lajistosta on nuorta. Lämpötilan kohoaminen ja maan muokkaus voivat purkaa joidenkin lajien siementen lepotilan ja aktivoida itämisen tuodessaan siemeniä valoon. Vastaavasti suuri osa siemenistä tuhoutuu metsäpaloissa ja kulotuksessa korkeissa lämpötiloissa.

Boreaaliset puulajit eivät yleensä muodosta siemenpankkia, vaan menettävät itävyytensä melko pian maahan jouduttuaan (Harper 1977). Joidenkin puulajien, kuten haavan, siemenet säilyttävät itävyytensä vain muutaman vuorokauden. Koivun siemenet säilyvät yleensä kauemmin kuin havupuiden (Yli-Vakkuri 1963), mutta nekin ovat lyhytikäisiä. Granströmin (1985) mukaan hies- ja rauduskoivun siemenet säilyttävät itävyytensä joitakin vuosia. Boreaalisten puiden siemenet sijaitsevat maahan jouduttuaan yleensä humuskerroksen ylimmissä osissa ja tuhoutuvat siksi helposti metsäpalossa (kuva 1). Kulotuksessa on mitattu lähes 800 °C:een lämpötiloja (Vasander ja Lindholm 1985), ja näin korkeissa lämpötiloissa siemenet varmasti tuhoutuvat (Ahlgren ja Ahlgren 1960, Granström ja Schimmel 1993). Toisaalta lämpötilat eri syvyydellä saattavat laskea nopeasti varsinkin kosteudesta riippuen (Hungerford ym. 1991, Hartford ja Frandsen 1992, Granström ja Schimmel 1993, Campbell ym. 1995, Hungerford ym. 1995), jolloin alempana sijaitsevat siemenet saattavat säilyä itämiskykyisinä.

Kulotuksen ja metsäpalon jälkeisessä kasvillisuuden sukkessiossa lajisto uudistuu sekä kasvullisesti kasvupaikalla paloa ennen vallin-

neista kasvilajeista että siemenistä, joista osa tulee muualta ja osa siemenpankista. Siemenpankkilajistolla on merkitystä uudistumisen kannalta myös myöhemmissä sukkessiovaiheissa (Mladenoff 1990), vaikka siementen määrä maassa yleensä aleneekin sukkession kuluessa (Roberts ja Vankat 1991). Itäviä siemeniä voi olla maaperässä jopa 50 000 kpl neliömetrillä, ja siemenet ja sanikkaisten itiöt voivat säilyttää maaperässä itävyytensä vuosikymmeniä itävyyden vaihdellessa lajeittain (Granström 1986, Gross 1990, Milberg 1991, Kiirikki 1993). Siemen- ja itiöpankista uudistuvan lajiston osuus riippuu edeltäneestä kasvillisuudesta, kasvupaikkatyypistä ja vallinneen palon voimakkuudesta. Siemenpankkilajisto ei välttämättä vastaa palaneen alueen myöhempää lajikoostumusta (Milberg ja Persson 1994, Rydgren ja Hestmark 1997). Mustikkatyypin kulotuksessa noin 40 lajin on todettu uudistuvan siemenpankista. Putkilokasveista esim. kanerva (*Calluna vulgaris* (L.) Hull), rohtotädyke (*Veronica officinalis* L.) ja useat saralajit (*Carex* spp.) hyötyvät kulotuksesta. Ne ilmestyvät kulotuksen jälkeen lajistoon, vaikka niitä ei esiintyisi edeltävässä lajistossa (Vanha-Majamaa, Tuittila ja Tonteri, julkaisematon aineisto). Esim. kanervan siemenet säilyttävät itävyytensä jopa 90 vuotta (Miles 1987), ja korkeat lämpötilat parantavat itävyyttä (Whittaker ja Gimingham 1962). Eri lajeilla on erilaiset optimi-itävyysolosuhteet (Romme ym. 1995), joten vallitsevilla sääoloilla on suuri merkitys kehittyvän kasvillisuuden kannalta. Siemenpankin osuus kasvillisuuden uudistumisessa on yleensä melko vähäinen (Archibold 1989) ja voi olla jopa alle 2 % koko putkilokasvilajistosta palonjälkeisenä ensimmäisenä vuonna (Anderson ja Romme 1991).

Toistaiseksi boreaalisen metsän siemenpankin merkitys taimettumisen ja aluskasvillisuuden kehityksen kannalta ja tulen vaikutus maaperän siemenpankin rakenteeseen tunnetaan vielä puutteellisesti, ts. kuinka suuri osa maaperän siemenpankista tuhoutuu palossa ja missä määrin eri lajien siementen itäminen stimuloituu tulen vaikutuksesta. Siemenpankkilajistolla voi olla merkitystä mm. uhanalaisten ja paloa tarvitsevien lajien levinneisyyden ja säilymisen kannalta.

Aluskasvillisuuden sukkessio on erilainen avohakkuun ja metsäpalon tai kulotuksen jälkeen

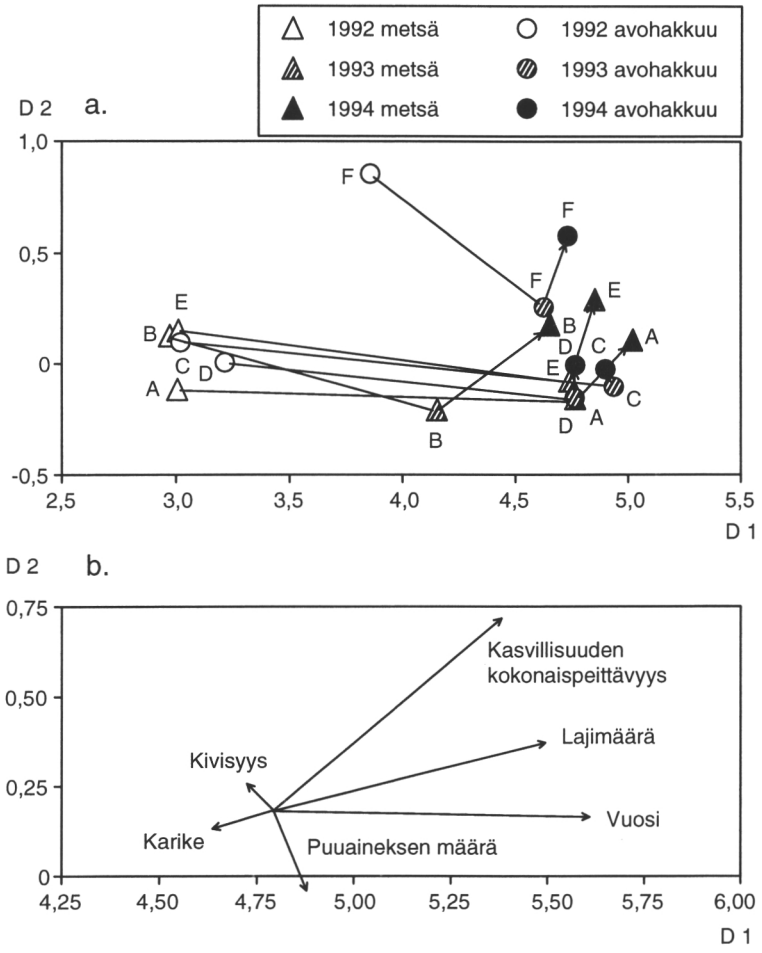
Primaarisukkessiolla tarkoitetaan aikaisemmin kokonaan kasvipeitteettömän alueen kasvipeitteen kehitystä, kuten mm. jääkauden, tuli-

vuorenpurkauksen, maanjäristyksen ja maankohoamisen jälkeistä sukkessiota. Sille on ominaista typen määrän ja kasvillisuuden korkeuden kasvu sukkession edetessä. Alueen koko lajisto saa alkunsa muualta tulleista leviäimistä, ja sukkession alkuvaiheessa typpeä tuottavat lajit ovat yleisiä (Crawley 1986). Sekundaarisukkessio käynnistyy erilaisten häiriöiden jälkeen kasvipeitteen tuhouduttua joko kokonaan tai osittain. Tällöin maassa on jo typpeä ja kasvien leviäimiä (kasvulliset leviäimet, siemenet, itiöt). Sukkession alkuvaiheen lajikoostumus riippuu häiriössä säilyneestä maaperän siemen- ja itiöpankista, kasvilajien säilyneistä kasvullisista osista ja niiden leviämisnopeudesta, sekä muualta tulevista siemenistä ja itiöistä (Noble ja Slatyer 1980). Laaja-alaiset metsäpalot, hyönteistuhot ja ihminen ovat häiriötekijöistä laaja-alaisimmat sukkession käynnistäjät boreaalisessa metsäkasvillisuusvyöhykkeessä.

Metsäpalon ja kulotuksen jälkeinen kasvillisuuden sukkessio poikkeaa erityisesti alussa selvästi avohakkuun jälkeisestä kasvillisuuden sukkessiosta. Kulotuksen jälkeen varsinkin maitohorsma (*Epilobium angustifolium* L.) leviää nopeasti. Avohakkuun jälkeen metsä yleensä heinittyy. Kasvillisuuden sukkessiokehitys eroaa myös pystyynpoltetun metsikön ja kulotetun avohakkuualueen välillä jo sukkession alkuvaiheessa (Vanha-Majamaa ym. 1996a, kuva 2). Aluskasvillisuuden sukkessiokehitys luonnollisesti myös vaihtelee palon voimakkuuden mukaan, ja kulloinkin tarkasteltavan alueen koon kasvaessa myös erilaisten sukkessiotilanteiden määrä kasvaa.

Aluskasvillisuuden elpyminen tulen jälkeen riippuu paikalla olevien kasvilajien suhteesta vallitseviin ympäristötekijöihin, sekä lajien erilaisista leviämisstrategioista. Puustoisessa metsässä on erilaiset valo-, lämpö- ja kosteusolot kuin avohakkuualueella (Kuusisto 1984, Ross ym. 1986). Tilanne muuttuu palon jälkeen jossakin määrin puuston kuollessa ja neulasten ja lehtien tuhouduttua, mutta usein pystyynkuolleet puut tarjoavat vielä suojaa metsäpalon jälkeen (Engelmark 1984, 1987, 1993), jolloin mikroilmastolliset olot ovat suotuisammat puuston alla. Kulotusta edeltävät hakkuut ja metsänuudistamistoimenpiteet luovat lisäksi erilaisia elinympäristöjä ja vaikuttavat tulevaan sukkessiokehitykseen ja kasvillisuuden uudistumiseen, paitsi yksittäisten kasvilajien ympäristövasteiden, myös kasvilajien vuorovaikutussuhteiden kautta. Kasviyhteisön koostumus ja monimuotoisuus sekä sukkession suunta ja nopeus riippuvat em. ympäristötekijöistä.

Häiriön jälkeistä kasvillisuuden sukkessiota kuvaamaan on esitetty useita malleja (Connell ja Slatyer 1977, Noble ja Slatyer 1980, Lawton 1987, Miles 1987). Ehkäisy-, sieto- ja olosuhteiden muuttamismallin (Connell ja Slatyer 1977) mukaan lajit joko vaikuttavat toisiinsa positiivisesti tai negatiivisesti, tai niillä ei ole vaikutusta



Kuva 2. Kasvillisuuden sukkessio Evon kulotuskokeella.
a. Kaksiulotteinen HMDS ordinaatio, kuuden pysyvän näytealan sentroidit kolmena eri ajankohtana: kaksi kuukautta (1992), 1 vuosi (1993) ja 2 vuotta (1994) kulotuksen jälkeen. Näytealat A, B, E palaneessa metsässä; C, D ja F palaneella avohakkuualueella. Alkuperäinen ordinaatio koostuu 472 pienemmästä näytealasta. Huomaa metsä- ja avohakkuualojen sukkessiosuunnan eroaminen, ts. jossakin määrin erilainen kasvillisuuden lajikoostumus ja -runsaussuhteet. Koealan F poikkeavuus johtuu runsaasta haavan alikasvoksesta (vrt. taulukko 2).
b. Ympäristömuuttujien vektorit konfiguraatiossa: kasvillisuuden kokonaispeittävyys = kaikkien lajien peittävyys laskettuna kaikille näytealoille, lajimäärä = kokonaislajimäärä näytealoittain, vuosi = aika kulosta, puuaineksen määrä = puuaineksen kokonaispeittävyys näytealoittain laskettuna, kivisyys = kivien kokonaispeittävyys näytealoittain laskettuna, karike = karikkeen kokonaispeittävyys näytealoittain laskettuna. (Vanha-Majamaa, Tonteri, Lindberg ja Tuominen 1997, julkaisematon aineisto.)

ollenkaan. Satunnaisen kolonisaation mallia on myös esitetty sukkession kuvaamiseen (Lawton 1987). Pohja- ja kenttäkerroksen lajien ja eri kasvumuotoryhmien kolonisaatiostrategiat ovat erilaisia. Kolonisaatiostrategiat eroavat myös häiriötyypin, häiriön alueellisen laajuuden, kestoajan ja voimakkuuden mukaan (Maarel 1993). Yleensä useat sukkessiomekanismit toimivat sukkessiossa samanaikaisesti (Miles 1987). Sukkessioprosessit ovat monimutkaisia ja erilaisia prosesseja voi esiintyä samanaikaisesti riippuen mikrohabitaattien määrästä ja vaihtelusta. Mikrohabitaatit tarjoavat erilaisia leviämismahdollisuuksia lajeille, joilla on erilainen kolonisaatiostrategia. Sukkession kuluessa strategiat saattavat muuttua lajikoostumuksen muuttuessa ja kilpailun lisääntyessä (McCook 1994).

Kasvilajin menestymisen kannalta on oleellista paitsi yksilöiden paikallinen pysyvyys, myös levittäytyminen palaneelle alueelle ja kilpailusta vapaan tilan käyttö. Nämä saattavat olla kullekin lajille ominaisia – pioneerilajeilla voi olla erilaiset levittäytymistavat kuin myöhäissukkession lajeilla – mutta ne voivat myös vaihdella ympäristötekijöiden mukaan. Kasvillisuuden sukkessiota palon jälkeen luonnehtii aluksi tietynlainen sattumanvaraisuus. Paloa edeltänyt kasvillisuus ja sen sukkessioaste vaihtelevat. Palo etenee usein laikuittain, ja palaneetkin alueet palavat eri tavoin, jolloin osin sattumanvarainen kooste lajeja säilyy hengissä joko maanpäällisten tai maanalaisten lisääntymiselintensä kautta. Kasvupaikalle tulee myös siemeniä riippuen ympäröivästä kasvillisuudesta, vallitsevista tuuliolosuhteista ym. Sukkession kuluessa lajiston ennustettavuus lisääntyy voimakkaimpien kilpailijoiden vallatessa alaa ja syrjäyttäessä pioneerilajistoa. Aluskasvillisuuden sukkessiokehitykseen vaikuttaa oleellisesti puuston kehitys ja puulajisuhteet koko sukkessiokierron ajan.

Palon voimakkuus vaikuttaa merkittävästi aluskasvillisuuden palautumiseen kulotuksen jälkeen (Kujala 1926, Shafi ja Yarranton 1973, Viro 1974, Schimmel ja Granström 1996). Jopa 70 %:n lajeista on todettu selvinneen palosta leviten palon jälkeen joko kasvullisesti tai siemenpankista (de Grandpré ym. 1993). Kaksi vuotta mustikkatyypin metsikön tehokkaan kulotuksen jälkeen 50 %:n lajeista on todettu palanneen samalle kasvupaikalle (taulukko 1). Suurin osa lajeista, jotka eivät kahdessa vuodessa ole palanneet lajistoon, on lisäksi vanhan metsän lajeja, jotka todennäköisesti palaavat kasvupaikalle myöhemmin sukkession kuluessa (Cajander 1949, Uggla 1958, Kujala 1979, Auclair 1984, Foster 1985, Vanha-Majamaa ja Lähde 1991, de Grandpré ym. 1993). Putkilokasvien säilyminen palossa riippuu niiden uudistumiselinten syvyydestä. Lajit joilla on pinnalliset leviäimet, mm. *Linnea borealis* L., tuhoutuvat yleensä palossa (Ingersoll ja Wilson 1989). Kevätpiipon (*Luzula pilosa* (L.) Willd) ja kanervan

itämiskykyisiä siemeniä esiintyy usein humuskerroksen alemmassa osassa ja ylemmässä kivennäismaakerroksessa, minkä vuoksi ne voivat esiintyä palon jälkeen melko runsaana (Granström 1986, Legg ym. 1992), mutta muutkin kasvinosat saattavat säilyä palossa. Lievä palo lisää esim. mustikan (*Vaccinium myrtillus* L.) jälkiversojen muodostumista ja uudistuminen maavarsista yleistyy (Commenville 1996, Vanha-Majamaa ym. 1996a, kuva 3). Jälkiversojen lisääntynyt aktivoituminen on todettu myös muunlaisen häiriön, kuten avohakkuun jälkeen (Tolvanen 1994b). Lajimäärä kasvaa sukkession alkuvaiheissa ja on ehkä suurimmillaan noin 15 vuotta palon jälkeen (Ruuhijärvi ym. 1985), kun sekä valonsuosijat ja varjostusta sietävät lajit esiintyvät lajistossa sekä kuivilla (Oksanen ja Ahti 1982) että tuoreilla kankailla (Lindholm ja Vasander 1987). Tämän jälkeen lajimäärät laskevat hitaasti puuston sulkeutumisen myötä (Shafi ja Yarranton 1973). Lajimäärien on toisaalta todettu kasvavan vielä 67 vuotiaaseen metsikköön saakka (Vanha-Majamaa ja Lähde 1991). Talousmetsissä

Taulukko 1. Kasvillisuuden muutokset Evon kulotuskokeella. Kasvilajien frekvenssi (metsikön ikä 115 v) ennen 1992 kulotusta, 1992 (2 kk kulotuksen jälkeen), 1993 (vuosi k. j.) ja 1994 (2 vuotta k. j.). Frekvenssi ennen kulotusta laskettu 0,0625 m^2 kokoisilta aloilta ja kulotuksen jälkeen 0,03125 (1) ja 0,125 m^2 (2) kokoisilta aloilta. * < 1, tyhjä tila = ei todettu.

	Ennen kulotusta	Kulotuksen jälkeen					
		1992		1993		1994	
		1	2	1	2	1	2
Pohjakerros							
Dicranum fuscescens Turn.	1						
Dicranum majus Turn.	1						
Dicranum polysetum Sw.	56						
Plagiomnium spp. T. Kop.	18						
Brachythecium spp. B.S.G.	7						
Ptilium crista-castrensis (Hedw.) De Not.	15						
Rhytidiadelphus triquetrus (Hedw.) Warnst.	*						
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.	87						
Hylocomium splendens (Hedw.) B.S.G.	39						
Barbilophozia barbata (Schreb.) Loeske	3						
Barbilophozia lycopodioides (Wallr.) Loeske	2						
Chiloscyphus spp. Corda, nom. cons.	2						
Ptilidium ciliare (L.) Hampe	1						
Cladonia arbuscula (Wallr.) Flot.	*						
Cladonia rangiferina (L.) Weber ex F. H. Wigg.	1						
Peltigera aphthosa (L.) Willd.	*						
Kenttäkerros							
Lycopodium annotinum L.	*						
Dryopteris carthusiana (Vill.) H. P. Fuchs	1						
Orthilia secunda (L.) House	1						

Taulukko 1 jatkuu

Linnaea borealis L.	*						
Melampyrum pratense L.	2						
Solidago virgaurea L.	1						
Goodyera repens (L.) R. Br.	6						
Carex globularis L.	*						
Pohjakerros							
Dicranum scoparium Hedw.	*						1
Pohlia nutans (Hedw.) Lindb.	1			13	24	3	4
Brachythecium curtum (Lindb.) C. Jens.	32				1		
Polytrichum commune Hedw.	1			1	3		1
Polytrichum juniperinum Hedw.	*			10	23	26	48
Hepaticae	*		1				
Kenttäkerros							
Gymnocarpium dryopteris (L.) Newman	1	1	1	1	2	1	1
Vaccinium vitis-idaea L.	33			5	9	6	15
Vaccinium myrtillus L.	83	2	6	14	33	18	32
Trientalis europaea L.	6		1			3	4
Rubus saxatilis L.	1		1	2	3	2	6
Rubus idaeus L.	*					1	1
Oxalis acetosella L.	1			1	1	1	1
Melampyrum sylvaticum L.	5			1	1	1	1
Convallaria majalis L.	8			1	4	2	6
Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt	43	1	1	13	24	14	27
Luzula pilosa (L.) Willd	8	1	1	11	19	17	26
Carex digitata L.	*				1		2
Deschampsia flexuosa (L.) Trin.	38	1	1	2	3	11	21
Calamagrostis arundinacea (L.) Roth	41	4	11	10	14	21	33
Pohjakerros							
Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid.				19	28	84	90
Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwaegr.					1		
Brachythecium salebrosum (Web. & Mohr) B.S.G.							1
Pogonatum urnigerum (Hedw.) P. Beauv.				1	1		
Pogonatum spp. P. Beauv.						1	1
Polytrichum piliferum Hedw.							1
Marchantia polymorpha L.				1	2	2	3
Kenttäkerros							
Viola riviniana Reichenb.					1		
Viola canina L.				2	3	1	4
Viola spp. L.						1	3
Calluna vulgaris (L.) Hull				2	5	2	7
Vicia sylvatica L.						1	1
Vicia sepium L.			1	1	1		
Lathyrus vernus (L.) Bernh.		1	1				
Lathyrus pratensis L.				2	3		2
Epilobium angustifolium L.				64	77	78	88
Taraxacum sp. Weber				1	1	1	3
Carex canescens L.				1	1		1
Agrostis capillaris L.					1		1

lajimäärät ovat suurimmillaan metsikön iän ollessa 10–30 vuotta (Tonteri 1994). Lajimäärien maksimiajankohdissa esiintyvä vaihtelu selittynee suurelta osin kasvupaikkavaihtelulla ja puustotunnuksilla. Oleellinen selittävä tekijä on lahopuun määrä. Useat lajit, kuten palaneella puulla kasvavat sammallajit, hyötyvät välillisesti palaneesta ympäristöstä ja lahopuusta. Palon jälkeen yleensä seuraava lehtipuuvaihe on tärkeä useiden eliölajien kannalta. Aluskasvillisuudessa mm. kellotalvikki (*Pyrola media* Swartz) ja nahkajäkälät (*Peltigera* spp.) hyötyvät lehtipuuvaiheesta (Esseen ym. 1992).

Kulotuksen jälkeen pioneerilajit yleistyvät. Ne muodostavat runsaasti kevyitä siemeniä ja leviävät myös kasvullisesti tehokkaasti (Grime 1986). Häiriöistä hyötyvätkin eniten tehokkaasti leviävät lajit (Noble ja Slatyer 1980). Varsinkin sukkession alkuvaiheessa kasvillisuuden kehitys on nopeaa (taulukko 2). Sammal- ja jäkälälajisto tuhoutuu yleensä kokonaan kulossa. Sukkession alkuvaiheen sammal-

Taulukko 2. Lajimäärät, sekä kasvillisuuden kasvumuotoryhmittäinen ja kokonaispeittävyyden kehitys Evon kulotuskokeella 0–2 vuotta kulotuksen jälkeen. * = kokonaislajimäärä.

Näyteala	Palanut metsä				Kulotettu avohakkuu			
	A	B	E	Keski-arvo	C	D	F	Keski-arvo
Lajimäärä								
1992	8	8	8	13*	12	9	14	20*
1993	29	23	25	39*	28	28	35	46*
1994	35	25	27	41*	33	28	37	45*
Kasvill. kok.peittävyys, %								
1992	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	2,0	0,8
1993	10,8	3,0	15,6	9,8	19,3	14,1	27,6	20,3
1994	43,8	27,0	46,1	39,0	31,6	25,5	66,8	41,3
Ruohojen kok.peittävyys, %								
1992	0,02	0,0	0,02	0,01	0,02	0,0	0,1	0,04
1993	10,0	1,9	13,1	8,3	18,4	11,3	14,1	14,6
1994	31,2	15,8	21,4	22,8	25,6	17,8	17,9	20,4
Sammalten kok.peittävyys, %								
1992	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
1993	0,2	0,2	0,5	0,3	0,4	1,7	1,9	1,3
1994	11,3	6,7	18,1	12,0	2,6	5,1	17,3	8,3
Heinien kok.peittävyys, %								
1992	0,04	0,1	0,1	0,08	0,04	0,1	0,1	0,08
1993	0,4	0,9	1,8	1,0	0,2	0,7	0,6	0,5
1994	0,9	4,1	5,5	3,5	1,6	1,8	2,9	2,1
Haavan peittävyys, %								
1992	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,6	0,5
1993	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	10,4	3,5
1994	0.0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	27,3	9.4

lajisto on pioneerilajistoa: kulosammal (*Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid.), nuokkuvarstasammal (*Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb.), kangaskarhunsammal (*Polytrichum juniperinum* Hedw.), karvakarhunsammal (*P. piliferum* Hedw.), nuotiosammal (*Funaria hygrometrica*) ja isokeuhkosammal (*Marchantia polymorpha* L.) ovat palaneen alueen valtalajeja. Niiden itiöt leviävät helposti tuulen mukana, mutta ne voivat levitä myös itiöpankin avulla (Jonsson 1993). Ugglan (1958) mukaan kangaskarhunsammal ja karvakarhunsammal saattavat selvitä paloista maaperässä säilyneiden ritsoidien avulla. Isokeuhkosammalen optimikasvuolot ovat palaneella, kostealla, kalkkipitoisella alustalla. Lajien toistensa suosimismallin mukaan (Connell ja Slatyer 1977) lajit tekevät kasvupaikan sopivammaksi seuraaville lajeille. Kulosammal helpottaa kangaskarhunsammalen tuloa kasvupaikalle (Gloaguen 1990), ja esim. haavan vesojen runsas esiintyminen saattaa lisätä sammalten kokonaispeittävyyttä sukkession alkuvaiheissa (taulukko 2). Kulosammal häviää joiltakin paloalueilta jo muutamassa vuodessa (Foster 1985), kun taas kangaskarhunsammal esiintyy lajistossa eräillä kasvupaikkatyypeillä kaikissa sukkessiovaiheissa (Sarvas 1937).

Paloalueiden ensimmäiset valtaajat voivat olla sammalia, mutta myös jäkäliä. Sukkession alkuvaiheissa rupijäkälät (kangasruskeinen, *Trapeliopsis granulosa*; lahoruskeinen, *Plagynthiella icmalea* (Ach.) Coppins ja P. James; *P. dasaea*; turveruskeinen, *P. uliginosa*) voivat vallata palaneen maan. Kuivemmilla kasvupaikoilla rupijäkälät mm. *Placynthiella*- ja *Trapelia*-suvuista ovat erityisen yleisiä ja voidaan erottaa erityinen rupijäkälävaihe (Ahti 1959). Myöhemmin torvijäkälät yleistyvät ja lopulta valkoporonjäkälä (*Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flotow), mietoporonjäkälä (*C. mitis* Sandst.) ja harmaaporonjäkälä (*C. rangiferina* (L.) F.H. Wigg.), sekä viimeisenä sukkession loppuvaiheissa palleroporonjäkälä (*C. stellaris* (Opiz) Pouzar ja Vezda) ovat runsaimmat jäkälälajit (Ahti 1977, Kershaw 1977, Oksanen ja Ahti 1982, Esseen ym. 1992). Kunkin vaiheen kesto riippuu kasvupaikkatyypistä, palon voimakkuudesta ym. Lajien osuus myöhemmässä kasvillisuudessa vaihtelee luonnollisesti kasvupaikkatyypin mukaan (Kujala 1979).

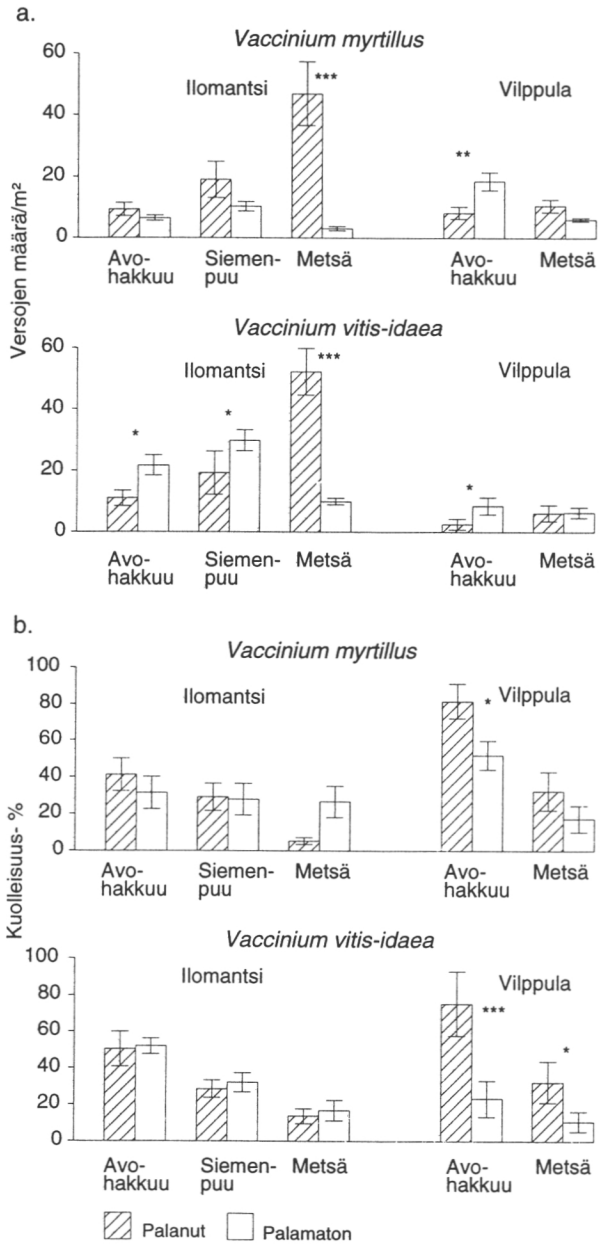
Kloonikasvien leviämisnopeus kulotuksen jälkeen vaihtelee, oravanmarjalla (*Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt) se on 12,3 cm vuodessa (Oinonen 1971), kun taas esim. liekolajeilla (Oinonen 1968) leviämisnopeus vaihtelee lajista riippuen välillä 30–50 cm/v. Useimpien lajien leviämisnopeutta palon jälkeen ei kuitenkaan tunneta, ja leviämisnopeuden mittaaminen onnistuu luotettavasti vain pysyvillä seuranta-aloilla palojen erilaisuudesta johtuen. Kuloalojen ensimmäisiä putkilokasvilajeja ovat maitohorsman ohella metsäkas-

tikka (*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth), mustikka, oravanmarja ja kevätpiippo (Schimmel ja Granström 1996, Vanha-Majamaa ym. 1997). Esim. typen määrän kasvaessa kulotuksen jälkeen (Viro 1974) typensuosijalajit saattavat runsastua kulonjälkeisessä kasvillisuudessa.

Useimmat klonaalisesti kasvavista metsävarvuistamme uudistuvat metsäpalon jälkeen sekä siemenistä että kasvullisesti. Palon voimakkuudella ja kulotusajankohdalla on suuri merkitys myös yksittäisten lajien uudistumisen kannalta (Schimmel ja Granström 1996). Voimakas palo tappaa maanalaisetkin uudistumiselimet, ja myöhäinen paloajankohta estää versojen säilymisen kannalta riittävän kompensaatiokasvun kasvukauden kuluessa (Machinski ja Whitham 1989, Tolvanen ym. 1993). Jos palo ei ole liian voimakas, häiriö lisää uusien versojen tuotantoa. Esimerkiksi yleisimpien ja taloudellisesti arvokkaimpien metsävarpujemme mustikan ja puolukan (*Vaccinium vitis-idaea* L.) uudistuminen on palon jälkeen runsaampaa puuston suojassa kuin avohakkuualueella (kuva 3, taulukko 3). Mustikka toipuu maanpäällisistä vaurioista yleensä puolukkaa nopeammin (Tolvanen 1994a, b). Versotuotto alenee ja kuolleisuus lisääntyy hakkuuintensiteetin kasvaessa ja lajeista puolukka kärsii enemmän tulen välittömistä vaikutuksista tuoreella kankaalla (Commenville 1996, Vanha-Majamaa ym. 1996a). Jos palossa on tuhoutunut ainoastaan sammalkerros, *Vaccinium*-lajit elpyvät 2–4 vuodessa, ja metsälauha runsastuu voimakkaasti. Astetta voimakkaampi palo tuhoaa metsälauhan ja voimakkaimmat palot myös *Vaccinium*-lajit. Vastaavasti siemenestä uudistuminen yleistyy palon voimakkuuden kasvaessa (Schimmel ja Granström 1996).

Taulukko 3. ANOVA tulokset (F-arvot) Ilomantsissa ja Vilppulassa. Vain merkitsevät erot esitetty. ° = $p < 0,10$, * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, ja *** = $p < 0,001$. Vrt. kuva 3.

	V. vitis-idaea versojen määrä	V. myrtillus versojen määrä	V. vitis-idaea kuolleisuus, %	V. myrtillus kuolleisuus, %
Ilomantsi				
Hakkuu	2,19	2,41 °	15,76 ***	3,20 *
Tuli	0,15	22,17 ***	0,16	0,06
Hakkuu x tuli	20,39 ***	14,13 ***	0,04	1,78
df	2,66	2,66	2,65	2,63
Vilppula				
Hakkuu	1,70	5,07 *	9,46 **	23,28 ***
Tuli	2,76	1,59	23,58 ***	7,18 **
Hakkuu x tuli	1,33	8,62 **	3,60 °	0,95
df	1,44	1,44	1,29	1,40



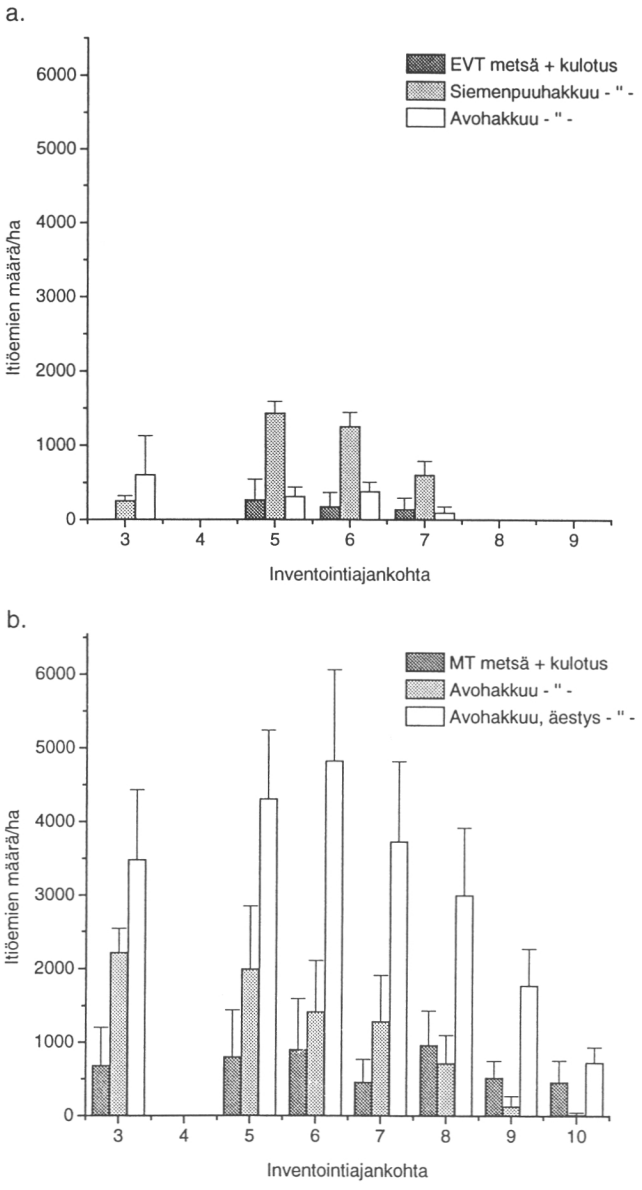
Kuva 3. a) Mustikan (*Vaccinium myrtillus*) ja puolukan (*V. vitis-idaea*) keskimääräinen versomäärä vuonna 1994 Ilomantsin ja Vilppulan kulotuskokeilla. b) Mustikan ja puolukan keskimääräinen kuolleisuus-% (1994 vs 1995). Merkitsevät erot kulotettujen ja kulottamattomien käsittelyjen välillä merkitty tähdillä. Ilomantsin kulotus toteutettiin toukokuussa, Vilppulan heinäkuussa. (Vanha-Majamaa ym. 1996a.)

Maisematasolla tarkasteltuna kasvillisuus ei yleensä pala kokonaan metsäpaloissa, vaan palamattomia alueita (ns. palorefugioita) jää usein muuten palaneelle alueelle. Mielenkiintoista olisi selvittää palorefugioiden määrä ja laajuus, alueellinen pysyvyys ja merkitys aluskasvillisuuden säilymisen ja toiminnan kannalta.

Tuli muuttaa sienilajistoa

Kulotuksella on kahdenlainen vaikutus haitalliseen sienilajistoon. Se ehkäisee juurikäävän (Kallio 1965, Parmeter 1977, Froelich ym. 1978) ja muiden haitallisten sienten leviämistä (Dickman ja Cook 1988), mutta toisaalta lisää kuplamörskyn (*Rhizina undulata* Fr.) esiintymistä. Yhtenä syynä kulotuksen käytön vähenemiselle 1960- ja 1970 -luvuilta lähtien voidaan pitää kulotuksen jälkeen runsaana esiintyvän kuplamörskyn aiheuttamia vahinkoja taimikoille (Hagner 1960, 1962, Laine 1968, Solbraa 1983, Weissenberg 1989, Hietala 1991). Kuplamörskyn on raportoitu aiheuttaneen taimikkotuhoja Fennoskandian ohella myös muualla Euroopassa (Jalaluddin 1967, Gremmen 1971) ja Pohjois-Amerikassa (Ginns 1974, Thies ym. 1977). Sientä pidetään nuorten havupuiden taimien saprofyyttinä tai patogeenina, ja Hagnerin (1962) mukaan kolme ensimmäistä vuotta kulotuksen jälkeen ovat taimille kriittisimmät. Salon (1996) mukaan kuplamörskyn itiöemiä ei enää esiinny kolme vuotta palon jälkeen. Kuplamörsky voi aiheuttaa tuhoja myös harvennusikäisissä ja hakkuukypsissä metsiköissä (Murray ja Young 1961, Gremmen 1971, Morgan ym. 1974). Kuplamörskyn itiöemiä näyttää esiintyvän ainoastaan metsäpalojen ja kulotuksen yhteydessä. Esiintyvien itiöemien määrään vaikuttavat kasvupaikkatyyppi, ilmasto, kulotusajankohta ja palon voimakkuus. Hagnerin (1962) mukaan kuplamörsky on yleisempi palaneilla avohakkuualoilla, joilla aikaisemmin on vallinnut kuusi-mänty-sekametsä. Hagnerin (1960) mukaan sientä esiintyy voimakkaiden palojen jälkeen. Petersenin (1971) mukaan kuplamörsky on indifferentti raakahumuksen esiintymiselle. Paalamon ja Vanha-Majamaan (1996) mukaan kuplamörskyn määrä oli suurin kulotetun alueen maanmuokkauskokeella (kuva 4), jolloin mekaaniset, kemialliset ja biologiset esteet itiöemien muodostumiselle ovat vähäisemmät (Petersen 1971). Kuplamörskyn aiheuttamia vahinkoja kulotusaloilla voi ehkäistä käyttämällä uudistusmenetelmänä kylvöä tai myöhemmin suoritettua istutusta.

Erilaiset metsänkäsittelymenetelmät vaikuttavat sienilajistoon. Esim. avohakkuun seurauksena mykorritsalajit häviävät ja palautuvat



Kuva 4. Kuplamörskyn (*Rhizina undulata*) itiöemien määrä kulotetuilla aloilla a) Vilppulan b) Ilomantsin kulotuskokeella vuonna 1995 vuosi kulotuksen jälkeen. Lukumäärät ovat näytealojen keskiarvoja + SE. Inventointiajankohdat: 1 = toukokuu, 2,3 = kesäkuu, 4,5 = heinäkuu, 6,7 = elokuu, 8,9 = syyskuu ja 10 = lokakuu. Kulottamattomilla aloilla kuplamörskyä ei esiintynyt. (Paalamo ja Vanha-Majamaa 1996.)

kasvupaikalle vasta puuston palautumisen myötä. Hajottajalajien esiintyminen on suhteessa kasvupaikalla olevaan lahopuun määrään ja laatuun (Wästerlund ja Ingelög 1981, Penttilä ja Kotiranta 1996). Palon jälkeen hiilensuosijalajit runsastuvat ja mykorritsalajien osuus pienenee (Salo 1996). Erilaisten metsänkäsittelymenetelmien seurauksena myös metsikön mikroilmasto muuttuu, mikä vaikuttaa monien lajien esiintymiseen.

Metsäpalon ja kulotuksen jälkeisestä sienilajistosta tiedetään vähän (Rahko 1995, Salo 1996). Kulotuksellakin on merkitystä uhanalaisten sienilajien kannalta. Vilppulan kulotuskokeelta löytyi vuosi kulotuksen jälkeen paloalueita suosiva uhanalainen sienilaji, nahkatorvikka, *Cotylidia undulata*. Esseen ym. (1992) luettelee 13 paloista riippuvaista sienilajia, mutta todellinen määrä voi olla suurempikin. Paloja tarvitsevat erilaiset maljakkaat, kuten hiilimaljakas (*Geopyxis carbonaria* (Pers.) Sacc.) ja *Peziza*- suvun lajit, osa mustesienistä (*Coprinus*), palohelokka (*Pholiota highlandensis* (Peck) A.H. Smith ja Hes.), sekä kuplamörsky.

Eri metsänkäsittelyvaihtoehtojen vaikutusta sienilajistoon on myös tutkittu vähän (Ohenoja 1988, 1995, Ohenoja ym. 1994, Paulus 1996). Sienilajiston sukkessiotutkimuksiakin on tehty niukasti (Moser 1949, Hintikka 1988). Mm. mykorritsalajiston palautumisesta kasvupaikalle palon jälkeen ei juuri ole tietoa. Niinikään kuplamörskyn mahdollinen taimikkotuhoja aikaansaava vaikutus tulisi tarkemmin selvittää.

Johtopäätökset

Sukkessiomekanismit ovat monimutkaisia ja eri eliölajien vuorovaikutussuhteet tulisi ottaa laajemmin huomioon sukkessiotutkimusta tehtäessä. Sukkessiotutkimusta vaikeuttaa pitkäkestoisuus, jolloin ympäristön tilassa tapahtuvat muut muutokset vaikuttavat tuloksiin. Kaiken kaikkiaan boreaalisella metsäkasvillisuudella on melko hyvä toipumiskyky erilaisista häiriöistä, kuten metsäpaloista, ja häiriön paikallisen ja ajallisen laajuuden vaihdellessa myös uudistumismekanismit vaihtelevat (Grime 1986, Esseen ym. 1992).

Erilaiset häiriöt kuuluvat dynaamiseen metsäekosysteemiin. Tulella on yhä suuri merkitys boreaalista metsäluontoa monipuolistavana ja monimuotoisuutta ylläpitävänä tekijänä. Tuli vaikuttaa sekä paikallisessa että ajallisessa mittakaavassa boreaaliseen havumetsään ja tulella on paitsi suuri ekologinen, myös evolutiivinen merkitys. Varsinkin erikoistuneille lajeille on biotooppien jatkuvuuden katkeaminen merkityksellistä (Esseen ym. 1992, Haila 1994, Siitonen ja

Martikainen 1994). Osa boreaalisen metsäekosysteemin monimuotoisuudesta voi hävitä metsäpalo- ja kulotuspinta-alojen vähäisyyden takia, ja tulta tulisikin pyrkiä palauttamaan boreaaliseen metsäekosysteemiin. Kulotusta voitaisiin käyttää tehokkaammin luonnonsuojelualueiden talousmetsäosissa eri sukkessiovaiheiden aikaansaamiseksi, talousmetsien palauttamisessa luonnontilaan (Hardy ja Arno 1996) ja laajemmin myös metsänhoidollisena kulotuksena. Kulotuksen yhteydessä tulisi myös jättää jonkin verran puustoa, jotta hiiltynyttä puuainesta ja lahopuuta tarvitsevien lajien elinolosuhteet säilyisivät. Hakkuutähteiden polttaminen metsänkäsittelyjen yhteydessä voisi olla monimuotoisuuden kannalta hyödyllistä siellä, missä kulotus on liian kallista. Monimuotoisuuden säilyttämisen kannalta on oleellista palaneen pinta-alan lisääminen riippumatta siitä, onko kyseessä talousmetsä vai suojelualue.

Kiitokset

Teuvo Ahti, Mikko Kuusinen, Esteri Ohenoja, Kauko Salo, Juha Siitonen, Kimmo Tolonen, Tiina Tonteri, Eevastiina Tuittila, Seppo Tuominen ja Harri Vasander ovat ansainneet kiitoksen hyödyllisistä kommenteista.

Kirjallisuus

Ahlgren, I.F. & Ahlgren, C.E. 1960. Ecological effects of forest fires. Botanical Review 26: 483–533.

Ahti, T. 1959. Studies on the caribou lichen stands of Newfoundland. Annales Botanici Societatis "Vanamo" 30(4): 1–44.

— 1977. Lichens of the boreal coniferous zone. Teoksessa: Seaward, M.R.D. (toim.) Lichen Ecology. Academic Press, Lontoo. s. 145–181.

Anderson, J.E. & Romme, W.H. 1991. Initial floristics in lodgepole pine (Pinus contorta) forests following the 1988 Yellowstone fires. Int. J. Wildland Fire 1(2): 119–124.

Anon 1996. 1995–1996 The State of Canada's Forests. Sustaining forests at home and abroad. Natural Resources Canada, Canadian Forest Service. Cat. Fol 6/1996 E. 112 s.

Archibold, O.W. 1989. Seed banks and vegetation processes in coniferous forests. Teoksessa: Leck, M.A., Parker, V.T. & Simpson, R.L. (toim.) Ecology of soil seed banks. Academic Press, Lontoo. s. 107–122.

Auclair, A.N.D. 1984. Postfire regeneration of plant and soil organic pools in a Picea mariana – Cladonia stellaris ecosystem. Canadian Journal of Forest Research 15: 279–291.

Bradshaw, R.H.W. 1993. Tree species dynamics and disturbance in three Swedish boreal forest stands during the last two thousand years. Journal of Vegetation

Science 4: 759–764.
Cajander, A.K. 1949. Forest types and their significance. Acta Forestalia Fennica 56: 1–71.
Campbell, G.S., Jungbauer, Jr., J.D., Bristow, K.L. & Hungerford, R.D. 1995. Soil temperature and water content beneath a surface fire. Soil Science 159(6): 363–374.
Chen, J., Franklin, J.F. & Spies, T.A. 1993. Contrasting microclimates among clearcut, edge, and interior of old–growth Douglas–fir forest. Agricultural and Forest Meteorology 63: 219–237.
Commenville, P. 1996. Régénération de deux Ericacées après perturbation par le feu en Finlande méridionale. Rapport. 27 s.
Connell, J.H. & Slatyer, R.O. 1977. Mechanisms of succession: natural communities and their role in community stability and organization. The American Naturalist 111: 1119–1144.
Crawley, M.J. 1986. Plant Ecology. Blackwell Scientific Publications. 496 s.
Dickman, A. & Cook, S. 1988. Fire and fungus in a mountain hemlock forest. Canadian Journal of Botany 67: 2005–2016.
Ehnes, J.W. & Shay, J.M. 1997. The influence of site conditions, age and disturbance type (wildfire or logging) on the species composition of plant communities in the central Canadian boreal forest. Käsikirjoitus.
Engelmark, O. 1984. Forest fires in the Muddus National Park (northern Sweden) during the past 600 years. Canadian Journal of Botany 62: 893–898.
— 1987. Fire history correlations to forest type and topography in northern Sweden. Annales Botanici Fennici 24: 317–324.
— 1993. Early post-fire tree regeneration in a Picea-Vaccinium forest in northern Sweden. Journal of Vegetation Science 4: 791–794.
Esseen, P-A., Ehnström, B., Ericson, L. & Sjöberg, K. 1992. Boreal Forests – The Focal Habitats of Fennoscandia. Teoksessa: Hansson, L. (toim.). 1992. Ecological principles of nature conservation. Elsevier Applied Science, London. 436 s.
Feller, M.C. 1988. Relationships between fuel properties and slashburning-induced nutrient losses. Forest Science 34: 998–1015.
Fenner, M. 1985. Seed Ecology. Chapman and Hall. Lontoo. 151 s.
Foster, D.R. 1985. Vegetation development following fire in Picea mariana (black spruce) – Pleurozium forests of South-Eastern Labrador, Canada. Journal of Ecology 73: 517–534.
Froelich, R.C., Hodges, C.S. Jr. & Sackett, S.S. 1978. Prescribed burning reduces severity of annosus root rot in the south. Forest Science 24(1): 93–100.
Ginns, J.H. 1974. Rhizina root rot: severity and distribution in British Columbia. Canadian Journal of Forest Research 4: 143–146.
Gloaguen, J.C. 1990. Post-burn succession on Brittany hethlands. Journal of Vegetation Science 1: 147–152.
Gossow, H. 1996. Fire – Vegetation – Wildlife Interactions in the Boreal Forest. Teoksessa: Goldammer, J.G. & Furyaev, V.V. (toim.). Fire in Ecosystems of Boreal Eurasia. s. 431–444.
Grandpré, L. de, Gagnon, D. & Bergeron, Y. 1993. Changes in the understory of Canadian southern boreal forest after fire. Journal of Vegetation Science 4: 803–810.

Granström, A. 1985. Depletion of viable seeds of Betula pubescens and Betula verrucosa sown onto some north Swedish forest soils. Canadian Journal of Forest Research 15: 1176–1180.

— 1986. Seed banks in forest soils and their role in vegetation succession after disturbance. Thesis. Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Forest Site Research, Umeå, Sweden. Stencil 6.

— 1996. Fire Ecology in Sweden and Future Use of Fire for Maintaining Biodiversity. Teoksessa: Goldammer, J.G. & Furyaev, V.V. (toim.). Fire in Ecosystems of Boreal Eurasia. s. 445–452.

— & Schimmel, J. 1993. Heat effects on seeds and rhizomes of a selection of boreal forest plants and potential reaction to fire. Oecologia 94: 307–313.

Greene, D.F. & Johnson, E.A. 1997. Secondary dispersal of tree seeds on snow. Journal of Ecology 85: 329–340.

Gremmen, J. 1971. Rhizina undulata. A review of research in the Netherlands. European Journal of Forest Pathology 1: 1–6.

Grime, J.P. 1986. Plant strategies & vegetation processes. Sheffield. 222 s.

Gross, K.L. 1990. A comparison of methods for estimating seed numbers in the soil. Journal of Ecology 78: 1079–1093.

Haapanen, A. & Siitonen, P. 1978. Kulojen esiintyminen Ulvinsalon luonnonpuistossa. Summary: Forest fires in Ulvinsalo strict nature reserve. Silva Fennica 12(3): 187–200.

Hagner, M. 1960. Rotmurklan (Rhizina inflata) – en aktuell skadegörare på brända hyggen. Norrl. Skogsvårdsförb. Tidskrift 2: 81–96.

— 1962. Några faktorer av betydelse för rotmurklans skadegörelse. Summary: Some factors of importance for damage caused by Rhizina undulata. Norrl. Skogsvårdsförb. Tidskrift 2: 245–270.

Haila, Y., Hanski, I.K., Niemelä, J., Punttila, P., Raivio, S. & Tukia, H. 1994. Forestry and the boreal fauna: matching management with natural forest dynamics. Annales Zoologi Fennici 31: 187–202.

Hardy, C.C. & Arno, S.F. (toim.). 1996. The use of fire in forest restoration. A general session at the annual meeting of the society for ecological restoration. Seattle, WA, September 14–16, 1995. 86 s.

Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic press. London. 892 s.

Hartford, R.A. & Frandsen, W.H. 1992. When it's hot, it's hot... or maybe it's not! (Surface flaming may not portend extensive soil heating. Int. J. of Wildland Fire 2(3): 139–144.

Heikinheimo, O. 1915. Kaskiviljelyksen vaikutus Suomen metsiin. Referat: Der Einfluss der Brandwirtschaft auf die Wälder Finnlands. Acta Forestalia Fennica 4. 472 s.

— 1932. Metsäpuiden siementämiskyvystä. Referat: Über die Besamungsfähigkeit der Waldbäume. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 17(3): 1–61.

Hertz, M. 1932. Tutkimuksia aluskasvillisuuden merkityksestä kuusen uudistumiselle Etelä-Suomen kangasmailla. Referat: Über die Bedeutung der Untervegetation für die Verjüngung der Fichte auf den südfinnischen Heideböden. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 17(4): 1–206.

— 1935. Tutkimuksia kasvualustan merkityksestä männyn uudistumiselle. Referat: Über die Bedeutung der Unterlage für die Verjüngung der Kiefer.

Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 20(2): 1–98.
Hietala, A. 1991. Kuplamörsky (Rhizina undulata Fr.). Moniste. 11 s.
Hintikka, V. 1988. On the macromycete flora in oligotrophic pine forests of different ages in South Finland. Annales Botanici Fennici 136: 89–94.
Hungerford, R.D., Harrington, M.G., Frandsen, W.H., Ryan, K.C. & Niehoff, G.J. 1991. Influence of fire on factors that affect site productivity. U.S. Department of Agriculture, Forest Service. General Technical Report INT-280. s. 32–50.
— , Frandsen, W.H. & Ryan, K. 1995. Ignition and burning characteristics of organic soils. Teoksessa: Cerulean, S.I. & Engstrom, R.T. (toim.) Fire in wetlands: a management perspective. Proceedings of the tall timbers fire ecology conference, no 19. Tall Timbers Research Station, Tallahassee, FL. s. 78–91.
Huttunen, P. 1980. Early land use, especially the slash-and-burn cultivation in the commune of Lammi, southern Finland, interpreted mainly using pollen and charcoal analyses. Acta Botanica Fennica 113: 1–45.
Ingelög, T., Thor, G. & Gustafsson, L. 1987. Floravård i skogsbruket. Del 2 – artdel. 2. painos. Skogsstyrelsen, Jönköping. 458 s.
Ingersoll, C.A. & Wilson, M.V. 1989. Buried propagules in an old-growth forest and their response to experimental disturbances. Canadian Journal of Botany 68: 1156–1162.
Jalaluddin, M. 1967. Studies on Rhizina undulata. II. observations and experiments in East Anglian plantations. Transactions of the British Mycological Society 50(3): 461–472.
Johnson, E.A. 1992. Fire and vegetation dynamics. Studies from the North American boreal forest. Cambridge University Press, New York. 129 s.
Jonsson, B.G. 1993. The bryophyte diaspore bank and its role after small-scale disturbance in a boreal forest. J. of Veg. Science 4: 819–826.
Kallio, T. 1965. Tutkimuksia maannousemasienen leviämisbiologiasta ja torjuntamahdollisuuksista Suomessa. Summary: Studies on the biology of distribution and possibilities to control Fomes annosus in southern Finland. Acta Forestalia Fennica 78(3): 1–21.
Kershaw, K.A. 1977. Studies on lichen-dominated systems. XX. An examination of some aspects of the northern boreal lichen woodlands in Canada. Canadian Journal of Botany 55: 393–410.
Kiirikki, M. 1993. Seed bank and vegetation succession in abandoned fields in Karkali Nature Reserve, southern Finland. Annales Botanici Fennici 30: 139–152.
Kolström, T. & Kellomäki, S. 1993. Tree survival in wildfires. Silva Fennica 27(4): 277–281.
Kubin, E. 1984. Kulotuksen ja metsämaan aurauksen vaikutuksesta maaperän ravinteisiin. Jyväskylän yliopiston biologian laitoksen tiedonantoja 40: 60–67.
Kujala, V. 1926. Untersuchungen über den Einfluss von Waldbränden auf die Waldvegetation in Nordfinnland. Seloste: Tutkimuksia kulojen vaikutuksesta metsäkasvillisuuteen Pohjois-Suomessa. Metsätieteellisen koelaitoksen julkaisuja 10(5): 1–41.
— 1979. Suomen metsätyypit. Abstract: Forest types of Finland. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 92(8): 1–44.

Kuuluvainen, T. & Pukkala, T. 1989. Effect of Scots pine seed trees on the density of ground vegetation and tree seedlings. Silva Fennica 23(2): 159–167.

Kuusisto, E. 1984. Snow accumulation and snowmelt in Finland. Publications of the Water Research Institute 55. National Board of Waters, Helsinki. 149 s.

Laine, L. 1968. Kuplamörsky (Rhizina undulata Fr.), uusi metsän tuhosieni maassamme. Summary: Rhizina undulata Fr., a new forest disease in Finland. Folia Forestalia 44: 1–11.

Lawton, J.H. 1987. Are there assembly rules for successional communities? Teoksessa: Gray, A.J., Crawley, M.J. & Edwards, P.J. (toim.). Colonization, Succession and Stability. Blackwell, Oxford. s. 225–244.

Legg, C.J., Maltby, E. & Proctor, M.C.F. 1992. The ecology of severe moorland fire on the North York Moors: seed distribution and seedling establishment of Calluna vulgaris. Journal of Ecology 80: 737–752.

Lehto, J. 1956. Tutkimuksia männyn luontaisesta uudistumisesta Etelä-Suomen kangasmailla. Summary: Studies on the natural reproduction of Scots pine on the upland soils of Southern Finland. Acta Forestalia Fennica 66(2): 1–106.

Lehtonen, H., Huttunen, P. & Zetterberg, P. 1996. Influence of man on forest fire frequency in North Karelia, Finland, as evidenced by fire scars on Scots pines. Annales Botanici Fennici 33: 257–263.

Leinonen, K., Nygren, M. & Rita, H. 1993. Temperature Control of Germination in the Seeds of Picea abies. Scandinavian Journal of Forest Research 8: 107–117.

Lindholm, T. & Vasander, H. 1987. Vegetation and stand development of mesic forest after prescribed burning. Silva Fennica 21(3): 259–278.

Maarel, E. van der. 1993. Some remarks on disturbance and its relations to diversity and stability. Journal of Vegetation Science 4: 733–736.

Machinski, J. & Whitham, T.G. 1989. The continuum of plant resonses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability, and timing. American Naturalist 134: 1–19.

Mallik, A.U., Hobbs, R.J. & Rahman, A.A. 1988. Seed-bed Substrates and Revegetation of Calluna Heathlands Following Burning. Journal of Environmental Management 27: 379–397.

McCook, L.J. 1994. Understanding ecological community succession: Causal models and theories, a review. Vegetatio 110: 115–147.

Metsätilastollinen vuosikirja 1996. 1997. Metsäntutkimuslaitos. SVT 1996(3). 351 s.

Milberg, P. 1991. Fern spores in a grassland soil. Canadian Journal of Botany 69: 831–834.

— & Persson, T.S. 1994. Soil seed bank and species recruitment in road verge grassland vegetation. Annales Botanici Fennici 31: 155–162.

Miles, J. 1987. Vegetation succession: past and present perceptions. Teoksessa: Gray, A.J., Crawley, M.J. & Edwards, P.J. (toim.). Colonization, Succession and Stability. Blackwell, Oxford. s. 1–29.

Mitchell, A. 1986. A field guide to the trees of Britain and Northern Europe. William Collins Sons & Co Ltd, London. 420 s.

Mladenoff, D.J. 1990. The relationship of the soil seed bank and understory vegetation in old-growth northern hardwood-hemlock treefall gaps. Canadian Journal of Botany 68: 2714–2721.

Morgan, P.D., Wallin, E.K. & Driver, C.H. 1974. Occurrence of Rhizina root rot

in an old-growth conifer stand in the Pacific Northwest. Plant Disease Reporter 58: 492–494.

Moser, M. 1949. Untersuchungen über den Einfluss von Waldbränden auf die Pilzvegetation 1. Sydowia 3: 336–383.

Murray, J.S. & Young, C. 1961. Group dying conifers. Forestry Commission Record 46: 1–19.

Mälkönen, E. & Levula, T. 1996. Impacts of Prescribed Burning on Soil Fertility and Regeneration of Scots Pine (Pinus sylvestris L.). Teoksessa: Goldammer, J.G. & Furyaev, V.V. (toim.). Fire in Ecosystems of Boreal Eurasia. s. 453–464.

Noble, I.R. & Slatyer, R.O. 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. Vegetatio 43: 5–21.

Ohenoja, E. 1988. Effect of forest management procedures on fungal fruit body production in Finland. Acta Botanica Fennica 136: 81–84.

— 1995. Metsän käyttö ja sienistön monimuotoisuus. Folia Forestalia – Metsätieteen aikakauskirja 1995/4: 331–334.

— , Roitto, M., Tikkinen, S., Paulus, A. & Sippola, A. 1994. The influence of forest management methods on the fruitbody production of larger fungi. Teoksessa: Hendee, J.C. & Martin,V.G. (toim.). International wilderness allocation, management, and research. Idaho, Moscow. s. 332–334.

Oinonen, E. 1968. Lycopodium clavatum L.- ja L. annotinum L. -kasvustojen laajuus rinnastettuna samanpaikkaisiin L. complanatum L.- ja Pteridium aquilinum (L.) KUHN-esiintymiin sekä puuston ikään ja paloaikoihin. The size of Lycopodium clavatum L. and L. annotinum L. stands as compared to that of L. complanatum L. and Pteridium aquilinum (L.) KUHN stands, the age of the tree stand and the dates of fire, on the site. Acta Forestalia Fennica 87: 1–53.

— 1971. The Time Table of Vegetative Spreading in Oak Fern (Carpogymnia dryopteris (L.) Löve & Löve) and May-Lily (Maianthemum bifolium (L.) F.W. Schmidt) in Southern Finland. Acta Forestalia Fennica 118: 1–37.

Oksanen, J. & Ahti, T. 1982. Lichen-rich pine forest vegetation in Finland. Annales Botanici Fennici 19: 275–301.

Paalamo, P. & Vanha-Majamaa, I. 1996. The occurrence of Rhizina undulata fruitbodies one year after combined fire and forest treatments in two experimental areas, Finland. Second international workshop on disturbance dynamics in boreal forests. Royun-Noranda, Quebec, Canada. 26–30 August 1996. s. 191–194.

Parmeter, J.R. Jr. 1977. Effects of fire on pathogens. Julkaisussa: Mooney, H.A. & Conrad, C.E. (toim.). Proceeding of the Symposium on the Environmental Consequences of Fire and Fuel Management in Mediterranean Ecosystems. USDA Forest Service, Department of Agriculture, Washington, D.C. General Technical Report WO-3. s. 58–64.

Paulus, A. 1996. Siemenpuuhakkuun vaikutuksista sieniyhteisöihin Inarissa vuosina 1992 ja 1993. Oulun yliopisto, Biologian laitos. Pro gradu -työ. 51 s., 8 liitettä.

Penttilä, R. & Kotiranta, H. 1996. Short-Term Effects of prescribed Burning on Wood-Rotting Fungi. Silva Fennica 30(4): 399–419.

Petersen, P.M. 1971. The macromycetes in a burnt forest area in Denmark. Botanisk Tidskrift 66: 228–248.

Pokorný, J. 1973. A colour guide to familiar trees. Leaves, bark and fruit. Artia, Prague. 184 s.

Punttila, P. & Haila, Y. 1996. Colonisation of a Burned Forest by Ants in the Southern Finnish Boreal Forest. Silva Fennica 30(4): 421–435.

Rahko, T. 1995. Raatteen paloalueen ja Riuskan kulotetun hakkuualan sienitutkimus. Oulun yliopisto, Biologian laitos. Väliraportti. 7 s.

Raison, R.J. 1979. Modification of the soil environment by vegetation fires, with particular reference to nitrogen transformations: a review. Plant and Soil 51: 73–108.

Rassi, P., Kaipiainen, H., Mannerkoski, I., & Ståhls, G. 1992. Uhanalaisten eläinten ja kasvien seurantatoimikunnan mietintö. Ympäristöministeriö. Komiteanmietintö 1991. 30 s.

Reinikainen, A., Mikkola, K., Vanha-Majamaa, I., Nousiainen, H. & Tamminen, M. 1998. Metsä- ja suokasvillisuuden seuranta VMI:n yhteydessä. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 705: 19–73.

Rintoul, T. 1997. Vegetation response to harvesting, harvesting and prescribed-burning and wildfire in northwestern Ontario: patterns of reproductive strategies and nutrient accumulation. A garduate thesis. Faculty of Forestry, Lakehead University. 154 s.

Roberts, T.L. & Vankat, J.L. 1991. Floristics of a chronosequence corresponding to old field-deciduous forest succession in southwestern Ohio. II. Seed banks. Bull. of the Torrey Bot. Club 118(4): 377–384.

Romme, W.H., Bohland, L., Persichetty, C. & Caruso, T. 1995. Germination ecology of some common forest herbs in Yellowstone National Park, Wyoming, U.S.A. Arctic and Alpine Research 27(4): 407–412.

Ross, M.S., Flanagan, L.B. & La Roi, G.H. 1986. Seasonal and successional changes in light quality and quantity in the understory of boreal forest ecosystems. Canadian Journal of Botany 64: 2792–2799.

Ruuhijärvi, R., Lindholm, T. & Vasander, H. 1985. Mustikkatyypin metsän ravinnetalouden ja kasvillisuuden rakenteen kehitys kulotuksen jälkeen. Helsingin yliopisto, kasvitieteen laitos. Loppuraportti. 75 s.

Rydgren, K. & Hestmark, G. 1997. The soil propagule bank in a boreal old-growth spruce forest: changes with depth and relationship to aboveground vegetation. Canadien Journal of Botany 75: 121–128.

Saari, E. 1923. Kuloista etupäässä Suomen valtionmetsiä silmällä pitäen. Tilastollinen tutkimus. Summary: Forest fires in Finland with special reference to state forests. Statistical investigation. Acta Forestalia Fennica 26(5): 1–155.

Salo, K. 1996. Makrosienten sukkessio, biodiversiteetti ja yhteisörakenne kuivalla mäntykankaalla Kitsin metsäpaloalueella Pohjois-Karjalassa. V Kasvitieteen päivät – 5th Meeting of Finnish Plant Scientists. Kuopion yliopiston julkaisuja C. Luonnontieteet ja ympäristötieteet 45: 119–121.

Sarvas, R. 1937. Kuloalojen luontaisesta metsittymisestä. Pohjois-Suomen kuivilla kankailla suoritettu metsäbiologinen tutkielma. Referat: Über die natürliche Bewaldung der Waldbrandflächen. Eine Walbiologische Untersuchung auf den Trockenen Heideböden Nord-Finnlands. Acta Forestalia Fennica 46(1): 1–146.

— 1948. Tutkimuksia koivun uudistumisesta Etelä-Suomessa. Summary: A research on the regeneration of birch in South Finland. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 35(4): 1–91.

Schimmel, J. 1993. On fire. Fire behavior, fuel succession and vegetation response to fire in the Swedish boreal forest Swedish University of Agricultural Sciences, Dept. of Forest Vegetation Ecology, Umeå, Sweden. Dissertations in Forest Vegetation Ecology 5.

— & Granström, A. 1996. Fire severity and vegetation response in the boreal Swedish forest. Ecology 77(5): 1436–1450.

— & Granström, A. 1997. Fuel succession and fire behavior in the Swedish boreal forest. Canadian Journal of Forest Research 27: 1207–1216.

Shafi, M.I. & Yarranton, G.A. 1973. Vegetational heterogeneity during a secondary (postfire) succession. Canadian Journal of Botany 51: 73–90.

Siitonen, J. & Martikainen, P. 1994. Occurrence of rare and threatened insects living on decaying Populus tremula: a comparison between Finnish and Russian Karelia. Scandinavian Journal of Forest Research 9: 185–191.

Sirén, G. 1955. The development of spruce forest on raw humus sites in northern Finland and its ecology. Acta Forestalia Fennica 62(4): 1–363.

Slaughter, K.W., Grigal, D.F. & Ohmann, L.F. 1998. Carbon Storage in Southern Boreal Forests Following Fire. Scandinavian Journal of Forest Research 13: 119–127.

Solbraa, K. 1983. Pests and diseases on pine planted after wildfires in Norway. Julkaisussa: Goldammer, J.G. (toim.). DFG-Symposion, Feuerökologie Freiburg im Breisgau. Selbstverlag des Instituts für Forstzoologie. Band 4. 301 s.

Thies, W.G., Russell, K.W. & Weir, L.C. 1977. Distribution and damage appraisal of Rhizina undulata in western Oregon and Washington. Plant Disease Reporter 61: 859–862.

Timdal, E. 1984. The genus Hypocenomyce (Lecanorales, Lecideaceae) with special emphasis on the Norvegian and Swedish species. Nordic Journal of Botany. 4: 83–108.

Tolonen, K. 1983. The post-glacial fire record. Teoksessa: Wein, R.W. & McLean, D.A. The role of fire in northern circumpolar ecosystems. SCOPE, John Wiley & Sons Ltd, s. 21–44.

Tolvanen, A. 1994a. Differences in recovery between a deciduous and an evergreen Ericaceous clonal dwarf shrub after simulated above-ground herbivory and below-ground damage. Canadian Journal of Botany 72: 853–859.

— 1994b. Recovery ability and plant architecture: a comparison of two Ericaceous dwarf shrubs. Acta Universitas Ouluensis. Series A 253.

— , Laine, K., Pakonen, T., Saari, E. & Havas, P. 1993. Effect of habitat and time of clipping on the recovery of the bilberry (Vaccinium myrtillus). Annales Botanici Fennici 30: 15–20.

Tonteri, T. 1994. Species richness of boreal understorey forest vegetation in relation to site type and successional factors. Annales Zoologi Fennici 31: 53–60.

— & Oksanen, J. 1997. Turnover rate and total compositional change along successional gradients in boreal forest vegetation. Käsikirjoitus.

— , Mikkola, K. & Lahti, T. 1990. Compositional gradients in the forest vegetation of Finland. Journal of Vegetation Science 1: 691–698.

Turner, M.G., Hargrove, W.W., Gardner, R.H. & Romme, W.H. 1994. Effects of fire on landscape heterogeneity in Yellowstone National Park, Wyoming. Journal of Vegetation Science 5: 731–742.

Uggla, E. 1958. Skogsbrandfält i Muddus Nationalpark. Summary: Forest fires in Muddus National Park, Northern Sweden. Acta Phytogeographica Suecica 41: 1–116.

Vanha-Majamaa, I. & Lähde, E. 1991. Vegetation changes in a burned area planted by Pinus sylvestris in Northern Finland. Annales Botanici Fennici 28: 161–170.

— , Paalamo, P., Salemaa, M. & Tolvanen, A. 1996a. Demography of two ericaceous species after prescribed burning and logging in Finland. Second international workshop on disturbance dynamics in boreal forests. Royun-Noranda, Quebec, Canada 26–30 August 1996. s. 253–256.

— , Tuittila, E., Tonteri, T. & Suominen, R. 1996b. Seedling establishment after prescribed burning of a clear-cut and a partially cut mesic boreal forest fire in Southern Finland. Silva Fennica 30(1): 31–45.

— , Tonteri, T., Lindberg, H. & Tuominen, S. 1997. Vegetation succession after prescribed burning and a simulated forest fire in Evo. Käsikirjoitus. 22 s.

Vasander, H. & Lindholm, T. 1985. Fire intensities and surface temperatures during prescribed burning. Silva Fennica 19(1): 1–15.

Viro, P.J. 1969. Prescribed burning in forestry. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 67(7): 1–49.

— 1974. Effects of forest fire on soil. Julkaisussa: Kozlowski, T.T. & Ahlgren, C.E. (toim.). Fire and ecosystems. Academic Press, New York. s. 7–45.

Weber, M.G. & Flannigan, M.D. 1997. Canadian boreal forest ecosystem structure and function in a changing climate: impact on fire regimes. Environmental Reviews 5: 145–166.

Weissenberg, K. von. 1989. Kuplamörsky, kulotusalojen kuokkavieras. Metsäviesti 4.

Whittaker, E. & Gimingham, C.H. 1962. The effects of fire on regeneration of Calluna vulgaris (L.) Hull. from seed. Journal of Ecology 50: 815–822.

Wästerlund, I. & Ingelög, T. 1981. Fruit body production of larger fungi in some young swedish forests with special reference to logging waste. Forest Ecol. Management 3: 269–294.

Yli-Vakkuri, P. 1961. Emergence and initial development of tree seedlings on burnt-over forest land. Acta Forestalia Fennica 74(1): 1–51.

— 1963. Kokeellisia tutkimuksia taimien syntymisestä ja ensi kehityksestä kuusikoissa ja männiköissä. Summary: Experimental Studies on the Emergence and Initial Development of Tree Seedings in Spruce and Pine stands. Acta Forestalia Fennica 75(1): 1–122.

Zackrisson, O. 1977. Influence of forest fires on the North Swedish boreal forest. Oikos 29: 22–32.

— 1996. Key ecological function of charcoal from wildlife in the Boreal forest. Oikos 77: 10–19.

Östlund, L., Zackrisson, O. & Axelsson, A.-L. 1997. The history and transformation of a Scandinavian boreal forest landscape since the 19th century. Canadian Journal of Forest Research 27: 1198–1206.

150 viitettä.

6 Lahopuun merkitys metsäluonnon monimuotoisuudelle – kirjallisuuskatsaus

Juha Siitonen

Sisällys

Johdanto 132
Lahopuun merkitys metsäekosysteemissä 133
Lahopuun määrä, laatu ja dynamiikka luonnontilaisissa- ja talousmetsissä 135
- Lahopuun määrä luonnontilaisissa metsissä 135
- Lahopuun määrä talousmetsissä 138
- Lahopuun laatu luonnontilaisissa- ja talousmetsissä 141
- Lahopuun dynamiikka: taustaa 141
- Lahopuun dynamiikka: sukkessiomalli Etelä-Suomen luonnontilaisille MT-kuusikoille 143
- Lahopuun dynamiikka: erot luonnontilaisten ja talousmetsien välillä 146

Lahopuulla elävä lajisto 147
- Lahopuusta riippuvaisten lajien kokonaislajimäärä 147
- Lahopuulajien metapopulaatiodynamiikka 148

Metsätalouden vaikutukset lahopuulla elävään lajistoon 149
- Lahopuilla kasvavat sammalet ja jäkälät 149
- Lahottajasienet 150
- Sienisääsket 151
- Kovakuoriaiset 152
- Säästöpuiden merkitys lajistolle 153

Johtopäätökset 154
Kirjallisuus 155

Johdanto

Kuolleiden ja lahoavien puiden merkitykseen metsäekosysteemissä ei yleensä ole kiinnitetty riittävästi huomiota. Kun puu kuolee, se on täyttänyt vasta osan ekologisista tehtävistään (Franklin ym. 1987). Kuollut puu vaikuttaa edelleen monella tavalla kasvupaikkansa eliölajistoon ja ekosysteemiin. Lahopuu on orgaanisen aineen ja ravinteiden varasto, runsaslajisen eliöyhteisön elinympäristö ja lopulta maaduttuaan tärkeä metsämaan rakenneosa. Yksittäisen puun vaikutus ympäristöönsä vähenee puun lahotessa ja siihen sitoutuneiden resurssien hajaantuessa, mutta lahopuu voi säilyä rakenteena vuosisatoja ja vaikuttaa kasvupaikan laatuun vuosituhansia (Franklin ym. 1987).

Lahopuun määrää, dynamiikkaa ja merkitystä on tutkittu eniten Pohjois-Amerikassa, erityisesti länsirannikon ja Kalliovuorten lauhkean vyöhykkeen runsaspuustoisissa havumetsissä mutta myös muualla vuoristojen havumetsissä. Lahopuun ekologiasta on julkaistu kattavia kirjallisuuskatsauksia (Maser ja Trappe 1984, Harmon ym. 1986 ja Maser ym. 1988). Pohjois-Euroopan havumetsävyöhykkeen alueella lahopuuta koskevia tutkimuksia on tehty yllättävän vähän. Ei esimerkiksi tiedetä, kuinka paljon lahopuuta keskimäärin on luonnontilaisissa metsissä eri metsätyypeillä ja eri sukkessiovaiheissa. Samoin vertailut luonnontilaisten ja hoidettujen metsien välillä puuttuvat. Osaltaan tämä voi johtua siitä, että luonnontilaisten metsien määrä on jo pitkään ollut ihmisen vaikutuksesta pieni. Hoidetuissa metsissä lahopuuta on vähän, eikä lahopuun merkitys ole siten yhtä ilmeinen kuin luonnontilaisissa metsissä. Taloudellisesti arvottoman lahopuuston määrää ei ole toisaalta ollut tarpeenkaan selvittää talousmetsissä esimerkiksi valtakunnan metsien inventoinneissa.

Tiedot metsätalouden vaikutuksista lahopuun määrään ja lahopuulla elävään lajistoon ovat oleellisesti lisääntyneet viime vuosikymmenen aikana. Käynnissä olevista tutkimushankkeista karttuu uutta tietoa jatkuvasti. Tämän kirjallisuuskatsauksen tarkoituksena on:

1. kuvata lahopuun tehtäviä metsäekosysteemissä, erityisesti lahopuun merkitystä metsälajiston monimuotoisuuden kannalta,
2. koota yhteen julkaistut tiedot lahopuun määristä eri tyyppisissä luonnontilaisissa ja hoidetuissa boreaalisissa metsissä Fennoskandiassa ja Pohjois-Venäjällä,
3. koostaa keskeisiä tuloksia uusista pohjoismaisista tutkimuksista, joissa on selvitetty metsätalouden vaikutuksia lahopuulla elävään lajistoon.

Lahopuun merkitys metsäekosysteemissä

Lahopuulla on keskeinen merkitys monissa metsän ekologisissa prosesseissa (taulukko 1). Luonnontilaisissa havumetsissä huomattava osa metsikön nettoperustuotannosta kertyy oksa- ja runkopuuhun; puiden kuollessa tämä orgaaninen aine palaa takaisin kiertoon (Grier ja Logan 1977, Lang ja Forman 1978, Grier ym. 1981, Sollins 1982, Harmon ym. 1986, Arthur ja Fahey 1989, Krankina ja Harmon 1995). Havumetsissä lahopuun osuus maanpäällisestä biomassasta voi olla 20–45 %:n välillä (Harmon ym. 1986). Lahopuuhun voi siis olla sitoutunut jopa saman verran eloperäistä ainetta ja energiaa kuin elävään kasvillisuuteen tai humuskerrokseen. Tämä tarkoittaa ensinnäkin sitä, että lahopuu on toisenvaraisille eliöille keskeinen elinympäristö metsässä. Toiseksi, lahopuu voi toimia merkittävänä hiilen ja samalla ilmakehän hiilidioksidin varastona, vaikka lahopuu on usein jätetty huomioimatta maaekosysteemien hiilitaseita laskettaessa (Harmon ym. 1990, Harmon ja Chen 1991, Krankina ja Harmon 1995).

Hyvin hitaasti hajoavat ruskolahot puun jätteet ovat tärkeä metsämaan rakenneosa havumetsissä. Tunnistettavissa olevat lahopuun kappaleet muodostivat noin 40–45 % humuskerroksen tilavuudesta eri tyyppisissä havumetsissä Kalliovuorilla (Harvey ym. 1976 ja 1979). Osa hienojakoisestakin humuksesta on peräisin pitemmälle lahonneesta puusta. Palsamipihta (*Abies balsamea*) -metsissä USA:n koillisosissa

Taulukko 1. Lahopuun tehtäviä metsäekosysteemissä.

Orgaanisen aineen ja ilmakehän hiilidioksidin varasto
Ravinteiden varasto; metsikön ravinnekierron stabilointi
Humuksen muodostaminen (ruskolahot puun jätteet)
Vaikutukset metsämaan ominaisuuksiin – vedenpidätyskyvyn lisääminen – happamuuden vähentäminen
Ektomykorritsojen kasvualusta
Lahopuusta riippuvaisten eliölajien elinympäristö
Edellisen puusukupolven rakenteiden ja habitaattien säilyttäminen häiriöissä
Puuston uudistuminen: taimettumisalusta
Anaerobisten typensitojabakteerien kasvualusta

kuollut puu (oksat ja rungot) muodosti mallitustulosten perusteella 80–85 % maan päällä muodostuvasta humuksesta metsikön kiertoajan kuluessa (Sprugel 1984). Neulas- ja lehtikarikkeet sekä pintakasvillisuus muodostivat vastaavasti vain 15–20 % humuksesta. Lahopuu parantaa metsämaata lisäämällä maan kuohkeutta ja vedenpidätyskykyä sekä vähentämällä happamuutta (Harvey ym. 1978 ja 1979, Larsen ym. 1980). Maassa oleva lahopuu toimii ektomykorritsojen tärkeänä kasvualustana ja lisää vedenpidätyskykynsä ansiosta rihmastojen aktiivisuutta kuivina jaksoina (Harvey ym. 1976, 1978 ja 1979). Tämä puolestaan edistää uudistumista ja taimien eloonjäämistä lahojen maapuiden päällä (Kropp 1982). Koska kasvupaikan puuntuottokyky riippuu osaltaan aktiivisten ektomykorritsojen määrästä, voi maassa oleva lahopuu vaikuttaa välillisesti puuston kasvuun (Franklin ym. 1981, Spies ym. 1988). Lahopuun poistamisen aiheuttaista pitkän aikavälin (useiden puusukupolvien) vaikutuksista metsämaan toimintaan, humuskerroksen säilymiseen ja kasvupaikan puuntuottokykyyn tiedetään toistaiseksi hyvin vähän (Jurgensen ym. 1997).

Pääravinteiden (N, P, K) pitoisuudet lahopuussa ovat yleensä pienemmät kuin lehti-, neulas- ja oksakarikkeissa (Lang ja Forman 1978, Edmonds 1986, Harmon ym. 1986). Koska lahopuun tilavuus ja biomassa ovat usein luonnontilaisissa metsissä suuret, voi lahopuuhun kuitenkin olla sitoutunut huomattava määrä ravinteita (Grier 1978, Graham ja Cromack 1982, Arthur ja Fahey 1989, Keenan ym. 1992). Lahopuussa esiintyvät anaerobiset bakteerit sitovat ilmakehän typpeä; vanhoissa, runsaslahopuustoisissa metsissä typen nettolisäys voi olla suuruusluokkaa 1 kg/ha vuodessa (Silvester ym. 1982, Jurgensen ym. 1984 ja 1987). Oleellinen ero karikkeisiin ja lahopuuhun sitoutuneiden ravinteiden kierrossa on se, että karikkeet hajoavat ja vapauttavat ravinteet nopeasti, kun taas lahopuuhun sitoutuneet ravinteet palaavat kiertoon vähitellen ja pitkän ajan kuluessa. Lahopuulla on luonnontilaisissa metsissä siten huomattava merkitys metsikön sisäisen ravinnekierron stabiloinnissa (Lang ja Forman 1978, Lambert ym. 1980, Franklin ym. 1981, Sprugel 1984).

Metsikön uudistumiseen johtavissa voimakkaissa häiriöissä, kuten metsäpalossa, osa häiriötä edeltävän puuston rakenteista ja habitaateista säilyy kuolleiden puiden muodossa ja siirtyy osaksi seuraavan puusukupolven rakennetta (Hansen ym. 1991). Lahopuu pidättää metsikössä edellisen puusukupolven sitomaa orgaanista ainetta ja ravinteita, jotka muuten karkaisivat ilmakehään (hiilidioksidi, typpi) tai huuhtoutuisivat, siihen asti kun uusi puusukupolvi pystyy sitomaan ravinteet uudelleen (Harmon ja Chen 1991).

Lahot maapuut ovat puuston uudistumiselle tärkeä taimettumisalusta monentyyppisissä metsissä. Vanhoissa kuusimetsissä taimettu-

mista tapahtuu lähes pelkästään lahopuiden päällä (Sernander 1936, Arnborg 1942, Hytteborn ja Packham 1987, Hofgaard 1993). Lahopuu on suotuisa taimien kasvualusta myös kuivilla kankailla (Kuuluvainen 1994) vedenpidätyskykynsä ja mahdollisesti ektomykorritsojen aktiivisuuden takia.

Lahopuun määrä, laatu ja dynamiikka luonnontilaisissa- ja talousmetsissä

Lahopuun määrä luonnontilaisissa metsissä

Lahopuun määrä luonnontilaisissa metsissä riippuu kasvupaikan puuntuottokyvystä; runsaspuustoisissa metsissä on keskimäärin enemmän lahopuuta kuin niukkapuustoisissa metsissä (Harmon ym. 1986, Sippola ym. 1998). Periaatteessa hitaampi lahoamisnopeus pohjoisessa ja karuilla kasvupaikoilla voisi kompensoida lahopuun hitaamman muodostumisen. Toisaalta kasvupaikka vaikuttaa myös lahopuuta muodostavien häiriöiden esiintymistiheyteen. Esimerkiksi karut kankaat ja ylärinteet palavat keskimäärin useammin kuin tuoreet kankaat ja alarinteet (Zackrisson 1977, Engelmark 1987). Jos kasvupaikan keskimääräinen paloväli on lyhyt, lahopuuta ei mahdollisesti kerry yhtä paljoa kuin harvoin palaville alueille (Spies ym. 1988).

Tuoreen kankaan vanhoissa kuusivaltaisissa metsissä on Etelä-Suomen olosuhteissa eri tutkimusten mukaan noin 90–120 m^3/ha lahopuuta (taulukko 2). Pohjois-Suomen paksusammalkuusikoissa lahopuun määrä on suuruusluokkaa 50–80 m^3/ha ja pohjoisimmissa Metsä-Lapin kuusikoissa noin 20–30 m^3/ha, lehdoissa kuitenkin selvästi suurempi, keskimäärin 60 m^3/ha (taulukko 2). Mäntyvaltaisista metsistä tietoja on vähemmän, mutta määrät näyttävät olevan samaa suuruusluokkaa kuin kuusikoissa: Keski- ja Pohjois-Ruotsissa noin 70–120 m^3/ha, ja Metsä-Lapin männiköissä metsämaalla keskimäärin 25 m^3/ha (taulukko 3). Lahopuun osuus koko puuston (elävä + kuollut) tilavuudesta on vanhoissa metsissä yleensä välillä 15–30 %. Osuus voi olla vieläkin suurempi pitkään palolta säilyneissä sekundäärikuusikoissa, jotka uudistuvat jatkuvasti pienipiirteisen aukkodynamiikan kautta. Koillis-Venäjällä Komissa kuusivaltaisissa tuoreen kankaan metsissä lahopuun määrä oli keskimäärin 145 m^3/ha ja osuus koko puuston tilavuudesta 40 % (Kuuluvainen ym. 1998, Syrjänen ym. 1994). Pohjois-Ruotsissa korkeiden alueiden vanhoissa kuusikoissa lahopuun osuus koko puuston tilavuudesta oli samoin keskimäärin 40 % (Linder 1986).

Taulukko 2. Lahopuun tilavuus kuusivaltaisissa vanhoissa (valtapuuston ikä 150–300 vuotta) luonnontilaisissa metsissä Fennoskandiassa ja Pohjois-Venäjällä. Jos lahopuun tilavuus on ilmoitettu useista eri metsiköistä, esitetään mitattujen metsiköiden määrä sekä lahopuun tilavuuden keskiarvo ja keskihajonta. Metsät on järjestetty tutkimusalueen maantieteellisen sijainnin perusteella etelästä pohjoiseen. Leveys- ja pituusasteet on annettu lähimmän puolen asteen (30') tarkkuudella. Metsätyyppien lyhenteet Lehdon ja Leikolan (1987) mukaan.

Kasvupaikkatyyppi (metsätyyppi)	Alue, paikka	Leveys- ja pituusaste	Metsiköitä kpl	Lahopuuta m^3/ha ($\bar{x}$ ± SD)	Viite
Tuore kangas (MT)	Etelä-Ruotsi, Fiby urskog	60°N17°E	1	73*[1]	1
Tuore kangas	Venäjä, Komi, Petchora	61°30'N58°E	4	145 ± 30	2
Tuore kangas (MT)	Etelä-Suomi, Parkano-Ruovesi	62°N23–24°E	8	111 ± 33	3
Lehtomainen – tuore kangas (GOMT, MT)	Venäjä, Karjala, Vodlajärvi	62°30'N37°E	9	92 ± 22	4
Tuore kangas	Keski-Ruotsi	62°30'N15°30'E	1	121	5
Tuore kangas	Keski-Ruotsi	63°N18°E	1	201	5
Tuore kangas	Pohjois-Ruotsi	65°N18°30'E	1	58	5
Tuore kangas	Pohjois-Ruotsi	65°N19°E	1	72	5
Tuore kangas (lehtomainen – kuivahko kangas)	Pohjois-Ruotsi, Västerbotten	65°30'N16°E	32	79	6
Tuore kangas	Pohjois-Ruotsi	65°30'N16°E	1	71	5
Tuore kangas (HMT)	Pohjois-Suomi	65°–68°N, 24°–29°E	8	51*[2]	7
Tuore kangas (HMT)	Pohjois-Suomi	65°–68°N, 24°–29°E	8	127*[3]	7
Tuore kangas	Pohjois-Ruotsi	66°30'N22°E	1	65	5
Tuore kangas (HMT)	Pohjois-Suomi, Kolari	67°N24°E	1	32	8
Lehtomainen kangas – lehto (GMT, GDT)	Pohjois-Suomi, Kittilä – Inari	68°–68°30'N, 24°–26°30'E	4	60 ±14	9, 10
Tuore kangas (HMT, LMT)	Pohjois-Suomi, Kittilä – Inari	68°–68°30'N, 24°–26°30'E	5	19 ± 7	9, 10

Viitteet: (1) Andersson ja Hytteborn (1991), (2) Kuuluvainen ym. (1998), (3) Siitonen ym. (1998a), (4) Siitonen ym. (1998b), (5) Linder ym. (1997), (6) Linder (1986), (7) Sirén (1955), (8) Siitonen (1994b), (9) Sippola ym. (1994), (10) Sippola ym. (1998).

*[1] Pelkästään maapuiden ja kantojen tilavuus, ei kuollutta pystypuustoa.

*[2] Kuutiomäärä vanhoissa (ikä 180–195 vuotta) primäärikuusikoissa; tilavuus laskettu Sirénin (1955) taulukoissa esittämän kuolleen puuston läpimittaluokittaisen runkoluvun perusteella kuutioimisyhtälöllä (Laasasenaho 1982). Tilavuuden laskennassa oletettiin, että pitkälle lahonneiden puiden (lahoasteet 3–4) samoin kuin pystyynkuolleiden koivujen (osaksi pökkelöitä) tilavuudesta oli jäljellä keskimäärin puolet, ja että maapuukoivujen läpimittajakauma oli sama kuin maapuukuusten läpimittajakauma. Kunkin 5 cm:n luokan keskiläpimittana käytettiin luokan keskiarvon alapuolella olevaa täyttä senttiä, esim. luokalle 5–10 cm keskiläpimittaa 7 cm. Maapuukoivujen tilavuus laskettiin maapuukuusten tilavuuden sekä koivu/kuusimaapuiden lukumääräsuhteen avulla.

*[3] Kuutiomäärä vanhimmissa (ikä 240–270 vuotta) primäärikuusikoissa; ks. ed.

Taulukko 3. Lahopuun tilavuus mäntyvaltaisissa vanhoissa (valtapuuston ikä 150–300 vuotta) luonnontilaisissa metsissä Fennoskandiassa.

Kasvupaikkatyyppi (metsätyyppi)	Alue, paikka	Leveys- ja pituusaste	Metsiköitä kpl	Lahopuuta m^3/ha ($\bar{x}$ ± SD)	Viite
Kuiva kangas	Keski-Ruotsi	62°30'N15°30'E	1	120	1
Tuore kangas	Keski-Ruotsi	63°30'N17°30'E	1	85	1
Tuore kangas	Pohjois-Ruotsi	66°N20°30'E	1	66	1
Tuore – kuiva kangas (LMT – MCCIT), metsämaa	Pohjois-Suomi, Kittilä – Inari	68°–68°30'N, 24°–26°30'E	10	25 ±11	2, 3
Tuore – kuiva kangas (LMT – MCCIT), kitumaa	Pohjois-Suomi, Kittilä – Inari	68°–68°30'N, 24°–26°30'E	10	13 ± 7	2, 3

Viitteet: (1) Linder ym. (1997), (2) Sippola ym. (1994), (3) Sippola ym. (1998).

Taulukko 4. Lahopuun tilavuus palon jälkeisissä lehtipuuvaltaisissa, keski-ikäisissä (valtapuuston ikä 80–150 vuotta) luonnontilaisissa metsissä.

Kasvupaikkatyyppi (metsätyyppi), ikä	Alue, paikka	Leveys- ja pituusaste	Metsiköitä kpl	Lahopuuta m^3/ha ($\bar{x}$ ± SD)	Viite
Tuore kangas, 88	Keski-Ruotsi	61°30'N15°30'E	1	111	1
Tuore kangas, 97	Keski-Ruotsi	62°N15°30'E	1	69	1
Tuore kangas, 108	Pohjois-Ruotsi	65°30'N16°E	1	28	1
Tuore kangas, ~ 130	Pohjois-Ruotsi	65°30'N16°E	19	47	2
Tuore kangas (HMT), 80–104	Pohjois-Suomi	65°–68°N, 24°–29°E	8	64*[1]	3
Tuore kangas (HMT) 125–150	Pohjois-Suomi	65°–68°N, 24°–29°E	11	23–45*[1]	3

Viitteet: (1) Linder ym. (1997), (2) Linder (1986), (3) Sirén (1955).
*[1] Kuutiomäärä lehtipuuvaltaisissa primäärikuusikoissa; tilavuus laskettu Sirénin (1955) taulukoissa esittämien kuolleen puuston läpimittaluokittaisten runkolukujen perusteella; tilavuuden laskennassa käytetyt oletukset ks. taulukko 2.

Palon jälkeen syntyneissä, keski-ikäisissä, lehtipuuvaltaisissa metsissä lahopuuta näyttäisi julkaistujen tietojen perusteella olevan vähemmän kuin vastaavan kasvupaikan vanhoissa metsissä (taulukko 4). Pohjois-Ruotsissa lahopuun keskimääräinen tilavuus oli 79 m^3/ha pitkään palolta säästyneissä, korkeiden alueiden kuusikoissa, ja samalla alueella noin 130 vuotta sitten palaneissa, lehtipuuvaltaisissa metsissä (ruots. lövbränna) 47 m^3/ha (Linder 1986). Sirén (1955) tutki sarjan eri ikäisiä palon tai muun häiriön jälkeen syntyneitä paksusammalkuusikoita Pohjois-Suomessa. Julkaisussa ei esitetä lahopuun kuutiomääriä, mutta likimääräiset tilavuudet on mahdollista laskea kuolleiden pysty- ja maapuiden kappalemäärien perusteella, jotka on julkaisussa esitetty 5 cm:n läpimittaluokittain (ks. taulukko 2). Lahopuuta oli keskimäärin noin 65 m^3/ha 80–104-vuotiaissa metsiköissä,

25–45 m^3/ha 125–150-vuotiaissa metsiköissä, noin 50 m^3/ha 180–195-vuotiaissa metsiköissä ja eniten, noin 125 m^3/ha, 240–270-vuotiaissa metsiköissä (taulukot 2 ja 4). Lehtilahopuun osuus oli selvästi suurin nuorimmissa, 80–104-vuotiaissa metsiköissä.

Lahopuun määrä talousmetsissä

Talousmetsissä eri metsänhoitotoimenpiteet vähentävät lahopuun määrää sekä yksittäisen metsikön että koko maiseman tasolla. Harvennushakkuissa poistetaan alle jääneet ja heikentyneet puut, ts. pyritään ottamaan luonnonpoistuma talteen. Jos kuollutta puustoa syntyy kerrallaan enemmän luontaisten häiriöiden, kuten myrskyn, lumenmurtojen tai hyönteistuhojen seurauksena, pyritään häiriöalueiden puusto korjaamaan talteen. Laki metsän sieni- ja hyönteistuhojen torjunnasta (Suomen säädöskokoelma 263/1991) ja sen perusteella annetut maa- ja metsätalousministeriön päätökset velvoittavat maanomistajaa korjaamaan vahingoittuneen puuston viimeistään seuraavana kesänä, mikäli vaurioitunutta havupuustoa on metsässä yli 10 % puuston runkoluvusta tai vähintään 20 puun ryhmissä. Tehokas metsäpalojen torjunta ja vaurioituneiden puiden korjuu pienten palonalkujen jälkeen ovat johtaneet siihen, että palanutta puuta esiintyy talousmetsissä hyvin vähän.

Etelä-Suomessa on mitattu yli 100-vuotiaita tuoreen kankaan kuusivaltaisia talousmetsiä melko suuri määrä eri hankkeissa (taulukko 5). Lahopuuta on tyypillisesti noin 10 m^3/ha, kaikkein vanhimmissa 120–150-vuotiaissa metsissä jopa yli 20 m^3/ha. Koska lähes kaikki mitatut metsiköt ovat olleet valtion tai yhtiöiden mailla ja osa suojeltuja vanhojen metsien kohteita, pitänee tulosten yleistettävyyteen yksityismaille suhtautua varovaisesti. Nuorissa, 1–70-vuotiaissa metsissä lahopuun määrä on ollut selvästi pienempi, keskimäärin vain noin pari kuutiometriä hehtaarilla (kuva 1). Laajimmat lahopuun määrän kartoitukset on toistaiseksi tehty Metsähallituksen alue-ekologisten suunnitelmien yhteydessä (Hallman ym. 1996). Kurun alue-ekologisessa suunnittelussa lahopuu mitattiin 249 kuviolta, joiden yhteispinta-ala oli 450 hehtaaria (Keto-Tokoi ym. 1996). Kuviot eivät olleet otos suunnittelualueen metsistä, vaan tiettyjen poimintaehtojen mukaan kuviotiedostoista ennalta valittuja mahdollisia avainbiotooppikohteita. Niillä kohteilla, jotka maastotarkistusten perusteella hyväksyttiin avainbiotoopeiksi, lahopuuta oli keskimäärin 7,4 m^3/ha, muilla talousmetsäkuvioilla vain 1,4 m^3/ha.

Taulukko 5. Lahopuun tilavuus eri tyyppisissä ja -ikäisissä talousmetsissä.

Kasvupaikkatyyppi (metsätyyppi), ikä	Alue, paikka	Leveys- ja pituusaste	Metsiköitä kpl	Lahopuuta m^3/ha ($\bar{x}$ ± SD)	Viite
Tuore kangas (MT), 100–150	Etelä-Suomi, Evo, Lohikoski	61°N25°E, 61°30'N29°E	6	23 ±10*[1]	1
Tuore kangas (MT), 1–40	Etelä-Suomi, Evo, Lohikoski	61°N25°E, 61°30'N29°E	11	3 ± 3	1
Tuore kangas (MT), 95–118	Etelä-Suomi, Parkano-Ruovesi	62°N23–24°E	10	14 ± 8	2
Tuore kangas (MT), 124–145	Etelä-Suomi, Parkano-Ruovesi	62°N23–24°E	10	22 ±11*[1]	2
Useita tyyppejä, etup. lehto–tuore kangas, > 85	Etelä-Suomi, Kuru	62°N24–25°E	249	1,4 (7,4)*[2]	3
Tuore kangas (MT), > 90	Etelä-Suomi, P-Häme, P-Savo	62°N23°30'E 62–62°30'N29°E	43	7 ± 5	4
Tuore kangas (MT), 10–70	Etelä-Suomi, Kiihtelysvaara ym.	62°30'N30°30'E	11	1,7 ± 2,0	5
Tuore kangas (MT), 80–90	Etelä-Suomi, Kiihtelysvaara ym.	62°30'N30°30'E	5	10 ±10	5
Kuivahko kangas (VT), 9–60	Etelä-Suomi, Kiihtelysvaara ym.	62°30'N30°30'E	10	2,1 ± 2,3	5
Kuivahko kangas (VT), 80–100	Etelä-Suomi, Kiihtelysvaara ym.	62°30'N30°30'E	4	5 ± 2	5
Tuore kangas (HMT), 150	Pohjois-Suomi, Kolari	67°N24°E	1	8	6
Tuore kangas (LMT), 15	Pohjois-Suomi, Kittilä	68°N24°E	3	3 ± 0,5*[3]	7, 8
Kuivahko–kuiva kangas, (EMT–UVET), 1–40	Pohjois-Suomi, Kittilä – Inari	68°–68°30'N, 24°–26°30'E	9	19 ±10*[3]	7, 8

Viitteet: (1) Jaakkola (1995), (2) Siitonen ym. (1998a), (3) Keto-Tokoi ym. (1996), (4) Jalonen ja Vanha-Majamaa (1998), (5) Siitonen ym. (1995) ja julkaisematon, (6) Siitonen (1994b), (7) Sippola ym. (1994), (8) Sippola ym. (1998).

*[1] Keskiarvoissa vanhojen talousmetsien lisäksi mukana vanhojen metsien suojelukohteita, joissa puusto ei kuitenkaan luonnontilainen, vaan aiemmin hakkuilla käsiteltyä.

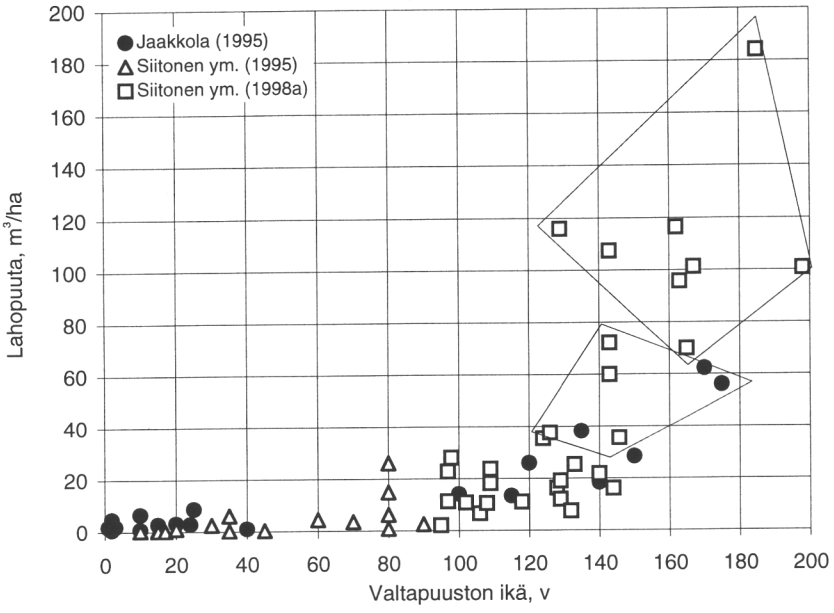
*[2] Ensimmäinen luku lahopuun keskimääräinen määrä talousmetsissä, suluissa lahopuun keskimääräinen määrä avainbiotoopeiksi valituissa, lahopuustoltaan poikkeuksellisissa kohteissa.

*[3] Tuoreen kankaan metsiköt avohakkuulla uudistettuja kuusikoita, kuivahkon – kuivan kankaan metsiköt siemenpuuhakkuulla uudistetuja männiköitä.

Metsäkeskus Tapio on selvittänyt luonnonhoitotavoitteiden toteutumista hakkuissa ja metsänuudistamisessa (Niemelä ja Kostamo 1995, Niemelä ja Arnkil 1996 ja 1997). Yksi mitatuista tunnuksista on ollut ainespuumitat täyttävän (rinnankorkeusläpimitta >10 cm), arviointikohteissa pysyvästi säästettävän elävän ja kuolleen puuston määrä. Arvioitavat kohteet on valittu satunnaisotannalla suunnitelmarekistereistä niistä yksityismaiden ja metsäyhtiöiden hakkuista, jotka on suunniteltu uusien metsänhoito-ohjeiden käyttöönoton jälkeen

(yksityismetsissä 1.9.1994). Kesällä 1995 tarkastettiin 800 kohdetta yhteispinta-alaltaan 3 900 ha, ja kesällä 1996 1030 kohdetta yhteispinta-alaltaan 3 253 ha (noin 2 % vuotuisesta uudistushakkuualasta ja noin 0,3 % kasvatushakkuualasta).

Ensimmäisenä arviointivuonna 1995 hakkuualoilla oli säästetty keskimäärin 3,4 m^3/ha elävää ja kuollutta puustoa, toisena arviointivuonna 1996 3,7 m^3/ha. Tästä määrästä suurin osa oli elävää havu- ja lehtipuustoa sekä tuoreita tuulenkaatoja. Hakkuuta edeltävän, pidemmälle lahonneen lahopuun (maapuut, kelot ja pökkelöt) tilavuus oli 1995 0,8 m^3/ha ja 1996 0,7 m^3/ha. Arvokkaiden luontokohteiden (metsälakiehdotuksessa luetellut kohteet, avainbiotoopit ja rantametsät) osuus tarkastetusta pinta-alasta oli v. 1995 5,1 % ja 1996 5,4 %. Näillä kohteilla säästettyä puustoa oli huomattavasti enemmän, v. 1995 21 m^3/ha ja 1996 19,2 m^3/ha.



Kuva 1. Lahopuun määrä eri ikäisissä tuoreen kankaan (MT) kuusivaltaisissa metsiköissä Etelä-Suomessa kolmessa eri tutkimuksessa (Jaakkola 1995, Siitonen ym. 1995 ja julkaisematon, Siitonen ym. 1998a). Kuvassa ylemmällä monikulmiolla merkityt metsiköt ovat puustoltaan luonnontilaisia vanhoja metsiköitä. Alemman monikulmion sisällä olevat metsiköt ovat suojeltuja vanhojen metsien kohteita, joissa puustoa on kuitenkin aiemmin käsitelty lähinnä harsintahakkuin.

Valtakunnan metsien inventointien yhteydessä on mitattu käyttöpuuksi kelpaavan kuolleen puun määrä ensimmäisestä inventoinnista lähtien, mutta ei käyttöpuuksi kelpaamattoman lahopuun määrää. Keväällä 1996 alkaneeseen valtakunnan metsien yhdeksänteen inventointiin on lisätty lahopuun mittaus yhtenä uusista monimuotoisuutta kuvaavista tunnuksista. Ensimmäiset alustavat tulokset ovat valmistuneet Pohjois-Savon metsäkeskuksen alueelta (Tomppo 1997). Lahopuun (yli 10 cm:n runkopuun) keskimääräinen tilavuus metsä- ja kitumaalla oli metsätalouden maalta mitattujen 4 746 koealan perusteella 3,5 m^3/ha.

Lahopuun laatu luonnontilaisissa- ja talousmetsissä

Vanhoissa luonnonmetsissä läpimittaluokkiin 20–29 cm ja 30–39 cm kuuluvat puut muodostavat yleensä suurimman osan lahopuuston tilavuudesta, mutta myös järeiden 40–49 cm puiden osuus tilavuudesta voi olla huomattava (Siitonen ym. 1998a ja b). Talousmetsissä suurin osa lahopuun tilavuudesta koostuu usein kannoista ja pieniläpimittaisista (<10 cm ja 10–19 cm) harvennus- ja hakkuutähdelatvuksista ja -rangoista (Siitonen ym. 1995 ja 1998a).

Luonnontilaisissa metsissä lahopuuta syntyy jatkuvasti erilaisten häiriöiden seurauksena, joten kaikkiin eri lahoasteisiin kuuluvia puita esiintyy yleensä samassa metsikössä. Talousmetsistä puuttuu varsinkin järeäläpimittainen, pitkälle lahonnut maapuu, jonka muodostumiseen kuluva aika on pitempi kuin talousmetsissä tavallisesti noudatettavat kiertoajat. Vanhoissa luonnontilaissa tuoreen kankaan kuusikoissa Pohjois-Hämeessä lahopuuta oli keskimäärin noin kymmenen kertaa enemmän kuin vanhoissa talousmetsissä, mutta esimerkiksi järeää lehtilahopuuta oli luonnontilaisissa metsissä noin 35 kertaa enemmän (Siitonen ym. 1998a).

Lahopuun dynamiikka: taustaa

Lahopuun tilavuus vanhassa metsässä vakiintuu periaatteessa uuden lahopuun muodostumisnopeuden (keskimääräisen vuotuisen luonnonpoistuman) ja vanhan lahopuun lahoamisnopeuden määräämälle tasolle (Harmon ym. 1986, Tyrrell ja Crow 1994b). Käytännössä lahopuun määrä samassakin metsikössä vaihtelee hyvin paljon riippuen metsikön sukkessiovaiheesta ja häiriödynamiikasta. Harvoin toistuvat, voimakkaat häiriöt tuottavat usein kerrallaan yhtä paljon lahopuuta

kuin mitä vuotuisen kuolleisuuden kautta muuten muodostuu koko metsikön kiertoajan kuluessa (Sprugel 1984, Lang 1985, Harmon ym. 1986, Franklin ym. 1987). Tutkimuksissa, joissa on selvitetty lahopuun määriä saman metsätyypin eri sukkessiovaiheissa (nk. kronosekvenssi), lahopuun määrä on poikkeuksetta ollut suurin heti sukkession alussa, pienin keski-ikäisissä metsissä ja suhteellisen suuri taas vanhoissa metsissä (Sprugel 1984, Agee ja Huff 1986, Spies ym. 1988, Sturtevant ym. 1997). Voimakkaan, metsikön uudistumiseen johtavan häiriön – kuten metsäpalon – seurauksena koko elävä puusto voi muuttua kerrallaan lahopuuksi. Edellisen puusukupolven kuollut puusto on usein pääasiallinen lahopuun lähde ensimmäiset sata vuotta häiriön jälkeen (Spies ym. 1988). Lahopuun määrä vähenee häiriön jälkeen ja on pienimmillään keski-ikäisissä metsissä: häiriössä kuolleet puut häviävät lahoamisen seurauksena, ja toisaalta uusi puusukupolvi tuottaa aluksi vain vähän uutta lahopuuta. Metsikön varttuessa poistuma kasvaa itseharvenemisen ja ulkoisten häiriöiden seurauksena (Sturtevant ym. 1997). Poistuva puusto myös järeytyy ja lahopuuta kertyy, kunnes poistuma ja lahoaminen saavuttavat epävakaan tasapainotilan vanhassa metsässä (Tyrrel ja Crow 1994a, 1994b). Runsaasti lahopuuta voi olla eri-ikäisrakenteisissa metsissä, jotka uudistuvat jatkuvasti pienialaisten aukkohäiriöiden (tuulenkaadot, hyönteis- ja sienituhot) seurauksena (Hansen ym. 1991, Kuuluvainen ym. 1998).

Puiden lahoamisnopeutta on selvitetty monilla eri puulajeilla ja monentyyppisissä metsissä Pohjois-Amerikassa (Harmon ym. 1986). Yleensä lahoamista on voitu parhaiten kuvata yksinkertaisella negatiivisella eksponentiaalisella mallilla (Lambert ym. 1980, Foster ja Lang 1982, Means ym. 1985, Mattson ym. 1987, Arthur ym. 1992, Tyrrell ja Crow 1994). Kuolleesta puusta lahoaa vuosittain tietty (prosentti)osuus, joten vuosittain lahoava absoluuttinen määrä riippuu jäljellä olevasta lahopuun määrästä. Puiden lahoamisnopeudesta on Fennoskandian alueelta julkaistu tiettävästi vain kaksi pysyviin koealoihin perustuvaa arviota: kuusimaapuiden häviäminen kesti Eteläa-Ruotsissa Fibyn aarnimetsässä (60°N 17°E) vähintään 70 vuotta (Liu ja Hytteborn 1991), mutta Pohjois-Ruotsissa (65°N 16°E) vähintään 200 vuotta (Hofgaard 1993). Etelä-Suomeen todennäköisesti sovellettavissa olevia tietoja puiden lahoamisnopeudesta on kuitenkin julkaistu Luoteis-Venäjältä (59°N 31–32°E, noin 100 km Pietarin eteläpuolella) (Krankina ja Harmon 1995). Toistuvasti mitatuilla pysyvillä koealoilla männyn vuotuinen lahoamisnopeus oli 3,3 %, kuusen 3,4 % ja koivun 4,5 %. Tällä lahoamisnopeudella kuusenrunko hävinnee näkyvänä maapuuna noin 50–100 vuodessa, mikä sopii hyvin yksiin Etelä-Ruotsin havaintojen (Liu ja Hytteborn 1991) kanssa.

Lahopuun dynamiikka: sukkessiomalli Etelä-Suomen luonnontilaisille MT-kuusikoille

Tietoja lahopuun määristä tuoreilta metsäpaloalueilta ei ole julkaistu, mutta metsäpalossa muodostuvan lahopuun määrä on pääteltävissä elävän ja kuolleen puuston määrästä ennen paloa. Ankarakin palo kuluttaa vain osan lahopuusta ja tuskin lainkaan elävien puiden runkopuuta (Johnson 1992). Palon jälkeisen uuden puusukupolven tuottaman lahopuun kertymisnopeutta on myös mahdollista arvioida kasvu- ja poistumamallien avulla. Yhdistämällä palossa kuolleen puuston lahoaminen ja uuden lahopuun muodostuminen saadaan lahopuun määrää saman metsikön eri sukkessiovaiheissa kuvaava malli (Harmon ym. 1986, Spies ym. 1988, Sturtevant ym. 1997).

Pohjois-Hämeessä luonnontilaisissa vanhoissa mustikkatyypin kuusikoissa elävän puuston tilavuus oli keskimäärin 396 m^3/ha ja lahopuun tilavuus 111 m^3/ha (Siitonen ym. 1998a). Ensimmäisessä vaihtoehdossa (kuva 2a) on oletettu, että koko metsikön puusto kuolisi kerrallaan ankarassa latvapalossa, ja lahopuusta palaisi noin puolet. Heti palon jälkeen lahopuuta olisi tällöin keskimäärin noin 450 m^3/ha ja enimmillään yli 600 m^3/ha. Lahoamisnopeudeksi on oletettu 3,5 % vuodessa, jolloin palossa kuolleesta puustosta lahoaa puolet 20 vuodessa, 75 % 40 vuodessa ja 90 % 65 vuodessa. Pohjois-Hämeessä lahoamisnopeus on todennäköisesti hitaampi kuin 3,5 %, mikä on mitattu noin 300 km etelämpänä. Mikäli lahoamisnopeus olisi 3,0 % vuodessa, lahoaisi palossa kuolleesta puustosta puolet noin 25 vuodessa, 75 % 50 vuodessa ja 90 % 75 vuodessa. Lahoamisnopeus todennäköisissä rajoissa ei siten vaikuta oleellisesti mallin tuloksiin.

Uuden lahopuun kertymisnopeutta voidaan arvioida mm. Ilvessalon (1920) mustikkatyypin kuusikoille esittämien luonnonpoistuma-arvojen mukaan. Ilvessalon kasvu- ja tuottotaulukoissa esitetään eri puulajien ja eri metsätyyppien täystiheille harventamattomille (luonnontilassa kehittyneille) metsiköille kokonaispoistuma viisivuotisjaksoittain 130-vuoden ikään asti. Perusmallissa (kuva 2a) on oletettu, että luonnonpoistuma on MT-kuusikon mukainen, että vuosittain kuollut puu alkaa heti seuraavan vuoden alusta lahota 3,5 %:n vuotuisella nopeudella, ja että poistuma pysyy samalla tasolla kuin 125–130-vuoden ikäisessä metsikössä (1,7 m^3/ha/v) tätä vanhemmassakin metsikössä.

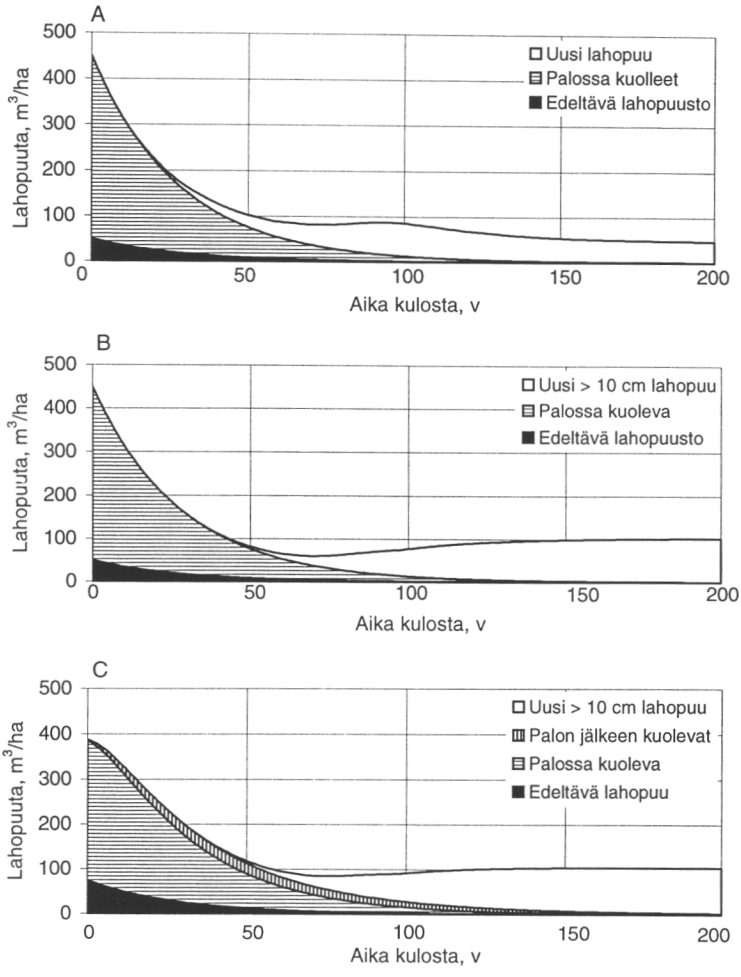
Perusmallissa lahopuun määrä on korkeimmillaan heti häiriön jälkeen aina noin 50-vuoden ikään asti. Pieni nousu noin sadan vuoden iässä johtuu siitä, että Ilvessalon taulukoissa luonnonpoistuma on suurimmillaan 80–90-vuotiaissa metsiköissä (3,4 m^3/ha/v), jonka jäl-

keen poistuma pienenee. Perusmalli johtaa siihen, että lahopuun määrä laskee yli 100-vuotiaassa metsikössä ja tasoittuu vähän alle 50 kuutiometriin hehtaarilla noin 200-vuotiaassa metsikössä.

Perusmallissa lahopuun määrä ei saavuta sitä keskimääräistä tasoa (111 m^3/ha), mikä vanhoissa mustikkatyypin kuusikoissa todellisuudessa esiintyi. Yli 100-vuotiaassa metsikössä keskimääräinen vuotuinen poistuma vaikuttaa eniten siihen, mille tasolle lahopuun määrä asettuu. Koska Ilvessalo (1920) valitsi tutkimukseensa mahdollisuuksien mukaan täystiheitä metsiköitä, joissa ei esiintynyt luonnontuhoja, kuvaavat luonnonpoistuma-arvot lähinnä metsikön sisäisen kilpailun (itseharvenemisen) takia muodostuvaa kuollutta puuta. Vanhoissa metsissä kuitenkin ulkoiset häiriöt, kuten tuulenkaadot sekä sieni- ja hyönteistuhot, todennäköisesti lisäävät selvästi puuston kuolleisuutta (Peet ja Christensen 1987).

Toisessa vaihtoehdossa (kuva 2b) poistumaa on lisätty siten, että lahopuun määrä saavuttaa vanhoissa metsissä havaitun noin sadan kuutiometrin tason. Tälle tasolle päästään 150 vuodessa, mikäli poistuma ei laske yli 90-vuotiaassa metsikössä ja on noin 4 m^3/ha/v yli 100-vuotiaassa metsikössä. Toisessa vaihtoehdossa on lisäksi laskettu vain 10 cm minimiläpimittaa järeämmän lahopuun määrä olettaen, että ≥ 10 cm läpimittaisten puiden tilavuusosuus poistumasta kasvaa tasaisesti 0 %:sta 90 %:iin 30–80-vuotiaassa metsikössä. Lahopuun määrä on mallin mukaan pienimmillään 50–100-vuotiaassa metsikössä, mikä johtuu palossa kuolleen puuston lahoamisesta sekä viipeestä uuden järeän lahopuun muodostumisessa. Mitä järeäläpimittaisempaa kuollutta puuta tarkastellaan, sitä pidempi aika kuluu, ennenkuin uusi puusukupolvi alkaa tätä tuottaa. Esim. ≥ 30 cm uuden lahopuun muodostuminen alkanee vasta noin sadan vuoden kuluttua häiriöstä.

Edellisissä malleissa on oletettu, että palossa kuolleen puuston lahoaminen alkaa heti palon jälkeen. Palossa kuolleet puut pysyvät kuitenkin jonkin aikaa pystyssä, ja pystyynkuolleet kuivat rungot eivät lahoa juuri lainkaan (Johnson ja Greene 1991). Lahoaminen pääsee vauhtiin vasta puiden kaatumisen jälkeen. Lisäksi koko puusto ei välttämättä kuole kerrallaan palossa. Kolmannessa vaihtoehdossa (kuva 2c) on oletettu, että ylispuumännyt selviävät palosta ja kuolevat palon jälkeen 2 %:n vuotuisella kuolleisuusnopeudella (tällöin puolet puista kuolee seuraavan 35 vuoden aikana ja 90 % seuraavan 115 vuoden aikana). Pohjois-Hämeen vanhoissa mustikkatyypin kuusikoissa ylispuumäntyjen tilavuus oli keskimäärin noin 100 m^3/ha. Palaneiden kuusten kaatumisnopeudeksi on oletettu 10 % vuodessa (tällöin puolet puista on kaatunut 7 vuodessa ja 90 % 22 vuodessa). Paloa edeltävästä



Kuva 2. Lahopuun sukkessiomalli luonnontilaiselle MT-kuusikolle Etelä-Suomessa. A) Vanhan metsän puusto kuolee kerrallaan palossa. Lahopuu on jaettu ennen paloa metsässä olleeseen lahopuuhun, palossa kuolleeseen puustoon ja palon jälkeisen uuden puusukupolven tuottamaan lahopuuhun. Uuden puusukupolven tuottaman lahopuun määrä on Ilvessalon (1920) MT-kuusikoille esittämän keskimääräisen vuotuisen luonnonpoistuman suuruinen. B) Vanhan metsän puusto kuolee kerrallaan palossa. Uuden puusukupolven poistumaa on korjattu >90 vuotiaassa metsikössä siten, että lahopuun määrä saavuttaa vanhoissa metsissä havaitun vähän yli 100 m^3/ha tason. Lisäksi vaihtoehdossa on tarkasteltu vain ≥10 cm läpimittaista uutta lahopuuta. C) Ylispuumännyt säilyvät palossa ja kuolevat 2 %:n vuotuisella kuolleisuudella. Palossa kuolleet kuuset kaatuvat palon jälkeen 10 %:n vuotuisella nopeudella, josta seuraa lahoamisen alkamisessa viipymä.

lahopuusta on oletettu palavan neljännes. Tässä vaihtoehdossa viive palossa kuolleen puuston lahoamisessa ja palosta selvinneen puuston tuottama uusi lahopuu johtavat siihen, että lahopuun määrä ei juuri laske keski-ikäisessäkään metsikössä.

Lahopuun määrä eri sukkessiovaiheiden välillä voi edelleen tasoittua, jos:

1. suurempi osuus edellisestä puusukupolvesta selviää häiriöstä,
2. pystyyn kuolleiden puiden kaatumisnopeus on pienempi kuin 10 % vuodessa,
3. lahoamisvakio on pienempi kuin 3,5 %,
4. ulkoiset häiriöt kasvattavat puuston poistuman jo nuoruusvaiheessa suuremmaksi kuin mitä itseharvenemisesta aiheutuu tai
5. metsikkö uudistuu lehtipuuvaltaiseksi puustoksi, jonka kasvu ja poistuma ovat nuoruusvaiheessa suuremmat kuin havupuuvaltaisen puuston; lehtipuusukupolven kuolleisuus kasvaa todennäköisesti myös nopeasti puuston rappeutuessa noin sadan vuoden jälkeen.

Vastaavasti lahopuun määrä keski-ikäisissä metsiköissä ja/tai koko sukkessiokierron kuluessa laskee, jos:

1. metsikkö ei uudistu heti häiriön jälkeen,
2. metsikkö uudistuu aukkoiseksi, metsätalouden termein vajaatuottoiseksi taimikoksi, jonka kasvu ja poistuma ovat pienemmät kuin täystiheän metsikön,
3. lahoamisvakio on suurempi kuin 3,5 % tai
4. häiriöiden toistumisväli on lyhyempi kuin aika, mikä kuluu puuston tilavuuden palautumiseen häiriötä edeltävälle tasolle.

Lahopuun dynamiikka: erot luonnontilaisten ja talousmetsien välillä

Luonnontilaisissa metsissä lahopuuta muodostuu suuri määrä metsikön uudistumiseen johtavissa häiriöissä. Myrskytuhossa häiriötä edeltävä lahopuusto säilyy kokonaan ja metsäpalossa osittain, joten heti häiriön jälkeenkin metsikössä on kaikkiin eri lahoasteisiin kuuluvaa lahopuuta. Mikäli osa edellisen puusukupolven puista selviää häiriöstä hengissä, tämä puusto tuottaa nuorissa ja keski-ikäisissä metsiköissä jatkuvasti uutta, järeää lahopuuta (Lee ym. 1997). Täten eri lahoasteisiin kuuluvaa järeää lahopuuta esiintyy läpi metsikön sukkessiokierron.

Talousmetsissä lähes koko metsikön runkopuusto otetaan talteen päätehakkuussa. Häiriötä (hakkuuta) edeltävä lahopuusto häviää myös suureksi osaksi hakkuussa. Mahdolliset maapuut, erityisesti pitkälle lahonneet rungot, hajoavat maanmuokkauksen yhteydessä. Hakkuussa jäljelle jäävät pieniläpimittaiset hakkuutähdelatvukset kuuluvat kaikki samaan lahoasteeseen ja häviävät nopeasti (ks. McCarthy ja Bailey

1993). Nuorissa ja keski-ikäisissä metsiköissä ei synny järeää lahopuuta. Ohjekiertoaikojen mukaan puusto uudistetaan iässä, missä järeän kuolleen puun muodostuminen vasta alkaisi.

Lahopuulla elävä lajisto

Lahopuusta riippuvaisten lajien kokonaislajimäärä

Suomen metsälajistoon kuuluu varovaisestikin arvioituna useita tuhansia lahopuusta riippuvaisia lajeja eli saproksyylejä (taulukko 6). Lahopuusta riippuvaisia lajeja kuuluu lähes kaikkiin eliöryhmiin. Saproksyylit ovat jossain elinkiertonsa vaiheessa riippuvaisia kuolleista tai kuolevista puista, puuta lahottavista sienistä, tai toisista lahopuulla elävistä lajeista (Speight 1989). Jos arvioidaan, että noin puolet Suomen 42 000 tunnetusta lajista on metsälajeja (jako metsälajeihin ja muihin riippuu mm. siitä, lasketaanko metsäksi myös puustoiset suot, tunturikoivikot tai muut metsätalouden maan kitu- ja joutomaat), on saproksyylien osuus koko metsälajistosta vähintään viidennes.

Tiedot eri lajien elintavoista ja habitaattivaatimuksista vaihtelevat huomattavasti eri taksonomisten ryhmien välillä. Suhteellisen hyvin tunnettuja ryhmiä ovat mm. kovakuoriaiset, käävät ja epiksyylisammalet, huonosti tunnettuja, lajirikkaita ryhmiä ovat erityisesti kaksisiipiset ja loispistiäiset. Keskeinen ongelma kaikkien ryhmien kohdalla on se, että lajien elintapojen kuvaukset ovat hajallaan erittäin laajassa eri ryhmien taksonomiaa, faunistiikkaa ja ekologiaa koskevassa kirjallisuudessa. Ainoa tapa saada jo olemassa oleva tieto laajalti käyttökelpoiseksi ja helposti saatavaksi olisi elintapatietojen kokoaminen tietokannoiksi.

Talukko 6. Eri eliöryhmiin kuuluvien lahopuusta riippuvaisten lajien arvioitu lajimäärä Suomessa.

Eliöryhmä	Lajimäärä
Käävät	200
Orvakat	300
Muut suursienet	500
Piensienet	satoja
Jäkälät	50
Sammalet	50
Sukkulamadot	satoja
Punkit	300
Kovakuoriaiset	800
Kaksisiipiset	500–1000
Pistiäiset	500–1000
Muut hyönteiset	100

Taulukossa esitetyt eliöryhmät ovat hyvin eritasoisia taksonomisia yksikköjä, esim. kovakuoriaiset (*Coleoptera*) on hyönteislahko, sukkulamadot (*Nematoda*) on pääjakso, punkit (*Acari*) on parafyleettinen alaluokka, jäkälät (*Lichenes*) on ekologinen ryhmä jäkälöityneitä sieniä, ja piensienet sisältää joukon eritasoisia taksonomisia yksikköjä.

Lahopuulajien metapopulaatiodynamiikka

Lahopuut ovat laikuittain esiintyvä, epäjatkuva elinympäristö. Kukin lahoava runko muodostaa erillisen elinympäristölaikun. Lahoava puu on jatkuvasti muuttuva elinympäristö, joka lopulta häviää lahoamisen seurauksena. Tämä tarkoittaa sitä, että kukin runko on tietylle lajille sopiva elinympäristö vain rajallisen ajan. Jotta lahopuusta riippuvainen laji säilyisi jollain alueella, sen täytyy asuttaa uusia elinympäristölaikkuja keskimäärin samalla nopeudella kuin vanhoja elinympäristölaikkuja häviää (Söderström 1989, Herben ja Söderström 1992, Söderström ja Jonsson 1992). Useimpien lahopuusta riippuvaisten lajien populaatiodynamiikkaa ja esiintymistä voi todennäköisesti kuvata ja selittää metapopulaatio-käsitteen ja -mallien avulla (Hanski 1991, 1994, Hanski ja Gilpin 1991, Hanski ym. 1995). Metapopulaatio muodostuu erillisissä elinympäristölaikuissa elävistä paikallispopulaatioista. Koska mikään paikallispopulaatio (eli yhdessä puussa elävä populaatio) ei yksin voi taata lajin säilymistä, riippuu metapopulaation säilyminen tai häviäminen sopivien elinympäristölaikkujen koosta, määrästä ja tiheydestä sekä paikallispopulaatioiden häviämisnopeudesta ja uusien laikkujen asutusnopeudesta. Jos sopivien elinympäristölaikkujen tiheys alittaa tietyn kriittisen arvon, ei uusien laikkujen asutusnopeus riitä kompensoimaan häviämistä vanhoista, sopimattomaksi käyvistä laikuista.

Lahopuusta riippuvaisilla lajeilla on toistaiseksi tehty vähän tutkimuksia siitä, miten niiden esiintyminen riippuu sopivien elinympäristölaikkujen määrästä. Sverdrup-Thygeson ja Midtgaard (1996) sekä Rukke ja Midtgaard (1996) selvittivät haisupimikän (*Bolitophagus reticulatus*) esiintymistä taulakääpäisissä pökkelöissä kahdella alueella Etelä-Norjassa. Haisupimikkä on monofagi, joka elää vain kuolleissa taulakäävissä (Midtgaard ym. 1996). Lajin esiintyminen käyttäytyi metapopulaatiomallin ennusteiden mukaisesti: esiintymistodennäköisyys kuolleissa taulakäävissä väheni, kun kääpien määrä rungolla (ts. elinympäristölaikun koko) pieneni tai etäisyys lähimpiin asuttuihin laikkuihin kasvoi. Siitonen ja Martikainen (1994) vertasivat harvinaisten hyönteislajien esiintymistä lahoavissa haavoissa Itä-Suomessa ja Venäjän Karjalassa. Rajan kummallakin puolella tutkittiin noin 120 satunnaisesti valittua kuollutta tai kuolevaa, isoa haapaa. Saman suuruisessa näytteessä tavattiin Karjalan puolelta kymmenen haapaan erikoistunutta uhanalaista tai harvinaista lajia, Suomesta ei yhtään. Vaikka myös Suomen puolella tutkittiin suuri joukko harvinaisille lajeille sopivia puita, tällaisille puille tyypillisiä lajeja ei tavattu. Mahdollinen selitys on se, että kuolleiden haapojen tiheys

talousmetsissä on niin pieni, että ne eivät pysty ylläpitämään haavasta riippuvaisten lajien metapopulaatioita.

Metsätalouden vaikutukset lahopuulla elävään lajistoon

Metsätalouden vaikutuksia lahopuulla elävään lajistoon voidaan arvioida epäsuorasti yleisen ekologisen pinta-ala – lajimäärä -suhteen avulla (MacArthur ja Wilson 1967, Kouki 1993). Tällöin kysymys kuuluu, kuinka paljon lajimäärän voi odottaa laskevan, jos sopivan elinympäristön (lahopuu) määrä vähenee esim. kymmenenteen tai sadanteen osaan alkuperäisestä. Monilla eri eliöryhmillä havaittu riippuvuus osoittaa, että pinta-alan pieneneminen noin kymmenenteen osaan aiheuttaa sen, että noin kolmasosa lajeista häviää (Rosenzweig 1995). Metsätalouden vaikutuksia yksittäisten lajien yleisyyteen ja runsauteen voidaan samoin epäsuorasti arvioida sillä perusteella, kuinka paljon lajeille sopivia lahopuita talousmetsissä keskimäärin esiintyy. Esimerkiksi lahoaviin haapoihin erikoistunut, rikas lajisto puuttuu väistämättä metsiköistä, joissa järeitä, lahoavia haapoja ei esiinny (Siitonen 1994a). Metsätalouden lajistovaikutusten suora selvittäminen edellyttää vertailuja eri tavoin käsiteltyjen ja luonnontilaisten metsien ja metsäalueiden lajiston välillä.

Seuraavaan kirjallisuuskatsaukseen on koottu keskeisiä tuloksia uusista pohjoismaisista tutkimuksia, joissa on selvitetty metsätalouden vaikutuksia lahopuulla elävään lajistoon. Katsaus ei pyri olemaan kattava synteesi, vaan sen tarkoituksena on esitellä tutkimukseen perustuvia esimerkkejä siitä, miten edellä kuvatut erot lahopuun määrässä, laadussa ja dynamiikassa luonnontilaisten ja hoidettujen metsien välillä heijastuvat lajiston monimuotoisuuteen eri eliöryhmissä.

Lahopuilla kasvavat sammalet ja jäkälät

Gustafsson ja Hallinbäck (1988) vertasivat pohjakerroksen sammallajistoa vanhassa metsässä (valtapuusto noin 160 v) ja kolmessa läheisessä hakkuukypsässä (valtapuusto 80–110 v) talousmetsässä Etelä-Ruotsissa. Pohjakerroksen lajistossa ei juurikaan ollut eroa vanhan metsän ja talousmetsien välillä, ja runsaiden lajien peittävyydet olivat hyvin samanlaisia eri metsiköissä. Vanhan metsän lajimäärä (88 lajia) oli kuitenkin selvästi suurempi kuin talousmetsien lajimäärä (56, 71 ja

72 lajia). Vanhan metsän suurempi lajimäärä johtui harvinaisista, isoilla maapuilla kasvavista maksasammalista, jotka puuttuivat talousmetsistä. Myös Söderström (1988) havaitsi aarnimetsä ja vanha talousmetsä -vertailussaan epiksyylimaksasammalten esiintyvän selvästi runsaampana aarnimetsässä, missä sopivia kasvualustoja eli pitkälle lahonneita maapuita oli jatkuvasti saatavissa.

Andersson ja Hytteborn (1991) vertasivat lahopuulla kasvavaa sammallajistoa Etelä-Ruotsissa Fibyn aarnimetsässä ja läheisessä vanhassa talousmetsässä. Aarnimetsästä tavattiin 48 lahopuulla kasvavaa sammallajia, talousmetsästä 33. Puolet kaikista tavatuista lajeista esiintyi sekä aarnimetsässä että talousmetsässä; yhteiset lajit olivat yleisiä maaperälajeja tai monenlaisilla kasvualustoilla esiintyviä lajeja. Selvin ero aarnimetsän ja talousmetsän lajistossa oli lahopuusta riippuvaisten epiksyylilajien määrässä: näitä tavattiin aarnimetsästä 16, joista vain viisi esiintyi myös talousmetsässä. Epiksyylispesialistien keskimääräinen lajimäärä runkoa kohti kasvoi lahoasteen mukana: pitkälle lahonneissa rungoissa oli keskimäärin yli viisi kertaa enemmän lajeja kuin kovissa rungoissa. Keskimääräinen lajimäärä runkoa kohti riippui myös erittäin selvästi rungon läpimitasta: suurimman läpimittaluokan (>40 cm) puissa oli keskimäärin kymmenkertainen määrä lajeja verrattuna pienimmän läpimittaluokan (5–10 cm) runkoihin. Puulajeittain tarkasteltuna ylivoimaisesti rikkain lajisto tavattiin haavan rungoilta. Lahon maapuun tilavuus oli aarnimetsässä n. seitsenkertainen verrattuna talousmetsään (73 ja 11 m^3/ha), ja pinta-ala (eli epiksyylisammalten kasvualusta) yli kaksinkertainen (880 ja 380 m^2/ha). Talousmetsässä valtaosa pinta-alasta kertyi pieniläpimittaisista <10 cm hakkuutähdelatvuksista, kun taas aarnimetsässä järeiden läpimittaluokkien (30–40 ja >40 cm) runkojen osuus pinta-alasta oli huomattava. Tutkimuksen johtopäätös oli, että epiksyylilajien suurempi lajimäärä aarnimetsässä selittyi saatavilla olevien kasvualustojen sekä suuremman määrän että paremman laadun perusteella.

Lahottajasienet

Bader ym. (1995) selvittivät lahottajasienilajistoa yhdessätoista vanhassa kuusivaltaisessa metsässä Pohjois-Ruotsissa. Metsiköt oli käsitelty voimakkuudeltaan vaihtelevin harsintahakkuin vuosisadan vaihteen molemmin puolin, minkä jälkeen puusto oli kehittynyt ilman harvennuksia. Harsintahakkuiden voimakkuus selvitettiin laskemalla kantojen määrä hehtaarilla. Täten oli mahdollista selvittää lahopuun saatavuuden vaikutusta lahottajalajistoon vanhoissa, lähes luonnonti-

laisissa metsissä, joissa valtapuuston ikä vaihteli 110–251 vuoden välillä. Kussakin metsikössä tutkittiin kaikki vähintään 10 cm läpimittaiset kuusimaapuut.

Sekä kokonaislajimäärä että uhanalaisten lajien määrä vähenivät merkitsevästi (kokonaislajimäärä noin 20:stä kymmeneen), kun aiempien hakkuiden voimakkuus kasvoi. Tämä johtui siitä, että hakkuut sekä vähensivät maapuiden määrää että vaikuttivat saatavilla olevien maapuiden laatuun: vähemmän käsitellyillä alueilla maapuut olivat keskimäärin suurempia ja pidemmälle lahonneita kuin voimakkaammin käsitellyillä alueilla. Sekä metsikön kokonaislajimäärä että uhanalaisten lajien määrä kasvoivat, kun maapuiden määrä lisääntyi ja/tai keskikoko ja keskilahoaste kasvoivat. Isojen puiden poisto noin 100 vuotta sitten harsinnoissa aiheutti sen, että uusia, järeitä maapuita oli muodostunut myöhemmin vähän.

Sienisääsket

Sienisääskiä (*Mycetophilidae*) tunnetaan Suomesta yli 450 lajia (Hackman 1980), joista suurin osa elää metsissä. Laajojen kasvatusten perusteella noin puolet lajistosta elää maassa kasvavilla sienillä ja puolet puuta lahottavilla sienillä (Yakovlev 1994), joten sienisääsket ovat varsin lajirikas saproksyyliryhmä. Økland (1994) tutki sienisääskilajistoa kuusivaltaisissa metsissä Etelä-Norjassa. Vertailtavana oli viisi vanhaa metsää, joita oli käsitelty harsintahakkuin noin 60 vuotta aiemmin, viisi talousmetsää, jotka oli avohakattu 70–120 vuotta sitten, sekä viisi avohakkuualaa. Lajimäärä erosi merkitsevästi eri käsittelyjen välillä: avohakkuilta tavattiin keskimäärin 18 lajia, talousmetsistä 16 lajia ja vanhoista metsistä 28 lajia. Myös lajikoostumus erosi merkitsevästi eri käsittelyjen välillä. Harvinaisia lajeja saatiin yli kaksinkertainen määrä vanhoista metsistä verrattuna muihin käsittelyihin. Vanhojen metsien lajisto ei ollut palautunut 70–120 vuotta aikaisemmin avohakattuihin metsiköihin. Toisessa tutkimuksessa (Økland 1996) verrattiin lajistoa 17 vanhassa kuusimetsässä, jotka olivat joko luonnontilaisia tai joita oli käsitelty voimakkuudeltaan vaihtelevin harsintahakkuin. Aineisto käsitti 34 557 yksilöä, jotka kuuluivat 262 lajiin. Kummassakin tutkimuksessa sienisääskien lajimäärää selittivät parhaiten metsikön ajallista ja alueellista jatkuvuutta kuvaavat muuttujat sekä useat lahopuuta kuvaavat muuttujat. Øklandin (1994, 1996) mukaan sienisääskien lajirikkaus tietyllä paikalla selittyy sienidiversiteetin perusteella, mikä taas riippuu mm. erilaisten lahopuuhabitaattien määrästä ja jatkuvasta saatavuudesta.

Kovakuoriaiset

Väisänen ym. (1993) vertasivat kovakuoriaislajistoa Pyhä-Häkin aarnimetsässä ja ympäröivissä vanhoissa talousmetsissä; näytteenottomenetelmänä käytettiin lahopuiden kuorimista. Lajimäärä per runko tai tutkittu kuoripinta-ala ei eronnut aarnimetsän ja talousmetsän välillä. Sen sijaan harvinaisten lajien määrä per kuoripinta-ala oli merkitsevästi suurempi aarnimetsässä. Kirjoittajien mukaan harvinaisten, elintavoiltaan erikoistuneiden habitaattispesialistien suurempi määrä aarnimetsässä voi selittyä joko lahopuun määrän (harvinaiset lajit tarvitsevat runsaasti lahopuuta huonon leviämiskykynsä tai populaatiodynamiikkansa takia), metsikön historian (lahopuun jatkuvuuden) tai mikroilmaston erojen ja sitä kautta lahopuiden laadun perusteella.

Saproksyylien kovakuoriaisten lajimäärän riippuvuus saatavilla olevan lahopuun määrästä on osoitettu useissa eri tutkimuksissa ja mittakaavoissa. Siitonen (1994b) vertasi kovakuoriaislajistoa Länsi-Lapissa kahdessa lähekkäin sijaitsevassa paksusammalkuusikossa, joista toinen oli luonnontilainen, toinen harvennuksin käsitelty talousmetsä. Näytteenottomenetelmänä käytettiin lahopuiden kuorimista tasavälein perustetuilta 500 m^2:n ympyräkoealoilta sekä ikkunapyyntiä. Kummassakin metsikössä ympyräkoealoilta löydetty sekä laji- että yksilömäärä olivat sitä suuremmat mitä enemmän koealalla oli lahopuuta. Sekä lahoihin kuusiin että koivuihin erikoistuneet lajit olivat selvästi runsaampia luonnontilaisessa metsässä, missä lahopuun määrä oli nelinkertainen käsiteltyyn metsään verrattuna (32 ja 8 m^3/ha).

Økland ym. (1996) selvittivät saproksyylikovakuoriaislajistoa Etelä-Norjassa noin 160 km^2:n laajuisella kuusimetsäalueella, jonka eri osissa aiempien hakkuiden voimakkuus vaihteli. Alueen eri osiin perustettiin 49 koealaa vanhoihin, >80-vuotiaisiin kuusimetsiin, joiden häiriöhistoria ja lahopuun määrä vaihtelivat. Kultakin koealalta mitattiin suuri joukko (yhteensä 35) puustoa, lahopuuta, kasvillisuutta ja ympäröivää maisemaa kuvaavaa ympäristömuuttujaa. Näytteenotto lajistosta tapahtui ikkunapyynnin avulla. Eri ympäristömuuttujien vaikutusta lajistoon tutkittiin kolmessa eri mittakaavassa: pienessä koealan mittakaavassa sekä (yhdistämällä useita lähekkäisiä koealoja) suuressa 1 km^2:n ja 4 km^2:n mittakaavassa.

Aineiston koko oli yhteensä noin 23 258 yksilöä, jotka kuuluivat 194 lahopuulla elävään lajiin. Kaikissa mittakaavoissa lahopuun kokonaismäärää ja lahopuun diversiteettiä (eri lahopuulaatujen määrää) kuvaavat muuttujat selittivät parhaiten lajistoa: mitä enemmän lahopuuta ja/tai mitä useampia lahopuulaatuja, sitä rikkaampi lajisto. Aiempien hakkuiden ja harvennusten määrä ja lajimäärä korreloivat

negatiivisesti suurissa mittakaavoissa. Pienin lajirikkaus oli alueella, joka oli viime vuosisadan lopussa kokonaan avohakattu. Kirjoittajien mukaan lajit eivät ilmeisesti olleet pystyneet uudelleenasuttamaan aluetta, koska etäisyys lähdehabitaatteihin oli liian suuri.

Siitonen ym. (1995) ja Martikainen ym. (1996) selvittivät laaja-alaisen metsien käsittelyn eron vaikutusta kovakuoriaislajiston monimuotoisuuteen Suomen itärajalla Suomessa ja Karjalan tasavallassa. Tutkimuksessa hyödynnettiin laaja-alainen "ekologinen kenttäkoe", jossa alunperin samanlaisia, Suomelle kuuluneita alueita on viimeiset viisikymmentä vuotta käsitelty eri tavoin rajan eri puolilla. Kummallekin puolen rajaa perustettiin satunnaisiin kohtiin 30 koealaa eri ikäisiin MT- ja VT-tyypin talousmetsiin. Kultakin koealalta mitattiin tavanomaiset metsikkötunnukset sekä lahopuun määrä hehtaarin alalta. Kovakuoriaislajistosta otettiin näytteitä ikkunapyydysten avulla.

Aineiston koko oli 29 024 kovakuoriaisyksilöä ja 623 lajia. Useissa lajiryhmissä lajistossa oli hyvin vähän eroja rajan eri puolilla. Suurin osa runsaista lajeista tavattiin kummastakin maasta. Lahopuulla elävässä lajistossa oli kuitenkin selviä eroja maiden välillä. Saproksyylilajeja tavattiin Karjalan puolelta noin viidennes enemmän kuin Suomesta (217 ja 179 lajia). Useimmat yksilömäärältään runsaista lajeista olivat runsaampia Karjalan puolella. Selvin ero lajistossa oli harvinaisten (korkeintaan 25 esiintymää Suomessa) lahopuulajien määrässä, joita tavattiin Suomesta kaksi lajia, kumpaakin yksi yksilö, Karjalan puolelta 23 lajia ja yhteensä 94 yksilöä. Ero lajistossa selittyi lahopuun määrällä, jossa oli maitten välillä lähes kymmenkertainen ero: Suomessa keskimäärin 3,7 m^3/ha (vaihteluväli koealoilla 0,1–26 m^3/ha), Karjalassa 28,7 m^3/ha (vaihteluväli 0,1–213 m^3/ha). Yksittäisten koealojen lahopuun määrän ja saproksyylien lajimäärän välillä oli merkitsevä positiivinen korrelaatio: mitä enemmän lahopuuta, sitä enemmän lajeja.

Säästöpuiden merkitys lajistolle

Kaila ym. (1995, 1997) vertasivat avohakkuualalle jätetyissä koivupökkelöissä esiintyvää lajistoa vanhan metsän sisällä olevien pökkelöiden lajistoon Etelä-Suomessa. Hakkuut oli tehty 0,5–4,5 vuotta aikaisemmin. Vertailtavana oli yhteensä seitsemän metsää ja kahdeksan hakkuuaukeaa, ja kummassakin ympäristössä 25 pökkelöä. Näytteenottomenetelmänä käytettiin runkoon kiinnitettyjä ikkunapyydyksiä. Aineisto käsitti yli 10 000 lahopuulla elävää kovakuoriaisyksilöä ja 129 lajia.

Keskimääräinen yksilömäärä ja lajimäärä pyydystä (pökkelöä) kohti eivät eronneet sulkeutuneen metsän ja avohakkuun välillä, mutta yksittäiset lajit esiintyivät epätasaisesti suosien jompaa kumpaa ympäristöä. Hakkuuaukeilla esiintyi runsaana useita lajeja, mitkä puuttuivat tai olivat satunnaisia sulkeutuneessa metsässä. Sulkeutuneessa metsässä esiintyi vastaavasti lajeja, mitä tavattiin vain satunnaisesti hakkuuaukeilta. Tutkimuksen johtopäätös oli, että hakkuuaukeille jätetyissä kuolleissa puissa voi elää sekä tavallisia, elinympäristövaatimuksiltaan erikoistumattomia lahopuulajeja, että myös monia sellaisia kovakuoriaislajeja, jotka ovat nimenomaan erikoistuneet häiriöiden jälkeisiin sukkessiovaiheisiin.

Vastaavanlaisia tuloksia on saatu myös Etelä-Ruotsista, jossa Ahnlund ja Lindhe (1992) vertasivat lajistoa usein palaneissa kalliokkoisissa männiköissä, eri ikäisillä paloalueilla sekä hakkuualueilla, joihin oli jätetty runsaasti elävää ja kuollutta puustoa. Hakkuuaukeiden säästöpuista tavattiin yhteensä 31 Ruotsissa uhanalaiseksi luokiteltua lahopuulajia, paloalueilta 27 ja metsistä 13 lajia. Kirjoittajien mukaan järeät, lahoasteeltaan vaihtelevat pökkelöt aukeilla paikoilla ovat tärkeitä monille uhanalaisille saproksyylilajeille.

Johtopäätökset

1. Luonnontilaisissa metsissä lahopuun määrä vaihtelee kasvupaikan tuottokyvyn, metsikön sukkessiovaiheen ja häiriöfrekvenssin mukaan. Fennoskandian alueella pienimmät keskimääräiset arvot vanhoissa metsissä ovat suuruusluokkaa 20 m^3/ha metsänrajaa lähellä olevissa männiköissä ja kuusikoissa, suurimmat keskimääräiset arvot suuruusluokkaa 120 m^3/ha eteläboreaalisen vyöhykkeen kuusikoissa. Vaihteluväli yksittäisten metsiköiden välillä on tätäkin suurempi.
2. Sekä eri ikäisistä sukkessiovaiheista julkaistut mittaustiedot että lahopuun määrää kuvaavat mallit osoittavat, että luonnontilaisissa metsissä lahopuun määrä on selvästi suurimmillaan voimakkaiden häiriöiden (esim. metsäpalo) jälkeen sukkession alkuvaiheessa. Lahopuun määrä on pienimmillään keski-ikäisissä metsissä ja kasvaa taas vanhoissa metsissä.
3. Suurin ero lahopuun määrässä luonnontilaisten ja hoidettujen metsien välillä on nuorissa sukkessiovaiheissa, joissa luonnontilaisissa metsissä on 100–150 kertaa enemmän lahoavaa >10 cm runkopuuta kuin uusien ohjeidenkaan mukaan uudistetuissa metsissä. Pienimmillään ero lahopuun määrässä voi olla noin kymmenker-

tainen vanhojen luonnonmetsien ja selvästi ohjekiertoaikaa vanhempien, 100–150 vuotiaiden talousmetsien välillä.

4. Noin viidesosa kaikista metsälajeista on lahopuusta riippuvaisia. Sekä teoreettiset ennusteet, jotka perustuvat lajimäärän riippuvuuteen sopivan elinympäristön määrästä, että monet metsälajistoa koskevat tutkimukset osoittavat, että lahopuun alhainen määrä talousmetsissä vähentää selvästi lajiston monimuotoisuutta.
5. Uusien metsänhoitosuositusten (Metsäkeskus Tapio 1994, MTK 1995, Korhonen ja Savonmäki 1997) mukaan talousmetsien monimuotoisuutta pyritään lisäämään säästämällä lahopuita läpi koko metsikön kiertoajan ja jättämällä päätehakkuussa myös eläviä säästöpuita, jotka kuolevat myöhemmin ja muodostavat jatkuvasti uutta järeää lahopuuta. Nämä suositukset ovat jo tämänhetkisenkin tutkimustiedon nojalla erittäin vankasti perusteltavissa.

Kirjallisuus

Agee, J.K. & Huff, M.H. 1986. Fuel succession in a western hemlock/Douglas fir forest. Canadian Journal of Forest Research 17: 697–704.

Ahnlund, H. & Lindhe, A. 1992. Hotade vedinsekter i barrskogslandskapet – några synpunkter utifrån studier av sörmländska brandfält, hällmarker och hyggen. Entomologisk Tidskrift 113: 13–23.

Andersson, L.I. & Hytteborn, H. 1991. Bryophytes and decaying wood – a comparison between managed and natural forest. Holarctic Ecology 14: 121–130.

Arnborg, T. 1942. Lågaföryngring i en syd-lappländsk granurskog. Svenska Skogvårdsförbundets Tidskrift 40: 47–78.

Arthur, M.A. & Fahey, T.J. 1989. Mass and nutrient content of decaying boles in an Engelman spruce – subalpine fir forest, Rocky Mountain National Park, Colorado. Canadian Journal of Forest Research 20: 730–737.

— , Tritton, L.M. & Fahey, T.J. 1992. Dead bole mass and nutrients remaining 23 years after clear-felling of a northern harwood forest. Canadian Journal of Forest Research 23: 1298–1305.

Bader, P., Jansson, S. & Jonsson, B.G. 1995. Wood-inhabiting fungi and substratum decline in selectively logged boreal spruce forests. Biological Conservation 72: 355–363.

Edmonds, R.L. 1986. Decomposition rates and nutrient dynamics in small-diameter woody litter in four forest ecosystems in Washington, U.S.A. Canadian Journal of Forest Research 17: 499–509.

Engelmark, O. 1987. Fire history correlations to forest type and topography in northern Sweden. Annales Botanici Fennici 24: 317–324.

Foster, J.R. & Lang, G.E. 1982. Decomposition of red spruce and balsam fir boles in the White Mountains of New Hampshire. Canadian Journal of Forest Research 12: 617–626.

Franklin, J.F., Cromack, K., Denison, W., McKee, A., Maser, C., Sedell, J., Swanson, F. & Juday, G. 1981. Ecological characteristics of old-growth douglas-fir forests. USDA Forest Service. General Technical Report PNW-118. 48 s.

— Shugart, H.H. & Harmon, M.E. 1987. Tree death as an ecological process. The causes, consequences, and variability of tree mortality. BioScience 37: 550–556.

Graham, R.L. & Cromack, K. 1982. Mass, nutrient content and decay rate of dead boles in rain forests of Olympic National Park. Canadian Journal of Forest Research 12: 511–521.

Grier, C.C. 1978. A Tsuga heterophylla – Picea sitchensis ecosystem of coastal Oregon: decomposition and nutrient balances of fallen logs. Canadian Journal of Forest Research 8: 198–206.

— & Logan, R.S. 1977. Old-growth Pseudotsuga menziesii communities of a western Oregon watershed: biomass distribution and production budgets. Ecological Monographs 47: 373–400.

— Vogt, K.A., Keyes, M.R. & Edmonds, R.L. 1981. Biomass distribution and above- and below-ground production in young and mature Abies amabilis zone ecosystems of the Washington Cascades. Canadian Journal of Forest Research 11: 155–167.

Gustafsson, L. & Hallinbäck, T. 1988. Bryophyte flora and vegetation of managed and virgin coniferous forests in south-west Sweden. Biological Conservation 44: 283–300.

Hackman, W. 1980. Enumeratio Dipterorum Fenniae. Notulae Entomologicae 60: 17–48.

Hallman, E., Hokkanen, M., Juntunen, H., Korhonen, K.-M., Raivio, S., Savela, O., Siitonen, P., Tolonen, A. & Vainio, M. 1996. Alue-ekologinen suunnittelu. Metsähallituksen metsätalouden julkaisuja 3. 59 s.

Hansen, A.J., Spies, T.A., Swanson, F.J. & Ohman, J.L. 1991. Conserving biodiversity in managed forests. Lessons from natural forests. BioScience 41: 382–392.

Hanski, I. 1991. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. Biological Journal of Linnean Society 42: 17–38.

— 1994. Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. Tree 9: 131–135.

— & Gilpin, M. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. Biological Journal of Linnean Society 42: 3–16.

— Pakkala, T., Kuussaari, M. & Guanchun Lei 1995. Metapopulation persistence of an endangered butterfly in a fragmented landscape. Oikos 72: 21–28.

Harmon, M.E. & Chen Hua. 1991. Coarse woody debris dynamics in two old-growth ecosystems. Comparing a deciduous forest in China and a conifer forest in Oregon. BioScience 41: 604–610.

— , Franklin, J.F., Swanson, F.J., Sollins, P., Gregory, S.V., Lattin, J.D., Andersson, N.H., Cline, S.P., Aumen, N.G., Sedell, J.R., Lienkaemper, G.W., Cromack, K. & Cummins, K.W. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. Advances in Ecological Research 15: 133–302.

— , Ferrel, W.K. & Franklin, J.F. 1990. Effects of carbon storage of conversion of old-growth forest to young forest. Science 247: 699–702.

Harvey, A.E., Larsen, M.J. & Jurgensen, M.F. 1976. Distribution of ectomycorrhizae in a mature douglas-fir/ larch forest soil in western Montana. Forest Science 22: 393–398.

— Jurgensen, M.F. & Larsen, M.J. 1978. Seasonal distribution of ectomycorrhizae in a mature douglas-fir/ larch forest soil in western Montana. Forest Science 24: 203–208.

— Larsen, M.J. & Jurgensen, M.F. 1979. Comparative distribution of ectomycorrhizae in soils of three western Montana forest habitat types. Forest Science 25: 350–358.

Herben, T. & Söderström, L. 1992. Which habitat parameters are most important for the persistence of a bryophyte species on patchy, temporary substrates? Biological Conservation 59: 121–126.

Hofgaard, A. 1993. 50 years of change in a Swedish boreal old-growth Picea abies forest. Journal of Vegetation Science 4: 773–782.

Hytteborn, H. & Packham, J.R. 1987. Decay rate of Picea abies logs and the storm gap theory: a re-examination of Sernander plot III, Fiby urskog, central Sweden. Arboricultural Journal 11: 299–311.

Ilvessalo, Y. 1920. Kasvu- ja tuottotaulukot Suomen eteläpuoliskon mänty-, kuusi- ja koivumetsille. Acta Forestalia Fennica 15: 1–94.

Jaakkola, S. 1995. Kuollut puusto. Teoksessa: Raivio, S. (toim.). Talousmetsien luonnonsuojelu – yhteistutkimushankkeen väliraportti. Metsähallituksen luonnonsuojelujulkaisuja A/43. s. 30–36.

Jalonen, J. & Vanha-Majamaa, I. 1998. Metsänkäsittelyn vaikutus aluskasvillisuuteen – tutkimuksen ja otannan ongelmat. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 705: 239–253.

Johnson, E.A. 1992. Fire and vegetation dynamics: Studies from the North American boreal forest. Cambridge University Press, Cambridge. 125 s.

— & Greene, D.F. 1991. A method for studying dead bole dynamics in Pinus contorta var. latifolia – Picea engelmannii forests. Journal of Vegetation Science 2: 523–530.

Jurgensen, M.F., Larsen, M.J., Spano, S.D., Harvey, A.E. & Gale, M.R. 1984. Nitrogen fixation associated with increased wood decay in douglas-fir residue. Forest Science 30: 1038–1044.

— , Larsen, M.J., Graham, R.T. & Harvey, A.E. 1987. Nitrogen fixation in woody residue of northern Rocky Mountain conifer forest. Canadian Journal of Forest Research 17: 1283–1288.

— , Harvey, A.F., Graham, R.T., Pagedumroese, D.S., Tonn, J.R., Larsen, M.J. & Jain, T.B. 1997. Impacts of timber harvesting on soil organic matter, nitrogen, productivity and health of inland northwest forests. Forest Science 43: 234–251.

Kaila, L., Martikainen, P. & Punttila, P. 1995. Pökkelöt hakkuuaukioilla – hyötyvätkö taantuneet lahopuukovakuoriaiset? Julkaisussa: Hannelius, S. & Niemelä, P. (toim.). Monimuotoisuus metsien hoidossa. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 564: 65–71.

— Martikainen, P. & Punttila, P. 1997. Dead trees left in clear-cuts benefit saproxylic Coleoptera adapted to natural disturbances in boreal forest. Biodiversity and Conservation 6: 1–18.

Keenan, R. J., Prescott, C.E. & Kimmins, J.P. 1992. Mass and nutrient content of woody debris and forest floor in western red cedar and western hemlock forests on northern Vancouver Island. Canadian Journal of Forest Research 23: 1052–1059.

Keto-Tokoi, P., Korhonen, I., Paavonen, A., Seppänen, J. & Vesterinen, J. 1996. Kurun alue-ekologinen suunnitelma. Metsähallituksen metsätalouden julkaisuja 4. 49 s.

Korhonen, K.-M. & Savonmäki, S. (toim.) Metsätalouden ympäristöopas. Metsähallitus, Helsinki. 130 s.

Kouki, J. 1993. Luonnon monimuotoisuus valtion metsissä – katsaus ekologisiin tutkimustarpeisiin ja suojelun mahdollisuuksiin. Metsähallituksen luonnonsuojelujulkaisuja A/11. 88 s.

Krankina, O.N. & Harmon, M.E. 1995. Dynamics of the dead wood carbon pool in northwestern Russian boreal forests. Water, Air and Soil Pollution 82: 227–238.

Kropp, B.R. 1982. Rotten wood as mycorrhizal inoculum for containerized western hemlock. Canadian Journal of Forest Research 12: 428–431.

Kuuluvainen, T. 1994. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review. Annales Zoologici Fennici 31: 35–51.

— , Syrjänen, K. & Kalliola, R. 1998. Structure of pristine spruce taiga in northeastern Europe. Journal of Vegetation Science (painossa).

Laasasenaho, J. 1982. Taper-curve and volume functions for pine, spruce and birch. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 108: 1–74.

Lambert, R.L., Lang, G.E. & Reiners, W.A. 1980. Loss of mass and chemical change in decaying boles of a subalpine balsam fir forest. Ecology 61: 1460–1473.

Lang, G.E. 1985. Forest turnover and the dynamics of bole wood litter in subalpine balsam fir forest. Canadian Journal of Forest Research 15: 262–268.

— & Forman, R.T. 1978. Detrital dynamics in a mature oak forest: Hutcheson memorial forest, New Jersey. Ecology 59: 580–595.

Larsen, M.J., Harvey, A.E. & Jurgensen, M.F. 1980. Residue decay processes and associated environmental functions in northern Rocky Mountain forests. USDA Forest Service General Technical Report INT-90. s. 157–174.

Lee, P.C., Crites, S., Nietfeld, M., Nguyen, H.V. & Stelfox, J.B. 1997. Characteristics and origins of deadwood material in aspen-dominated boreal forests. Ecological Applications 7: 691–701.

Lehto, J. & Leikola, M. 1987. Käytännön metsätyypit. Kirjayhtymä, Helsinki. 96 s.

Linder, P. 1986. Kirjesålandet. En skogsbiologisk inventering av ett fjällnära urskogsområde i Västerbottens län. Sveriges Lantbruksuniversitet, Institutionen för skoglig ståndårtslära, Umeå. 108 s.

— , Elfving, B. & Zackrisson, O. 1997. Stand structure and successional trends in virgin boreal forest reserves in Sweden. Forest Ecology and Management 98: 17–33.

Liu Qinghong & Hytteborn, H. 1991. Gap structure, disturbance and regeneration in a primeval Picea abies forest. Journal of Vegetation Science 2: 391–402.

MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, New Jersey.

Martikainen, P., Siitonen, J., Kaila, L. & Punttila, P. 1996. Intensity of forest management and bark beetles in non-epidemic conditions: a comparison between Finnish and Russian Karelia. Journal of Applied Entomology 120: 257–264.

Maser, C. & Trappe, J.M. 1984. The seen and unseen world of the fallen tree. USDA Forest Service, General Technical Report, PNW-164. 56 s.

— , Tarrant, R.F., Trappe, J.M., Franklin, J.F., Spies, T.A., Cline, S.P., Cromack, K., Hansen, E., Sedell, J.R., Bisson, P.A., Swanson, F.J., Gregory, S.V., Gonor, J.J. & Benner, P.A. 1988. From the forest to the sea: a story of fallen trees. USDA Forest Service, General Technical Report PNW-GTR-229. 153 s.

Mattson, K.G., Swank, W.T. & Waide, J.B. 1987. Decomposition of woody debris in a regenerating, clear-cut forest in the Southern Appalachians. Candian Journal of Forest Research 17: 712–721.

McCarthy, B.C. & Bailey, R.R. 1993. Distribution and abundance of coarse woody debris in a managed forest landscape of the central Appalachians. Candian Journal of Forest Research 24: 1317–1329.

Means, J.E., Cromack, K. & MacMillan, P. 1985. Comparison of decomposition models using wood density of Douglas-fir logs. Candian Journal of Forest Research 15: 1092–1098.

Metsäkeskus Tapio. 1994. Luonnonläheinen metsänhoito. Metsänhoitosuositukset. Metsäkeskus Tapion julkaisuja 6/1994. 72 s.

Midtgaard, F., Rukke, B.A. & Sverdrup-Thygeson, A. 1996. Habitat selection of Bolitophagus reticulatus (L.) (Coleoptera, Tenebrionidae) inhabiting tinder fungus (Fomes fomentarius) in three boreal forest areas. Teoksessa: Midtgaard, F. The significance of fragmentation of boreal forest for the occurrence of selected Coleoptera. University of Oslo, Division of Zoology, Department of Biology, Oslo. 146 s.

MTK. 1995. Luonnon monimuotoisuus yksityismetsissä. MTK:n ohjelma ja suositukset. Maa- ja metsätuottajain keskusliitto MTK ry., Helsinki. 15 s.

Niemelä, H. & Arnkil, R. 1996. Metsäluonnon hoito hakkuissa ja metsänuudistamisessa. Arvioinnin maastotyöohjeet. Metsäkeskus Tapio, Helsinki. 18 s.

— & Arnkil, R. 1997. Metsäluonnon hoito hakkuissa ja metsänuudistamisessa. Metsäkeskus Tapio, Helsinki. 12 s. + 11 liites.

— & Kostamo, J. 1995. Metsäluonnon hoito hakkuissa ja metsänuudistamisessa. Metsäkeskus Tapio, Helsinki. 10 s.

Peet, R.K. & Christensen, N.L. 1987. Competition and tree death. BioScience 37: 586–595.

Rosenzweig, M.L. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University Press.

Rukke, B.A. & Midtgaard, F. 1996. The importance of scale and spatial variables for the fungivorous beetle Bolitophagus reticulatus (Coleoptera, Tenebrionodae) in a fragmented forest landscape. Teoksessa: Midtgaard, F. The significance of fragmentation of boreal forest for the occurrence of selected Coleoptera. University of Oslo, Division of Zoology, Department of Biology, Oslo. 146 s.

Sernander, R. 1936. Granskär och Fiby urskog. En studie över stormluckornas och marbuskarnas betydelse i den svenska granskogens regeneration. Acta Phytogeographica Suecica 8: 1–232.

Siitonen, J. 1994a. Vanhan haavikon uhanalaiset. Teoksessa: Snellman, V. (toim.). Tutkimus metsien kestävyyden ja käytön perustana. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 523: 87–94.

— 1994b. Decaying wood and saproxylic Coleoptera in two old spruce forests: a comparison based on two sampling methods. Annales Zoologici Fennici 31: 89–95.

— & Martikainen, P. 1994. Occurrence of rare and threatened insects living on decaying Populus tremula: A comparison between Finnish and Russian Karelia. Scandinavian Journal of Forest Research 9: 185–191.

— Martikainen, P., Kaila, L., Nikula, A. & Punttila, P. 1995. Kovakuoriaislajiston monimuotoisuus eri tavoin käsitellyillä metsäalueilla Suomessa ja Karjalan tasavallassa. Julkaisussa: Hannelius, S. & Niemelä, P. (toim.). Monimuotoisuus metsien hoidossa. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 564: 43–63.

— Martikainen, P., Punttila, P. & Rauh, J. 1998a. Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth mesic boreal forests in southern Finland. (käsikirjoitus)

— Penttilä, R. & Kotiranta, H. 1998b. Decaying wood, polyporous fungi and saproxylic insects in an old-growth spruce forest in Vodlozersky National Park, Russian Karelia. (käsikirjoitus)

Silvester, W.B., Sollins, P., Verhoeven, T. & Cline, S.P. 1982. Nitrogen fixation and acetylene reduction in decaying conifer boles: effects of incubation time, aeration and moisture content. Canadian Journal of Forest Research 12: 646–652.

Sippola, A.-L., Siitonen, J. & Kallio, R. 1994. Kovakuoriaislajiston monimuotoisuus pohjoisissa metsänrajametsissä. Julkaisussa: Tasanen, T., Varmola, M. & Niemi, M. (toim.). Metsänraja tutkimuksen kohteena. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 539: 71–79.

— , Siitonen, J. & Kallio, R. 1998. Amount and quality of coarse woody debris in natural and managed coniferous forests near the timberline in Finnish Lapland. Scandinavian Journal of Forest Research. (painossa)

Sirén, G. 1955. The development of spruce forest on raw humus sites in northern Finland and its ecology. Acta Forestalia Fennica 62: 1–363.

Sollins, P. 1982. Input and decay of coarse woody debris in coniferous stands in western Oregon and Washington. Canadian Journal of Forest Research 12: 18–28.

Speight, M. 1989. Saproxylic invertebrates and their conservation. Council of Europe, Strasbourg. 82 s.

Spies, T.A., Franklin, J.F. & Thomas, T.B. 1988. Coarse woody debris in douglas-fir forests of western Oregon and Washington. Ecology 69: 1689–1702.

Sprugel, D. 1984. Changes in biomass components through stand development in wave-regenerated balsam fir forests. Canadian Journal of Forest Research 15: 269–278.

Sturtevant, B.R., Bissonnette, J.A., Long, J.N. & Roberts, D.W. 1997. Coarse woody debris as a function of age, stand structure, and disturbance in boreal Newfoundland. Ecological Applications 7: 702–712.

Suomen Säädöskokoelma 263/1991. Laki metsän sieni- ja hyönteistuhojen torjunnasta. s. 566–568.

Sverdrup-Thygeson, A. & Midtgaard, F. 1996. Pore fungi as islands in boreal forest: spatial distribution of the darkling beetle Bolitophagus reticulatus (Coleoptera, Tenebrionidae). Teoksessa: Midtgaard, F. The significance of fragmentation of boreal forest for the occurrence of selected Coleoptera. University of Oslo, Division of Zoology, Department of Biology, Oslo. 146 s.

Syrjänen, K., Kalliola, R., Puolasmaa, A. & Mattson, J. 1994. Landscape structure and forest dynamics in subcontinental Russian taiga. Annales Zoologici Fennici 31: 89–95.

Söderström, L. 1988. The occurrence of epixylic bryophytes and lichen species in an old natural and managed forest stand in northeast Sweden. Biological Conservation 45: 169–178.

— 1989. Regional distribution patterns of bryophyte species on spruce logs in northern Sweden. The Bryologist 92: 349–355.

— & Jonsson, B.G. 1992. Naturskogarnas fragmentering och mossor på temporära substrat. Svensk Botanisk Tidskrift 86: 185–198.

Tomppo, E. 1997. Pohjois-Savon metsäkeskuksen alueen metsävarat ja niiden kehitys 1952–1996. Metla, Helsingin tutkimuskeskus. Moniste. 16 s.

Tyrrell, L.E. & Crow, T.A. 1994a. Structural characteristics of old-growth hemlock – hardwood forests in relation to age. Ecology 67: 1548–1559.

— & Crow, T.A. 1994b. Dynamics of dead wood in old-growth hemlock – hardwood forests of northern Wisconsin and northern Michigan. Canadian Journal of Forest Research 24: 1672–1683.

Yakovlev, E.B. 1994. Palearctic Diptera associated with fungi and myxomycetes. (Venäjänkielinen julkaisu, tiivistelmä englannin kielellä.) Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Forest Research Institute, Petrozavodsk. 128 s.

Väisänen, R., Biström, O. & Heliövaara, K. 1993. Sub-cortical Coleoptera in dead pines and spruces: is primeval species composition maintained in managed forest? Biodiversity and Coservation 2: 95–113.

Zackrisson, O. 1977. Influence of forest fires on the North Swedish boreal forest. Oikos 29: 22–32.

Økland, B. 1994. Mycetophilidae (Diptera), an insect group vulnerable to forestry practices? A comparison of clearcut, managed and semi-natural spruce forests in southern Norway. Biodiversity and Conservation 3: 68–85.

— 1996. Unlogged forests: Important sites for preserving the diversity of mycetophilids (Diptera: Sciaroidea). Biological Conservation 76: 297–310 s.

— , Bakke, A., Hågvar, S. & Kvamme, T. 1996. What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway. Biodiversity and Conservation 5: 75–100.

108 viitettä.

7 Reunavaikutteisen suokasvillisuuden merkitys metsien monimuotoisuudelle

Leila Korpela

Sisällys

Johdanto 164
Reunavaikutus 164
Reunavaikutteinen kasvillisuus 164
Reunavaikutteiset (korpiset) kasvupaikat 165
Luonnontilaisen reunavaikutteisen suokasvillisuuden vaihtelu, rakenne ja monimuotoisuus 167
Kasvillisuuden päävaihtelusuunnat ja rakenne 169
Puuston rakenteellinen monimuotoisuus 171
Metsäojituksen vaikutus pohjakerrokseen 171
Johtopäätökset 173
Kirjallisuus 174

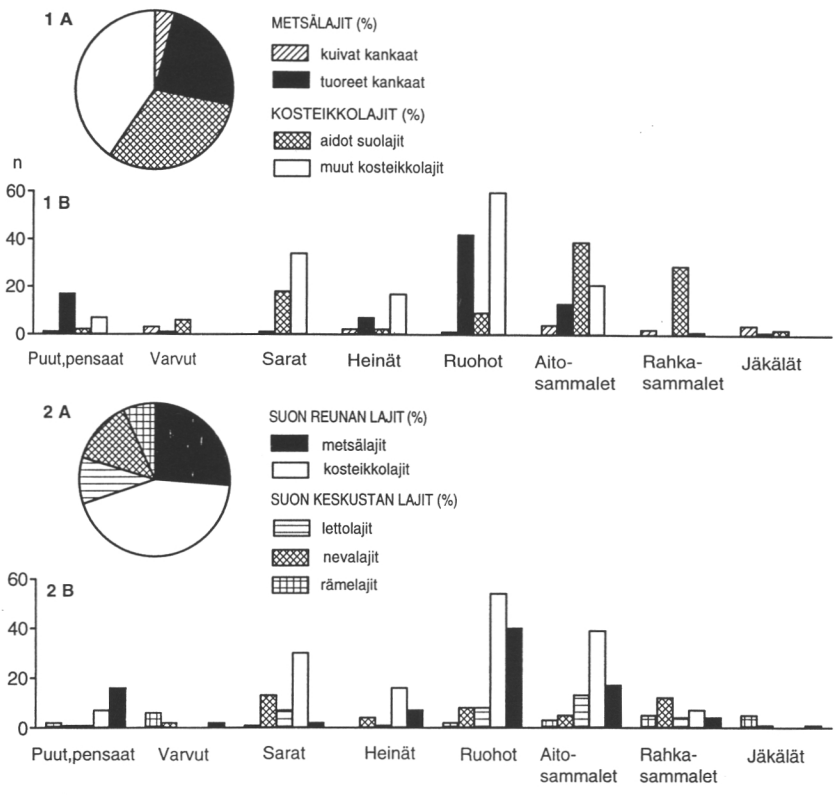
Johdanto

Reunavaikutus

Kasvillisuuden vaihtelu suon reunan ja keskustan välillä on ravinteisuuden ja suoveden korkeuden vaihtelun lisäksi yksi suokasvillisuuden ekologisista päävaihtelusuunnista (Sjörs 1948, Eurola ja Kaakinen 1978, Heikurainen ja Pakarinen 1983, Ruuhijärvi 1983, Eurola ja Holappa 1985, Malmer 1985, Laine ja Vasander 1990, Eurola ym. 1994). Reunavaikutteista kasvillisuutta esiintyy usein ohutturpeisilla kasvupaikoilla (Ilvessalo 1957, Ruuhijärvi 1960, Eurola 1962) ja/tai kasvupaikoilla, jotka saavat ns. ravinnelisää pinta- ja/tai pohjavesien mukana tai suoraan kivennäismaasta (Heikurainen 1954, Eurola ja Holappa 1985). Sen sijaan suon keskustalle tyypillinen kasvillisuus tulee toimeen kasvupaikoilla, joilla on paksu turvekerros tai pohjaveden pinta on korkealla, mutta virtailu hidasta ja kasvillisuus elää sadevedessä ja turpeessa itsessään olevien ravinteiden varassa (Eurola ja Kaakinen 1979). Reunavaikutus ilmenee korpisuutena, lähteisyytenä ja luhtaisuutena, keskustavaikutus rämeisyytenä, nevaisuutena ja lettoisuutena (Eurola ja Kaakinen 1979). Reunavaikutusmuodoista korpisuus on laaja-alaisinta, sitä esiintyy niin soistuneissa kangasmetsissä kuin nevakorvissakin (Heikurainen ja Pakarinen 1983). Korpisuus tulee esiin kaikissa kasvillisuuskerroksissa. Puulajeista kuusen lisäksi koivu sekä yleensä lehtipuiden valtaisuus ja sekapuuna esiintyminen kuuluvat korpisuuteen (Eurola ja Kaakinen 1979). Erotuksena korpisuudelle, joka on selvä soistumissukkessioon liityvä ominaisuus (Ruuhijärvi 1960), luhtaisuus ja lähteisyys ovat suoekosysteemin ulkopuolisia, reunavesien vaikutuksia (Eurola ym. 1994).

Reunavaikutteinen kasvillisuus

Suomen eteläpuolisessa osassa, hemiboreaalisesta pohjoisboreaalisen kasvillisuusvyöhykkeen kaakkoisosiin (66 °N eteläpuolella), esiintyy soilla yhteensä 346 putkilokasvi-, sammal- (maksasammalet poisluettuna) ja jäkälätaksonia Eurolan ym. (1994) luettelon mukaan. Kasvilajien ekologian perusteella tämä lajisto voidaan jakaa metsälajeihin ja kosteikkolajeihin tai suon reunan lajeihin ja suon keskustan lajeihin. Kosteikkolajeista ns. aidot suolajit ovat lajeja, jotka kasvavat turvealustalla. Molempien tarkastelujen perusteella noin 70 % tästä lajistosta on kasvupaikan reunavaikutteisuutta suosivia (kuva 1). Tämä tulee



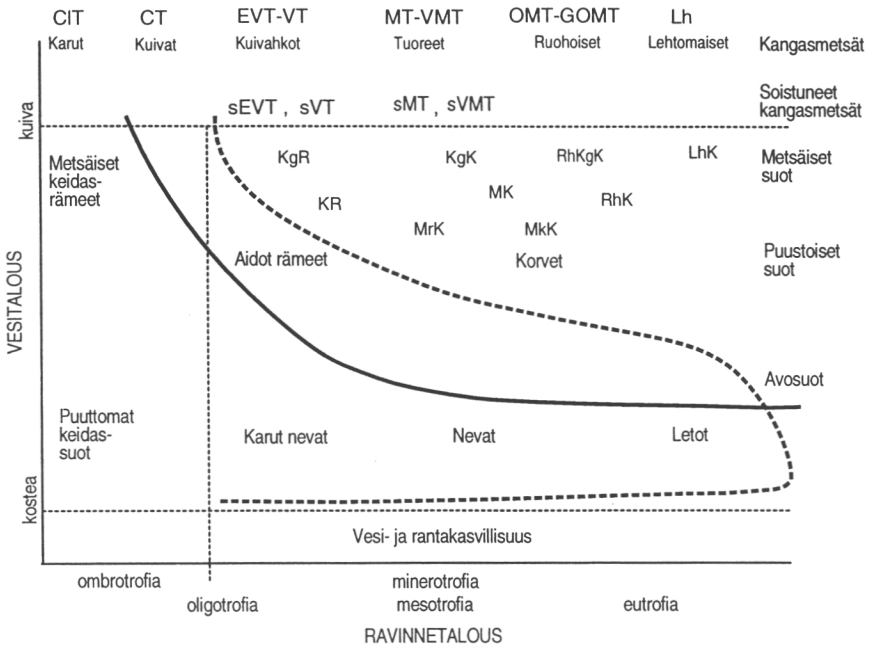
Kuva 1. Suokasvilajiston (346 taksonia) jakautuminen ekologisiin ryhmiin (1A, 2A) ja ekologisten ryhmien lajimäärät kasvumuodoittain (1B, 2B) Etelä- ja Keski-Suomen alueella (< 66 °N).

selvästi esille myös lajiston kasvumuodottaisessa tarkastelussa. Reunavaikutteista lajistoa on eniten sarojen, heinien, ruohojen ja aitosammalten ryhmissä, metsälajit vallitsevat puu- ja pensaskerroksessa, nevalajit rahkasammalten ryhmässä, joskin reunavaikutteiset rahkasammalet ovat toisella sijalla, jäkälien ryhmässä on eniten rämelajeja (kuva 1).

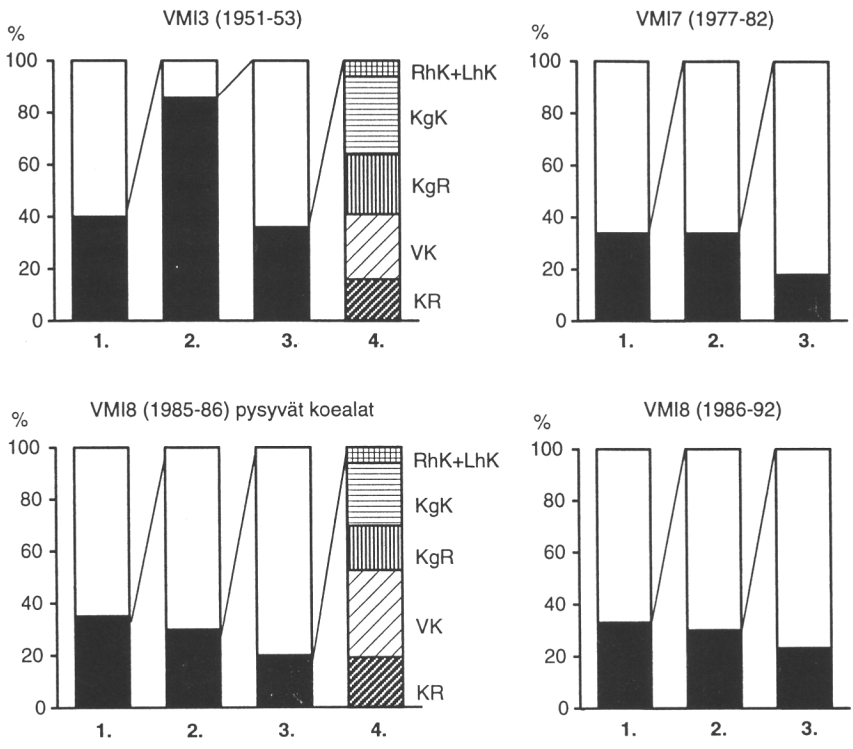
Reunavaikutteiset (korpiset) kasvupaikat

Korpisuutta, joka on reunavaikutuksen laaja-alaisin muoto, esiintyy soistuneissa kangasmetsissä, korvissa ja ohutturpeisissa metsäisissä rämeisssä, toisin sanoen kangasmetsän ja suon välivyöhykkeen kasvupaikoissa. Tämän välivyöhykkeen kasvupaikkoja ovat soistuneet

kangasmetsät (esim. sVT, sEVT, sMT ja sVMT) sekä kangaskorvet (KgK), lehtokorvet (LhK), varsinaiset korvet (MrK, MK, MkK, RhK), kangasrämeet (KgR), korpirämeet (KR) (kuva 2). Hyväpuustoisina ja ohutturpeisina tällaiset kasvupaikat ovat olleet metsäojituksen suosikkikohteita. Niiden osuus on 3. (1951–53) ja 8. (1985–86) VMI:n välillä vähentynyt nopeammin kuin muiden tyyppien (1951–53 n. 37 %, 1985–86 n. 19 %) luonnontilaiset suoalat. Tyyppijakauma sensijaan on pääpiirteissään säilynyt ennallaan (kuva 3). Metsäojituksen vaikutusta kasvillisuuden muutokseen on selvitetty pääasiassa rämeillä (esim. Laine ym. 1995). Korpityyppejä on ollut mukana tutkimuksissa, joissa on selvitetty ojituksen jälkeistä muutosta (esim. Reinikainen 1988, Hotanen ja Vasander 1992). Tutkimusten mukaan ojituksesta seuraa kosteikkokasvien häviäminen, kasvillisuuden yksipuolistuminen ja kasvupaikkojen yhdenmukaistuminen.



Kuva 2. Idealisoitu kaksisuuntainen ordinaatio Suomen metsä- ja suotyyppien esiintymisestä ravinne- ja vesitalouden mukaan. Tukimuskohteena olevat soistuneet kangasmetsä- sekä metsäiset räme- ja korpityypit on merkitty tyyppilyhentein. Katkoviivakäyrä = raja reuna- ja keskustavaikutteisten tyyppien välillä, yhtenäinen käyrä = raja metsäojituskelpoisten ja -kelvottomien suotyyppien välillä.

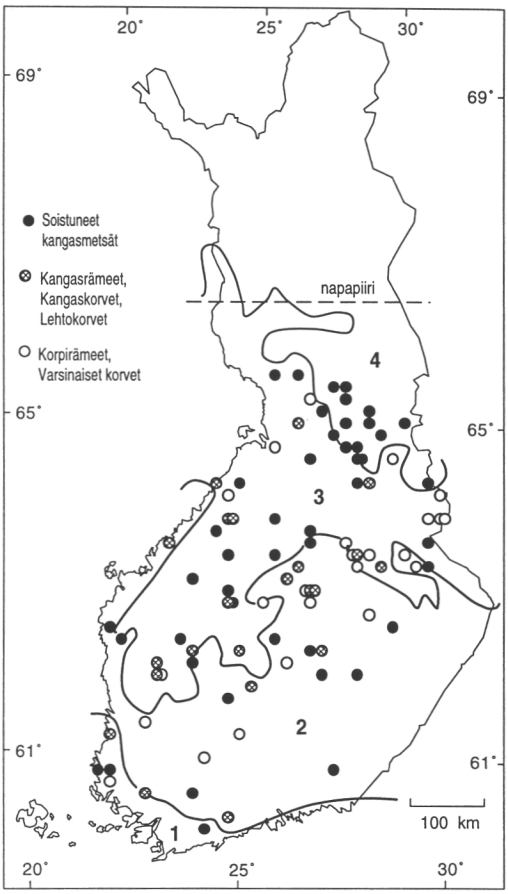


Kuva 3. Luonnontilaisten ja ojitettujen turvemaiden osuudet prosentteina viisikymmenluvulta yhdeksänkymmenluvulle Valtakunnan metsien inventointien mukaan Suomen eteläpuolisella alueella (< 66 °N). 1 = turvemaita (%) kaikista metsätalouden maista, 2 = luonnontilaisia soita (%) kaikista turvemaista, 3 = reunavaikutteisia, metsäisiä soita (%) kaikista luonnontilaisista soista, 4 = luonnontilaisten reunavaikutteisten soiden tyyppijakauma 3. inventoinnin (Ilvessalo 1957) ja 8. inventoinnin pysyvien koealojen mukaan.

Luonnontilaisen reunavaikutteisen suokasvillisuuden vaihtelu, rakenne ja monimuotoisuus

Edellä mainittujen luonnontilaisten reunavaikutteisten kasvupaikkojen kasvillisuudessa ilmeneviä ekologisia päävaihtelusuuntia ja rakennetta sekä lajistollista, yhteisöllistä ja rakenteellista monimuotoisuutta on selvitetty 8. VMI:n (1985–86) pysyvien koealojen systemaattisesta

koealaverkosta erotetun otoksen kasvillisuus- ja puustotietojen perusteella (Korpela ja Reinikainen 1996a, 1996b). Otokseen sisältyi 92 koealaa (alueella 66 °N eteläpuolinen alue, Etelä-Suomen, Pohjanmaan ja Kainuun inventointialueet), jotka olivat ojittamattomia ja joilla ei oltu tehty metsänhoitotoimenpiteitä vähintään kahteen vuoteen (kuva 4, taulukko 1).



Kuva 4. Luonnontilaisten, reunavaikutteisten koealojen sijainti 1 = hemiboreaalisella, 2 = etelä-, 3 = keski- ja 4 = pohjoisboreaalisella vyöhykkeellä (Ahti ym. 1968).

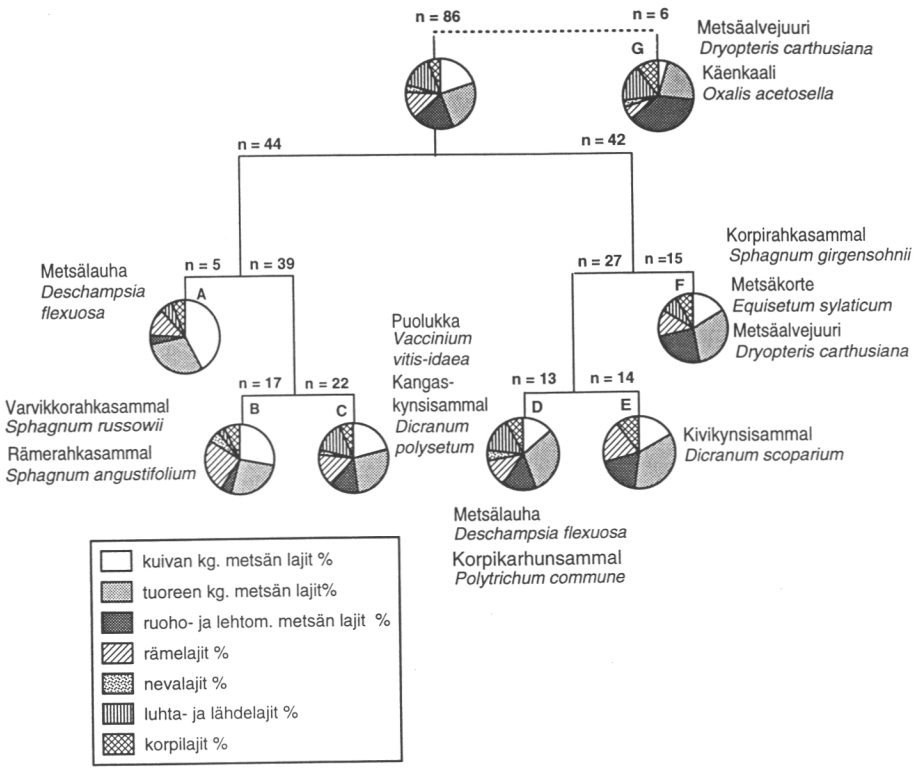
Taulukko 1. Aineiston soistuneiden kangasmetsätyyppien (1., Kalelan 1973 mukaan) ja metsäisten, reunavaikutteisten suotyyppien (2. ja 3., Heikuraisen & Pakarisen 1983 mukaan) esiintyminen TWINSPAN-kasvillisuusryhmissä. Keskimääräiset lajimäärät, Shannon diversiteetti- (H') ja Pieloun (J) tasaisuusindeksit on ilmaistu tyypeittäin ja ryhmittäin (laskettu 135 lajia/ 92 koealaa mukaan).

Metsä- ja suotyypit	Ravinne-talous	TWINSPAN ryhmät A	B	C	D	E	F	G	n	Laji lkm (keskim.)	H' (keskim.)	J (keskim.)
1. sEVT	oligo	1	2	6					9	18,4	2,09	0,74
1. sVT	oligo	3	1	1	3				8	21,8	1,90	0,62
1. sVMT	oligo-meso		3	9	2	2			16	17,9	1,87	0,66
1. sMT	oligo-meso				3	3	5		11	18,7	1,73	0,60
1. sDeMT	oligo-meso				1		1		2	21,5	2,23	0,73
2. KgR	oligo	1	5	3					9	17,6	1,93	0,68
2. KgK	oligo-meso				2	5	3	1	11	17,8	1,83	0,64
2. LhK	eutrophic							2	2	33,0	2,59	0,7
3. MrK	(oligo)-meso		1						1	22,0	2,08	0,67
3. KR	oligo-(meso)		5	2	1				8	18,7	1,88	0,65
3. MK	oligo-meso			1	1	4	3		9	19,1	1,85	0,63
3. MkK	oligo-meso						3	2	5	21,4	1,52	0,50
3. RhK	meso-eu							1	1	20,0	1,61	0,5
Koealojen lkm		5	17	22	13	14	15	6	92	F=1,63	F=2,15*	F=2,37*
Lajien lkm (keskim.)		25,2	18,7	18,3	19,2	15,3	19,9	26,8		F=5,43***		
Shannon H' (keskim.)		2,03	1,91	1,95	1,90	1,87	1,67	2,00		F=1,32		
Pielou J (keskim.)		0,63	0,66	0,68	0,65	0,69	0,56	0,60		F=3,11**		

Kasvillisuuden päävaihtelusuunnat ja rakenne

Otoksesta selvitettiin kasvillisuuden ekologiset päävaihtelusuunnat (beta-diversiteetti eli kasvupaikkojen välinen vaihtelu) käyttäen tilastollisiin monimuuttujamenetelmiin kuuluvia ordinaatiomenetelmiä (DCA, MDS). Luonnontilaisten korpikasvupaikkojen päävaihtelusuunta tulkittiin kasvilajien ekologian ja kasvupaikkatyyppien perusteella viljavuusgradientiksi (ravinteisuusgradientiksi), jota selittivät hyvin puulajisuhteet ja puuston tuotospotentiaalia kuvaavat tunnukset. Sekundäärigradientit tulkittiin soistumisastetta kuvaaviksi, jota selitti hyvin turpeen paksuus (Korpela ja Reinikainen 1996a). Tässä aineistossa viljavuusgradientti oli selvästi muita gradientteja pitempi ja myös pitempi kuin esimerkiksi vastaavissa kangasmetsäaineistoissa (vrt. Tonteri ym. 1990). Pääosan kasvupaikkojen yhteisöllisestä vaihtelusta (beta-diversiteetti) muodostivatkin viljavuusgradientin ja ns. soistumisgradientin aiheuttama vaihtelu, joka oli suurempaa kuin kangasmetsien yhteisövaihtelun päälähteiden, kasvupaikkojen viljavuuden ja metsikön iän (sukkessio), aiheuttama vaihtelu kangasmetsäaineistossa (Tonteri ym. 1990, Tonteri 1994).

Tilastollisella luokittelumenetelmällä (TWINSPAN) tutkimusaineiston 13 käytännön suo- ja metsätyyppiä muodostivat seitsemän ekologisesti tulkittavaa kasvillisuusryhmää (Korpela ja Reinikainen 1996a). Lajistollinen monimuotoisuus oli indeksien ja lajimäärän perusteella suurinta viljavuudeltaan karuimmissa kasvillisuusryhmissä (suo- ja metsälajien yhdistelmissä) ja rehevimmissä kasvillisuusryhmissä, joissa ns. peruskorpilajistoon oli sekoittuneena myös esim. luhta- ja lähdelajeja (Korpela ja Reinikainen 1996b) (taulukko 1). Verrattuna vastaavan viljavuustason kangasmetsiin (vrt. Tonteri ym. 1990) saadut ryhmät olivat lajimäärän ja diversiteetti-indeksien perusteella samaa luokkaa, mutta lajiston ekologinen vaihtelevuus oli suurempaa (kuva 5).



Kuva 5. Aluskasvillisuuden 'ekologinen kirjo' TWINSPAN-kasvillisuusryhmissä (A–G) pääindikaattorilajeineen (n = koealojen määrä).

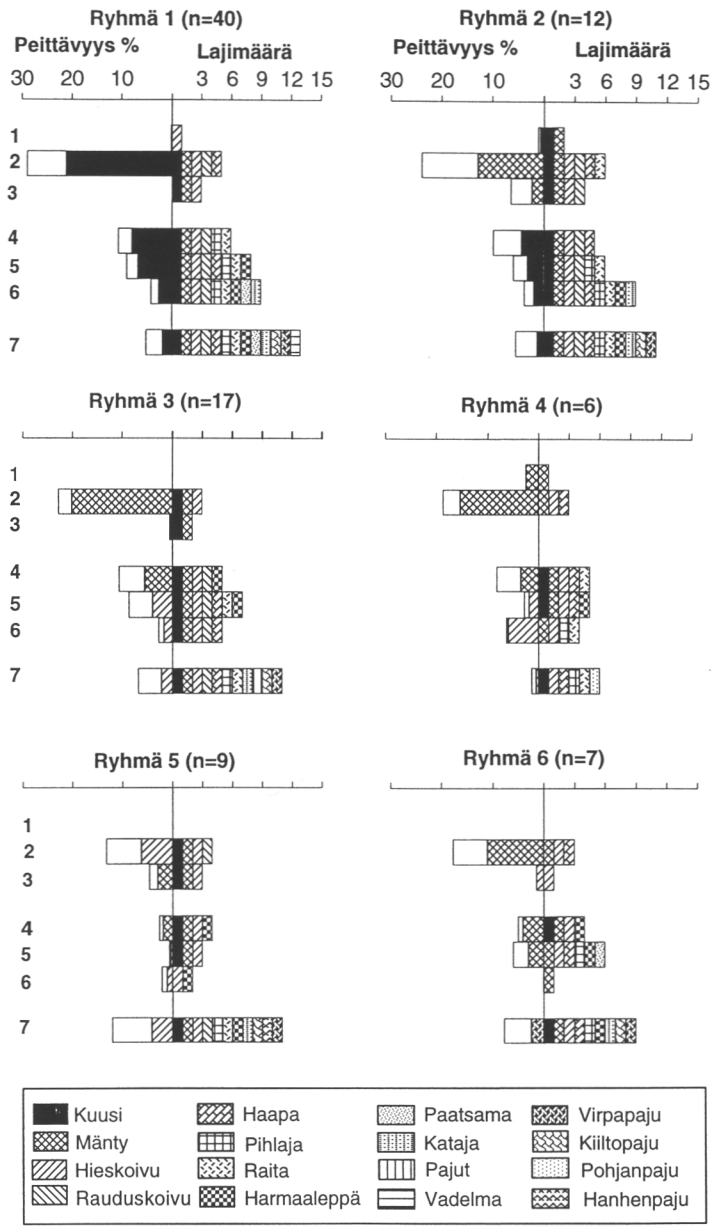
Puuston rakenteellinen monimuotoisuus

Puiden ja pensaiden latvuskerrosten peittävyyksien perusteella muodostetuilla nk. kerroslajeilla suoritettu TWINSPAN-luokitus antoi lupaavan tuloksen. Muodostui luokkia, jotka pohjautuivat eroihin lajimäärässä, latvuskerrosjakaumassa ja lajien suhteessa siihen. Selvin ero rakenneluokkien välillä oli kuusi- ja mäntyvaltaisuudessa. Esimerkiksi selvästi kuusivaltaisin ja suurin luokka (40 koealaa) erosi myös suurimman puu- ja pensaslajien määrän perusteella sisältäen tuoreen kangasmetsän ja korpien koealoja. Sen sijaan luokat 4 ja 6 olivat selvästi mäntyvaltaisimpia ja vähälajisimpia sisältäen kuivien kangasmetsien ja rämeiden koealoja. Rakenneluokka 5 oli ainut koivuvaltainen (kuva 6).

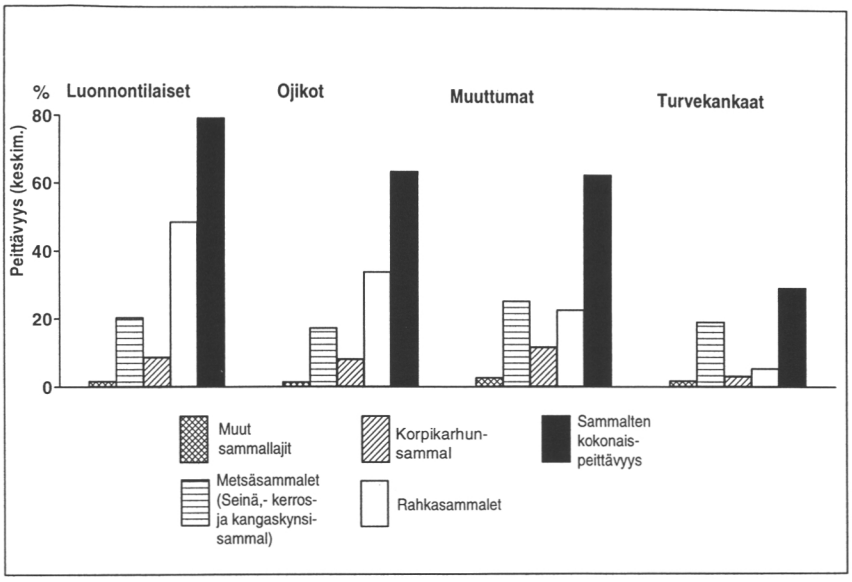
Metsäojituksen vaikutus pohjakerrokseen

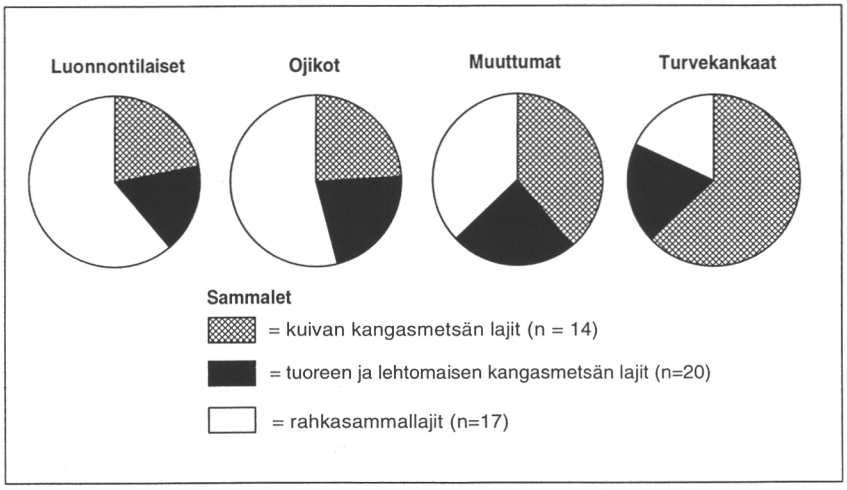
Metsäojituksen vaikutusta sekä lajistolliseen, että yhteisölliseen monimuotoisuuteen on tutkittu alustavasti analysoimalla ensin pohjakerroslajistoa, pääasiassa sammalkerroksen monimuotoisuutta ja sen muutosta vertaamalla edellä mainittujen ojittamattomien kasvupaikkojen sammalyhteisöjä vastaaviin ojitettujen kasvupaikkojen sammalyhteisöihin.Mukana vertailussa olivat ojituksen jälkeiset sukkessiovaiheet ojikot, muuttumat ja turvekankaat (kuva 7).

Ojituksen jälkeenkin kasvillisuuden päävaihtelusuunta oli viljavuus, ja sekundääri- vaihtelusuunta oli ojitussukkession jatkumo (ns. kuivatusvaihtelu) samoin kuin muissakin ojituksen jälkeistä kasvillisuuden muutosta käsittelevissä tutkimuksissa (Reinikainen 1988, Hotanen ja Vasander 1992). Tutkimus osoitti, että ojitussukkession edetessä rahkasammalten peittävyys pienenee metsäsammalten osuuden kasvaessa. Eri ojitussukkessiovaiheisten luokkien erottavana tekijänä olivat rahkasammalten ja metsäsammalten peittävyyksien väliset suhteet. Ojitussukkession edetessä myös koko sammalkerroksen peittävyys pieneni (80 % → 30 %) ja lajistossa vallitsivat tavallisimmat metsäsammalet ja pohjakerrosyhteisöt lähenivät kangasmetsien pohjakerrosyhteisöjä (Laine ym.1995).



Kuva 6. Puuston 'latvuskerroslajeista' TWINSPAN-luokittelulla saadut rakenteelliset ryhmät. Vasemman puolen pylväät kuvaavat puu- tai pensaslajien kokonaispeittävyyttä (valkoinen alue) ja vallitsevan lajin osuutta (varjostettu) ja oikean puolen pylväät kuvaavat lajimäärää ja lajeja latvuskerroksittain. Latvuskerrokset: 1 = ylispuu, 2 = päävaltapuu, 3 = lisävaltapuu, 4 = välipuut, 5 = aluspuut, 6 = alikasvos, 7 = pensaskerros.





Kuva 7. Pohjakerroslajien (vain sammalet) peittävyydet reunavaikutteisten kasvupaikkojen koealoilla luonnontilaisilla (46 koealaa) sekä metsäojituksen jälkeisillä sukkessiovaiheilla (ojikot 26, muuttumat 50 ja turvekankaat 44 koealaa).

Johtopäätökset

Reunavaikutteiset kasvupaikat muodostavat oman lajistollisen kokonaisuuden, vaikkakin runsaimpina esiintyvät lajit olivat joko metsä- tai rämelajeihin kuuluvia. Reunavaikutteisuus oli kuitenkin odotettua

heikompaa. Näiden kasvupaikkojen potentiaalisesta 200 lajista (Eurola ym. 1994) esiintyi tutkituilla koealoilla 2/3. Näiden kasvupaikkojen monimuotoisuusarvo on kuitenkin paitsi lajiston myös yhteisörakenteen tasolla.

Soistuneiden kangasmetsien, metsäisten, reunavaikutteisten suotyyppien merkitystä biotooppi ja maisematason monimuotoisuudelle tulisi edelleen tutkia vertaamalla niiden lajistollista ja rakenteellista monimuotoisuutta vastaaviin ojitettuihin kasvupaikkoihin ja muihin talousmetsiin. Ojittamattomina kyseiset kasvupaikat lisäävät paikallisesti metsäluonnon monimuotoisuutta. Tällaiset luonnontilaiset reunavaikutteiset suot edustavat vielä suhteellisen suurilla pinta-aloilla vaihtelua, joka varsinaisten suojeltavien suotyyppien (esim. letot, lähteiköt, lehtokorvet) ohella tulisi ottaa huomioon monimuotoisuuden suojelukohteina metsätaloudellisessa suunnittelussa.

Kirjallisuus

Ahti, T., Hämet-Ahti, L. & Jalas, J. 1968. Vegetation zones and their sections in northwestern Europe. Annales Botanici Fennici 5: 169–211.

Eurola, S. 1962. Über die regionale Einteilung der südfinnischen Moore. Ann. Bot. Soc. Vanamo 33: 1–243.

— & Holappa, K. 1985. The Finnish mire type system. Aquilo Ser. Bot. 21: 101–110.

— & Kaakinen, E. 1978. Suotyyppiopas. WSOY, Porvoo. s. 87.

— & Kaakinen, E. 1979. Ecological criteria of peatland zonation and the Finnish mire type system. Julkaisussa: Kivinen, E., Heikurainen, L. & Pakarinen, P. (toim.). Classification of Peat and Petlands. Proc. Int. Symp. held in Hyytiälä, Finland, Sept. 17–21, 1979. Int. Peat Soc. s. 20–32.

— , Huttunen, A. & Kukko-Oja, K. 1994. Suokasvillisuusopas. Oulun yliopisto. Oulanka Reports 13: 1–81.

Heikurainen, L. 1954. Korpisuus ruskorämeellä. Luonnon Tutkija 58: 42–48.

— & Pakarinen, P. 1983. Soiden luokittelu. Julkaisussa: Laine, J. (toim.). Suomen suot ja niiden käyttö. Suoseura ry, Helsinki. s. 14–23.

Hotanen, J.-P. & Vasander, H. 1992. Eteläsuomalaisten metsäojitettujen turvemaiden kasvillisuuden numeerinen ryhmittely. Suo 43(1): 1–10.

Ilvessalo, Y. 1957. Suomen suot. Valtakunnan metsien inventointiin perustuva kuvaus. Suo 8: 51–61.

Kalela, A. 1973. Suomen yleisimpien metsätyyppien floristinen rakenne. Julkaisussa: Kalliola, R. (toim.). Suomen kasvimaantiede. WSOY, Helsinki. s. 260–267.

Korpela, L. & Reinikainen, A. 1996a. A numerical analysis of mire margin forest vegetation in South and Central Finland. Annales Botanici Fennici 33: 183–197.

— & Reinikainen, A. 1996b. Patterns of diversity in boreal mire margin vegetation. Suo 47(1): 17–28.

Laine, I. & Vanha-Majamaa, I. 1992. Vegetation ecology along a trophic gradient on drained pine mires in southern Finland. Annales Botanici Fennici 29: 213–233.

— & Vasander, H. 1990. Suotyypit. Kirjayhtymä, Helsinki. s. 80.

— , Vasander, H. & Laiho, R. 1995. Long-term effects of water level drawdown on the vegetation of drained pine mires in southern Finland. Journal of Applied Ecology 32: 785–802.

Malmer, N. 1985. Remarks to the classification of mire vegetation. Scandinavian arguments. Aquilo Ser. Botanica 21: 9–17.

Reinikainen, A. 1988. Metsäojitettujen soiden kasvupaikkaluokituksen suunnanhakua. Suo 39(3): 61–71.

Ruuhijärvi, R. 1960. Über die Regionale Einteilung der nordfinnischen Moore. Ann. Bot. Soc. Vanamo 31: 1–360.

— 1983. The Finnish mire types and their distribution. Julkaisussa: Gore, A.J.P. (toim.). Mires: swamps, bog, fen and moor. Regional studies. Ecosystems of the World. Elsevier, Amsterdam. 4 B. s. 47–67.

Sjörs, H. 1948. Myrvegetation i Bergslagen. Acta Phytogeographica Suecica 21: 1–299.

Tonteri, T. 1994. Species richness of boreal understorey forest vegetation in relation to site type and successional factors. Annales Zoologici Fennici 31: 53–60.

— , Mikkola, K. & Lahti, T. 1990. Compositional gradients in the forest vegetation of Finland. Journal of Vegetation Science 1: 691–698.

23 viitettä.

8 Metsän sukkessio ja lehtipuut

Pasi Reunanen

Sisällys

Johdanto 178
Suuren mittakaavan häiriöt pohjoisella havumetsävyöhykkeellä.... 180
Metsien pienaukkodynamiikka 181
Lehtipuut metsän sukkessiosarjassa 183
Haapa – pioneeri ja aarnimetsän sinnittelijä 184
Lehtipuiden tulevaisuus luonnonmetsissämme? 186
Kirjallisuus 190

Johdanto

Kasvillisuuden sukkessiolla käsitetään yleensä tietyllä paikalla tapahtuvaa kasviyhdyskunnan vähittäistä muuttumista toisenlaiseksi. Metsän sukkessiolle on ominaista metsän rakenteellisten piirteiden ja puulajisuhteiden muutos sukkession edetessä (Shugart 1984, Kellomäki 1987, Kimmins 1997). Metsän sukkessiokehitys voi olla seurausta joko suurialaisesta häiriöstä, kuten metsäpalosta, myrskytuhosta tai metsänkäsittelystä, jolloin koko häiriöalan kehitys käynnistyy alkuvaiheestaan, tai pienialaisesta aukkodynamiikasta, jolloin yksittäisten puiden tai puuryhmien kaatuminen avaa latvustoa siinä määrin, että metsän uudistuminen alkaa aukon vaikutuspiirissä (White 1979, Sousa 1984, Pickett ja White 1985, Walter ja Breckle 1985, Oliver ja Larson 1990). Boreaalisissa metsissä pieni- ja suurialaiset häiriöt ovat aina olleet yleisiä ja esiintyneet usein samanaikaisesti. Itse asiassa erilaiset häiriötekijät ovat pohjoiselle havumetsävyöhykkeelle niin leimaa-antavia, että boreaalisia metsiä voidaan pitää yhtenä häiriöaltteimmista ekosysteemeistä koko maapallolla (Maarel 1993).

Metsiemme sukkessiokehitys kuvataan yleensä yksinkertaisena kehityssarjana pioneerivaiheen lehtipuuvaltaisista nuorista metsistä päätevaiheen kuusikoihin (Cajander 1925, Kalela 1945, 1948, 1952, Kuusela 1990). Metsän kehityksen tarkastelujakso käsittää tavallisesti ainoastaan yhden puusukupolven kasvuun kuluvan ajan, jonka kuluessa puuyksilöt kolonisoivat häiriön johdosta vapautuneen maa-alan, varttuvat ja saavuttavat tilan, jolloin varsinaista nettokasvua metsässä ei enää tapahdu. Vain Sirén (1955) on käsitellyt paksusammalkuusikoiden kehitystä pidemmällä aikajänteellä ja tarkastellut metsän alle syntynyttä sekundaaripuustoa ja sen sukkessiota. Ekologisesti metsien ikääntyminen ja aarniometsävaihe ovat mielenkiintoisia, sillä aarniometsävaiheelle ominaiset ekologiset piirteet ja pienialainen dynamiikka ovat monien eliöiden kannalta olennaisen tärkeitä (Hunter 1990).

Vaikka metsien kehitys meillä noudattaakin pääasiassa esitettyä kaavaa, se on yksityiskohdiltaan kuitenkin ekologisesti monipuolisempi ja käsittää myös elävien ja kuolleiden puiden osuuksissa tapahtuvat muutokset. Lisäksi eri häiriötekijöiden vaikutus metsän dynamiikkaan muuttuu läpi koko kehityssarjan. Seuraavassa esitetty metsän kehitysvaiheiden jaottelu perustuu lähinnä Walterin ja Brecklen (1985) sekä Spiesin ja Franklinin (1996) esittämiin näkemyksiin metsän sukkessiovaiheiden tyypillisistä piirteistä (Oliver ja Larson 1990, Lindholm ja Tuominen 1993). Koska esitetty käsitys nojaa eri kasvillisuus- ja ilmastovyöhykkeillä lähinnä Keski-Euroopassa

ja Pohjois-Amerikassa tehtyihin tutkimuksiin, ei tuloksia voida aivan suoraan soveltaa suomalaisiin boreaalisiin metsiin. Lisäksi on syytä huomata, että lahopuiden esiintymistä metsän kehityksen eri vaiheissa on voimakkaasti yksinkertaistettu. Tässä yhteydessä ei huomioida lainkaan esimerkiksi alkuperäisen häiriön seurauksena alueelle kertynyttä maapuuta tai aukkodynamiikan esiintymistä myös nuorissa metsissä eikä lahopuun määrässä havaittua vaihtelua eri metsätyyppien välillä (Siitonen 1998). Tutkimukset valottavat kuitenkin metsän luonnollisen dynamiikan vaikutusta ekologisesti tärkeiden metsän rakennepiirteiden vaihteluun sukkession kuluessa yksityiskohtaisemmin kuin perinteiset kotimaiset tutkimukset.

Sukkessiokehitys voidaan jakaa viiteen eri vaiheeseen sen mukaan, millainen puulaji- ja ikäluokkajakauma metsässä vallitsee ja kuinka kuolleiden pysty- ja maapuiden lukumäärä ja koko vaihtelevat sukkession aikana. Sukkessiokehitys alkaa häiriön jälkeen, kun sulkeutuneen metsän vallitsevaan latvustoon syntyy riittävän suuri aukko, johon uuden puusukupolven on mahdollista uudistua. Sukkession ensimmäisessä vaiheessa (1) puuyksilöt kolonisoivat alan. Latvuston sulkeuduttua metsässä tapahtuu itseharvenemista (2) lisääntyneen kilpailun ja vähentyneen kasvutilan vuoksi (Aaltonen 1925, Peet ja Cristensen 1987). Itseharvenemisen seurauksena kuolleen, joskin läpimitaltaan ohuen maapuun määrä lisääntyy, ja metsän pohjakerroksen valaistusolosuhteet paranevat, mikä suosii varjoa sietävien puulajien menestymistä ja taimettumista. Metsän seuraavan kehitysvaiheen (3) aikana puut saavuttavat kasvupaikalle ominaisen keskipituuden ja metsän rakenteessa voidaan havaita kerroksellisuutta. Varjoa sietävien puulajien taimia tavataan satunnaisesti kaikkialla latvuston alla. Lahoavan maapuun määrä on tällöin vähäinen, sillä itseharventumisvaiheen aikana syntynyt maapuu on lahonnut pois. Varsinaista ikimetsävaihetta edeltää vielä siirtymävaihe (4), jolloin alkuperäisen häiriön jälkeen alueelle saapuneet puuyksilöt, niin vielä elävät kuin kuolleetkin, korvautuvat vähitellen puuyksilöillä, jotka ovat uudistuneet ja kasvaneet primaarimetsän alla tai jotka ovat uudistuneet metsään syntyneisiin aukkoihin. Metsässä esiintyy vielä ylispuita merkkinä edellisestä puusukupolvesta, ja erityisesti kookkaiden maapuiden lukumäärä on lisääntynyt merkittävästi edelliseen vaiheeseen verrattuna. Metsän saavuttaessa ikimetsävaiheen (5) merkit aiemman puusukupolven puuyksilöistä ovat hävinneet. Metsä uudistuu pienialaisen aukkodynamiikan seurauksena, minkä vuoksi taimiaines keskittyy nimenomaan aukkokohtiin. Samalla maapuun määrä metsänpohjalla on vähentynyt ikääntyvässä metsässä.

Koska häiriöt toistuvat pohjoisella havumetsävyöhykkeellä keskimäärin noin 50–200 vuoden välein kasvupaikkaoloista riippuen, var-

sinaisen ikimetsävaiheen saavuttavia metsiä voi syntyä vain harvoin ja ainoastaan suotuisimmille paikoille (Runkle 1985). Pohjois-Ruotsissa korkeiden alueiden kuusikoissa esiintyy laaja-alaisia häiriöitä niin harvoin, että valtaosa metsistä voi saavuttaa ikimetsävaiheen (Linder 1986). Myös korvet ovat osoittautuneet monin paikoin varsinaisiksi palorefugioiksi, joissa kuloväli voi venyä niin pitkäksi, että metsän uudistuminen paikalla tapahtuu ikimetsille ominaisen pienialaisen aukkodynamiikan seurauksena (Hörnberg ym. 1995).

Suuren mittakaavan häiriöt pohjoisella havumetsävyöhykkeellä

Pohjoisella havumetsävyöhykkeellä metsäpalot ovat ensisijaisesti käynnistäneet metsien laaja-alaisen uudistumisen ja vaikuttaneet siten ratkaisevasti myös metsämaiseman rakenteellisiin ominaisuuksiin. Kulojen esiintymiseen vaikuttivat erityisesti mm. alueen topografia, pienilmastolliset olosuhteet, kuivakausien, sateiden ja rajuilmojen yleisyys sekä sopivan palavan puuaineksen kertyminen metsään sukkession edetessä (Huff 1995). Kulot toistuivat useammin kuivilla metsätyypeillä kuin tuoreemmilla kankailla. Kuloväli boreaalisissa metsissä vaihtelee 50:stä 200 vuoteen, ja kaikkein kosteimmilla kasvupaikoilla se voi olla runsaat 500 vuotta (Zackrisson 1977, Runkle 1985, Bonan ja Shugart 1989) tai jopa sitäkin pidempi (Linder 1986, Hörnberg ym. 1995). Paloalueiden koko vaihteli aivan muutamista hehtaareista jopa satoja neliökilometrejä käsittäviin metsäpaloalueisiin (Bonan ja Shugart 1989, Delong ja Tanner 1996). Valtaosa kuloaloista oli pinta-alaltaan pieniä, keskimäärin vain noin 5 ha, Lapissa Kujalan (1926) mukaan noin 40 ha. Ainoastaan poikkeuksellisen otollisten olosuhteiden vallitessa metsäpalot, usein lukuisat lyhyen ajan kuluessa syttyneet palot yhdessä, muodostivat laajoja paloalueita. Suomessa viimeisin suuri metsäpalo sattui vuonna 1961 Koillis-Lapissa, jolloin korkeiden alueiden kuusi- ja mäntymetsiä paloi Tuntsan erämaassa lähes 100 km^2. Kaiken kaikkiaan paloalueen yhteenlaskettu laajuus oli yli 1000 km^2 (Haataja 1993). Vaikka metsäpalojen merkitystä pohjoisten havumetsien keskeisenä ominaispiirteenä usein korostetaankin, myrskyjen ja voimakkaiden tuulten aiheuttamat suurialaiset häiriöt ovat olleet ja ovat edelleenkin – toisin kuin metsäpalot – tärkeä häiriötekijä metsissämme (Sernander 1936, Franklin ym. 1987, Syrjänen ym. 1994, Pontailler 1997).

Kasvillisuuden kehitys häiriöalueella käynnistyy välittömästi valaistus- ja kosteusolosuhteiden sekä kilpailutekijöiden muututtua.

Millainen metsänkehitys paikalla yleensä alkaa, riippuu ensiksikin häiriöstä itsestään, sen voimakkuudesta, laajuudesta (Sousa 1984, Pickett ym. 1987) ja tapahtuma-ajankohdasta sekä eri puulajien saapumisjärjestyksestä ja niiden levittäytymissrategioista (Brzeziecki ja Kienast 1994). Puulajit voivat kolonisoida syntyneen avoimen alueen joko levittäytymällä sinne siemenenä (kaukolevintä) tai uudistumalla alalle kasvullisesti kanto- tai juurisilmuista. Puulajien siemenet eivät tavallisesti säily pitkään maaperässä (Brzeziecki ja Kienast 1994) eivätkä muodosta pysyvää siemenpankkia (Harper 1977). Pääpuulajiemme siementen levittäytymisetäisyys on sangen lyhyt vaihdellen noin 70 metristä runsaaseen 200 metriin. Haavan lenninkarvalliset siemenet voivat levitä tuulen matkassa kuitenkin jopa 500 m:n etäisyydelle (Blumenthal 1942). Männyn siemen sen sijaan leviää tehokkaimmin ainoastaan 30–40 m:n etäisyydelle (Vanha-Majamaa ym. 1996), mutta suotuisissa olosuhteissa havupuiden siemenet voivat ennättää hyvinkin pitkälle. Sulkeutuneessa metsässä leviämisetäisyys on luonnollisesti suhteellisen lyhyt (Kellomäki 1987). Kasvullinen lisääntyminen on menestyksellisin tapa saada vallattua vastikään syntynyt avoin alue. Kujala (1926) totesi tutkimuksissaan kulojen vaikutuksesta metsäkasvillisuuteen Pohjois-Suomessa, että ne kenttäkerroksen putkilokasvit, jotka eivät kyenneet lisääntymään kasvullisesti maan alla säilyvistä silmuista, tuhoutuivat täysin kulossa.

Metsien pienaukkodynamiikka

Pienialaiset latvusaukot ovat tavallisesti seurausta myrskytuulista, hyönteisten joukkoesiintymisistä, sienten aiheuttamista lahovaurioista tai talvisen lumitaakan aiheuttamista latvankatkeamisista (Kuuluvainen 1994). Hyönteisten ja sienten tappamat puuyksilöt jäävät lehdettöminä ja ilman neulasia usein pystyyn, mikä jo sinällään parantaa valaistusoloja metsänpohjalla, mutta vasta tuulten kaataessa näitä kuolleita ja lahoavia puita syntyy varsinaisia latvusaukkoja. Pienten latvusaukkojen koko voi vaihdella yksittäisen puun kaatuessaan avaamasta latvusaukosta useiden puiden muodostamiin aarien tai jopa hehtaarin suuruisiin aukeisiin kohtiin metsässä. Pienialaisia häiriöitä voi tapahtua metsissämme luonnollisesti kaikissa sukkessiovaiheissa, mutta varttuneet, päätevaiheen metsät ovat selvästi alttiimpia aukkodynamiikan synnylle kuin nuoret metsät. Aukkodynamiikan ansiosta vanha metsä uudistuu vaiheittain pienialaisesti ja siten säilyttää sille luonteenomaisen eri-ikäisistä ja -rakenteisista laikuista muodostuneen tilarakenteen (Watt 1947, Pickett 1976, Bormann ja Likens 1979, Romme

ja Knight 1982, Pickett ja White 1985). Metsän uudistumiskehityksen latvusaukossa määrää ensisijaisesti syntyneen aukon koko (Spies ja Franklin 1989, Prentice ja Leemans 1990, Leemans 1991), mutta myös alueen topografialla, ekspositiolla (Bonan ja Shugart 1989) ja kasvupaikan ominaisuuksilla on oma merkityksensä. Aukon valaistusolot riippuvat aukon koosta ja topografisesta sijainnista, jotka siten vaikuttavat eri puulajien mahdollisuuksiin kolonisoida menestyksellisesti syntynyt aukko (Whitmore 1989, Gray ja Spies 1996). Valon määrässä esiintyy kuitenkin huomattavaa vaihtelua aukon etelä- ja pohjoisreunojen välillä (Poulson ja Platt 1989, Gray ja Spies 1996). Valaistusolosuhteet paranevat yleensä paitsi itse aukon kohdalla (Ross ym. 1986) myös sitä ympäröivissä lähimetsissä (Canham 1989).

Metsänuudistuminen alkaa jo yksittäisen puun kaatumisesta. Vaikka nuorissa metsissä tavataankin itseharvenemisen seurauksena runsaasti kaatuneita puita, metsän latvusto ei varsinaisesti avaudu eikä uuden puusukupolven kehittyminen ala, vaan harveneminen tapahtuu lähinnä kasvuaan jatkavien puuyksilöiden hyväksi. Vasta varttuneessa metsässä tapahtuva yksittäisten puiden tai lähes yhtä usein puuryhmien kaatuminen (Runkle 1985, Franklin ym. 1987) mahdollistaa aukon kolonisoinnin ja olemassaolevan taimiaineksen kasvun vilkastumisen. Pienialaisen metsänuudistumisen keskeisimpiä kysymyksiä ovat, kuinka usein häiriö tapahtuu ja kuinka suuren latvusaukon se luo. Pohjois-Ruotsissa tehdyn tutkimuksen mukaan varttuneissa kuusimetsissä esiintyy keskimäärin 18 äskettäin kaatunutta puunrunkoa hehtaarilla, ja alueella arvioitiin tapahtuneen noin viisi suurta myrskytuhoa vuosisadassa (Jonsson 1990). Häiriön koko on keskeinen seikka, kun arvioidaan eri puulajien mahdollisuutta uudistua latvusaukkoon. Kuusi varjostusta hyvin sietävänä lajina voi uudistua jopa yksittäisten puiden kaatuessaan synnyttämiin aukkoihin (Bradshaw 1993), mutta aukon koon kasvaessa 3–6 aariin kuusi kykenee uudistumaan jo aivan normaalisti (Cajander 1934). Varsinkin järeät kuusimaapuut edesauttavat kuusen menestyksellistä taimettumista pienaukkoihin, sillä maatuneiden runkojen päällä taimien on todettu kasvavan erityisen hyvin (Hofgaard 1993, Hörnberg ym. 1995). Varjostusta kestämättömien lehtipuiden edellyttämä aukon vähimmäiskoko vaihtelee paikasta riippuen neljästä kymmeneen aariin (Runkle 1985, Spies ja Franklin 1989, Whitmore 1989, Prentice ja Leemans 1990, Gray ja Spies 1996). Latvusaukkojen koko vanhoissa metsissä on yleensä suurempi kuin nuorissa metsissä (Brokaw ja Scheiner 1989).

Lehtipuut metsän sukkessiosarjassa

Lehtipuita pidetään yleisesti metsän kehityksen alkuvaiheen, pioneerivaiheen, lajeina. Lehtipuut kykenevät nopeasti asettumaan avoimille alueille keveiden ja pienten siementensä ansiosta tai hyvän kasvullisen lisääntymiskykynsä johdosta. Lajit tuottavat siemeniä suhteellisen nuorella iällä, ja hyviä siemenvuosia esiintyy usein. Siemenet itävät suotuisissa oloissa välittömästi. Lehtipuut sietävät myös suhteellisen hyvin ääreviä kylmyys- ja kuivuusoloja, vaikkakin tässä suhteessa lajien välillä on selviä eroja. Pioneerilajit ovat kaikki valokasveja, minkä vuoksi avoimet alueet ja riittävästi valoa saavat kasvupaikat ovat niiden suotuisimpia kasvuympäristöjä (Cajander 1917, Kuusela 1990, Shugart ym. 1992, Brzeziecki ja Kienast 1994).

Sukkessiokehityksen myötä sulkeutuneessa metsässä heikentyvät valaistusolosuhteet kaventavat lehtipuiden toimeentulomahdollisuuksia, ja ne harvenevatkin metsästä vähitellen kasvupaikalle ominaisen kilpailukykyisimmän puulajin tieltä. Metsän sulkeutuminen ja valoympäristön muutos johtavat osaltaan siihen, että lehtipuiden biologinen ikä metsissä on keskimäärin 100–150 vuotta (Brzeziecki ja Kienast 1994). Sirénin (1955) mukaan Pohjois-Suomen paksusammalkuusikoissa koivu kuutiomääräisesti laskettuna on runsaimmillaan noin 80-vuotiaassa metsässä, minkä jälkeen koivut vähitellen vähenevät, ensin nuoret ja sitten iäkkäämmät yksilöt. Koivuja tavataan metsässä kuitenkin kaiken aikaa sukkession sekundaarivaiheenkin aikana. Myös männyn on todettu uudistuvan suotuisissa olosuhteissa menestyksellisesti pienaukkoihin vanhoissa kuusivaltaisissa metsissä (Steijlen ja Zackrisson 1987, Zackrisson ym. 1995).

Varttuneissa sukkession loppuvaiheen metsissä lehtipuut poikkeavat esiintymisensä suhteen selvästi toisistaan, mikä selittyy kullekin lajille ominaisten ekologisten ominaisuuksien ja kasvupaikkavaatimusten erilaisuudella. Yhteistä kaikille lehtipuillemme on, että ne ovat kohtalaisen vaativia kasvupaikkansa suhteen ja esiintyvät pääasiassa tuoreilla ja sitä rehevämmillä kasvupaikoilla, mutta erityisesti koivu ja haapa menestyvät kohtalaisesti myös kuivahkon kankaan metsissä. Leppää ja pajulajeja – raitaa lukuunottamatta – tavataan melko harvoin sulkeutuneessa metsässä, ja ne esiintyvät ainoastaan puronvarsissa, avonaisissa korvissa tai muuten valoisissa ja tuoreissa metsänkohdissa sekä reunavyöhykkeillä. Raita esiintyy etupäässä yksittäispuina ja saattaa muodostaa vain parhailla kasvupaikoilla löyhiä ryhmiä. Kantovesojensa ansiosta raita on varsin pitkäikäinen, sillä latvapuolet, läpilahot raidat kasvattavat oksia vielä pitkän aikaa vesomalla. Leppä saavuttaa biologisen ikänsä sukkession aikana

varhain ja harvenee metsistä jo noin 50 vuoden kuluessa. Koivut, jotka lisääntyvät sulkeutuneessa metsässä pääasiassa kantovesoista, esiintyvät lähes kaikkialla yksittäin. Lajit muodostavat vain harvoin laajempia lehteviä puuryhmiä varttuneissa metsissä. Koivulajimme poikkeavat kasvupaikkavaatimuksiltaan kuitenkin toisistaan, sillä rauduskoivu sietää kosteita kasvupaikkoja hieskoivua huonommin. Haapa kasvaa useimmiten pieninä löyhinä ryhminä (Tikka 1954) muodostaen yhdessä koivun kanssa selviä sekametsälaikkuja muuten kuusivalaisiin metsiin.

Lehtipuiden menestyminen sulkeutuneessa metsässä riippuu paitsi toimivasta aukkodynamiikasta osaltaan myös kasvinsyöjänisäkkäiden laidunnuspaineesta (Risenhoover ja Maass 1987, McInnes ym. 1992). Lehtipuiden nuoret taimet kuuluvat monen lajin ravintokohteisiin. Tämä haittaa tuntuvasti etenkin pihlajan ja haavan, mutta myös pajulajien kasvua metsänpohjalla (Bergström ja Hjeljord 1987, Heikkilä 1993). Tutkimuksissa, joissa selvitettiin hirven aiheuttamia tuhoja mäntytaimikoissa, todettiin pihlajan ja haavan taimien häviävän hirven laiduntamilta taimikkoalueilta runsaassa 10 vuodessa. Havaittu lehtipuiden taimikato ei voi olla seurausta yksinomaan metsän sukkessiosta, vaan pikemminkin hirven laidunnuksesta alueella (Kuznetsov 1987, Heikkilä ja Härkönen 1996). Erityisesti pihlajan asema metsässä on melko kaksijakoinen: laji lienee yksi kenttäkerroksen runsaimmista puuvartisista (Linder ym. 1997), mutta ani harvoin varttuneessa metsässä tapaa täysikasvuisia pihlajia. Pihlajan taimien esiintyminen lähes kaikkialla tuoreilla kankailla johtuu siitä, että linnut levittävät sen siemeniä hyvin tehokkaasti (Jalas 1965). Lehtipuistamme varsinkin koivulle ja haavalle on omaleimaista myös alttius saada sienitartunta jo varhaisella iällä (Kellomäki 1987, Kuusela 1990, Shugart ym. 1992).

Haapa – pioneeri ja aarnimetsän sinnittelijä

Haapa on saanut osakseen verraten vähän lajin ekologiaa selvittelevää tutkimusta. Koska laji vesoo hakkuualoilla erinomaisesti ja toimii männynversoruosteen (*Melampsora pinitorqua*) väli-isäntänä (Kurkela 1973), sitä on sen sijaan pidetty ei-toivottuna lajina metsätaloudessa. Tästä johtuen haapaa koskeva tutkimus on keskittynyt ensisijaisesti selvittämään sen hävittämistä männyn uudistusaloilta ja niiden läheisyydestä (Savilampi 1994). Vaikka haavan siemenet leviävätkin otollisissa olosuhteissa pitkälle, ja laji kykenee kolonisoimaan avoimia alueita pitkienkin matkojen päästä, haapa uudistuu pääasiassa juuri-

vesomalla (Blumenthal 1942, Tikka 1954, Roberts ja Richardson 1985, Kellomäki 1987). Juurivesomisen ansiosta paikalle kasvaa saman yksilön lukuisten erillisten runkojen muodostama haapaklooni. Haapakloonin harveneminen alkaa sen pienimmistä ja useimmiten uloimmista rungoista, ja ikääntyneen haavikon juuriyhteydet katkeavat lopulta kokonaan (Peterson ja Squiers 1995a). Tämä johtaa samankokoisten ja samaa sukupuolta olevien (haapa on kaksikotinen) hyvin selvärajaisten haaparyhmien syntymiseen. Haapakloonin etäisimmät rungot saattavat kasvaa 30:n tai jopa 40 m:n etäisyydellä sen keskipisteestä (Cajander 1917, Peterson ja Squiers 1995a, Pregitzer ja Friend 1996). Vähittäisestä harvenemisesta johtuen vanhojen metsien haavikot ovat siten tavallisesti varsin pienialaisia.

Mielenkiintoinen piirre haavan populaatiobiologiassa on se seikka, että lajin sukupuolijakauma on vinoutunut: hedepuita tavataan lähes kaksinverroin enemmän kuin emiyksilöitä (Blumenthal 1942, Jalas 1965). Sukupuolten epäsuhta näyttäisi korostuvan erityisesti metsän kehityksen alkuvaiheessa (Falinski 1980). Koska emi- ja hedepuut esiintyvät hyvinkin erillisinä metsiköinä, kasvullisen lisääntymisen merkitys korostuu lajin säilymisen ja levittäytymisen kannalta olennaisena mekanismina. Haavan populaatiorakenne metsissämme muistuttaa lähinnä jäännepopulaatiota (*remnant population*), mikä on ominaista juuri voimakkaasti kasvullisesti lisääntyville ja kloneeneina kasvaville kasvilajeille. Kyseisille populaatioille on tavanomaista säilyminen paikallisesti, vaikka populaation kasvuvauhti on kääntynyt negatiiviseksi. Tämä johtuu erityisesti niistä lajin biologisista ominaisuuksista, joiden avulla yksilöt selviävät epäsuotuisien ajanjaksojen yli ja jotka hidastavat populaatioiden häviämistä sukupuuttoon (Eriksson 1996).

Haavan tunnusomainen laaja juuriverkosto, sen voimakas taipumus vesoa, jos yksittäisiä runkoja tai juuristoa vioitetaan, ja nopeakasvuisuus ovat tarkoituksenmukaisia ominaisuuksia metsien pienialaisessa uudistumisessa (de Kroon ja van Groenendael 1997). Haapa pystyy nopeasti reagoimaan aukkokohtiin vesomalla voimakkaasti, ja haavantaimien nopean kasvun johdosta laji pystyy säilyttämään suotuisat valo-olosuhteet pidemmälläkin aikajänteellä (Leak 1991, Brzeziecki ja Kienast 1994, Pregitzer ja Friend 1996). Jopa pienien latvusaukkojen ja heikkojen valaistusolojen piirissä haapa voi menestyä, sillä suurten "emohaapojen" läsnäolo ja juuristoyhteydet niiden ja taimien välillä takaavat nopean kasvun edellyttämien resurssien saannin. Haapalajit ovat myös voimakkaita juuristokilpailijoita (Peterson ja Squiers 1995b). Tikan (1954) mukaan haapa on kyllin sitkeä puulaji säilyttääkseen jalansijan varttuneissakin metsissä. Spies ja Franklin (1996) luokittelevat amerikanhaavan (*Populus tremouloides*) sellai-

seksi vanhan metsän lajiksi, joka edellyttää 0,1 hehtaaria suuremman aukon uudistuakseen ja jonka pisin mahdollinen biologinen ikä sulkeutuneessa metsässä jää alle 250 vuoden.

Elinympäristöjen vaihtelu ja toimiva aukkodynamiikka edellyttävät luonnollisten häiriöiden toistumista aika ajoin. Kullekin alueelle ominaisen häiriövalikoiman johdosta kaikki metsän eri kehitysvaiheet esiintyvät metsämaisemassa jatkuvasti. Häiriöiden ansiosta myös lehtipuiden esiintyminen alueella on aina taattu (Bormann ja Likens 1979, Pickett ja White 1985). Mikäli häiriöiden toistuminen pitkittyy tai jopa lakkaa kokonaan, saattaa häiriöstä eniten riippuvaisten puulajien esiintyminen alueella joutua vaakalaudalle. Esimerkiksi Luoteis-Amerikan lauhkean vyöhykkeen metsissä douglaskuusen (*Pseudotsuga menziesii*) esiintyminen metsissä riippuu kokonaan säännöllisin väliajoin toistuvista metsäpaloista. Häiriön lakattua vaikuttamasta tai sen muututtua täysin satunnaiseksi lajin olemassaolo paikallisesti on uhattu, sillä pioneerilajina se uudistuu menestyksellisesti ainoastaan suurimpiin, sikäläisissä olosuhteissa tavallisesti metsäpalon avaamiin aukkoihin (Huff 1995). Haapa lukeutuu biologisten ominaisuuksiensa puolesta douglaskuusen kanssa samaan luokkaan (Spies ja Franklin 1996). Sen esiintyminen paikallisesti riippuu säännöllisesti tapahtuvista ja riittävän voimakkaista häiriöistä, muuten laji väistyy metsistä sukkession edetessä pitkäikäisempien ja huonompia valaistusolosuhteita sietävien puulajien tieltä.

Lehtipuiden tulevaisuus luonnonmetsissämme?

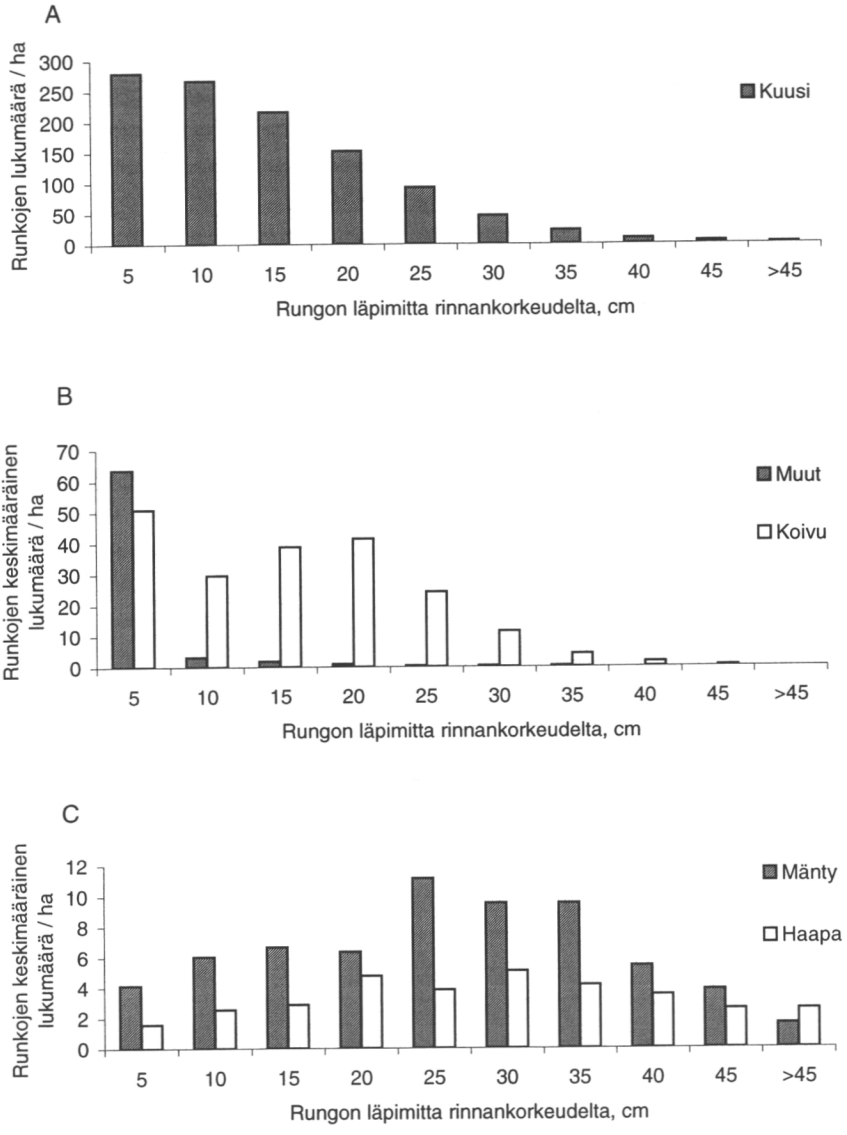
Koillismaan varttuneiden kuusimetsien rakennetta tutkittiin vuosina 1995–96. Koealoilta (n = 295, r = 10 m) mitattiin sekä elävän että kuolleen puuston rakenne. Elävä puusto (>1,5 m) mitattiin puulajeittain ja luokiteltiin läpimitan mukaan kymmeneen kokoluokkaan. Hies- ja rauduskoivuja ei erotettu. Kaikki tutkimuksessa mukana olleet metsät (n = 30) sijaitsevat vanhojen metsien inventointikohteilla, joissa valtapuuston keski-ikä on yleensä selvästi yli 120 vuotta. Näiltä alueilta on korjattu puuta viimeksi 1930-luvulla, jolloin metsistä hakattiin ensisijaisesti määrämitan täyttävää sahapuutavaraa. Modernia metsätaloutta näillä alueilla ei ole harjoitettu lainkaan, vaan ne ovat kehittyneet luonnontilassa viimeiset 70 vuotta.

Puulajit luokittuvat selkeästi kahteen ryhmään läpimittaluokkajakaumansa perusteella. Kuusi, koivu ja muut puulajit (raita, pihlaja, leppä ja kataja yhdessä) noudattavat odotetusti nurinpäin olevaa J-

käyrää (kuvat 1a ja b). Vaikkei koivun jakauma aivan tarkkaan noudatakaan J-käyrää, jakauman pääpaino on nuorten ikäluokkien kohdalla. Haavan ja männyn ikäluokkajakauma sen sijaan muistuttaa lähes normaalijakaumaa: ohuita ja paksuja runkoja on huomattavan vähän, kun taas valtaosa rungoista sijoittuu jakauman keskivaiheille (Linder ym. 1997) (kuva 1c). Koivun ja muiden vanhoissa metsissä harvalukuisempana esiintyvien lehtipuiden tulevaisuus on ainakin taimiaineksen runsauden valossa turvattu. Sen sijaan haavan menestyminen näissä kuusimetsissä on epävarmaa, sillä juuri nuorten sukupolvien puuttuminen voi olla merkki lajin vähittäisestä, pitkällä aikavälillä tapahtuvasta paikallisesta häviämisestä. Populaatioiden ikäluokkarakennetta kuvaavien jakaumien perusteella voidaan ennustaa, että sellaisten populaatioiden, joissa nuorten ikäluokkien osuus on vähäinen, selviäminen tulevaisuudessa on epävarmaa, mikäli vinoutunut ikäjakauma ei korjaannu nuorten ikäpolvien hyväksi.

On vaikeaa arvioida, kuinka menneiden aikojen hakkuutoiminta on vaikuttanut tänä päivänä havaittavaan metsän rakenteeseen. Aivan ilmeistä kuitenkin on, että ylispuumäntyjen silmiinpistävä puuttuminen ja avoimet vaaranlakikuusikot ovat seurausta alkuvuosisadan hakkuista. Maatuneita kantoja tavattiin lähes jokaisella koealalla. Toisaalta kuusikoiden harvennukset ovat varmasti suosineet lehtipuita ja vaikuttaneet paikoin merkittävästi niiden esiintymiseen (Chtchoukine 1996). Haavan läpimittaluokkajakauman muotoon on voinut vaikuttaa myös kasvinsyöjien aiheuttaman laidunnuspaineen tilapäinen heikkeneminen vuosisadan alkupuolella. Haapa on voinut muodostaa runsaan sukupolven silloin, kun kasvinsyöjien, lähinnä hirven, kannankehitys on ollut laskusuunnassa. Vanhojen metsien lehtipuiden taimet ehtivät kasvaa laiduntajien ulottumattomiin niiden vuosien aikana, jolloin hirvikanta oli pohjalukemissa (McInnes ym. 1992).

On hyvin hedelmällistä pohtia vuosisadan alun hakkuiden merkitystä metsän rakenteelle ja yrittää löytää metsän historiasta niitä menettelytapoja, jotka ovat olleet eduksi lehtipuille. Tarkan metsähistorian selvittäminen on kuitenkin melko hankalaa, vaikka käytettävissämme on erinomaiset metsäntarkastuskirjoihin kirjatut muistiinpanot vuosikymmenten varrelta. Koska silloiset savotat koskivat huomattavan laajoja alueita samanaikaisesti, ei huolellisesta kirjanpidosta huolimatta voida useinkaan hahmottaa yksittäisten, varsin pienialaisten lehtipuuvaltaisten metsänkohtien, saati haavikoiden alkuperää. Menneiden aikojen puunkorjuun vaikutusta luonnonmetsien rakenteeseen ei kuitenkaan voida ottaa lehtipuiden tulevaisuutta koskevan tarkastelun lähtökohdaksi, vaan sen on perustuttava metsien nykyiseen vallitsevaan tilanteeseen.



Kuva 1. Puulajien läpimittaluokkajakaumat Koillismaan vanhoissa tuoreen kankaan kuusivaltaisissa metsissä. Koealat (n = 295) sijaitsivat vanhojen metsien inventointialueilla, joilla valtapuuston keski-ikä on yli 120 vuotta.

Boreaalisella metsävyöhykkeellä metsäpalot ovat keskeisin metsien sukkessiokehitykseen ja maiseman rakenteeseen vaikuttanut yksittäinen tekijä. Koska metsäpalot eivät enää aikoihin ole kuuluneet luonnolliseen häiriövalikoimaan, metsien luontainen dynamiikka on

yksinomaan pienialaisten häiriöiden varassa. Metsäpalojen ja kulojen puuttuminen metsäluonnostamme on johtanut myös ekologisesti uuteen tilanteeseen. Lehtipuiden uudistuminen ja eri lehtipuusukupolvien esiintyminen sekapuina etenkin vanhoissa metsissämme voi tulevaisuudessa vähentyä olennaisesti, sillä toistaiseksi on epävarmaa, riittääkö lähinnä pienialaisten tuulenkaatoaukkojen piirissä tapahtuva uudistuminen lehtipuille pitkällä aikajänteellä. Mielenkiintoista on edelleen pohtia, kykeneekö haapa nousemaan mahdollisesti samaan klooniin kuuluvan erillisen "yksilön" kaatuessaan synnyttämiin avoimiin metsänkohtiin. Voiko haapaklooni koostua lopulta sittenkin eri sukupolvien edustajista, jotka syntyvät kloonin sisäisen dynamiikan seurauksena (Peterson ja Squiers 1995b)? Jos haavalla on biologinen ominaisuus sinnitellä sulkeutuneessa metsässä ja jos se pystyy viivyttämään häviämistään paikalta, olisi tärkeää tuntea tuon mekanismin pääperiaatteet.

Lehtipuiden – niin elävien, pystyyn kuolleiden kuin maassa lahoavienkin – merkitys lukuisille eliöryhmille on elintärkeä (Kuusinen 1994, Siitonen ja Martikainen 1994). Tästä johtuen olisi hyvin tärkeätä selvittää lehtipuiden luonnollista kykyä uudistua pienaukoissa. Erityisesti haavan luonnollisen uudistumisen ja pienaukkodynamiikan tutkiminen olisi metsäekologisesta ja luonnonsuojelubiologisesta näkökulmasta hyvin perusteltua, koska laji on metsiemme luonnon monimuotoisuudelle yksi tärkeimmistä puulajeista. Kysymys lehtipuiden olemassaolosta ei koske yksinomaan talousmetsiä, vaan se on varsin ajankohtainen myös suojelualueiden metsäluonnon tulevaisuutta ajatellen (Lindholm 1987). Pienaukoissa tapahtuvaa metsän uudistumista tulisi seurata luonnonsuojelualueilla, jotta saisimme selkeän käsityksen lehtipuiden ja lehtevien metsänkohtien esiintymisestä ja niiden säilymisestä suojelumetsissämme pitkällä aikajänteellä. Lisäksi lehtipuiden uudistumista pienaukkoihin tulisi tutkia kokeellisesti talousmetsissä (Coates ja Burton 1997), jotta tutkimustuloksia ja perusteltuja menettelytapoja olisi käytettävissä silloin, kun kysymys niiden soveltamisesta joskus tulevaisuudessa tulee kenties ajankohtaiseksi (Fries ym. 1997, Linder ym. 1997).

Kiitokset

Lausun parhaat kiitokset Timo Kuuluvaiselle, Tapio Lindholmille, Mikko Mönkköselle ja Juha Siitoselle, jotka tutustuivat perinpohjaisesti käsikirjoitukseeni. Heidän huomautustensa, tarkennuksiensa ja korjausehdotustensa ansiosta olen voinut täsmentää lukuisia epäselviä kohtia tekstissä ja tarkentaa käyttämiäni käsitteitä.

Kirjallisuus

Aaltonen, V.T. 1925. Metsikön itseharvenemisesta ja puiden kasvutilasta luonnonmetsissä. Communicationes ex Instituto Quaestionum Forestalium Finlandiae 9(5): 1–19.

Bergström, R. & Hjeljord, O. 1987. Moose and vegetation interactions in northwestern Europe and Poland. Swedish Wildlife Research, supplement 1: 213–228.

Blumenthal, B.-E. 1942. Studier angående aspens förekomst och egenskaper i Finland. Silva Fennica 56: 1–63.

Bonan, G.B. & Shugart, H.H. 1989. Environmental factors and ecological processes in boreal forest. Annual Review of Ecology and Systematics 20: 1–28.

Bormann, F.H. & Likens, G.E. 1979. Catastrophic disturbance and the steady state in northern hardwood forests. American Scientist 67: 660–669.

Bradshaw, R.H.W. 1993. Tree species dynamics and disturbance in three Swedish boreal forest stands during the last two thousand years. Journal of Vegetation Science 4: 759–764.

Brokaw, N.V.L. & Scheiner, S.M. 1989. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. Ecology 70: 538–541.

Brzeziecki, B. & Kienast, F. 1994. Classifying the life-history strategies of trees on the basis of the Grimian model. Forest Ecology and Management 69: 167–187.

Cajander A.K. 1917. Metsänhoidon perusteet. Osa 2. WSOY. Porvoo. 652 s.

— 1925. Metsätyyppiteoria. Acta Forestalia Fennica 29: 1–84.

Cajander, E.K. 1934. Kuusentaimistojen vapauttamisen jälkeisestä pituuskasvusta. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 19(5): 1–59.

Canham, C.D. 1989. Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. Ecology 70: 448–450.

Chtchoukine, A.K. 1996. North European platyphyllous forests: biodiversity dynamics and climate changes in northwest European Russia. Silva Fennica 30: 341–351.

Coates, K.D. & Burton, P.J. 1997. A gab-based approach for development of silvicultural systems to address ecosystem management objectives. Forest Ecology and Management 99: 337–354.

Delong, S.C. & Tanner, D. 1996. Managing the pattern of forest harvest: lessons from wildfire. Biodiversity and Conservation 5: 1191–1205.

Eriksson, O. 1996. Regional dynamics of plants: a review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations. Oikos 77: 248–258.

Falinski, J.B. 1980. Vegetation dynamics and sex structure of the populations of pioneer dioecious woody plants. Vegetatio 43: 23–38.

Franklin, J.F., Shugart, H.H. & Harmon, M.E. 1987. Tree death as an ecological process. BioScience 37: 550–556.

Fries, C., Johansson, O., Pettersson, B. & Simonsson, P. 1997. Silvicultural models to maintain and restore natural stand structures in Swedish boreal forests. Forest Ecology and Management 94: 89–103.

Gray, A.N. & Spies, T.A. 1996. Gap size, within-gap position and canopy structure effects on conifer seedling establishment. Journal of Ecology 84: 635–645.

Haataja, V. 1993. Tuntsan palo ja suuri nokisavotta. Koillismaan Kirjapaino. Kuusamo. 48 s.

Harper, J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press. London. 892 s.

Heikkilä, R. 1993. Ravinnon määrän ja puulajikoostumuksen vaikutus hirven ravinnonkäyttöön ja taimituhoihin mäntytaimikoissa. Folia Forestalia 815: 1–18.

— & Härkönen, S. 1996. Moose browsing in young Scots pine stands in relation to forest management. Forest Ecology and Management 88: 179–186.

Hofgaard, A. 1993. 50 years of change in a Swedish boreal old-growth Picea abies forest. Journal of Vegetation Science 4: 773–782.

Huff, M.H. 1995. Forest age structure and development following wildfires in the western Olympic Mountains, Washington. Ecological Applications 5: 471–483.

Hunter, M.L. Jr. 1990. Wildlife, forests, and forestry – principles of managing forests for biological diversity. Regents/Prentice Hall. New Jersey. 370 s.

Hörnberg, G., Ohlson, M. & Zackrisson, O. 1995. Stand dynamics, regeneration patterns and long-term continuity in boreal old-growth Picea abies swamp-forest. Journal of Vegetation Science 6: 291–298.

Jalas, J. 1965. Suuri kasvikirja. Osa 2. Otava. Helsinki. 983 s.

Jonsson, B.G. 1990. Treefall disturbance – a factor structuring vegetation in boreal spruce forests. Teoksessa: Krahulec, F., Agnew, A.D.Q., Agnew, S. & Willems, J.H. (toim.). Spatial processes in plant communities. Academia Prague, Tsekkoslovakia. s. 89–98.

Kalela, E.K. 1945. Suomen metsien puulajidynamiikkaa. Terra 57: 1–19.

— 1948. Luonnonmukainen metsienkäsittely. Silva Fennica 64: 16–31.

— 1952. Metsiemme kuusettumisesta erään esimerkin valossa. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 40(21): 1–23.

Kellomäki, S. 1987. Metsäekologia. Silva Carelica 7: 1–391.

Kimmins, J.P. 1997. Forest Ecology. Prentice Hall, Upper Saddle River. New Jersey. 596 s.

Kroon, H. de & Groenendael, J. van. 1997. The Ecology and evolution of clonal plants. Backhuys Publishers, Leiden. 453 s.

Kujala, V. 1926. Untersuchungen über die Einfluss von Waldbrände auf die Waldvegetation in nord Finnland. Communicationes ex Instituto Quaestionum Forestalium Finlandiae 10(5): 1–41.

Kurkela, T. 1973. Epiphytology of Melampsora rusts of Scots pine (Pinus sylvestris L.) and aspen (Populus tremula L.). Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 79: 1–68.

Kuuluvainen, T. 1994. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review. Annales Zoologici Fennici 31: 35–51.

Kuusela, K. 1990. The dynamics of boreal coniferous forest. Gummerus Kirjapaino, Jyväskylä. 172 s.

Kuusinen, M. 1994. Lichen flora and civersity on Populus tremula in old-growth and managed forests of southern and middle boreal Finland. Annales Botanici Fennici 31: 245–260.

Kuznetsov, G.V. 1987. Habitats, movements and interactions of moose with forest vegetation in USSR. Swedish Wildlife Research, supplement 1: 201–211.

Leak, W.B. 1991. Secondary forest succession in New Hampshire, USA. Forest Ecology and Management 43: 69–86.

Leemans, R. 1991. Canopy gaps and establisment patterns or spruce (Picea abies (L.) Karst.) in two old-growth coniferous forests in Central Sweden. Vegetatio 93: 157–165.

Linder, P. 1986. Kirjesålandet. En skogsbiologisk inventering av ett fjällnärä urskogsområde i Västerbottens län. Sveriges Lantbruksuniversitetet, Institution för skoglig ståndårtslära. Umeå. 108 s.

— , Elfving, B. & Zackrisson, O. 1997. Stand structure and successional trends in virgin boreal forest reserves in Sweden. Forest Ecology and Management 98: 17–33.

Lindholm, T. 1987. Luonnonsuojelualueittemme metsäluonto – mitä se on ja millaiseksi se kehittyy. Luonnon Tutkija 91: 13–19.

— & Tuominen S. 1993. Metsien puuston luonnontilaisuuden arviointi. Metsähallituksen luonnonsuojelujulkaisuja A 3. 37 s.

Maarel, E. van der. 1993. Some remarks on disturbance and its relation to diversity and stability. Journal of Vegetation Science 4: 733–736.

McInnes, P.F., Neiman, R.J., Pastor, J. & Cohen, Y. 1992. Effects of moose on vegetation and litter of the boreal forest, Isle Royale, Michigan, USA. Ecology 73: 2059–2075.

Oliver, C.D. & Larson, B.C. 1990. Forest stand dynamics. McGraw-Hill, Inc. New York. 467 s.

Peet, R.K. & Cristensen, N.L. 1987. Competition and tree death. BioScience 37: 586–595.

Peterson, C.J. & Squiers, E.R. 1995a. An unexpected change in spatial pattern across 10 years in an aspen-white-pine forest. Journal of Ecology 83: 847–855.

— & Squiers, E.R. 1995b. Competition and succession in an aspen-white-pine forest. Journal of Ecology 83: 449–457.

Pickett, S.T.A. 1976. Succession: an evolutionary interpretation. American Naturalist 110: 107–119.

— & White, P.S. 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Inc., San Diego. 472 s.

— , Collins, S.L. & Armesto, J.J. 1987. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. Vegetatio 69: 109–114.

Pontailler, J.-Y., Faille, A. & Lemée, G. 1997. Storms drive successional dynamics in natural forests: a case study in Fontainebleau forest (France). Forest Ecology and Management 98. 1–15.

Poulson, T.L. & Platt, W.J. 1989. Gap light regimes influence canopy tree diversity. Ecology 70: 553–555.

Pregitzer, K.S. & Friend, A.L. 1996. The structure and function of Populus root systems. Teoksessa: Stettler, R.F., Bradshaw, H.D., Heilman, P.E. & Hinckley, T.M. NRC Research Press, Ottawa. Biology of Populus. s. 331–354.

Prentice, I.C. & Leemans, R. 1990. Pattern and process and the dynamics of forest structure: a simulation approach. Journal of Ecology 78: 340–355.

Risenhoover, K.L. & Maass, S.A. 1987. The influence of moose on composition and structure of Isle Royale forest. Canadian Journal of Forest Research 17: 357–364.

Roberts, M.R. & Richardson, C.J. 1985. Forty-nine years of population change and community succession in aspen forests on four soil types, northern lower Michigan, U.S.A. Canadian Journal of Botany 63: 1641–1651.

Romme, W.H. & Knight, D.H. 1982. Landscape diversity: the consept applied to Yellowstone park. BioScience 32: 664–670.

Ross, M.S., Flanagan, L.B. & La Roi, G.H. 1986. Seasonal and successional changes in light quality and quantity in the understory of boreal forest ecosystems. Canadian Journal of Botany 64: 2792–2799.

Runkle, J.R. 1985. Disturbance regimes in temperate forests. Teoksessa: Pickett, S.T.A. & White, P.S. The ecology of natural disturbance and patch dynamics: Academic Press Inc., San Diego. s. 17–33.

Savilampi, P. 1994. Haavanvesakon ennalta torjuminen. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 508: 29–32.

Sernander, R. 1936. Granskär och Fiby urskog. En studie över stormluckornas och marbuskarnas betydelse i den svenska granskogens regeneration. Acta Phytogeographica Suecica 41: 1–232.

Shugart, H.H. 1984. A theory of Forest Dynamics. Springer-Verlag, New York. 278 s.

— , Leemans, R. & Bonan, G.B. (toim.) 1992. A system analysis of the global boreal forest. Cambridge University Press, Cambridge. 565 s.

Siitonen, J. 1998. Lahopuun merkitys metsäluonnon monimuotoisuudelle – kirjallisuuskatsaus. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 705: 131–161.

— & Martikainen, P. 1994. Occurrence of rare and threatened insects living on decaying Populus tremula: a comparison between Finnish and Russian Karelia. Scandinavian Journal of Forest Research 9: 185–191.

Sirén, G. 1955. The development of spruce forest on raw humus sites in northern Finland and its ecology. Acta Forestalia Fennica 62: 1–408.

Sousa, P. 1984. The role of disturbance in natural communities. Annual Review of Ecology and Systematics 15: 353–391.

Spies, T.A. & Franklin J.F. 1989. Gap characteristics and vegetation response in coniferous forests of the Pacific northwest. Ecology 70: 543–545.

— & Franklin J.F. 1996. The diversity and management of old-growth forests. Teoksessa: Szaro, R.C. & Johnston, D.W. Biodiversity in managed landscapes. Oxford University Press, New York. s. 298–314.

Steijlen, I. & Zackrisson, O. 1987. Long-term dynamics and successional trends in a northern Swedish coniferous forest stand. Canadian Journal of Botany 65: 839–848.

Syrjänen, K., Kalliola, R., Puolasmaa, A. & Mattson, J. 1994. Landscape structure and forest dynamics in subcontinental Russian European taiga. Annales Zoologici Fennici 31: 19–34.

Tikka P.S. 1954. Haapametsiköiden laadusta ja rakenteesta. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 44(4): 1–33.

Vanha-Majamaa, I., Tuittila, E.-S., Tonteri, T. & Suominen R. 1996. Seedling establisment after prescribed burning of a clear-cut and a partially cut mesic boreal forest in southern Finland. Silva Fennica 30: 31–45.

Walter, H. & Breckle, S.-W. 1985. Ecological systems of the geobiosphere vol. 1 – ecological principles in global perspective. Springer-Verlag., Berlin, Heidelberg. 242 s.

Watt, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. Journal of Ecology 35: 1–22.

White, P.S. 1979. Pattern, process and natural disturbance in vegetation. Botanical Review 3: 229–299.

Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and two major groups of forest trees. Ecology 70: 536–538.

Zackrisson, O. 1977. Influence of forest fires on the north Swedish boreal forest. Oikos 29: 22–32.

— , Nilsson, M.-C., Steijlen, I. & Hörnberg, G. 1995. Regeneration pulses and climate-vegetation interactions in nonpyrogenic boreal Scots pine stands. Journal of Ecology 83: 469–483.

86 viitettä.



E. Oksanen

Talousmetsien monimuotoisuus

9 Uusittujen metsänkäsittely-menetelmien vaikutus uhanalaisiin lajeihin

Erkki Annila

Sisällys

Johdanto 198
Aineisto ja menetelmät 199
Lajien jakautuminen elinympäristön mukaan 200
Tulosten tarkastelu 204
Uhanalaisten metsälajien yleisyys 204
Avainbiotooppilajit ja lahopuulajit 205
Elinympäristöjen koko ja sijoittuminen 207
Lahopuu 209
Uudet metsänkäsittelyohjeet 211
Kirjallisuus 212
Liite 215

Johdanto

Metsissä elävistä lajeista, jotka käsittävät noin puolet kaikista maassamme tavatuista 42 000 eliölajista, 810 (3,9 %) on arvioitu joutuneen uhanalaisiksi metsissä ja soilla tapahtuneiden muutosten seurauksena (Rassi ym. 1992). Ruotsissa vastaava luku on 1 487 (5,4 %) (Ehnström ym. 1993, Berg ym. 1994). Vaikka useimmat uhanalaiset lajit ovat ilmeisesti aina olleet harvalukuisia maassamme, niistä voidaan kuitenkin päätellä, miten metsien käsittely saattaa vaikuttaa lajiston monimuotoisuuteen. Monet harvinaiset lajit elävät vain tietyn tyyppisissä ympäristössä, ja vähäinenkin muutos saattaa johtaa niiden katoamiseen. Hailan (1995) mukaan uhanalaisten lajien menestyminen on korvaamaton kriteeri arvioitaessa monimuotoisuuden tason säilymistä yleisemminkin.

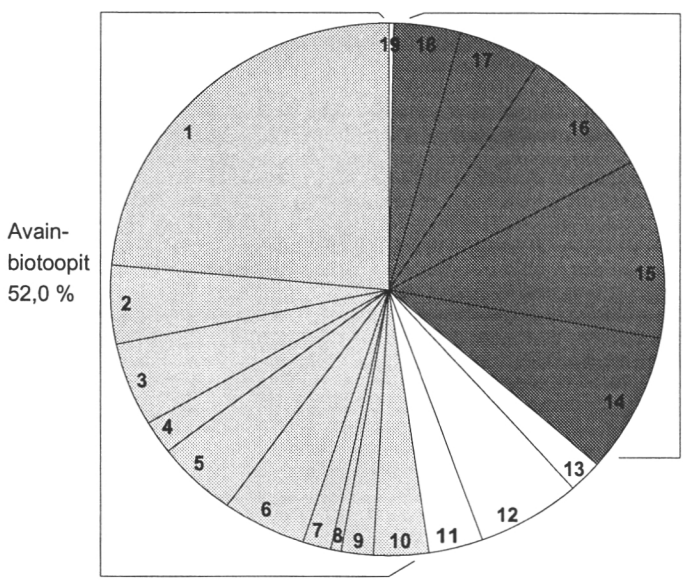
Lajien uhanalaistuminen osoittaa, että metsäekosysteemin rakenteessa tai toiminnassa on tapahtunut muutoksia. Niiden määrä ja osuus verrattuna metsälajien kokonaismäärään on otettukin kansainvälisesti erääksi kestävän metsätalouden kriteeriksi (Interim report ... 1995). Lajien harvinaistumisen uhka on ollut myös Suomessa eräs tärkeimmistä syistä muuttaa metsien käsittelyä ja uudistaa metsälaki. Vaikka uusien metsänkäsittelytapojen ja metsälain (Metsälaki 1996) monimuotoisuutta koskevien pykälien tarkoituksena onkin ylläpitää monimuotoisuutta yleensä, niissä esitetyt toimenpiteet kohdistuvat huomattavalta osin uhanalaisten lajien elinmahdollisuuksien parantamiseen. Koska monet uhanalaiset lajit ovat parhaita oman elinpaikkansa rakenteellisen tilan indikaattoreita, ne osoittavat paikan soveltuvuutta myös elinympäristövaatimuksiltaan samankaltaisille, yleisemmille lajeille.

Uhanalaisten lajien elinvaatimuksia tarkastelemalla voidaan arvioida, kuinka todennäköistä on, että näiden lajien elinmahdollisuudet paranevat uuden käytännön seurauksena. Arviointia vaikeuttaa se, että monista uhanalaisiksi luokitelluista lajeista on vain yksi tai muutama löytötieto, ja lajien täsmällisten elinpaikkavaatimusten tuntemuksessa on puutteita. Yleensä ei esimerkiksi tiedetä, onko vanhassa metsässä järeillä maapuilla esiintyvien lajien ehdoton elinympäristövaatimus vanha metsä, vai voisivatko lajit esiintyä myös nuoremmissa metsissä, mikäli niille sopivia järeitä maapuita olisi saatavissa.

Aineisto ja menetelmät

Tässä kirjallisuuteen pohjautuvassa katsauksessa tarkastelun kohteeksi otettiin kaikki ne lajit, joiden harvinaistumisen tärkeimmäksi syyksi tai osatekijäksi on uhanalaisuusselvityksissä (Rassi ym. 1986, 1992) arvioitu metsätaloudelliset toimenpiteet metsäojitus mukaan luettuna. Kaikkiaan tällaisia lajeja on 891. Lajeja, joiden häviämisen tai harvinaistumisen ensisijaisena syynä arvioidaan olleen metsätalous, on 756.

Lajit luokiteltiin sen mukaan, minkälainen elinympäristö on Komiteamietinnössä (Rassi ym. 1992) mainittu kunkin lajin yleisimpänä esiintymispaikkana tai mistä tekijästä lajin esiintyminen on ensisijaisesti riippuvainen. Komiteamietinnössä esitetyt 33 elinympäristöä ryhmiteltiin kuitenkin metsälaissa mainittuihin tai muuten metsätalouden näkökulmasta erityisen tärkeään 13 elinympäristöön ja 6 erityistekijään (kuva 1, liite 1). Eri elinympäristöissä elävät lajit ryhmiteltiin edelleen niiden runsaudessa havaittujen muutosten perusteella (taulukko 1).



1. Lehdot 23,4 %
2. Jalopuulehdot 4,8 %
3. Niityt 5,2 %
4. Harjut 2,0 %
5. Kalliot alusmetsineen 4,7 %
6. Letot 4,6 %
7. Lähteiköt 1,6 %
8. Puronotkot 0,6%
9. Korvet 1,9 %
10. Nevat ja rämeet 3,2 %
11. Puol. luonnontil. metsät 3,2 %
12. Luonnontilaiset metsät 6,2 %
13. Paloalat 2,0 %
14. Laho havupuu 8,5 %
15. Laho lehtipuu 10,9 %
16. Laho havu-/lehtipuu 8,0 %
17. Jättihaapa 4,8 %
18. Laho jalo lehtipuu 3,9 %
19. Säästöpuut (kuusi, mänty, koivu) 0,3 %

Kuva 1. Metsien uhanalaisten lajien jakaantuminen elinpaikan mukaan.

Taulukko 1. Metsien uhanalaisten lajien jakaantuminen niiden yleisyyden mukaan erilaisissa elinympäristöissä.

Elinympäristö	Erittäin harvinaiset (löytötietoja < 10)		Harvinaiset tai puutteellisesti tunnetut		Harvinaistuneet				Yhteensä	
					metsätalous pääsyy		metsätalous osasyy			
	kpl	%	kpl	%	kpl	%	kpl	%	kpl	%
Lehdot	56	26,8	100	47,8	50	23,9	3	1,4	209	23,4
Jalopuulehdot	25	58,1	9	21,0	9	21,0	0	0,0	43	4,8
Niityt	13	28,3	16	34,8	4	8,7	13	28,3	46	5,2
Harjut	2	11,1	6	33,3	3	16,7	7	38,9	18	2,0
Kalliot/alusmetsät	21	50,0	15	35,7	4	9,5	2	4,8	42	4,7
Letot	14	34,1	9	22,0	17	41,5	1	2,4	41	4,6
Lähteiköt	5	35,7	5	35,7	3	21,4	1	7,1	14	1,6
Puronotkot	1	20,0	0	0,0	2	40,0	2	40,0	5	0,5
Korvet	5	29,4	7	41,2	5	29,4	0	0,0	17	1,9
Nevat/rämeet	9	31,0	14	48,3	5	17,2	1	3,4	29	3,2
Puol.luonn.til. metsät	8	27,6	14	48,3	6	20,7	1	3,4	29	3,2
Luonn.tilaiset metsät	11	20,0	21	38,2	21	38,2	2	3,6	55	6,2
Paloalat	8	44,4	0	0,0	10	55,6	0	0,0	18	2,0
Laho havupuu	22	28,9	25	32,9	29	38,2	0	0,0	76	8,3
Laho lehtipuu	27	27,8	41	42,3	28	28,9	1	1,0	97	10,9
Laho havu-/lehtipuu	12	16,9	25	35,2	31	43,7	3	4,2	71	8,4
Jättihaapa	25	58,1	6	14,0	12	27,9	0	0,0	43	4,8
Laho jalo lehtipuu	26	74,3	6	17,1	3	8,6	0	0,0	35	3,9
Säästöpuut (ku,mä,ko)	0	0,0	0	0,0	1	33,3	2	66,7	3	0,3
Yhteensä	290	32,5	319	35,8	243	27,3	39	4,4	891	100,0

Tämä tieto on olennaista, kun arvioidaan, kuinka paljon uusilla metsänkäsittelytavoilla voidaan parantaa uhanalaisten lajien elinmahdollisuuksia. Ensimmäiseen ryhmään (erittäin harvinaiset) on laskettu kuuluviksi lajit, joista on vähemmän kuin 10 löytötietoa tai -paikkaa. Seuraavaan ryhmään (harvinaiset) on luettu harvinaiset (uhanalaisuusluokka Sh) tai puutteellisesti tunnetut lajit (uhanalaisuusluokka Sp). Jäljelle jääneet lajit (harvinaistuneet, joiden uhanalaisuusluokka voi olla H, E, V tai St) ovat niitä, joiden on selvästi todettu harvinaistuneen ja harvinaistumisen pää- tai osasyynä on ollut metsätalous. Tiedot eri lajien esiintymisestä ja siihen vaikuttavista tekijöistä sekä uhanalaisuudesta tarkentuvat jatkuvasti (esim. Kotiranta ja Niemelä 1993), joten ryhmittely kuvaa vain 1990-luvun alun tilannetta.

Lajien jakautuminen elinympäristön mukaan

Suurimman ryhmän uhanalaisista lajeista muodostavat tietynlaista kasvupaikkaa tarvitsevat lajit. Syynä niiden uhanalaistumiseen pidetään sitä, että osa kasvupaikoista on muuttunut metsätalouden seu-

rauksena niin paljon, että lajit ovat hävinneet niiltä. Näiden avainbiotooppilajien osuus on yli puolet kaikista uhanalaisista lajeista (kuva 1).

Lehdot

Lehtokasvien tärkeimmät vaatimukset elinpaikan suhteen ovat maaperän viljavuus ja erilaiset fenologiset vaiheet kasvukauden aikana. Suuri joukko vihreiden kasvien syöjiä ja muita lajeja on puolestaan riippuvaisia lehtokasvillisuudesta. Lähes neljännes uhanalaisista lajeista on lehtolajeja. Tärkein syy lajien harvinaistumiseen on se, että suurin osa alkuperäisistä lehdoista on raivattu pelloiksi. Jäljellä olevat lehdot, joiden osuus metsämaasta on 1–2 %, sijaitsevat usein niin etäällä toisistaan, että on syytä olettaa lajien siirtymisen lehdosta toiseen vaikeutuneen. Lajien katoamiseen vielä metsämaana olevista lehdoista on todennäköisesti vaikuttanut eniten paljaaksihakkuu. Uhanalaisista lehtolajeista on 3/4 erittäin harvinaisia, harvinaisia tai puutteellisesti tunnettuja (taulukko 1), joten niiden runsaudessa mahdollisesti tapahtuneista muutoksista ei ole tarkkaa tietoa.

Jalojen lehtipuiden muodostamissa lehdoissa elää noin 5 % uhanalaisiksi luokitelluista metsälajeista. Vain Ahvenanmaalla ja Lounais-Suomessa jalot lehtipuut esiintyvät niin runsaina, että ne muodostavat metsiköitä. Jalopuulehtojen harvinaisuudesta seuraa, että myös suurin osa pelkästään niissä esiintyvistä lajeista on Suomessa harvinaisia. Ne esiintyvät täällä leninneisyysalueensa rajoilla ja voivat menestyä vain kaikista suotuisimmissa kohdissa. Noin puolet lajeista on sellaisia, joista on vain muutama löytötieto tai joiden tiedetään esiintyvän vain muutamassa paikassa. Neljännes lajeista on luokiteltu harvinaisiksi tai ne tunnetaan puutteellisesti. Selvästi metsätalouden vuoksi vähentyneitä lajeja on yhdeksän.

Niityt

Niittylajien tärkein yhteinen elinpaikkavaatimus on kasvupaikan avonaisuus. Uhanalaisista metsälajeista 5,2 % elää erilaisilla metsäniityillä, hakamailla, ahoilla, kedoilla ja rantaniityillä. Niittylajien väheneminen johtuu pääasiassa niittyjen raivaamisesta viljelysmaaksi, laidunnuksen loppumisesta, luontaisesta metsittymisestä tai tarkoituksellisesta metsittämisestä. Lajeista enemistö (63 %) on hyvin harvinaisia, harvinaisia tai puutteellisesti tunnettuja, joiden kannanmuutoksista on vähän tietoa. Metsätalous on ollut pääsyy vain muutaman niittylajin harvinaistumiseen.

Harjut

Uhanalaisten harjulajien elinpaikkavaatimuksena on puustoltaan aukkoinen, aurinkoinen ja ympäristöään usein runsasravinteisempi rinne.

Harjujen käyttö tehokkaaseen puuntuotantoon on arviolta vaikuttanut 18 lajin uhanalaistumiseen. Uhanalaisten metsälajien kokonaismäärästä tämä on 2 %. Selvästi harvinaistuneista lajeista kolme on sellaista, joihin metsätaloudella on ollut merkittävä vaikutus.

Kalliot ja kalliojyrkänteet alusmetsineen

Uhanalaisista kalliolajeista suurin osa on kalkkikallioilla eläviä lajeja, joiden menestymisen edellytys on kalkkipitoinen maaperä. Toinen merkittävä piirre on veden valuminen jyrkänteen seinämillä. Alusmetsän maaperä on usein ravinteikasta liikkuvan veden kuljettamien ravinteiden ansiosta. Alusmetsä on yleensä tiheää ja pitkää sekapuustoa, joka varjostaa kallioseinämiä ja niillä olevia pieniä tasanteita. Kalliоympäristöissä elää 4,7 % uhanalaisista metsälajeista. Lajit ovat lähinnä kosteaa ja varjoisaa pienilmastoa vaativia sammalia ja jäkäliä. Suurin osa lajeista (86 %) on joko erittäin harvinaisia, harvinaisia tai puutteellisesti tunnettuja. Jäljelle jäävästä kuudesta lajista metsätalous on ollut merkittävin tekijä neljän lajin harvinaistumiseen.

Letot

Letoille on muodostunut muista soista poikkeava lajikoostumus niiden ravinteisuuden erikoispiirteiden vuoksi. Letot ovat kalkkipitoisia ja typpirikkaita mutta kahden muun pääravinteen, fosforin ja kaliumin, määrät ovat alhaiset. Monimuotoisinta lajisto on leton reunoilla, jossa veden liikkuminen lisää ravinteisuutta. Maan eteläpuoliskossa lettolajit ovat harvinaistuneet lähinnä siitä syystä, että letot on suurimmaksi osaksi raivattu pelloiksi tai ojitettu metsän kasvatusta varten.

Uhanalaisista lajeista 4,6 % elää letoilla. Lajit ovat pääasiassa kämmeköitä, saroja, sammalia ja sieniä mutta myös eräät kotilot ja hämähäkkieläimet ovat tyyppillisiä lettolajeja. Puolet lajeista on erittäin harvinaisia, harvinaisia tai puutteellisesti tunnettuja. Selvästi taantuneiden lajien vähenemisen tärkein syy on ollut ojitus.

Lähteiköt

Olennaista lähdeympäristössä eläville lajeille on maan sisästä tuleva pohjavesi, joka estää tai vähentää maaperän routaantumista talvella. Kasvupaikka on yleensä varjoisa tai puolivarjoisa ja puusto sekametsää. Metsätalouden vuoksi uhanalaisiksi luokitelluista lajeista 14 tarvitsee ensisijaisesti lähdebiotooppia elinympäristönään. Lajit ovat lähinnä maksa- ja lehtisammalia sekä sieniä. Lajeista neljän on todettu selvästi taantuneen ja metsätalous on ollut pää- tai osasyy siihen.

Puronotkot

Vaikka puronotkot luovat metsäluontoon merkittävää ekologista ja

eliölajistollista vaihtelua, ne ovat vain harvojen (0,5 %) uhanalaisten lajien ensisijaisia elinympäristöjä. Uhanalaiset lajit elävät vedessä tai aivan veden läheisyydessä. Tärkein syy lajien harvinaistumiseen on ollut purojen perkaus. Lajit, jotka esiintyvät puronvarsissa, elävät myös muilla habitaateilla kuten lähteikköjen ympärillä, kosteilla niityillä ja korvissa. Puronvarret ovatkin lähinnä vaihtoehtoisia elinympäristöjä muille kosteata ympäristöä ja varjoa vaativille lajeille.

Korvet

Rehevien korpien erityispiirteitä ovat ravinteisuus, varjoisuus ja pohjaveden korkeudesta johtuva kosteus. Tällaisilla paikoilla esiintyy noin 2 % metsätalouden vuoksi uhanalaisiksi joutuneista lajeista. Tärkeimmät ryhmät ovat sarat ja sammalet. Noin kolmannes lajeista on sellaisia, jotka ovat selvästi harvinaistuneet metsätalouden seurauksena. Muiden lajien ei tiedetä esiintyneen runsaina.

Nevat ja rämeet

Huolimatta siitä, että soista on ojitettu runsaat puolet, niillä elävä lajisto on toistaiseksi säilynyt verrattain hyvin. Rämeillä ja nevoilla metsätalouden vuoksi uhanalaisista lajeista elää noin 3 %. Tärkein ryhmä muodostuu selkärangattomista eläimistä. Lajien erityisvaatimukset liittyvät avoimeen ja paahteiseen mikroilmastoon sekä suokasvillisuuteen ravintokasveina. Harvinaistuneita lajeja on noin neljännes.

Puolittain luonnontilaiset metsät

Osa uhanalaisista metsälajeista (3,1 %) esiintyy puolikulttuuribiotoopeissa (metsälaitumet, lehdesniityt), joiden käyttö ei ole ollut kovin voimaperäistä. Valtaosa lajeista on erilaisia sieniä. Kasvupaikka on usein aukko, heinittynyt kohta, metsätien tai polun varsi jne. Neljännes tämän ryhmän lajeista on sellaisia, jotka ovat selvästi harvinaistuneet, kun metsien hoitoa ja käyttöä on tehostettu.

Luonnontilaiset metsät

Kun laho- ja kolopuita tarvitsevat lajit erotetaan omaksi ryhmäksi, luonnontilaista metsää tarvitsevien lajien osuus uhanalaisista metsälajeista on 6,1 %. Lajit ovat pääasiassa vanhojen metsien sieniä ja jäkäliä. Runsaat puolet lajeista on erittäin harvinaisia tai harvinaisia eikä niiden määrissä mahdollisesti tapahtuneista muutoksista ole tarkkaa tietoa. Mitkä luonnontilaisen metsän ominaisuudet ovat välttämättömiä kullekin lajille, ei ole useinkaan tiedossa, mutta lajit on tavattu yleensä talousmetsien kiertoaikaa vanhemmissa metsissä.

Paloalat

Vaikka metsäpalon suora vaikutus kestääkin vain muutaman vuosi-

kymmenen, eri aikoina ja eri puolilla palaneet metsät ovat muodostaneet jatkumon, josta on syntynyt oma elinympäristötyyppi. Metsäpalojen torjunta on katkaissut tehokkaasti tämän jatkumon, jonka seurauksena osa kulometsiin erikoistuneista lajeista on joutunut uhanalaisiksi. Näiden osuus metsätalouden vuoksi uhanalaisiksi joutuneiden lajien kokonaismäärästä on 2 %. Lajit ovat kaikki hyönteisiä ja niiden elämisen edellytys on metsäpalon viottamat tai tappamat puut.

Laho- ja kolopuut

Uhanalaisista metsälajeista noin 36 % on riippuvaisia erilaisista laho- tai kolopuista. Lajisto muodostuu lähinnä kovakuoriaisista, kaksisiipisistä, lahottajasienistä ja sammalista. Lajien jakaantuminen eri puulajien kesken on jossain määrin tulkinnanvarainen, sillä kaikista lajeista ei ole puulajikohtaista tietoa ja eräät lajit voivat elää useiden puulajien lahopuulla. Haavalla elävät lajit ovat helpoimmin erotettavissa puulajikohtaisesti omaksi ryhmäkseen. Jalojen lehtipuiden lahopuulajisto muodostaa myös suhteellisen yhtenäisen ryhmän. Yksittäisistä puulajeista tärkein on haapa, johon sitoutuneisiin lajeihin on laskettu kuuluvaksi varsinaisten lahopuulajien lisäksi kaikki jättihaavoista riippuvaiset lajit, kuten haapojen tyvillä elävät kotilot, sammalet ja jäkälät.

Keskimäärin uhanalaisista lahopuulajeista 2/3 on harvinaisia tai puutteellisesti tunnettuja, jalojen lehtipuiden lajeista jopa yli 90 %. Muiden lajien harvinaistumisen syynä on ollut kuolleiden puiden korjuu hakkuissa sekä kiertoajan lyhyys, jolloin järeän lahopuun muodostuminen on ollut vähäistä.

Säästöpuut

Uusien metsänkäsittelyohjeiden mukaan uudistushakkuun yhteydessä tulee hakkuualalle jättää pystyyn kuolleet ja kaatuneet puut sekä muutamia eläviä, vanhoja puita monimuotoisuuden ylläpitämiseksi. Metsätalouden vuoksi uhanalaisiksi joutuneiden lajien joukossa on kolme lajia, kotka, merikotka ja kalasääksi, jotka tarvitsevat pesäpuikseen vanhoja, vankkaoksaisia, eläviä puita.

Tulosten tarkastelu

Uhanalaisten metsälajien yleisyys

Runsas neljännes metsätalouden vuoksi uhanalaisiksi arvioiduista lajeista on hyvin harvinaisia ja useimmat niistä on tavattu maassamme

vain muutaman kerran tai niiden tiedetään esiintyvän vain muutamalla paikalla (taulukko 1). Lajit kuuluvat uhanalaisuusluokkiin hävinneet (H), erittäin uhanalaiset (E) ja vaarantuneet (V). Harvinaiset (Sh) tai puutteellisesti tunnetut (Sp) lajit käsittävät noin 40 % uhanalaisista metsälajeista. Yhteensä siis 2/3 lajeista on sellaisia, joiden runsaudessa mahdollisesti tapahtuneista muutoksista ei ole kovin tarkkaa käsitystä. Hailan (1995) mukaan tiedot uhanalaisista lajeista ovat erityisen puutteellisia, koska lajit ovat useimmiten hyvin vähälukuisia. Komiteamietinnön (Rassi ym. 1986) mukaan lajin uhanalaisuus tarkoittaa sitä, että laji on häviämässä maastamme ihmisen toiminnan seurauksena. Lajien luontainen harvinaisuus vaikuttaa kuitenkin merkittävästi niiden riskiin joutua uhanalaisiksi.

Lajit, jotka ovat Suomessa levinneisyysalueensa äärirajalla, esiintyvät yleensä avainbiotoopeilla. Esimerkiksi suurin osa lehtolajeista ja jaloilla lehtipuilla elävistä lajeista on yleisiä Suomea eteläisemmillä alueilla. Näiden lajien esiintymisen luonteeseen kuuluu suomalaisissa ilmasto- ja maaperäoloissa jatkuva vähälukuisuus. Saadaanko nämä lajit runsastumaan uusilla metsänkäsittelytavoilla, metsiä rauhoittamalla tai jollakin muulla keinolla, on hyvin epävarmaa. Ottamalla huomioon niiden elinpaikkavaatimukset voidaan kuitenkin luoda edellytykset niiden esiintymiselle.

Sen sijaan jäljelle jäävä 1/3 lajeista (290) on sellaisia, joiden tiedetään aikaisemmin olleen suhteellisen yleisiä mutta harvinaistuneen sen jälkeen, kun metsiä alettiin hoitaa ja käyttää tehokkaasti. Harvinaistumisen seurauksena lajit ovat joutuneet uhanalaisiksi ja kuuluvat nyt luokkiin hävinneet, erittäin uhanalaiset, vaarantuneet tai taantuneet. Kun otetaan huomioon vain nämä lajit, metsätalouden vaikutus näkyy selvimmin lahopuissa elävien, lehtojen, luonnontilaisten metsien, lettojen ja paloalojen lajien määrissä (taulukko 1). Aikaisemmin yleisiä mutta nyt metsätalouden vuoksi hävinneiksi katsottuja lajeja on kuitenkin vain muutamia.

Avainbiotooppilajit ja lahopuulajit

Metsätalouden vuoksi uhanalaisiksi joutuneet lajit jakautuvat kahteen pääryhmään, avainbiotooppilajit ja lahopuulajit. Yhdessä nämä ryhmät muodostavat lähes 90 % metsien uhanalaisista lajeista. Tiettyjen biotooppien muuttuminen niin, että osa niille luontaisesti kuuluvista lajeista ei voi niillä enää elää, osoittaa metsäekosysteemin maisemataso vaihtelun vähenemistä. Tästä on puolestaan ollut luonnollisena seurauksena, että lajistollinen monimuotoisuus on vähentynyt. Avainbio-

toopeissa elävien uhanalaisten lajien lukumäärällä mitattuna muutos on ollut voimakkainta lehdoissa. Sen sijaan metsien käsittely lähteikössä, puronotkelmissa tai korvissa on johtanut suhteellisen harvan lajin uhanalaistumiseen. Parempi kuva erilaisten elinympäristöjen muuttumisesta saataisiin kuitenkin, mikäli kullakin kasvupaikalla voitaisiin verrata uhanalaisten lajien määrä saman paikan kokonaislajimäärään.

Uhanalaiset lajit osoittavat myös metsän sukkessioon liittyvän, ajallisen vaihtelun vähentyneen. Pitkälle erikoistuneita lajeja on erityisesti sukkession alkuvaiheessa maan ollessa puuton ja sukkession loppuvaiheessa metsän ollessa vanhaa (Peterken 1996). Sukkession alkuvaiheen, juuri palaneen metsän lajeista on uhanalaisia verraten vähän, vaikka metsäpalot ovat kuuluneet olennaisena osana boreaaliseen metsäekosysteemiin. Ruotsissa on todettu, että ainoastaan 2 % uhanalaisista metsälajeista on suoraan riippuvaisia metsäpaloista (Berg ym. 1994). Lajien suhteellisen osuuden vähäisyys selittyy osaltaan sillä, että monet sukkession alkuvaiheen lajit voivat talousmetsissä elää myös avohakkuualoilla, varsinkin jos ne kulotetaan (Ahnlund ja Lindhe 1992). Uhanalaisiksi ovat joutuneet ne lajit, jotka elävät kulon vioittamissa tai tappamissa puissa.

Uhanalaisten lajien joukossa on suhteellisen paljon sukkession loppuvaiheen lajeja. Ne ovat valtaosaltaan laho- ja kolopuita tarvitsevia lajeja. Kun nämä jätetään tarkastelun ulkopuolelle, vanhan metsän lajeista on uhanalaisia verraten vähän. Tärkein sukkession loppuvaiheen ominaisuus ei uhanalaisten lajien kannalta siten olekaan metsikön ikä sinänsä vaan lahopuu.

Osa uhanalaisista lajeista tarvitsee elinpaikakseen puolittain luonnontilaista metsää. Niiden esiintymille näyttää olevan välttämätöntä jonkinlainen ihmistoiminta. Esiintymisen edellytys on usein pienialainen, ihmisen luoma puolikulttuuribiotooppi, joka on syntynyt yksittäisen puun kaatamisesta, maanpinnan rikkoutumista, laiduntamisesta jne. Näiden lajien elinympäristön laajuuden vaatimuksista ei ole tietoa mutta näyttää siltä, että tärkeämpää kuin alueen laajuus on pienten häiriöitten jatkuvuus.

Luokittelu yhden tekijän perusteella ei anna riittävää kuvaa lajin esiintymisen edellytyksistä, sillä monilla lajeilla on elinpaikan suhteen useita vaatimuksia. Esimerkiksi eräiden lahopuilla tai jättihaavalla elävien lajien menestymisen edellytys on myös riittävän kostea ja vakaa mikroilmasto (Esseen ym. 1992, Kotiranta ja Niemelä 1993, Kuusinen 1996). Kun lahopuu yhdistetään luonnontilaiseen avainbiotooppiin, täytetään useimpien laho- ja kolopuulajien elinpaikkavaatimukset.

Elinympäristöjen koko ja sijoittuminen

Lajin esiintyminen on riippuvainen myös sopivan elinympäristön laajuudesta, vaikka elinympäristön koostumus ja rakenne ovatkin tärkeämpiä kuin sen ala (Haila ym. 1994). Elinpiirin laajuuden vaatimus koskee erityisesti selkärankaisia, jotka liikkuvat suhteellisen laajalla alueella. Avainbiotooppilajeille on tunnusomaista laikuttainen esiintyminen myös luonnontilaisessa ympäristössä, jopa avainbiotoopin sisällä (Haila ym. 1994). Lajit, jotka kuvassa 1 ja taulukossa 1 on rymitelty luonnontilaista metsää tarvitseviin, eivät esiinny vain tietyn tyyppisissä biotoopeissa, vaan yleensä luonnontilaisessa, useimmiten vanhassa metsässä. Vaikka esimerkiksi puunkoloissa pesivien lintujen (Virkkala ym. 1994) samoinkuin muidenkin lintujen ja nisäkkäiden tiheyden (Andrén 1994) on yleensä todettu olevan isoilla suojelualueilla korkeampi kuin pienillä, metsätalouden vuoksi uhanalaisista lajeista vain metsäpeuran ja maan eteläpuoliskossa uhanalaisen kuukkelin tiedetään tarvitsevan suhteellisen laajoja luonnontilaisia metsiä. Sen sijaan esimerkiksi pikkusiepon, tyypillisen vanhan metsän lajin, ensisijaisena elinympäristövaatimuksena on kolopuut. Se voi pesiä taajan asutuksen ympäröimässä, verraten pienialaisessakin metsässä, jos paikka on sille sopiva. Sen harvalukuisuus johtuu pääasiassa siitä, että se esiintyy Suomessa levinneisyysalueensa äärirajoilla ja pesii vain kaikkein suotuisimmilla elinpaikoilla (Hyytiä ym. 1983). Liito-oravan tärkein elinpaikkavaatimus on pesäpaikaksi sopiva kolopuu, useimmiten jättihaapa ja jonkin verran varttunutta puustoa sen ympärillä (Liito-oravatyöryhmä 1996). Kotkaa pidetään yleensä vanhojen luonnontilaisten metsien lajina, mutta sen ensisijaisina elinympäristövaatimuksina ovat järeät pesäpuut ja pesimärauha (Hyytiä ym. 1983, Berg ym. 1994). Koukin ja Häyrisen (1991) mukaan suojeluponnistus tulisi kohdistaa suppealla alueella esiintyviin lajeihin, koska niiden elinpaikkavaatimukset ovat tiukimmat. Suomen kaikista lintulajeista ehkä 5–10 % vaatii varttuneen metsän tiettyjä rakenteellisia ominaisuuksia (Haila 1995).

Vaikka elinympäristöjen kokonaisala onkin tärkeämpi kuin niiden sijoittuminen (Andrén 1994), monen lajin säilyminen riippuu myös niille sopivien elinympäristöjen tiheydestä. Avainbiotooppi jo käsitteenä sisältää ajatuksen, että se on poikkeuksellinen paikka ympäristössään. Mitä yleisempi jokin kasvupaikka on sitä vähemmän se on avainbiotooppi. Jollekin lajille sopivat elinympäristöt saattavat sijaita hyvinkin etäällä toisistaan. Lajilla on yleensä sitä parempi leviämiskyky, mitä harvemmassa sille sopivia elinympäristöjä on ja mitä lyhyemmässä ajassa elinympäristö muuttuu lajille sopimattomaksi. Hy-

vänä esimerkkinä tästä ovat paloalueiden lajit (Evans 1966), jotka saattavat joutua etsimään uuden elinympäristön hyvinkin kaukaa vanhan käydessä elinkelvottomaksi. Toisaalta eräät avainbiotoopit ovat suhteellisen muuttumattomia (Zackrisson ja Östlund 1991) tai niissä tapahtuu harvoin sellaisia muutoksia, joista seuraa kokonaan uusi metsän sukkessiovaihe. Metsän käsittely saattaa muuttaa elinpaikkaa niin paljon, että muutos on liian voimakas joillekin lajeille. Mikäli olot eivät ehdi palautua riittävästi ennen seuraavaa muutosta (hakkuu), väistyneillä lajeilla ei ole mahdollisuutta palata takaisin.

Metsälain mukaan erityisen tärkeitä elinympäristöjä eli avainbiotooppeja tulee käsitellä ominaispiirteet säilyttävällä tavalla silloin, kun avainbiotoopit ovat luonnontilaisia tai luonnontilaisen kaltaisia. Näin määriteltyjä avainbiotooppeja on todennäköisesti jäljellä niin harvassa, että etäisyydet saattavat olla monille uhanalaisille lajeille liian pitkiä. Huomattava osa alkuperäisistä avainbiotoopeista on raivattu viljelysmaiksi (lehdot, rehevät korvet jne.), joten nykyään metsämaalla sijaitsevat avainbiotoopit ovat vain osa alkuperäisestä määrästä. Linnuilla ja nisäkkäillä sopivan elinympäristön vähentyminen alle 10–30 %:n arvellaan johtavan vähitellen lajin häviämiseen, jos elinympäristö on voimakkaasti pirstoutunut (Andrén 1994). Mitä pirstoutuneempi ympäristö sitä suurempi on reuna-alueitten suhteellinen osuus (Helle ja Järvinen 1986).

Lajien siirtyminen sopivasta elinympäristöstä toiseen on myös riippuvainen elinympäristöjen välillä olevan metsän rakenteesta. Tärkeätä ei ole ainoastaan sopivien elinympäristöjen määrä, vaan myös niitä ympäröivän alueen laatu (Andrén 1994). Uhanalaisten lajien vaatimuksista on tässä suhteessa vähän tietoa. Liito-oravalle 100 metriä laajempi avohakkuuala muodostaa liikkumisesteen mutta sille sopivin elinympäristö ei ole kokonaan varttunutta metsää (Eronen 1996). Missä määrin avohakkuualat muodostavat selkärangattomien eläinten, kasvien, sienten tai jäkälien leviämisesteitä, ei ole juurikaan tietoa. Toisaalta tiedot siitä, missä määrin ns. ekologiset käytävät vähentävät erillään olevien avainbiotooppien isoloitumista, ovat vähäiset. Tämä johtuu Nohlgrenin ja Gustafssonin (1995) mukaan siitä, että tutkimukset ovat kohdistuneet pääasiassa lajien esiintymiseen käytävässä, ei niiden liikkumiseen. Heidän käsityksensä on, että Ruotsissa metsien hakkuut eivät ole aiheuttaneet merkittäviä esteitä lajien liikkumiselle tai leviämiselle. Suomessa avohakkuualat ovat olleet keskimäärin pienempiä kuin Ruotsissa. Varttunutta puustoa kasvavien metsäkaistaleiden jättämisellä ekologisiksi käytäviksi ei ilmeisestikään kyetä olennaisesti parantamaan uhanalaisten lajien asemaa, elleivät käytävät sinällään ole lajien elinympäristöjä.

Kaikilla metsälaissa mainituilla avainbiotoopeilla ei näytä olevan kovin suurta merkitystä uhanalaisten lajien säilyttämisessä. Ojittamattomien soiden kangasmetsäsaarekkeet eivät ole erityisesti minkään uhanalaisen lajin elinpaikka. Niissä on kuitenkin usein säilynyt muita talousmetsiä enemmän lahopuuta. Koska puustoisia avainbiotooppeja on ilmeisesti niukasti käytettävissä, täydentävät suosaarekkeet avainbiotooppiverkostoa lähinnä lahopuukeskittyminä. Rotkot ja kurut eivät ole minkään lajin yksinomaisia elinpaikkoja, mutta niissä saattaa esiintyä samoja lajeja kuin kalliojyrkänteillä ja niiden alusmetsissä tai purojen varsilla. Myöskään kivennäismaiden kitu- ja joutomaat (kalliot, kivikot, louhikot) eivät ole metsätalouden vuoksi uhanalaisiksi tulleiden lajien ensisijaisia esiintymispaikoja. Kaikkien avainbiotooppien ympärillä on kuitenkin reunavyöhyke (ekotonihabitaatti), jossa lajisto on usein ympäristöstään poikkeavaa.

Lahopuu

Laho- ja kolopuita esiintyy luonnontilaisessa metsässä enemmän tai vähemmän yhtenäisesti. Ajallisesti ja paikallisesti selviä lahopuukeskittymiä syntyy erilaisten häiriötekijöiden kuten myrskyn, metsäpalon, hyönteis- tai sienituhon seurauksena (Spies ym. 1988). Kuivat kankaat ovat palaneet noin 50–90 vuoden, tuoreimmat kankaat 90–160 vuoden välein (Zackrisson 1977). Paloalat ovat olleet kuitenkin suhteellisen pienialaisia (Haapanen ja Siitonen 1978). Muut häiriöt ovat tuskin esiintyneet tätä useammin. Kuollut puu on kullekin lajille käyttökelpoista muutamia kymmeniä vuosia (Ehnström ja Walden 1986, Kotiranta ja Niemelä 1993, Berg ym. 1994, Renvall 1995). Hyvin harvoin tai vain osittain palaneissa maastokohdissa kuten korvissa lahopuuta on ollut jatkuvasti. Kiertoajan kuluessa lahopuuta syntyy erilaisten pienten häiriöiden seurauksena yleensä yhtä paljon kuin suurten häiriöiden yhteydessä (esim. Harmon ym. 1986).

Lahopuussa elävien lajien leviämiskyvystä ei ole kovin tarkkaa käsitystä (Renvall 1995). Hailan (1995) mukaan selkärangattomat eläimet liikkuvat todennäköisesti laajalla alueella ja paikallisten lajikoosteiden välillä tapahtuu runsaasti yksilöiden vaihtoa. Økland ym. (1996) ovat sitä mieltä, että monet lahopuussa elävät kovakuoriaiset ovat hyvin liikkuvaisia.

Lahottajasieniin kuuluvan, Etelä- ja Keski-Suomessa yleisenä esiintyvän, kuusen juurikäävän (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.) itiöistä vain vähäinen osa kulkeutuu kilometriä kauemmaksi syntypaikastaan (Möykkynen ym. 1995) mutta geneettistä isoloitumista on

odotettavissa vasta, kun etäisyys on enemmän kuin 500 km (Kallio 1970, Stenlid 1994). Toisaalta on havaittu, että laajojen pelto- tai viljelymetsäalueiden keskelle jätettyihin säästömetsiin ei yleensä tule harvinaisia lahottajasieniä (Kotiranta ja Niemelä 1993). Johtuuko tämä elinympäristön sopimattomuudesta vai lajien vähäisestä leviämiskyvystä, ei ole tietoa.

Laajoja lahopuukeskittymiä, jotka luonnontilaisissa metsissä syntyvät äkillisesti myrskyn, lumituhon, hyönteis- tai sienituhon seurauksena, ei ole mahdollista saada talousmetsiin, koska niihin liittyy epideemisen tuhon riski. Sen sijaan metsäpalon jälkeen tällainen vaara on vähäinen (Ehnström ym. 1995, Bakke 1996), joten pienialaiset palaneet metsät ovat käyttökelpoisia sekä lahopuukeskittyminä että yleensä paloalueita tarvitsevien lajien elinpaikkoina. Samoin muutamien kuolleiden puiden ryhmät, jotka syntyvät esimerkiksi uudistushakkuualojen reunamille, majavan patoaltaiden laidoille jne. eivät muodosta olennaista vaaraa eläville puille.

Järeän lahopuun jatkumoja muodostuu puustoisiin avainbiotooppeihin (lehdot, korvet, lähteiköt, puronotkot ja jyrkänteiden alusmetsät), jos ne jätetään kokonaan luonnontilaan. Mikäli luonnontilaisia tai luonnontilaisen kaltaisia avainbiotooppeja on harvemmassa kuin yksi neliökilometrillä, voidaan lahopuun määrää lisätä jättämällä käsittelemättä myös sellaisia maastokohtia, jotka ovat palautettavissa lyhyemmän tai pidemmän ajan kuluessa luonnontilaisiksi avainbiotoopeiksi. Metson soidinpaikat sekä sellaiset maastokohdat, joissa puunkorjuu tai metsän uudistaminen tuottaa vaikeuksia (louhikot, kalliorinteet, supat), soveltuvat luonnontilaan jätettyinä lahopuujatkumoiksi.

Lahopuuta tarvitsevien kovakuoriaisten lajimäärä kasvaa lahopuun lisääntyessä. Noin 30 m^3/ha näyttää oleva se raja, jonka jälkeen lajimäärä ei enää olennaisesti kohoa (Siitonen 1995, Økland ym. 1996). Tämän määrän tulisi olla vähimmäistavoitteena avainbiotoopeilla. Mutta koska avainbiotoopit ovat pienialaisia, yksistään niissä oleva lahopuu ei ilmeisestikään riitä ylläpitämään lahopuulajistoa. Lahopuuta tarvitaan myös välialueilla, normaaleissa talousmetsissä. Yksittäisistä tuulen kaatamista ja lumen murtamista sekä pystyyn kuolevista puista muodostuu lahopuuta luonnollisella tavalla. Sekä kuusikoissa (Isomäki 1995) että männiköissä (Hynynen ja Saramäki 1995) lahopuuta alkaa merkittävästi syntyä noin 30 vuoden kuluttua metsän uudistumisesta. Mikäli metsää ei harvenneta, lahopuuta on 65 vuoden iässä jo noin 60 m^3 hehtaarilla. Kiertoajan kuluessa harvennushakkuissa poistetaan 150–200 kuutiometriä puuta hehtaarilta (Vuokila ja Väliaho 1980), joten noin viidenneksen jättäminen lahopuuksi parantaisi olennaisesti lahopuulajien elinmahdollisuuksia.

Erityisesti lahon lehtipuun määrä talousmetsissä on vähäinen. Edellytys sen lisääntymiselle on, että havupuutaimikoiden hoidossa jätetään lehtipuita, joista metsikön kehityessä syntyy vähitellen lahopuuta. Viimeaikaiset kokeilut käytännössä ovat osoittaneet, että sekä männyn- että kuusentaimikoissa voidaan tietyin edellytyksin kasvattaa siemensyntysiä lehtipuita ilman, etta havupuiden kehitys siitä olennaisesti vaikeutuisi. Nopeamman pituuskasvunsa ansiosta lehtipuut ovat tietyssä vaiheessa etukasvuisia mutta erot tasoittuvat myöhemmin.

Uudet metsänkäsittelyohjeet

Muuttamalla metsien käsittelyä siten kuin metsälaissa ja siihen liittyvässä asetuksessa edellytetään voidaan merkittävästi parantaa avainbiotooppilajien elinmahdollisuuksia. Mahdollisuudet saada uhanalaiset lajit runsastumaan rajoittuvat kuitenkin niihin lajeihin, jotka ovat selvästi harvinaistuneet harjoitetun metsätalouden seurauksena. Uusilla, lehtojen erikoispiirteet säilyttävällä metsänhoidolla samoin kuin jalojen lehtipuiden lisäämisellä ja niiden metsiköiden hoidolla saadaan todennäköisesti runsastumaan noin neljännes uhanalaisista lehtolajeista. Niittylajien elinmahdollisuuksia ei voida juurikaan parantaa pelkästään metsätaloudellisin keinoin, sillä suurin osa niityistä metsittyy vähitellen luontaisesti. Uhanalaisten harjulajien elinmahdollisuuksiin voidaan vain vähän vaikuttaa yleisesti sovellettavilla metsänkäsittelytavoilla. Esiintymispaikat tarvitsevat erityissuojelua.

Kulotuksessa on olennaista, että kulotettavalle uudistusalalle jätetään eläviä puita, jotka vioittuvat tai kuolevat kulotuksessa. Palolajien elinpaikkoja voidaan lisätä myös jättämällä metsäpalon polttama metsä tai osa siitä korjaamatta ja uudistamatta. Palanut metsä voidaan rinnastaa erityisen tärkeisiin elinympäristöihin ja säilyttää käsittelemättä niin kauan, kun se on sopiva elinympäristö metsäpaloista riippuville lajeille.

Metsälakiin ei sisälly erityistä mainintaa lahopuun merkityksestä eikä velvotteita sen huomioon ottamisesta metsien käsittelyssä. Lain yksityiskohtaisissa perusteluissa mainitaan kuitenkin, että tarkoituksena on säästää olemassa olevaa ja kehittyvää lahopuuta. Metsänkäsittelyohjeissa suositellaan lahopuun jättämistä metsään uudistushakkuun yhteydessä mutta ei erityisesti korosteta sen kertymisen tärkeyttä metsän kasvatusvaiheessa. Laho- ja kolopuulajeista on kuitenkin yli puolet niin harvinaisia, että on epätodennäköistä, saadaanko ne runsastumaan lahopuuta lisäämällä.

Uusissa metsäkäsittelyohjeissa on huomattava paino metsien mo-

nimuotoisuuden säilyttämisessä säästöpuilla, uudistushakkuualoille jätettävillä kuolleilla ja elävillä puilla. Uhanalaisista lajeista molemmat kotkat ja sääksi tarvitsevat vankkaoksaisia vanhoja mäntyjä pesäpuikseen. Näiden lintujen reviirit ovat kuitenkin niin laajoja, että pesäpuiden tarve on hyvin vähäinen. Sen sijaan lahovikaisilla ja kuolleilla säästöpuilla on tärkeä merkitys lahopuulajeille, varsinkin niille hyönteisille, jotka tarvitsevat aurinkoista, kuivaa ja lämmintä elinympäristöä (Wikars 1992, Berg ja muut 1995, Kaila ja muut 1995). Myös jalot lehtipuut, jättihaavat ja raidat ovat sekä elävinä että kuolleina tärkeitä uhanalaisille lajeille. Sen sijaan terveet kuuset, männyt ja koivut saattavat pysyä elossa hakkuun jälkeen vuosikymmeniä, ellei tuuli niitä kaada. Niistä alkaa muodostua lahopuuta pääasiassa vasta sen jälkeen, kun uusi puusukupolvi niiden ympärillä on jo varttunutta puustoa. Suurimmalle osalle vanhojen puiden rungoilla tai lahopuussa eläville lajeille onkin välttämätöntä sulkeutuneessa metsässä vallitseva varjoisa ja kostea mikroilmasto (Haila 1995, Kaila ja muut 1995, Kuusinen 1996). Vaihtoehtona uudistushakkuualojen terveille säästöpuille on lähellä olevien avainbiotooppien jättäminen kokonaan luonnontilaan, jolloin niihin muodostuu vähitellen talousmetsien kiertoaikaa vanhempia puita ja lahopuujatkumoja.

Vaikka tehdyillä muutoksilla luodaan paremmat edellytykset uhanalaisten lajien esiintymiselle, lajien rusastumista ei tapahdu välittömästi. Joidenkin lajien kannat ovat saattaneet alueellisesti vähentyä niin paljon, että niiden esiintymistä jollakin seudulla on odotettavissa vasta huomattavasti sen jälkeen, kun tarvittavat olosuhteet ovat olemassa. Metsien monimuotoisuuden seurannassa on olennaista elinympäristöjen ja monimuotoisuuden edellytysten seuranta.

Kirjallisuus

Ahnlund, H. & Lindhe, A. 1992. Hotade vedinsekter i barrskogslandskapet – några synpunkter utifrån studier av sörmländska brandfält, hällmarker och hyggen. Ent. Tidskr. 113(4): 13–23.

Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. Oikos 71: 355–366.

Bakke, A. 1996. Virkningen av skogbrann på billefaunen Rapport fra Skogforsk 3: 1–20.

Berg, Å., Ehnström, B., Gustafsson, L., Hallingbäck, T., Jonsell, M. & Weslien, J. 1994. Threatened plant, animal, and fungus species in Swedish forests: distribution and habitat associations. Conservation Biology 8: 718–731.

— , Ehnström, B., Gustafsson, L., Hallingbäck, T., Jonsell, M. & Weslien, J. 1995. Threats levels and threats to red-listed species in Swedish forests. Conservation Biology 9: 1629–1633.

Ehnström, B. & Waldén, H.W. 1986. Faunavård i skogsbruket 2: Den lägre faunan. Jönköping. 351 s.

— , Gärdenfors, U. & Lindelöw, Å. 1993. Rödlistade evertebrater i Sverige 1993. Uppsala. 69 s.

— , Långström, B. & Hellqvist, C. 1995. Insects in burned forest – forest protection and faunal conservation (preliminary results). Entomol. Fennica 6: 109–117.

Eronen, P. 1996. Liito-oravan (Pteromys volans) elinympäristöt Etelä- ja Keski-Suomessa ja niiden riittävyys ja sopivuus lajille. Teoksessa: Liito-orava Suomessa. Maailman Luonnonsäätiön WWF Suomen Rahaston Raportteja 8: 42–53.

Esseen, P-A., Ehnström, B., Ericson, L. & Sjöberg, K. 1992. Boreal forests – the focal habitats of Fennoscandia. Teoksessa: Lennart Hansson (toim.). Ecological Principles of Nature Conservation. Elsevier, London. s. 252–325.

Evans, W. 1966. Morphology of the infrared sense organs of Melanophila acuminata (Buprestidae, Coleoptera). Ann. Entomol. Soc. Amer. 59: 873–877.

Haapanen, A. & Siitonen, J. 1978. Kulojen esiintyminen Ulvinsalon luonnonpuistossa. Silva Fennica 3: 187–200.

Haila, Y. 1995. Monimuotoisuuden suojelun asettamat vaatimukset metsätaloudelle. Julkaisussa: Hannelius, S. & Niemelä, P. (toim.). Monimuotoisuus metsien hoidossa. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 564: 23–42.

— , Hanski, I.K., Niemelä, J., Punttila, P., Raivio, S. & Tukia, H. 1994. Forestry and the boreal fauna: matching management with natural forest dynamics. Ann. Zool. Fennici 31: 187–202.

Harmon, M.E., Franklin, J.F., Swanson, F.J., Sollins, P., Gregory, S.V., Lattin, J.D., Andersson, N.H., Cline, S.P., Aumen, N.G., Sedell, J.R., Lienkaemper, G.W., Cromack, K. & Cummins, K.W. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. Advances in Ecological Research 15: 133–302.

Helle, P. & Järvinen, O. 1986. Population trends of North Finnish land birds in relation to their habitat selection and changes in forest structure. Oikos 46: 107–115.

Hynynen, J. & Saramäki, J. 1995. Ensiharvennuksen viivästymisen ja harvennusvoimakkuuden vaikutus nuoren männikön kehitykseen. Folia Forestalia – Metsätieteen aikakauskirja 1995(2): 99–113.

Hyytiä, K., Koistinen, J. & Kellomäki, E. 1983. Suomen lintuatlas. Helsinki. 520 s.

Interim report on the follow-up of the second ministerial conference 1995. Ministery of Agriculture and Forestry. Helsinki. 255 s.

Isomäki, A. 1995. Thinning experiment nr. 3. Metsäntutkimuslaitos. Moniste. 6 s.

Kaila, L., Martikainen, P. & Punttila, P. 1995. Pökkelöt hakkuualoilla – hyötyvätkö taantuneet lahopuukuoriaiset? Julkaisussa: Hannelius, S. & Niemelä, P. (toim.). Monimuotoisuus metsien hoidossa. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 564: 65–71.

Kallio, T. 1970. Aerial distribution of the root-rot fungus Fomes annosus (Fr.) Cooke in Finland. Acta Forestalia Fennica 107: 1–55.

Kotiranta, H. & Niemelä, T. 1993. Uhanalaiset käävät Suomessa. Vesi- ja ympäristöhallinnon julkaisuja – B 17. 116 s.

Kouki, J. & Häyrinen, U. 1991. On the relationship between distribution and

abundance in birds breeding on Finnish mires: the effect of habitat specialization. Ornis Fennica 68: 170–177.
Kuusinen, M. 1996. Epiphytic lichen flora and diversity in old growth boreal forests of Finland. Helsingin yliopiston kasvitieteen julkaisuja 23: 1–29.
Liito-oravatyöryhmä 1996. Liito-orava Suomessa. Maailman Luonnon Säätiön WWF Suomen Rahaston Raportteja 8: 1–80.
Metsälaki 1996. Suomen Säädöskokoelma 1966 no. 1093: 3217–3225.
Möykkynen, T., von Weissenberg, K. & Pappinen, A. 1995. Basidiospore infection gradients of Heterobasidion annosum in two diseased Picea abies stands. Joensuun yliopisto. Käsikirjoitus. 18 s.
Nohlgren, E. & Gustafsson, L. 1995. Vegetation corridors – a literature review with comments from a Swedish forest perspective. Skog Forsk Report 1. 40 s.
Økland, B., Bakke, A., Hågvar, S. & Kvamme, T. 1996. What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway. Biodiversity and Conservation 5: 75–100.
Peterken, G.F. 1996. Natural woodland. Ecology and conservation in northern temperate regions. Cambridge. 522 s.
Rassi, P., Alanen, A., Kemppainen, E., Vickholm, M. & Väisänen, R. (toim.) 1986. Uhanalaisten eläinten ja kasvien suojelutoimikunnan mietintö II ja III. Komiteamietintö 1985: 43. 466 + 431 s.
— , Kaipiainen, H., Mannerkoski, I. & Ståhls, G. (toim.) 1992. Uhanalaisten eläinten ja kasvien seurantatoimikunnan mietintö. Ympäristöministeriö. Komiteamietintö 1991: 30. 328 s.
Renvall, P. 1995. Communities of wood-rotting basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland – new species and temporal dynamics. Helsingin yliopiston kasvitieteen julkaisuja 20: 1–14.
Siitonen, J., Martikainen, P., Kaila, L., Nikula, A. & Punttila, P. 1995. Kovakuoriaislajiston monimuotoisuus eri tavoin käsitellyillä metsäalueilla Suomessa ja Karjalan tasavallassa. Julkaisussa: Hannelius, S. & Niemelä, P. (toim.). Monimuotoisuus metsien hoidossa. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 564: 43–63.
Spies, T.A., Franklin, J.F. & Thomas, T.B. 1988. Coarse woody debris in Douglas-fir forests of western Oregon and Washington. Ecology 69: 1689–1702.
Stenlid, J. 1994. Regional differentation in Heterobasidion annosum. Proceedings of the eighth international conference on root and butt rots. Swedish Univ. of Agric. Sci., Uppsala. s. 243–148.
Wikars, L-O. 1992. Skogsbränder och insekter. Ent. Tidskr. 113(4): 1–11.
Virkkala, R., Rajasärkkä, A., Väisänen, R.A., Vickholm, M. & Virolainen, E. 1994. Conservation value of nature reserves: do hole-nesting birds prefer protected forests in southern Finland. Ann. Zool. Fennici 31: 173–186.
Vuokila, Y. & Väliaho, H. 1980. Viljeltyjen havumetsiköiden kasvatusmallit. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 99(2): 1–271.
Zackrisson, O. 1977. Influence of forest fires on the North Swedish boreal forest. Oikos 29: 22–32.
— & Östlund, L. 1991. Branden formade skoglandskapets mosaik. Skog & Forskning 1991(4): 13–21.

42 viitettä.

Uhanalaiset lajit, joiden harvinaisuuden tai vähenemisen pääasiallisena tai osittaisena syynä arvioidaan olevan metsätalous, ryhmiteltynä ensisijaisen elinpaikkansa ja yleisyyden mukaan. 1 = löytökertoja tai -paikkoja, (A) = vain Ahvenanmaalla, (H) = hävinnyt.

1. Lehto

Erittäin harvinaiset

onkaloriippuhämähäkki 2
pähkämönurmilude 1
kalvasskorpionikorento 1
heisinmiinaajakoi (A)
ruskotäpläkoi 1
jalolehtiäinen 5
ruutumäkiyökkönen (A)
lohjanseppä 2
keltalaitapiilopää 1
lehtokattara 2
sinikuusama 2
röyhyhelmikkä 4
lehtonätkelmä 3
mäkiorvokki 4
pyökkiorvokki 6
lehtoukonhattu 7
taponlehti 5
siperiankärhö 3
lehtovatukka (A)
viiruhiippasammal 2
uurretakkusammal 3
katkokynsisammal 3
isohiippasammal 1
ketunhiippasammal 1
etelänuurresammal 1
viheruurresammal 2
katvenokkasammal 1
isonokkasammal 2
kalvomaljakas 1
kellohuhtasieni 1
sitruunajänönkorva 1
kuoppajänönkorva 1
ruskojuurtomaljakas 1
keltaloisikka 3
himmeäloisikka 1
oliivikieli 1
kääpiörisakas 2
outorisakas 1
sinimukula 1
viherseitikki 2
haperomukula 2
isolimalakki 2
kaulusmaatähti 4
koiranpökkösieni 1
härmämörsky 1
kuusenneulasmaljakas 1
rusomaljakas 2
lehtomaahikas 2
tesmayrtinruoste 5
ruusunnuijaruoste 1
konnanmarjannoki 1
sudenmarjanoki 1
nuokkuhelmikännoki 1
ripsilaakajäkälä 5
tammennuppijäkälä 4
nuijaneulajäkälä 2

Harvinaiset

pyrstötiainen
viherkiiltokotilo
leveäkierrekiiltokotilo
piikkikotilo
kaksihammaskotilo
kapeasiemenkotilo
pienisiemenkotilo
kristallikotelo
litteäkristallikotelo
lehtokääpiöhämähäkki
jättirapuhämähäkki
litikka
kirjosiipilude
kuusamamittari
nunnamittari
keltaselkämittari
kultayökkönen
aurinkoyökkönen
ruskopaatsamamittari
pantterimittari
pihlajayökkönen
katkosarvilehtiäinen
vaskinuijapistiäinen
lehtokuusamavarviainen
hämeenkuusamavarviainen
metsäomenavarviainen
pikkusäiläpistiäinen
kuusamankudospistiäinen
viirusienivaajakas
kirjoimikkäkärsäkäs
pikkuimikkäkärsäkäs
lehtoliskokuntikas
surunirppu
hoikkarölli
karhunlaukka
hajuheinä
kynäjalava
idänlehväsammal
terhopikari
ryytiseitikki
pohjanryhäkäs
isorusokas
limarengasvahakas
hyasinttivahakas
savuvahakas
hammasrisakas
tähti-itiörisakas
päärynärisakas
lehtosäierisakas
siilirisakas
anisnuppiseitikki
mustasatulamörsky
keltamaitomaljakas
punareunamaljakas
narsissikärpässieni
tuppikärpässieni
mustapahkajuurekas
pölkkysieni
nummiorakas
pikkusilokka
pikkukarakka
piikkituhkelo
lutikkarousku
sinipunarousku
kermavalmuska
lehtonahikas
kalvasnahikas
lepikkohiippo
isomyyränlakki
rusohapero
tulivalmuska
kekovalmuska
säievalmuska
valjuvalmuska
keltalaikkajäkälä

Puutteellisesti tunnetut

lehtopussihämähäkki
pähkämökääriäinen
kirjopikkumittari
täpläisolehtiäinen
sydänpiilopää
kaljumäntykukka
lattakorvasieni
puistomörsky
aivotryffeli
tarhatryffeli

valkomyyränmukula
kuorikamarainen
haisumantumukula
sysiseitikki
nokivahakas
kultasuomuvahakas
pörhöukonsieni
maitomalikka
kimppumalikka
valkokaarnahiippo
lännenhapero
napapahkajalka
lepännuppijäkälä
pihlajanläiskäjäkälä
liekoneulakka

Harvinaistuneet, metsätalous pääsyy
kääpiösarvikotilo
jallalude
näsiänjalosoukko
kulmatyppylude
lepänpisarpirkko
kaakonnirppu
tuomenpisarpirkko
lehtopirkko
soukkajänönkorva
lehtonoidanlukko
punavalkku
lehtolitukka
lehtotakiainen
tikankontti
marjakuusi
vuorijala
aarnihiippasammal
hakahiippasammal
turrisammal
sinimaitomaljakas
suppilohytykkä
haarahytykkä
haisumalikka
punarusokas
seittivahakas
purorisakas
laikkarisakas
outomalikka
retikkahiippo
puistokärpässieni
keltajalkatatti
rihmamalikka
ruutumalikka
löyhkävahakas
revonrousku
liiturousku
aurinkomalikka
karvajalkanahikas
haisunahikas
vinopoimukka
karvaorvakka
tummatäplähaarakas
poimumaatähti
kotkansiivenruoste
mäyränkääpä
etelänkultajäkälä (H)
ripsiröyhelö
pihlajanripejäkälä (H)
lännenmunuaisjäkälä
sinikesijäkälä

Harvinaistuneet, metsätalous osasyy
metsäomenapuu
laaksoarho
kiiltonaava

2. Jalopuulehto

Erittäin harvinaiset
pikkuahmattikotilo 2
jalavapuistokaskas 1
kaarnakääpiökoi 1
omenakääpiökoi (A)
lehtomiinaajakoi 1
lehtovähämittari 1
pikkuvyömittari 1
metsäomenankehrääjäkoi 1
tammenmiinaajakoi 2
lehtonata 8
sinihelttajauhikas 1
rikkitatti 1
kalvastatti 1
häräntatti 3
juurtotatti 1
piruntatti 1
keltalehmäntatti 1
nukkajuurekas 1
heloseitikki 1
oliiviseitikki 1
ruutuhapero 2
viherukonsieni 2
viuhkokääpä 8
loisnokijäkälä 3
harmaaneulejäkälä 2

Harvinaiset
vaaleapuuyökkönen
tammipiiloyökkönen
tammipikkumittari
tammilaahusyökkönen
kaakonlasisiipi
tammenlehtikehrääjä

Puutteellisesti tunnetut
tammilehtiäinen
tammennystyjäkälä
sirorustojäkälä

Harvinaistuneet, metsätalous pääsyy
tammikäärökoisa
tammikuorikoisa
jalavavalekääriäinen
tuomiyökkönen
kirjonahkahapero
härmähuhmarjäkälä
tammenlaikkajäkälä
saarnijäkälä
koivunhuhmarjäkälä

3. Niitty

Erittäin harvinaiset
ukonhattukimalainen 2
mesikämmekkä 8
patukkasara 8
pikkukilokki 8
kaitanätkelmä 6
pommerinvirna 2
keltanukkatatti 1
kaunojalkatatti 3
kulhomörsky 2
täplämustesieni 1
lepänoksahärmä 2
kalvassarannoki 2
jauhehuhmarjäkälä (A)

Harvinaiset
kalkkikääpiöhämähäkki
kuuyökkönen
pikkuapollo
isoraanumittari
keltatäpläsiilikehrääjä
seljakirvapistiäinen
kääpiökultiainen
miekkavalkku
ruotsinpihlaja
keisarimalikka
lepikkorisakas
keltatuhkelo
jalolaikkajäkälä

Puutteellisesti tunnetut
viherpyörökultiainen
koiranruusu
tummajyväslakki

Harvinaistuneet, metsätalous pääsyy
lännenpistejäkälä
karvaruskokarve
jalokultajäkälä
jalokermajäkälä

Harvinaistuneet, metsätalous osasyy
lehtohopeatäplä
koukerokoisa
luhtakultasiipi
tummakehnäkiitäjäinen
kätköpää
saunionoidanlukko
kimalaisorho
ketokatkero
vanakeltto
jauhoesikko
ketokieli
karvakieli
hakamaatuhkelo

4. Harju

Erittäin harvinaiset
raunikkikoi 1
vuorikuisma 1

Harvinaiset
nykäpistiäinen
nummikärsäkäs
silokeräkärsäkäs
harjukeltalieko
alppivuokko

Puutteellisesti tunnetut
harjukaraseppä

Harvinaistuneet, metsätalous pääsyy
hietaneilikka
kangasraunikki
kylmänkukka

Harvinaistuneet, metsätalous osasyy
ruususiipisirkka
palosirkka
liivapimikkä
pikkusavipimikkä
muurahaissinisiipi
harjusinisiipi
idänmasmalo

5. Kallio ja kalliojyrkänne alusmetsineen

Erittäin harvinaiset
saksisammal 2
etelänkinnassammal 2
törrökinnassammal 2
lännentorasammal 1
jouhisammal 2
etelänkoukerosammal 1
kaarihitusammal 1
hitulukinsammal 1
etelänruostesammal 4
etelänhaivesammal 1
kalkkipahkurasammal 1
kolokärpänsammal 4
kaitahitusammal 3
sahahitusammal 5
tunturituppisammal 2
kalkkipartasammal 3
pahtakinnassammal 4
piilohitusammal 3
risatorasammal (A)
reikäkarve 2
norjanröyhelö 4

Harvinaiset
rinnekiiltohämähäkki
haprakarvesammal
isokarvesammal
vuoripussisammal
ruutusammal
idänpunatyvisammal
isotorasammal
mäkikivisammal
pohjanvaskisammal
luutasammal
röyhelökarve
riuttakarve

Puutteellisesti tunnetut
hammasrahtusammal
kalliokaulussammal
kalkkiruusukesammal

Harvinaistuneet, metsätalous pääsyy
paasihiippasammal (H)
rotkoluppo
punavahajäkälä
kalliokeuhkojäkälä

Harvinaistuneet, metsätalous osasyy
isoapollo
siimesjäkälä

6. Letto

Erittäin harvinaiset
kalkkisiemenkotilo 2
lettorapuhämähäkki 1
lettokääpiöhämähäkki 2
kiiltovalkku 2
taarna 4
kuusamonnokkasara 2
nokkasara (A)
hostinsara (A)
turjanlehväsammal 1
suohytyvinokas 1
imelärisakas 1
kirjokaunolakki 5
lettosatahelttа 1
hostinsarannoki (A)

Harvinaiset
lettosiemenkotilo
pohjansiemenkotilo
kuusamonkääpiöhämähäkki
letto-okajalkahämähäkki
kääpiölovisammal
kenosammal
valkoryhäkäs

Puutteellisesti tunnetut
lapinkämmekkä
lettoruoppasammal

Harvinaistuneet, metsätalous pääsyy
turjanhorsma
sääskenvalkku
lettosara
pikkunokkasara
verikämmekkä
kaitakämmekkä
suoneidonvaippa
lettorikko
ruosteheinä
lapinsirppisammal
pohjanrusosammal
silmuhiirensammal
isonuijasammal
lyhytjalkamörsky
sammaltorvikka
sammalpiennarsieni
lettotuhkelo

Harvinaistuneet, metsätalous osasyy
sukassara

7. Lähteikkö

Erittäin harvinaiset
metsälitukka 7
konnantatar 1
lapinhilpi 3
ota-alvesammal 2
purolaakasammal 5

Harvinaiset
lähdetanhukärpänen
lähdesara
vesihilpi
lähdelovisammal

Puutteellisesti tunnetut
puromörsky

Harvinaistuneet, metsätalous pääsyy
isoalvesammal
kosteikkomörsky
rusorisakas

Harvinaistuneet, metsätalous osasyy
kalkkilähdesammal

8. Puronotko

Harvinaiset
virtavesimittari

Harvinaistuneet, metsätalous pääsyy
luhtaorvokki
hentosiipisammal

Harvinaistuneet, metsätalous osasyy
jokihelmisimpukka
kalliosuomusammal

9. Korpi

Erittäin harvinaiset
karjalankääpiöhämähäkki 1
talvikkipaju 3
hajasara 5
revonsara 7
etelänkarhunsammal 2

Harvinaiset
etelänpurohopeatäplä
vienansara
vankkasara
idänluhtatähtimö
piilosammal
karhunlovisammal

Puutteellisesti tunnetut
notkovirvasammal

Harvinaistuneet, metsätalous pääsyy
kirjopapurikko
harsosammal
pohjansompasammal
takkuhankajäkälä
lupporustojäkälä

10. Nevat ja rämeet

Erittäin harvinaiset
rahkakääpiöhämähäkki 2
rämeristihämähäkki 4
hierakkalehtimittari 1
ruokohämy-yökkönen 1
lettokiitäjäinen 3
luhtahaiskijainen 7
ventoharvekiitäjäinen 6
kellokanerva 1
hankotorvijäkälä 2

Harvinaiset
suovesimittari
rämekulmumittari
suotarhayökkönen
ruso-olkiyökkönen
karjalanallaskehrääjä
rämelehtimittari
viherämittari
turjansirkeinen
ristipiilopää
rahkalovisammal
suohytynupikka

Puutteellisesti tunnetut
hetelyhytsiipi
etelänrahtusammal
aapalovisammal

Harvinaistuneet, metsätalous pääsyy
luumittari
rahkahyrrä
nummirahkasammal
rannikkorahkasammal
nevamesisieni

Harvinaistuneet, metsätalous osasyy
muuttohaukka

11. Puolittain luonnontilainen metsä

Erittäin harvinaiset
raitalasisiipi 4
kampasaniainen 8
rusohelttavahakas 1
huoparisakas 1
valkolakirisakas 1
kultavahakas 3
salomaljakas 1
kätköjäkälä 1

Harvinaiset
keulankärkivarviainen
helavahakas
kalvokesikkä
maitokesikkä
liilavalmuska
tahmamalikka
kuusentuoksuvalmuska
helavalmuska
katvetuppisieni

Puutteellisesti tunnetut
mustamaahikas
kirsumaahikas
palloitiömalikka
tuoksuvalevahvero
norjantuhkelo

Harvinaistuneet, metsätalous pääsyy
isonokipielus (H)
tippahytykkä (H)
partaorakas
rikkiorakas
sinijalkarusokas
hämeentyynyjäkälä (H)

Harvinaistuneet, metsätalous osasyy
kimpputorvijäkälä

12. Luonnontilainen metsä

Erittäin harvinaiset
idänkiiltokehrääjä 4
perminseppä 1
pikkuharjuniluri 1
idänvalekauniainen 1
tupsurustojäkälä 2
suomenpampukka 2
rihmanaava 2
sumunuppijäkälä 1

aarniluppo 4
lännentorvijäkälä 2
männynnokijäkälä 1

Harvinaiset
metsäpeura
pohjanharmoyökkönen
rusoharmoyökkönen
orpohaaskavaajakas
etelänraippasammal
hytymaljakas
rustikka
naskalihytykkä
rusovanukka
aarnineulakka
mantelivahakas
yövilkanruoste
aarninokijäkälä
tunturipaisukarve
varjoparakka

Puutteellisesti tunnetut
vahaorvakka
harmorypykkä
turjankultajäkälä
siimesruskeinen
pikkuneulakka
siloneulajäkälä

Harvinaistuneet, metsätalous pääsyy
havukauniainen
metsänemä
neidonkenkä
pikkulovisammal
violettinujakas
rikkivanukka (H)
aarnihaarakas
pikarihaarakas
liekohaarakas
aarnihytyvinokas (H)
hornakka (H)
salohaarakas
rikkilämäkkä
kauharustojäkälä
liitujäkälä (H)
keltavahajäkälä (H)
lännenhyytelöjäkälä
aarninystyjäkälä
hentokesijäkälä
sormikesijäkälä
takkuhankajäkälä

Harvinaistuneet, metsätalous osasyy
naavamittari
viherjäkäläyökkönen

13. Paloala

Erittäin harvinaiset
palolatikka 3
nokilatikka 1
kulolatikka 3
savulatikka 2
saarnisieniäinen 1
kaskikeiju 7
kulokurekiitäjäinen 5
kulonyhäkäs 1

Harvinaistuneet, metsätalous pääsyy
tuhkalatikka (H)
kaskilatikka
isokelokärsäkäs
koivukelokärsäkäs
palosysikiitäjäinen
hentokuorihärö
kulokauniainen
sinikauniainen
havuhuppukuoriainen
mäntyhuppukuoriainen

14. Laho havupuu

Erittäin harvinaiset
tumma-aarnikaskas 4
pohjanaarnikaskas 4
verihärö 2
ukkokauniainen 6
pötkykaarnakuoriainen 1
havuliekopimikkä 3
ventokaarniainen 1
uppokeiju 4
kaukosyöksykäs 2
lymykuoriainen 3
pohjankuusijäärä 1
aarnisääski 7
kantotatti 1
sinityvihiippo 2
kanadankääpä 3
peikonnahka 8
sitruunakääpä 8
männynpihkakääpä 1
paksukuorikääpä 2
kätkökääpä 1
röyhelökääpä 4
lutikkakääpä 4

Harvinaiset
aarnilatikka
synkkälatikka
kuusenlaakavilistäjä
idänlahopoukko
hitunyhykkä
pohjannyhykkä
louhennahka
huopakääpä
kätköorvakka
taigaorvakka
känsäorvakka
kuultorypykkä
kermarypykkä
sitkorypykkä
aarnirypykkä
lahonnukka
tippahaprakääpä
kituhaprakääpä
hentohaprakääpä
rusokääpä
kaihikka
liekokertokanta

Puutteellisesti tunnetut
pohjanpetokärpänen
laidunpetokärpänen
taigatyynyjäkälä

Harvinaistuneet, metsätalous pääsyy
pistiäiskukkakärpänen
erakkolahopuukärpänen
ketolahokukkakärpänen
aarnilahokukkakärpänen
pistiäislahokukkakärpänen
rosopehkiäinen
lahokapo
aarnikätkä
liekohärkä
idänräätäli
nahkuri
havulahokärsäkäs
karvakukkajäärä
isopehkiäinen
korpikolva
pikkujaakko
murroskolva
salohelokka
käpäläkääpä
välkkyludekääpä
riekonkääpä
kalkkikääpä
keltahuovakka (H)
harsukääpä
punakarakääpä
lohkokääpä

kelonuppijäkälä
männynnuppijäkälä
hentoneulajäkälä

15. Laho lehtipuu

Erittäin harvinaiset
sinijalosoukko 1
hartianärviäinen 2
mustahälvekäs 2
täpläkarvasieniäinen 1
aarniseppä 1
jalavanlahokärsäkäs 1
ukkokukkajäärä 4
sarvihärö 4
vyösepikäs 4
raitasepikkä 2
leppäjäärä 3
teretylppö 1
isovalekääpiäinen 2
hammasleukakääpiäinen 1
vantaanripsikkä 2
etelänpörrösammal (A)
aarniukonsieni 3
liuskapielus 3
talvihiippo 2
tuhatheltta 1
tuoksuvinokas 3
keltakerroskääpä 2
mehikääpä 7
turkkiorakas 4
sinipunarusokas 1 (A)
koivunkynsikääpä 9
tuoksuvyökääpä 9
pikkukennokääpä 8

Harvinaiset
kääpiökoi
lahokantokärpänen
purokurokärpänen
idänkurokärpänen
niittykurokärpänen
pohjankurokärpänen
oranssiseppä
aitojäärä
juomumäihiäinen
takkutiera
kirjokonnakas
vironkeiju
täpläkukkajäärä
hartosienipimikkä
pärnäjäärä
kirjokääpäkeiju
lahopimikkä
kiiltovalekas
karvajääriäinen
lännenvaajapimikkä
idänvaajapimikkä
pajusepikkä
kytysukkulainen
piilopääaatukainen
silokääpä
pistenyhäkkä
jalohuovakka
lahoparvikas
naskalirypykkä
orarypykkä
sahramihaarakas
taigakarakka
lahohäiväkkä
runkohytyvinokas
maitosäämikkä

Puutteellisesti tunnetut
orjalapevalekas
ahvenansepikkä
hammasjahkiainen
vaihtolymykäs
tummavuotikka
aarnihelokka

Harvinaistuneet, metsätalous pääsyy
kantokukkakärpänen
mahlakukkakärpänen
aarnilahopuukärpänen
metsäkurokärpänen
rusoseppä
täplämustakeiju
harmokallokas
leppäkauniainen
heloseppä
hehkuseppä
pikkukantohärkä
pikkukapolaakanen
kääpäpimikkä
salpajäärä
lautajäärä
idänkukkajäärä
laikkujumi
kaljurankokartukas
lehtisoukkatylppö
läikkäkarvasieniäinen
lahotuppisieni
poimumassikka
pähkinämaljakas
pitkäsarvisieni
myytikkä
raidantuoksukääpä
valkokarhikka
varjojäkälä

Harvinaistuneet, metsätalous osasyy
kuoppasorjoampiainen

16. Laho havu-/lehtipuu

Erittäin harvinaiset
ripsisiippa 3
vaapsassääski 8
etelänpihtisammal 2
kantokinnassammal 3
korpikaltiosammal 4
lännenkynsisammal 4
notkopihtisammal 3
viherkarhikka 6
kesäkorvasieni 1
kevätjuurekas 3
puikkoloisikka 1

Harvinaiset
pikkusieppo
liekolude
mahlakääpäkärpänen
suomenkirvapistiäinen
kiiltotäpläpistiäinen
punajunki
kalvaskeräpallokas
syyssirkeinen
saloihrakuoriainen
lännenkarvapehkiäinen
viitosaatukainen
isokiiltopisarainen
pulskahelysieniäinen
lakkakääpä
luminyhykkä
korkkikerroskääpä
karvasahaheltta
karvalahorusokas
lehto-otaraspikka

Puutteellisesti tunnetut
loissahiainen
kirjosukkulainen
verijäärä
keltasukaskääpiäinen
maljatipakka
hammashytykkä

Harvinaistuneet, metsätalous pääsyy
liito-orava
pikkutikka
valkoselkätikka

ruskolatikka
lehtipuukukkakärpänen
liito-oravankirppu
herhiläinen
keisarikavaltajapistiäinen (H)
laakakilpukkainen (H)
suomupiiloseppä
jurokuoriainen
pohjantyppyjäärä
täpläjalokuoriainen
pitkälaakatylppö
veriseppä
lovikerri
isohukka
pitkähukka
vyöpiiloseppä
isomustakeiju
mustatattiainen
pesälesiäinen
tylppäkilpukkainen
salopikkukuntikas
notkokinnassammal (H)
hitupihtisammal
kantopaanusammal
kantopihtisammal
rakkosammal
lahokaviosammal
seittityllikkä

Harvinaistuneet, metsätalous osasyy
kirjosorjoampiainen
pikkusorjoampiainen
kantokorvasammal

17. Jättihaapa

Erittäin harvinaiset
harmaasulkukotilo 1
suorasuusulkukotilo 1
hienouurresulkukotilo 2
aarnivaleskorpioni 4
haapalatikka 3
suomenpuukärpänen 5
haavanlahokärsäkäs 1
punahärö 8
kyrmysepikkä 1
liekosepikkä 1
lattatylppö 7
aarnimäihiäinen 2
haapasepikkä 2
korukeräpallokas 2
haavanjalosoukko 5
vähämustakeiju 3
sarvikeräpallokas 1
vienankääpiäinen 1
mäihäkaarnakuoriainen 4
haavanpökkelökääpä 2
haapavinokas 2
pisarahelttahelokka 3
harjaskääpä 1
lakkikarakääpä 1
pohjanhyytelöjäkälä 3

Harvinaiset
harmaapäätikka
haavantuhooja
jumiloisikka
haavanuurnikka

Puutteellisesti tunnetut
haavannappijäkälä
haavansojokka

Harvinaistuneet, metsätalous pääsyy
haavanpikkutylppö
pistehaapakaarnuri
monipistehaapsanen
haapasyöksykäs
vakohaapakaarnuri
haapariippusammal
haavanarinakääpä
haaparaspi
haaparypykkä
harjasorakas
haavanhyytelöjäkälä
haavankarstajäkälä

18. Laho jalo lehtipuu

Erittäin harvinaiset
tammijuoksujalkainen 1
ontonpimikkä 1
tammikukkajäärä 3
erakkokuoriainen 1
vennajäärä 2
marmorikuoriainen 7
sinipimikkä 1
vaahterasepikkä 2
lehmusjäärä 3
välkekauniainen 2
lemuskatkiainen 1
jalavajäärä 1
kuusitäpläjäärä 3
kaulussepikkä 1
tammijahkiainen 2
nuijasarvisieni 1
koppelokääpä 4
tammenkääpä 1
mokkakääpä 1
satiinikääpä 2
isokarvakääpä 2
kastanjakääpä 2
tammenkerroskääpä 6
lohkonahakka 5
kultasopikka 1
etelänruostekääpä 5

Harvinaiset
tammiarpitylppö
kartanokääpä
pähkinänkääpä
häränkieli
pähkinäorvakka
pähkinävuotikka

Harvinaistuneet, metsätalous pääsyy
tammikairo
tammijäärä
lehmuspikari (H)

19. Säästöpuut

Harvinaistuneet, metsätalous pääsyy
sääksi

Harvinaistuneet, metsätalous osasyy
kotka
merikotka

10 Kuusen neulasten endofyyttisienien diversiteetti erilaisissa eteläsuomalaisissa metsissä

Michael Müller, Rauni Valjakka
ja Anna-Maija Hallaksela

Sisällys

Johdanto 224
Aineisto ja menetelmät 226
Näytealat 226
Näytteenotto 226
Endofyyttisienien eristys ja määritykset 228
Sienien määritys ja ryhmitys FAST-"lajeiksi" 228
Tulokset ja niiden tarkastelu 229
Endofyyttisten sienien määrä kuusen neulasissa 233
Neulasendofyyttien diversiteetti 231
Neulasendofyyttien diversiteetti talousmetsissä 234
Talousmetsien ja luonnontilaisten metsien neulasendofyyttien diversiteetin vertailu 234
Tutkimuksen johtopäätökset 235
Kirjallisuus 236

Johdanto

Ympäristömme mikrobidiversiteetin kartoitus ja siinä tapahtuvien muutosten ja niiden seurausten arviointi on suuri haaste tutkimukselle. Bakteerien, alkueläinten ja mikrosienten biomassa voi suomalaisessa metsässä olla useita tonneja hehtaarilla ja sen valtava lajistollinen ja toiminnallinen monimuotoisuus on välttämätön metsäekosysteemin kestävälle toiminnalle. Koska mikrobilajien määrittäminen ympäristöstä otetuista näytteistä on työlästä ja menetelmällisesti vaativaa, joudutaan monivuotisienkin tutkimushankkeiden kohteiksi käytännössä valitsemaan mikrobidiversiteetiltään rajattuja pienympäristöjä esimerkinomaisesti.

Puiden mikrobeista parhaiten tunnettuja ovat juurissa elävät mykorritsasienet ja monet taudinaiheuttajat. On vähemmän tunnettua, että puiden useimmissa osissa, varsinkin pinnoilla, elää rikas mikrobilajisto. Useimmat havaituista puiden normaalimikrobiflooran lajeista ovat sieniä. Tämän tutkimuksen kohteeksi valittiin kuusen neulasten sisällä elävät ns. endofyyttiset mikrobit. Endofyytiksi kutsutaan tässä yhteydessä mikrobia, joka elää isäntänsä sisällä aiheuttamatta ulkoisia merkkejä olemassaolostaan (Petrini 1991). Tähän mennessä tutkituista kasveista on löytynyt useita kymmeniä, joistakin jopa toista sataa, endofyyttilajia/kasvilaji. Näistä yleensä 2–3 lajia on tavattu yhdestä kasvilajista, eli ne ovat tietystä isäntäkasvista riippuvaisia. Jos tämä voidaan yleistää, on endofyyttisten sienilajien määrä 2–3-kertainen kasvilajien määrään verrattuna, ja huomattava osa koko sienilajistosta on endofyyttilajistoa (Bills 1996).

Neulasen mikrobiston voidaan olettaa olevan merkityksellisen kuusen hyvinvoinnin kannalta. Yleisen käsityksen mukaan normaalimikrobifloora on oleellinen osa eliöiden puolustusjärjestelmää taudinaiheuttajia ja tuholaisia vastaan. Tämä on todettu esimerkiksi douglaskuusen ja sen neulasendofyytin *Rhabdocline parkerii*'n välisessä mutualistisessa suhteessa (Carroll 1988, 1991). Suomalaisten kuusien neulasten mikrobisto on huonosti tunnettu ja sen merkityksestä kuusen hyvinvoinnille ei ole juuri lainkaan tietoa.

Monet metsänhoidolliset toimenpiteet (esim. harvennus ja puulajin valinta) vaikuttavat metsän pienilmastoon, minkä voidaan olettaa vaikuttavan sekä suorasti että epäsuorasti (puun yleiskunto, hyönteisvektorit ym.) neulasten mikrobiston määrään ja laatuun.

Neulanen muodostaa selkeästi rajatun ekologisen lokeron, sillä neulasen endofyytit eivät kasva rankaan tai päinvastoin (Livsey 1995), mikä on näytteenotannan ja tulosten tulkinnan kannalta tärkeää. Neulasen mikrobisto ei myöskään ole liian monipuolinen tutkittavaksi.

Tässä esiteltävä tutkimus keskittyy ainoastaan endofyyttisiin sieniin; bakteereja voitiin käytettävissä olleilla menetelmillä osoittaa neulasista vain satunnaisesti.

Mikrobien lajistollisen diversiteetin tutkimusta on haitannut se, ettei huomattavaa osaa ympäristömme mikrobeista ole vielä kuvattu eikä nimetty. Lisäksi useimpien jo kuvattujen lajien populaatiorakenne tunnetaan huonosti; monia mikrosieniä tarkemmin tutkittaessa on todettu niiden itse asiassa muodostavan usean biologisen lajin ryhmän (Korhonen 1978a, Korhonen 1978b, Hamelin ym. 1993, Hantula ja Müller 1997) tai läheisinä pidetyt lajit on todettu DNA-vertailujen perusteella samaksi lajiksi (Fischer 1995, Nakasone 1996). Sienien lajinmääritys morfologisin perustein puhdasviljelmistä on usein hankalaa, koska kaikki sienet eivät suostu muodostamaan määrityksen mahdollistavia itiöitä tuottavia rakenteita. Lajinmääritys perustuu lisäksi usein muutamaan subjektiivisen arvioinnin perusteella määritettävään tunnusmerkkiin. Molekyylibiologiset menetelmät ovat toistaiseksi liian hankalia useiden tuhansien sienikantojen määrittämiseen.

Tässä tutkimuksessa mikrosienien diversiteetti määritettiin kemotaksonomisella menetelmällä, so. sienien rasvahappo- ja sterolipitoisuuksia (= FAST-profiileja) vertailemalla (Müller ym. 1994, Müller ja Uotila 1997). Tämä menetelmä ei edellytä sienien itiöimistä laboratorio-olosuhteissa, eikä tulosten muuntaminen numeeriseen muotoon sisällä subjektiivisen arvioinnin vaihetta. Mikrobikannat voidaan jakaa halutun diversiteetin suhteen samanlaisiin ryhmiin (FAST-ryhmiin tai FAST-"lajeihin"). Käyttäen morfologialtaan hyvin määritettyjä mallikantoja, voidaan tilastollisin menetelmin (diskriminaatiomallin avulla) määrittää FAST-"lajeille" taksonomiset nimet.

Tämä tutkimus on osa *Metsänkäsittelyn vaikutus hyönteis- ja mikrobidiversiteettiin* -nimisestä hankkeesta, joka valmistuu vuoden 1997 loppuun mennessä. Hankekuvaus on esitetty valtakunnallisen LUMO-projektin väliraportissa (Müller ja Heliövaara 1996). Tässä esiteltävän osatyön tarkoituksena oli selvittää kuusen neulasendofyyttien diversiteetin riippuvuus metsän puulajisuhteista ja verrata talousmetsän ja luonnontilaisen metsän kuusien neulasendofyyttien diversiteettiä. Tässä artikkelissa esitämme tulokset suppeassa muodossa; osatyö julkaistaan kokonaisuudessaan muualla. (Müller ja Hallaksela 1998a, Müller ja Hallaksela 1998b.

Aineisto ja menetelmät

Näytealat

Näytealat sijaitsevat varttuneissa mustikkatyypin talousmetsissä ja vanhoissa pitkään luonnontilassa olleissa kuusivaltaisissa mustikkatyypin metsissä. Näytealat valittiin siten, että ne ovat kuusivaltaisuutensa suhteen vaihtelevia, mutta muilta ominaisuuksiltaan mahdollisimman samankaltaisia. Tuusulasta ja Sipoosta valittiin 6 näytealaa, ja toinen niinikään 6 näytealaa käsittävä sarja valittiin Padasjoelta ja Kuhmoisista. Näytealat koostuvat yhdestä tai useammasta ympyränmuotoisesta osa-alasta, joiden halkaisija on 50 tai 60 m (= 20 tai 28 aaria). Ne sijaitsevat topografialtaan mahdollisimman tasaisessa (kaltevuus alle 5 %) maastossa. Ensinmainitun sarjan luonnontilaiset näytealat ovat Sipoon Paippisissa sijaitsevalla luonnonsuojelualueella ja jälkimmäisen sarjan Vesijaon luonnonpuistossa. Näytealojen puustotiedot on esitetty taulukossa 1.

Taulukossa esitettyjen puustoa kuvaavien tunnusten lisäksi määritettiin alojen valtapuuston korkeus (Tuusula & Sipoo 22–25 m ja Padasjoki & Kuhmoinen 22–26 m), sekä kuolleen pystypuuston määrä (0–4 m^2/ha). Lisäksi kirjattiin kuusien terveydentilaa kuvaavana tunnuksena runkovikaisten kuusien lukumäärä, so. kuuset, joilla havaittiin rungossa kääpiä, lahoa (kairanlastusta havaittuna), koroja tai pihkavuotoa. Luonnontilaisilla aloilla P, X_1 ja X_2 oli 11, 13 ja 11 ja muilla aloilla 0–20 runkovikaista kuusta.

Näytteenotto

Kultakin taulukossa 1 esitetyltä 12 näytealalta valittiin neulasnäytteiden ottoa varten satunnaisesti 40 varttunutta (rinnankorkeusläpimitaltaan vähintäin 18 cm:n paksuista) kuusta. Mäntyvaltainen näyteala C koostuu kuudesta osa-alueesta, joilla oli kullakin 2–10 näytepuuta. Näytealan C osa-alat sijaitsevat kahdessa rypäässä; alat CA Ruotsinkylässä enintään 300 m:n päässä toisistaan ja alat CB Pajalassa (8 km:n päässä edellisistä) 50 m:n päässä toisistaan. Kaikilta Padasjoki & Kuhmoisten osa-aloilta valittiin 20 kuusta näytteenottoon. Valituista näytepuista otettiin 5–8 m:n korkeudelta kaksi kolmannen vuosikerran oksakasvainta, yksi päärangasta ja toinen sivuversosta. Varsinkin sivuversoista oli kasvainten ikämääritys epävarma, koska sivuversot eivät kasvata uutta kasvainta joka vuosi. Näin ollen monet kasvaimet saattoivat todellisuudessa olla yli kolmen vuo-

den ikäisiä. Tuusulan & Sipoon näytealoilta otettiin näytteet syyskuussa – marraskuussa 1994 ja Padasjoen & Kuhmoisten sekä osa-aloilta C_5 ja C_6 syyskuussa – marraskuussa 1995.

Taulukko 1. Näytealojen puuston määrä, ikä ja kasvu. Valtapuulajin pinta-alalukema on osoitettu harmaalla taustalla. Rinnankorkeusläpimitaltaan yli 10 cm puut mitattiin.

Näyte-ala	Osa-ala	Näyt-teen-otto-puita	Pohjapinta-ala, % Kuusi	Mänty	Koivu	Haapa	Harmaa-leppä	Terva-leppä	Yht. m^2/ha	Kuusien ikä v	Kuusien kasvu dm^3/ puu/5 v[1]
Tuusula & Sipoo											
P		40+10[2]	56	30	14	0	0	0	41,7	122	41
H		40	100	0	0	0	0	0	38,4	70	111
D		40	90	3	7	0	0	0	23,6	97	72
A		40	72	13	15	0	0	0	28,1	83	71
B		40	43	36	21	0	0	0	26,8	75	99
C	CA_1	7	6	89	5	0	0	0	30,7	83	124
	CA_2	7	8	92	0	0	0	0	25,4	62	165
	CA_3	2	2	97	1	0	0	0	24,5	56	128
	CA_4	4	10	85	5	0	0	0	24,0	78	198
	CB_1	8	9	91	0	0	0	0	17,5	99	123
	CB_2	12	16	84	0	0	0	0	15,7	107	90
		40	8	90	2	0	0	0	23,0	81	138
Padasjoki & Kuhmoinen											
X	X_1	20	56	30	14	0	0	0	42,0	165	63
	X_2	20	45	48	5	2	0	0	44,9	150	41
		40	51	39	10	1	0	0	43,4	157	52
V	V_1	20	100	0	0	0	0	0	22,4	95	64
	V_2	20	97	0	3	0	0	0	27,9	96	55
		40	98	0	2	0	0	0	25,1	95	60
K	K_1	20	63	27	10	0	0	0	30,7	95	109
	K_2	20	48	48	4	0	0	0	23,6	106	88
		40	55	38	7	0	0	0	27,1	101	99
M	M_1	20	28	70	2	0	0	0	23,6	73	93
	M_2	20	21	71	8	0	0	0	23,1	100	50
		40	24	71	5	0	0	0	23,4	87	72
T	T_1	20	26	6	61	4	1	2	22,0	77	100
	T_2	20	21	13	65	0	1	0	25,4	69	89
		40	24	9	63	2	1	1	23,7	73	95
N	N_1	20	15	72	13	0	0	0	27,3	84	139
	N_2	20	13	84	1	0	2	0	26,8	96	110
		40	14	78	7	0	1	0	27,1	90	125

[1] Puiden kasvu määritettiin kairanlastuista mittaamalla viiden viimeisen vuoden paksuuskasvu ja käyttämällä Laasasenahon (1982) kaavaa 61.2.

[2] 50 puun tuloksia käytettiin kuvan 2. tuloksien laskentaan ja muihin tarkasteluihin käytettiin 40 puun tuloksia.

Endofyyttisienien eristys ja määritykset

Kasvainnäytteet kuljetettiin 20 ml:n nestetuikepulloissa, ja säilytettiin +4 °C:ssa alle 1 vrk, kunnes kasvaimet pinta-steriloitiin 70 %:lla etanolilla ja 3–5 %:lla natriumhypokloriitilla (Helander ym. 1994). Kasvaimista valittiin tämän jälkeen 10 terveen näköistä neulasta, joiden tyvestä leikattiin neljä noin 0,5 mm:n paksuista palaa. Paloja inkuboitiin 20 °C:ssa pimeässä vesiagarilla 1 kk:n ajan. Vesiagarille neulaspalasta kasvaneen sienirihmaston reunasta siirrostettiin ymppi appelsiiniuuteagarille (= MOS-agar; Müller ym. 1994). Appelsiiniuuteagarille kasvaneet epäpuhtaan näköiset pesäkkeet puhdistettiin siirrostamalla niiden reunasta pienet ympit uusille appelsiiniuuteagarmaljoille. Jos toistuva siirrostus ei johtanut puhtaan näköiseen, so. todennäköisesti yhden kannan muodostamaan, pesäkkeeseen kasvatettiin sientä vesiagarilla n. 1 kk ja kasvustosta siirrostettiin mikroskoopin avulla yksirihmaymppi kapillaaripipetillä appelsiiniuuteagarmaljoille. Puhtaan näköisistä pesäkkeistä siirrostettiin useita ymppejä sellofaanikelmulla peitetyille appelsiiniuuteagarmaljoille, joilla sieniä kasvatettiin 28 vrk 20 ±1 °C:ssa. Sienipesäkkeistä otettiin 1,0–1,5 g:n näytteet rasvahappo- ja steroliuuttoa varten (Müller ym. 1994).

Sienien määritys ja ryhmitys FAST-"lajeiksi"

Eri vuodenaikoina kerättiin koealojen kuusista varisseita neulasia, ja niistä löytyneistä helposti tunnistettavista suvullisista tai suvuttomista kehitysvaiheista eristettiin seuraavia sienilajeja: *Lophodermium piceae, Tiarosporella parca, Rhizosphaera kalkhoffii, Sclerophoma pythiophila* ja *Thysanophora penicillioides*. Näiden ns. mallikantojen FAST-profiileista laskettiin diskriminaatiomalli (SYSTAT for Windows, version 6.0), jonka avulla tunnistettiin saatu mikrobikantaotos: 1 657 puhdasviljelmää. Otos saatiin seuraavasti: kustakin Tuusula & Sipoon näyteneulasesta otettiin korkeintaan yksi sienikanta/neulanen ja Padasjoen & Kuhmoisten neulasista korkeintaan yksi sienikanta/kaksi neulasta. Käyttäen arvoa $p = 0{,}001$ hyväksytyn tunnistustuloksen rajana, voitiin näistä 1 607 määrittää joksikin edellämainituista viidestä lajista. Tämän alustavan määrityksen jälkeen jaettiin kunkin lajin kannat, samoinkuin tunnistamattomat kannat, diversiteetiltään samanlaisiin ryhmiin käyttäen FAST-profiilien mismatch-arvoa 9. Tämä arvo vastaa mallikantojen mukaista keskimääräistä yhden lajin mismatch-arvoa. Mismatch-arvon laskenta on esitetty aikaisemmin (Müller ym. 1995, Müller ja Uotila 1997). Endofyttisienistön diver-

siteetti ilmaistaan FAST-"lajien" lukumääränä/näyteala ja Shannon-Wiener indeksillä. Jälkimmäinen laskettiin ottamalla lajin frekvenssin logaritmiarvo kantaluvulle kymmenen (Krebs 1989).

Näyteala C koostuu kuudesta osa-alasta, koska muuten ei olisi saatu tarvittavaa 40 näytepuuta. Näytealan C osa-alat sijaitsevat kahdessa rypäässä etäällä toisistaan (CA ja CB). Siksi laskettiin C:n endofyyttilajien lukumäärä ryväskohtaisesti, kummassakin kahtakymmentä näytepuuta kohti. Tästä tuloksesta otettiin keskiarvo ja se korjattiin ekstrapoloimalla vastaamaan 40 puun otosta. Ekstrapolointia varten laskettiin malli käyttäen aineistona alueen P 50 puusta saatuja tuloksia ja korjaamalla näin saadun mallin parametrit alueen C 20 puusta saaduilla tuloksilla (kuva 2).

Tulokset ja niiden tarkastelu

Endofyyttisten sienien määrä kuusen neulasissa

Keskimäärin hieman yli puolet tutkituista neulasista oli infektoitunut endofyyttisienellä (taulukko 2). Todellisuudessa infektioaste on suurempi, koska tässä työssä tutkittiin neulasista vain n. 2 mm:n osuus tyvestä, mikä vastaa 15–20 % neulasen koko pituudesta. Saamamme keskimääräinen infektioaste on lähellä Sieber'in (1988) Sveitsistä saamaa vastaavaa arvoa 49 %, vaihtelurajojen ollessa siellä 14–91 %. Padasjoen & Kuhmoisten näytealoilla infektioaste oli huomattavasti korkeampi kuin Tuusulan & Sipoon Paippisten näytealoilla. Myös Livsey (1995) havaitsi runsasta vaihtelua kuusien neulasten infektioasteessa eri metsiköiden välillä Etelä-Ruotsissa. Näytealan sijainti, kuusen määräosuus ja puuston määrä selittivät suuren osan aineistomme eristysten määrän logaritmin vaihtelusta (81,6 %, taulukko 3). Sijainti oli aineiston merkittävin tekijä, sillä se yksinään selittää 61 % eristysten määrän logaritmin vaihtelusta. Tulos saattaa selittyä ilman epäpuhtauksien vaikutuksilla. Esimerkiksi rikkilaskeuma on noin kaksinkertainen Etelä-Uudellamaalla verrattuna vastaavaan Padasjoella (Ympäristökatsaus 1996). Ilman epäpuhtauksien tiedetään vähentävän mm. yleisimmän kuusen endofyyttisienen, *L. piceae*'n, infektioita (Barklund ja Rowe 1983, Sieber 1988) kuin myös yleisimpien männyn Lophodermium-lajien esiintymistä (Heliövaara ym. 1989). Ilmasto Padasjoella & Kuhmoisissa on mantereisempi kuin Tuusulassa & Sipoossa. Tämän luulisi kuitenkin pikemminkin vähentävän neulasendofyyttien elinmahdollisuuksia Padasjoella & Kuhmoisissa, eikä ero ilmastossa selittäne todettua eroa infektiotasossa.

Taulukko 2. Endofyyttieristyksien määrä ja diversiteetti ilmaistuna FAST-"lajien" määränä. Talousmetsät ovat kuusivaltaisuusjärjestyksessä.

Alue	Endofyyttieristysten lkm		Infektoituneiden neulasten osuus (%)	FAST-"lajeja" Tutkittujen[1] kantojen lukumäärä	Lukumäärä per alue	Lukumäärä per näytepuu	Shannon-Wiener-indeksi	Puusto
	Osa-alueella	Yht.						
Tuusula & Sipoo								
P		376	54	217	39	4,00[a]	2,79	Luonnontilainen
H		381	54	217	35	4,15[a]	2,68	Puhdas kuusikko
D		310	35	138	27	2,68[b]	2,35	Kuusivaltainen sekametsä
A		94	15	61	25	1,53[c]	2,88	Kuusivaltainen sekametsä
B		130	20	81	24	1,60[c]	2,39	Kuusivaltainen sekametsä
CA_{1-4}	42							
CB_{1-2}	38	80	17	68	20[2]	1,48[c]	2,54	Mäntyvaltainen sekametsä
Padasjoki & Kuhmoinen								
X_1	496							
X_2	347	843	83	165	28	3,43[d]	2,64	Luonnontilainen
V_1	352							
V_2	445	797	85	169	36	3,30[de]	2,68	Puhdas kuusikko
M_1	345							
M_2	331	676	73	145	29	3,18[de]	2,73	Mäntyvaltainen sekametsä
T_1	299							
T_2	220	519	68	135	30	2,78[de]	2,53	Koivuvaltainen sekametsä
N_1	315							
N_2	158	473	65	130	29	2,75[de]	2,61	Mäntyvaltainen sekametsä
Yhteensä		5222		1654	81			
Keskimäärin			53		30	3,03	2,63	

[1] Vain yksi kanta/neulanen määritettiin.

[2] Tulos laskettu ekstrapoloimalla, katso kuva 2.

[abc] Eri kirjaimilla merkityt Tuusula & Sipoo -arvot poikkeavat toisistaan tilastollisesti merkitsevästi ($p<0,01$, Kruskal-Wallis).

[de] Eri kirjaimilla merkityt Padasjoki & Kuhmoinen -arvot poikkeavat toisistaan tilastollisesti merkitsevästi ($p<0,01$, Kruskal-Wallis).

Taulukko 3. Endofyyttieristysten lukumäärän logaritmin vaihtelua selittävä regressiomalli (n = 19).

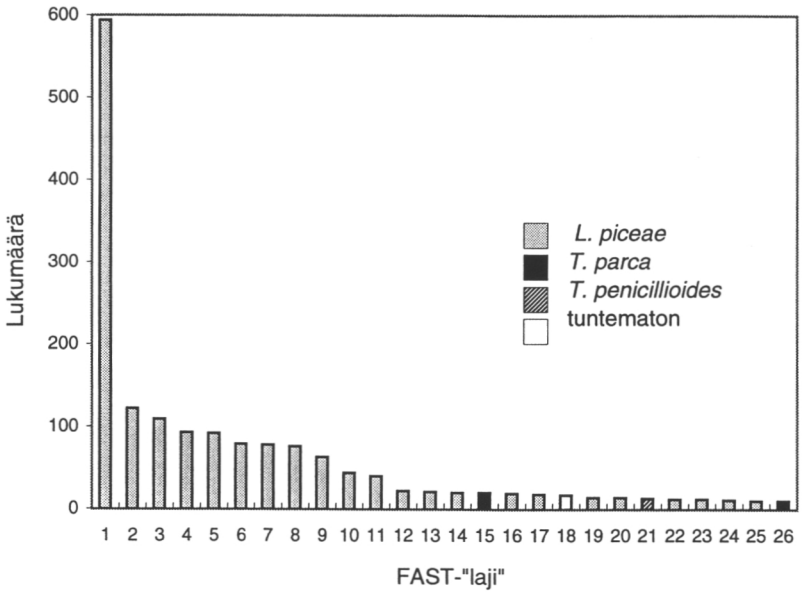
Y	X	Vakio	Kerroin	P(2-tail)
^{e}Log (eristysten lkm)				
	Sijainti (leveysaste)		1,413	0,000
	Kuusen osuus (pohjapinta-ala %)		0,009	0,010
	Puuston pohjapinta-ala yhteensä (m^2)		0,114	0,080
		−82		0,000
	$r^2 = 0,816$ ja $P = 0,000$			

Taulukon 3 regressiomallin mukaan kuusivaltaisuuden ja puuston määrän lisääntyminen edistävät neulasten infektoitumista endofyyttisienillä. Tämä saattaa selittyä sillä, että kuusivaltaisuuden ja puuston lisääntyminen muuttavat metsän pienilmastoa, so. lisäävät ilmankosteutta ja varjoisuutta sekä vähentävät tuulisuutta ja lämpötilanvaihteluja. Helander ym. (1994) saivat samankaltaisia tuloksia tutkiessaan männyn neulasendofyyttien määrää Lapissa: puuston tiheys korreloi positiivisesti neulasendofyyttien määrän kanssa. Samansuuntaisen tuloksen saivat myös Petrini ym. (1982) useiden oregonilaisten pensaiden endofyyttejä tutkiessaan. Ilmankosteuden ja varjoisuuden tiedetään lisäävän monien endofyyttisienien leviämistä (Sieber 1988, Suske ja Acker 1989). Muut mittaamamme puustotunnukset (ikä, kasvu, korkeus, kuolleiden ja sairaiden puiden määrä sekä lehtipuuston määrä) eivät regressioanalyysin mukaan vaikuta neulasten endofyyttisten infektioiden määrään.

Neulasendofyyttien diversiteetti

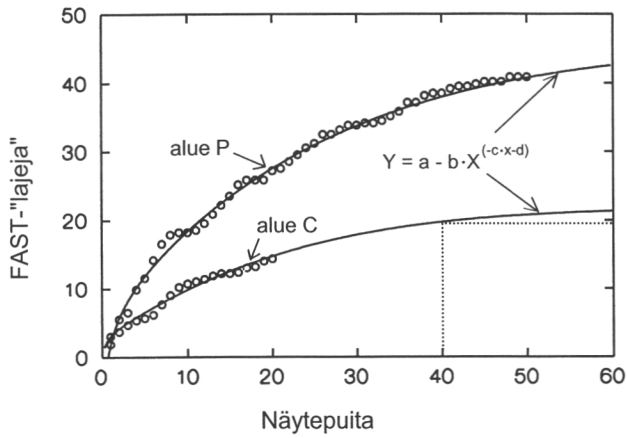
Näytealoilta eristetyistä 72 mallikannasta ja neulasista eristetyistä 1 657 sienikannasta löytyi 22 rasvahappoa ja 7 sterolia, joita lähes kaikkia olemme aikaisemmin löytäneet puista eristetyistä muistakin sienistä (Müller ym. 1994, Müller ja Hallaksela 1994, Müller ym. 1995, Müller ja Uotila 1997). Neljään taksonomiseen lajiin lukeutuvien mallikantojen FAST-profiileista laskettua diskriminaatiomallia käyttäen määritettiin suurin osa (1 593) eristetyistä kannoista *Lophodermium piceae*'ksi. Kuvasta 1 nähdään, miten 14 yleisintä FAST-"lajia" ovat *L. piceae* -sientä. Huomattavaa osaa FAST-"lajeista" (32/81) löytyi vain kerran tai kaksi. Todetuista 81:stä FAST-"lajista" vain 7 löytyi kaikilta näytealoilta.

Näytealojen endofyyttidiversiteetti näytepuuta kohden ilmaistuna vaihteli tilastollisesti merkitsevästi (taulukko 2). Shannon-Wiener indeksi sen sijaan vaihteli varsin vähän, mikä johtuu siitä, että huomattava osa endofyyttieristyksistä määritettiin kaikilla aloilla yhdeksi FAST-"lajiksi" (keskimäärin 35 %, kuva 1). Eniten FAST-"lajeja" (39, taulukko 2) löytyi Sipoon luonnontilaisesta metsästä P. Tämän alueen endofyyttidiversiteetti on esitetty näytepuiden lukumäärän funktiona kuvassa 2. Kuvan havaintoympyrät saatiin satunnaistamalla näytepuiden numerot kolme kertaa ja laskemalla tuloksista keskiarvot. Alueelta P otettiin näytteitä viidestäkymmenestä puusta tavanomaisen neljänkymmenen sijaan. Näytepuista 1–40 löydettyjen 39 "lajin"



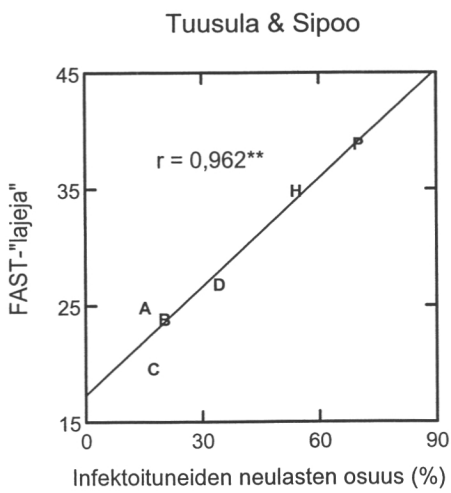
Kuva 1. Yleisimpien FAST-"lajien" eristysten lukumäärä.

lisäksi löytyi puista 41–50 vain kaksi "lajia" lisää. Kuvassa esitetty malli $(Y = 45{,}558 - 43{,}733 \cdot X^{-(0{,}009 \cdot X + 0{,}116)})$ selittää FAST-"lajien" määrän alueen P näytepuiden funktiona varsin hyvin; $r^2 = 0{,}996$. Jos mallia käyttäen ekstrapoloidaan FAST-"lajien" määrä koko 20 aarin kokoiselle näytealalle, jolla oli 87 kuusta, saadaan tulokseksi 45 "lajia". Näin ollen tutkimuksessa käytetyllä 40 näytepuun määrällä saatiin edellä esitetyn mallin mukaan $100 \cdot 39/45 = 87$ % alueen kaikista FAST-"lajeista". Todellisuudessa lukema lienee alhaisempi, koska neulasotos rajoitettiin mm. näytteenottokorkeuden ja neulasen iän suhteen. Alueilla B, C, M, T ja N otettiin neulasnäytteet kaikista kuusista. Pienehkö neulasotos (lkm/puu) valittiin, koska puuyksilöiden välinen vaihtelu oletettiin suuremmaksi kuin saman puun eri neulasten välinen vaihtelu (Sieber 1988). Vanhoista, esimerkiksi yli 10-vuotiaista, neulasista olisi mahdollisesti löytynyt lisää lajeja, mutta niiden tutkiminen olisi ollut hankalampaa, koska vanhoissa neulasissa on sieniä huomattavasti enemmän kuin nuorissa (Carroll ym. 1977) ja puhdasviljelmien saaminen olisi saattanut olla liian vaikeata. Lisäksi kauttaaltaan terveen vihreän näköisten neulasten löytyminen vanhoista vuosikerroista ei ehkä monien puiden kohdalla olisi ollut mahdollista.



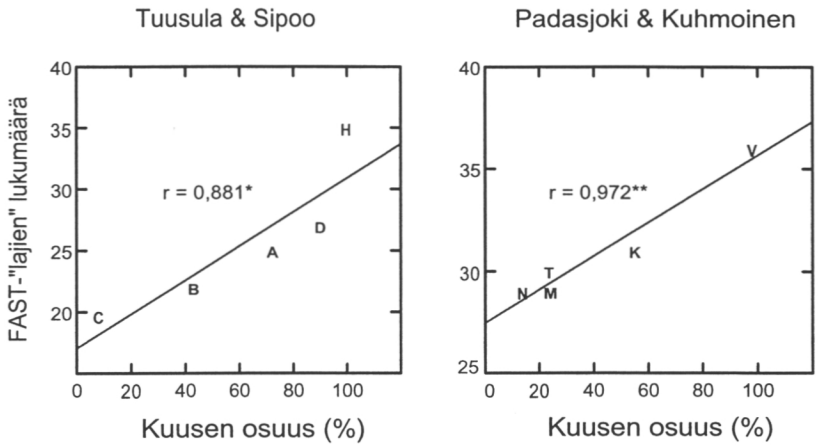
Kuva 2. Tutkimuksen monimuotoisimman (alue P) ja vähämuotoisimman (alue C) endofyyttisienistön FAST-"lajien" lukumäärät näytteenottopuiden lukumäärän funktiona. Kuvassa näkyy myös, miten alueen C endofyyttidiversiteetti ekstrapoloitiin 40 puun näytteenottoa vastaavaksi.

Kuvassa esitetyn mallin parametrien arvot ovat:
Alue P: a = 45,558, b = 43,733, c = 0,009, d = 0,116
Alue C: a = 21,929, b = 18,894, c = 0,013, d = 0,064.



Kuva 3. Eristettyjen neulasendofyyttien diversiteetti niiden määrän funktiona. Kuvan kirjainsymbolit viittaavat taulukossa 1 esitettyihin näytealoihin.

Tuusulan & Sipoon näytealoilla vaihteli infektoituneiden neulasten osuus huomattavasti (15–54 %, taulukko 2) ja FAST-"lajien" määrä korreloi tilastollisesti merkitsevästi tämän vaihtelun kanssa (kuva 3). Kaikilla Padasjoen & Kuhmoisten näytealoilla oli neulasten infektioaste korkea, eikä mahdollista samankaltaista riippuvuutta kuin Tuusulan & Sipoon aineistossa, tullut näin ollen yhtä selvästi esiin.



Kuva 4. Eristettyjen neulasendofyyttien diversiteetti koealan kuusien määräosuuden (pohjapinta-ala) funktiona. Kuvan kirjainsymbolit viittaavat taulukossa 1 esitettyihin näytealoihin.

Neulasendofyyttien diversiteetti talousmetsissä

Kuusen osuus puuston pohjapinta-alasta selitti molemmissa koealasarjoissa tilastollisesti merkitsevästi endofyyttien diversiteettiä (kuva 4). Molemmilla näytealasarjojen talousmetsäaloilla suurin FAST-"lajien" määrä löytyi puhtaista kuusikoista. Muut kirjatut puustotunnukset (ikä, kasvu, korkeus, kuolleiden ja sairaiden puiden määrä sekä lehtipuuston määrä) eivät regressioanalyysin mukaan vaikuta neulasten endofyyttisten FAST-"lajien" määrään.

Talousmetsien ja luonnontilaisten metsien neulasendofyyttien diversiteetin vertailu

Kaikista tutkituista 12 näytealasta monipuolisin endofyyttisienistö löytyi Sipoon luonnontilaisesta metsästä (alue P: 39 "lajia"). Vaikka Padasjoella Vesijaon luonnonpuiston näyteala X oli puustotunnuksien perusteella hyvin Sipoon alueen P kaltainen, saatiin sieltä huomattavasti vähemmän FAST-"lajeja" (28 "lajia", taulukko 2). On merkillepantavaa, että alueen X FAST-"lajien" puukohtainen lukumäärä (3,43) on kuitenkin Padasjoki & Kuhmoinen -koealasarjan korkein. Ovatko Sipoon luonnonsuojelualueen kuuset geneettisesti merkittävästi monimuotoisempia kuin Vesijaon luonnonpuiston kuuset?

Taulukko 4. FAST-"lajien" lukumäärä yhteensä sekä niiden "lajien" lukumäärä, joita ei löytynyt muista tässä taulukossa mainituista metsikkötyypeistä.

Metsikkötyyppi	Koealat	Näyte-puita	FAST-"lajeja" yhteensä	FAST-"lajeja" "omia"
Kuusivaltainen luonnonmetsä	P ja X	80	47	11
Puhdas kuusikko, talousmetsä	H ja V	80	44	6
Mäntyvaltainen talousmetsä	C ja M	80	37	6
Mäntyvaltainen talousmetsä	C, M ja N	120	44	8

Kun molempien näytealasarjojen puhtaan kuusikon, mäntyvaltaisen talousmetsän ja luonnontilaisen metsän näytealojen tulokset yhdistettiin pareittain saatiin näytepuiden lukumäärän suhteen vertailukelpoinen aineisto (taulukko 4). Tuloksen mukaan luonnontilaisilla näytealoilla oli sekä enemmän FAST-"lajeja" yhteensä, että sellaisia "lajeja", joita vertailtavana olevissa talousmetsissä ei löytynyt. Vaikka mäntyvaltaisen näytealan N tulokset yhdistettäisiin taulukossa 5 esitettyjen alojen C ja M kanssa, ei FAST-"lajien lukumäärä siltikään saavuta luonnontilaisten alojen vastaavia lukumääriä. Luonnontilaisten alojen korkea puukohtainen FAST-"lajimäärä" (taulukko 2) verrattuna saman koealasarjan talousmetsien vastaavaan tukee taulukon 4 tulosta, joskin Vesijaon luonnonpuiston näytealan (X) FAST-"lajimäärä" (28) oli alhainen.

Tutkimuksen johtopäätökset

1. Suurin osa terveen näköisistä kuusen neulasista on infektoitunut endofyyttisillä sienillä. Vaikka tässä työssä tutkittiin kustakin näyteneulasesta vain 15–20 % saatiin keskimääräiseksi infektiomääräksi koko aineistolle 53 %.
2. Padasjoen & Kuhmoisten kuusien neulaset ovat merkittävästi runsaammin endofyyttisten sienien infektoimia kuin Tuusulan & Sipoon kuusien, mikä voi selittyä epäpuhtaammalla ilmalla Tuusulassa & Sipoossa.
3. Kuusivaltaisuus ja suuri puuston määrä edistävät kuusien neulasten infektoitumista endofyyttisillä sienillä.
4. Puhtaista kuusikoista löytyi talousmetsien monimuotoisin endofyyttisienistö; kuusen osuuden laskiessa myös kuusen neulasendofyyttisienistön diversiteetti laskee.
5. Luonnontilaisten kuusien neulasendofyytistön monimuotoisuus vaihteli koealojen välillä huomattavasti, mutta keskimäärin niiden "lajisto" oli suurempi kuin puhtaan kuusikon tai mäntyvaltaisen alan kuusien.

Kiitokset

Kiitämme MMK Minna Terhoa, Katja Sorria, Nina Tuomivaaraa, Matti Kaivosta, Pekka Helmistä ja Salla Pelkosta tutkimustyön avustamisesta sekä prof. Timo Kurkelaa, FT Heikki Henttosta ja MMK Juha Siitosta lukuisista käsikirjoitusta koskeneista kommenteista.

Kirjallisuus

Barklund, P. & Rowe, J. 1983. Endophytic fungi in Norway spruce – possible use in bioindication of vitality. Aquilo Ser. Bot. 19: 228–232.

Bills, G.F. 1996. Isolation and analysis of endophytic fungal communities from woody plants. Julkaisussa: Redlin S.C. & Carris, L.M. (toim.) Endophytic fungi in grasses and woody plants. APS Press, The American Phytopathological Society, St. Paul, Minnesota. s. 31–65.

Carroll, G.C. 1988. Fungal endophytes in stems and leaves: from latent pathogen to mutualistic symbiont. Ecology 69: 2–9.

— 1991. Fungal associates of woody plants as insect antagonists in leaves and stems. Teoksessa: Barbosa, P., Krischik, V.A. & Jones, C.G. (toim.). Microbial mediation of plant-herbivore interactions. John Wiley and Sons, Inc., New York. s. 253–271.

— , Müller, E & Sutton, B.C. 1977. Preliminary studies on the incidence of needle endophytes in some European conifers. Sydowia 29: 87–103.

Fischer, M. 1995. Phellinus igniarius and its closest relatives in Europe. Mycological Research 99: 735–744.

Hamelin, R.C., Ouellette, G.B. & Bernier, L. 1993. Identification of Gremmeniella abietina races with random amplified polymorphic DNA markers. Applied and Environmental Microbiology 59: 1752–1755.

Hantula, J. & Müller, M.M. 1997. Variation within Gremmeniella abietina in Finland and other countries as determined by random amplified microsatellites (RAMS). Mycological Research 101: 169–175.

Helander, M.L., Sieber, T.N., Petrini, O. & Neuvonen, S. 1994. Endophytic fungi in Scots pine needles: spatial variation and consequences of simulated acid rain. Canadian Journal of Botany 72: 1108–1113.

Heliövaara K., Väisänen, R. & Uotila, A. 1989. Hysterothecia production of Lophodermium species (Ascomycetes) in relation to industrial air pollution. Karstenia 29: 29–36.

Korhonen, K. 1978a. Interfertility and clonal size in the Armillariella mellea complex. Karstenia 18:3 1–42.

— 1978b. Intersterility groups of Heterobasidion annosum. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 94(6): 1–25.

Krebs, C.J. 1989. Ecological Methodology. HarperCollinsPublishers, New York. 654 s.

Laasasenaho, J. 1982. Taper curve and volume functions for pine, spruce and birch. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 108. 74 s.

Livsey, S. 1995. Ecology of endophytic microfungi in Norway spruce crowns. Department of Forest Mycology and Pathology, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Sweden. Väitöskirja. 43 s.

Müller, M.M. & Hallaksela, A.-M. 1994. Variation in combined fatty acid and sterol profiles of Ascocoryne, Nectria, and Neobulgaria-strains isolated from Norway spruce. European Journal of Forest Pathology 24: 11–19.

— & Heliövaara, K. 1996. Metsänkäsittelyn vaikutus hyönteis- ja mikrobidiversiteettiin. Teoksessa: Jäppinen, J.-P. & Leikola, N. LUMO-tutkimusohjelman toteutus 1993–1996. Suomen Ympäristökeskus, Helsinki. s. 137–140.

— & Uotila, A. 1997. The diversity of Gremmeniella abietina var. abietina FAST-profiles. Mycological Research 101: 557–564.

— & Hallaksela, A.-M. 1998a. A chemotaxonomical method based on FAST-profiles for the determination of phenotypic diversity of spruce needle endophytic fungi. Mycological Research 102. (painossa).

— & Hallaksela, A.-M. 1998b. Diversity of Norway spruce needle endophytes in various mixed and pure Norway spruce stands. Mycological Research 102. (painossa).

— , Kantola, R. & Kitunen, V. 1994. Combining sterol and fatty acid profiles for the characterization of fungi. Mycological Research 98: 593–603.

— , Kantola, R., Korhonen, K. & Uotila, J. 1995. Combined fatty acid and sterol profiles of Heterobasidion annosum intersterility groups S, P and F. Mycological Research 99: 1025–1033.

Nakasone, K.K. 1996. Morphological and molecular studies on Auriculariopsis albomellea and Phlebia albida and a reassessment of A. ampla. Mycologia 88: 762–775.

Petrini, O., 1991. Fungal endophytes of tree leaves. Teoksessa: Andrews, J.H. & Hirano, S.S. (toim.). Microbial Ecology of Leaves. Springer-Verlag, New York. s. 179–197.

— , Stone, J. & Carroll, F.E. 1982. Endophytic fungi in evergreen shrubs in western Oregon: A preliminary study. Canadian Journal of Botany 60: 789–796.

Sieber, T. 1988. Endophytische Pilze in Nadeln von gesunden und geschädigten Fichten (Picea abies (L.) Karsten). European Journal of Forest Pathology 18: 321–342.

Suske, J. & Acker, G. 1989. 2-B Endophytic needle fungi: culture, ultrastructural and immunocytochemical studies. Teoksessa: Schulze, E.-D., Lange, O.L. & Oren, R. (toim.). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. Ecological Studies 77: 121–136.

Ympäristökatsaus 1996. Suomen ympäristökeskus, Helsinki. Suomen ympäristökeskuksen katsaus nro. 3. s. 24.

28 viitettä.

11 Metsänkäsittelyn vaikutus aluskasvillisuuteen – tutkimuksen ja otannan ongelmat

Jyrki Jalonen ja Ilkka Vanha-Majamaa

Sisällys

Johdanto 240
Aineisto ja menetelmät 240
Tulokset ja niiden tarkastelu 243
Puusto 243
Biotoopit 247
Aluskasvillisuus 249
Yhteenveto 251
Kirjallisuus 252

Johdanto

Kasvillisuustutkimus perustuu yleensä näytealoihin, joita tutkimalla pyritään kuvaamaan tutkittavan yhdyskunnan lajisto ja lajiston runsaussuhteet. Lajimäärät ja -runsaudet vaihtelevat kasvupaikoittain, ja lajiston jakautuminen tilassa vaihtelee. Optimaalista näytealamäärää ja -kokoa on selvitetty eri kasvupaikoilla ja kasvillisuusvyöhykkeillä pyrkimyksenä kehittää vakioituja inventointimenetelmiä (McCune ja Lesica 1992, Condit ym. 1996), mutta yleispätevää menetelmää ei voi määritellä. Kasvillisuuden vaihtelu pitää kuitenkin huomioida otantamenetelmiä valittaessa ja otoksen tulee olla edustava näyte tutkittavasta kasviyhdyskunnasta. Kasvillisuuden vaihtelu vaikeuttaa usein tasalaatuisten koealojen rajaamista. Eri kasviyhdyskunnille tulisi kokeellisesti määritellä niille parhaiten soveltuva otantamenetelmä, näytealamäärä ja -koko. Usein optimaalista näytealamäärää ja -kokoa ei ennen tutkimuksen aloittamista selvitetä, jolloin tuloksena saattaa olla joko tarpeettoman suuri tai liian pieni aineisto. Vallitsevan lajiston esiintymisen ja runsauden kartoittaminen ei yleensä tuota vaikeuksia, mutta erilaisten mikrohabitaattien pienen pinta-alan takia on hankalaa saada niissä esiintyvä harvalukuinen lajisto sisällytettyä otokseen (McCune ja Lesica 1992). Seurantatutkimuksissa on lisäksi vaikea ennustaa mahdollisten kasvillisuusmuutosten vaikutus otannan tarkkuuteen. Otanta on kompromissi ajankäytön ja aineiston tarkkuuden välillä.

Monimuotoisuus talousmetsän uudistamisessa -tutkimuksen kasvillisuustutkimuksen tarkoituksena on selvittää eri uudistamistapojen vaikutusta mustikkatyypin metsien kasvilajistoon ja lajiston runsaussuhteisiin. Kasvillisuuden muutoksia ja palautumista eri uudistamistavoissa tutkitaan suhteessa ympäristötekijöihin, mm. puustorakenteeseen, lämpö-, valo- ja kosteusoloihin. Tässä katsauksessa käsitellään kasvillisuustutkimuksen otantaongelmia ja esitellään tutkimuksen alustavia tuloksia.

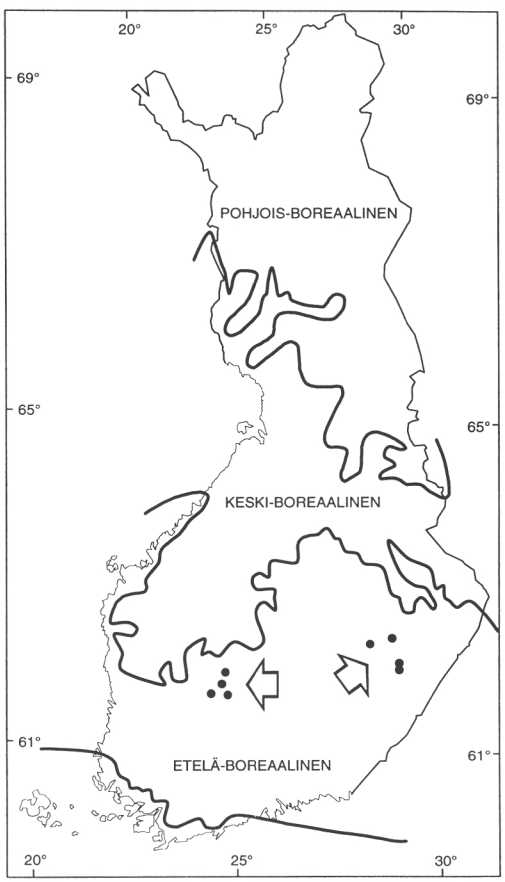
Aineisto ja menetelmät

Tutkittavia uudistamistapoja (kutsutaan jatkossa käsittelyiksi) on kuusi:

1. kontrolli (ei käsittelyjä),
2. harsintaluonteinen hakkuu, jossa suurimmat puut poistetaan, ja jossa tavoitteena on eri-ikäisrakenteinen puusto,

3. pienaukkohakkuu, jossa uudistusalalle hakataan 3 kpl n. 16 aarin kokoista aukkoa, ja joiden yhteenlaskettu pinta-ala on 50 % uudistusalasta, luontainen taimettuminen,
4. pienaukkohakkuu maanmuokkauksella, joka on samanlainen kuin edellinen käsittely, mutta maan pinta muokataan,
5. uusimuotoinen avohakkuu, jossa uudistusalalle jätetään kolme 3–4 aarin kokoista puuryhmää, maa muokataan ja alalle istutetaan kuusia,
6. perinteinen avohakkuu, jossa myyntikelpoinen puusto poistetaan kokonaisuudessaan, alikasvos raivataan, maa muokataan ja alalle istutetaan kuusia.

Koejärjestely on muodoltaan satunnaistettujen lohkojen koe, jossa on kahdeksan koealuetta eli lohkoa. Kaikki käsittelyt esiintyvät kerran kussakin lohkossa (paitsi pienaukkohakkuu maanmuokkauksella, joka on kolmessa lohkossa). Lohkot ovat kahdessa ryhmässä, joista toinen on Länsi-Suomen ja toinen Itä-Suomen läänissä (kuva 1). Koealat ovat etelä-boreaalisessa kasvillisuusvyöhykkeessä (Ahti ym. 1968). Yhden hehtaarin koealat rajattiin alunperin mustikkatyypiksi määritetyille alueille.



Kuva 1. *Monimuotoisuus talousmetsän uudistamisessa* -tutkimuksen koealueet. Kullakin koealueella on alueesta riippuen joko 5 tai 6 koealaa, yksi kutakin käsittelyä. Kasvillisuusvyöhykkeet Ahdin ym. (1968) mukaan.

Putkilokasvien nimistö on Hämet-Ahdin ym. (1986) ja sammalien Koposen ym. (1977) mukaan.

Kasvillisuusinventoinnin yhteydessä koealojen biotoopit kartoitettiin (Toivonen ja Leivo 1994). Biotooppikartoituksessa määritettiin metsä- ja suotyypit, maan laatu, biotoopin topografia ja aluskasvillisuustutkimuksen näytealojen ulkopuolinen lajisto. Koealojen elävän puuston ja lahojen pysty- ja maapuitten määrät inventoitiin sekä ennen käsittelyjä että niiden jälkeen. Koealojen koko puusto ($D_{1,3}$ ≥5 cm) mitattiin (läpimitta kaikista puista, pituus ym. tunnukset koepuista). Lahopuumittauksissa kaikista ($D_{1,3}$ ≥10 cm) kuolleista pysty- ja maapuista mitattiin puulajeittain läpimitta ja pituus, sekä niiden lahoaste määritettiin pystypuilla 1–3 ja maapuilla 1–6 luokituksella. Puustoaineiston laskennassa käytettiin KPL-laskentaohjelmaa (Heinonen 1994).

Optimaalinen näytealakoko ja -määrä kasvillisuusinventointeja varten selvitettiin peittävyysarviointi-, rarefaktio- ja bootstrap-menetelmiä käyttäen rehevimmällä ja lajirikkaimmalla koealalla, jotta näytealojen riittävää kokoa tai määrää ei aliarvioitaisi. Rarefaktio on tilastollinen menetelmä, jolla voidaan arvioida alkuperäistä näytettä pienemmässä näytteessä todennäköisesti havaittava lajimäärä (Kouki ja Haila 1985), eli etsiä näytekoko, joka vastaa haluttua näytteenoton tarkkuutta (Heck ym. 1975). Bootstrap on tilastollinen uudelleenotantamenetelmä, jossa alkuperäisestä näytteestä poimitaan halutun kokoisia, satunnaisia näytteitä, joista lasketaan haluttuja tunnuslukuja. Valitun koealan keskellä olevalle 50×50 m alueelle satunnaistettiin 30 pistettä, joista arvioitiin kasvilajien peittävyydet eri kokoisilla ympyränäytealoilla (0,5, 1 ja 2 m^2). Rarefaktiomenetelmällä selvitettiin, miten lajiluvun kasvu tasoittuu eri kokoisilla näytealoilla näytealamäärän kasvaessa. Bootstrap-menetelmällä tutkittiin, kuinka luotettavan arvion lajin keskimääräisestä peittävyydestä tietyn kokoinen näyte antaa.

Kasvillisuustutkimuksen pysyvät näytealat satunnaistettiin 50× 50 m alueelle 1 hehtaarin koealojen keskelle riittävän suuren vaippaalueen saamiseksi näytealojen ja koealan reunojen välille. Näytealojen sijoittamisessa otettiin huomioon metsänkäsittelyt siten, että pienaukkohakkuin käsiteltävillä aloilla näytealoista puolet (6 kpl) on avohakatulla osalla ja puolet hakkaamattomalla osalla. Vastaavasti uusimuotoisin avohakkuin käsiteltyjen alojen jättöpuuryhmiin sijoitettiin niiden suhteellista pinta-alaa vastaava määrä näytealoja. Näytealoilta kirjattiin kasvilajisto (putkilokasvit, sammalet ja jäkälät) ja arvioitiin kunkin lajin peittävyys.

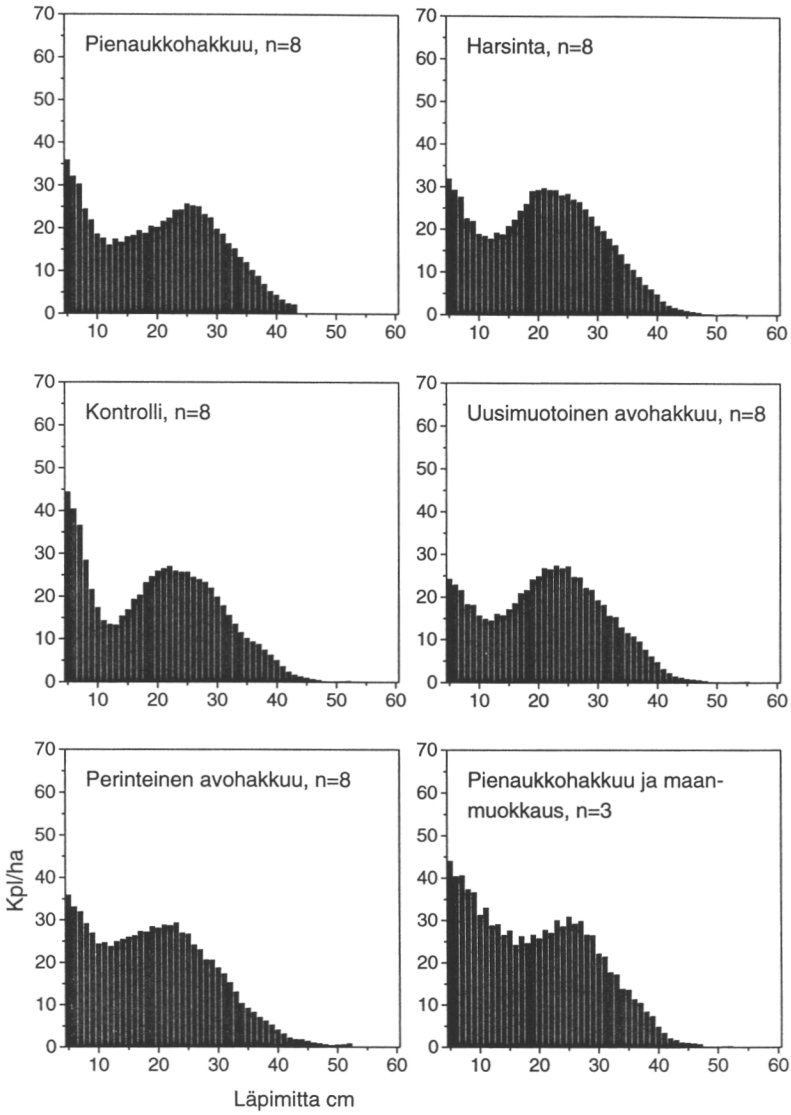
Tulokset ja niiden tarkastelu

Puusto

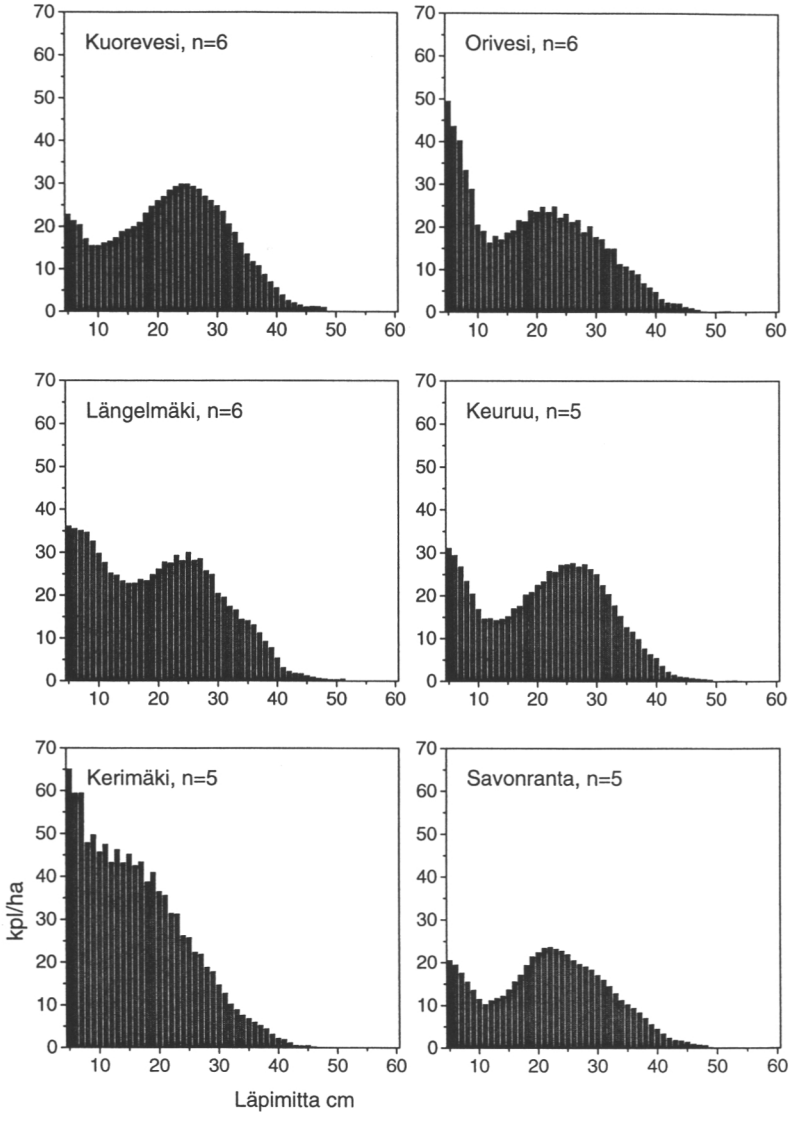
Koealat ovat melko vanhoissa kuusivaltaisissa talousmetsissä. Ennen käsittelyjä olivat käsittelyjen väliset erot elävässä puustossa suhteellisen pieniä (taulukko 1). Runkoluvut, runkotilavuudet ja elävän puuston pohjapinta-alat eivät eronneet tilastollisesti merkitsevästi. Käsittelyjen sisäinen vaihtelu oli melko pientä, eikä eri metsänkäsittelyjen sisäisessä puustotunnusten vaihtelun määrässä ollut tilastollisesti merkitsevää eroa. Käsittelyjen välillä ei ollut suuria eroja elävän puuston keskimääräisessä jakautumisessa eri läpimittaluokkiin (kuva 2). Koealueiden välinen vaihtelu oli suurempaa, em. puustotunnuksissa oli tilastollisesti erittäin merkitsevä ero, ja elävän puuston keskimääräisessä jakautumisessa eri läpimittaluokkiin oli koealuiden välillä selvähköjä eroja (kuvat 3 ja 4). Koealueiden välillä vaihtelua ilmeisesti aiheuttaa erilainen metsikköhistoria. Koealueiden väliset erot eivät estä käsittelyjen vaikutuksen vertaamista, koska käsittelyt jakautuvat tasaisesti eri koealueille.

Taulukko 1. Puusto *Monimuotoisuus talousmetsän uudistamisessa* -tutkimuksen koealoilla ennen käsittelyjä. Puustotunnusten hajontakerroin CV (Coefficient of Variation) ilmaisee aineiston keskihajonnan prosentteina käsittelyn keskiarvosta. SE = keskiarvon keskivirhe.

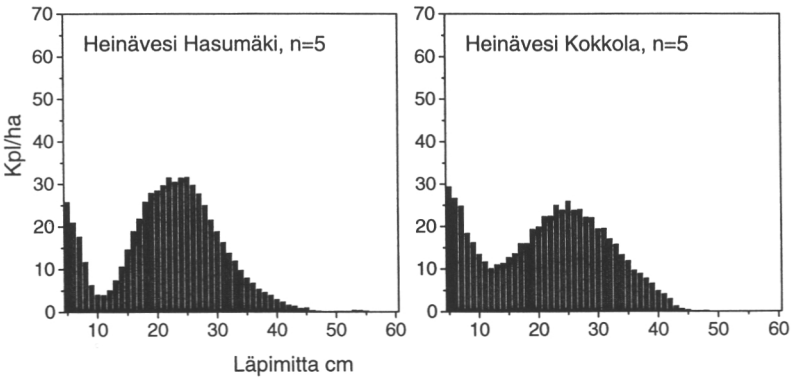
	Pien-aukko-hakkuu	Harsinta	Kontrolli	Uusi-muot. avo-hakkuu	Perin-teinen avo-hakuu	Pienaukko-hakkuu, maan-muokkaus	Käsit-telyjä k-a
	n = 8	*n* = 8	*n* = 8	*n* = 8	*n* = 8	*n* = 3	*n* = 43
Runkoluku	695	770	761	729	749	916	753
CV	46	30	19	19	35	5	30
SE	112	81	51	82	93	29	35
Runkoluku % kuusi/mänty/koivu	87/6/7	89/5/6	88/3/9	87/7/6	91/3/6	89/4/7	89/5/6
Runkotilav. m^3	297	337	299	321	296	362	313
CV	17	22	19	18	20	2	19
SE	18	26	20	20	21	4	9
Pohjapinta-ala m^2	28	31	28	30	29	33	29
CV	13	14	16	15	5	5	14
SE	1,3	1,5	1,6	1,3	1,6	0,9	0,6
Lahot pystypuut m^3	2,9	4,2	2,6	3,6	3,4	4,9	3,5
CV	100	89	70	85	97	8	83
SE	1,0	1,3	0,6	1,1	1,2	0,2	0,4
Maapuut m^3	3,5	3,5	4,5	2,5	2,8	5	3,4
CV	78	91	91	109	69	60	85
SE	1	1,1	1,4	1	0,7	1,3	0,4



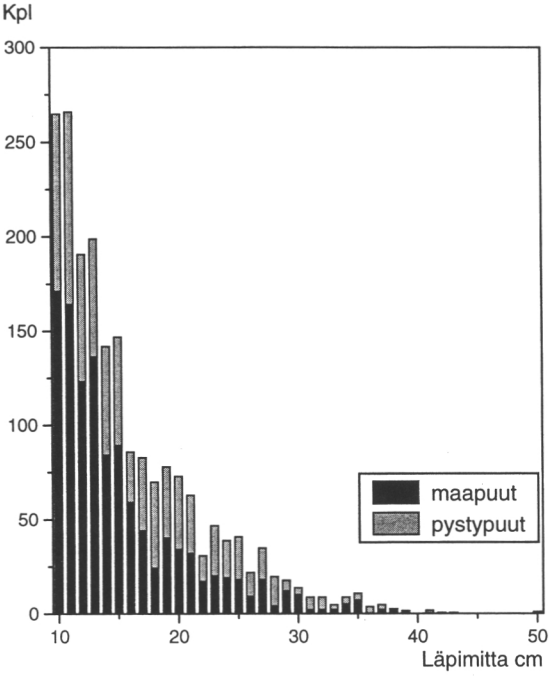
Kuva 2. Puuston keskimääräiset runkolukujakaumat (kaikki puulajit) käsittelyittäin *Monimuotoisuus talousmetsän uudistamisessa* -tutkimuksen koealoilla ennen käsittelyjä. Harsinta-alojen aineistosta on poistettu yksi 80 cm läpimittaluokan havainto.



Kuva 3. Puuston keskimääräiset runkolukujakaumat (kaikki puulajit) koealueittain *Monimuotoisuus talousmetsän uudistamisessa* -tutkimuksen koealoilla ennen käsittelyjä. Savonrannan aineistosta on poistettu yksi 80 cm läpimittaluokan havainto.



Kuva 4. Puuston keskimääräiset runkolukujakaumat (kaikki puulajit) koealueittain *Monimuotoisuus talousmetsän uudistamisessa* -tutkimuksen koealoilla ennen käsittelyjä.



Kuva 5. Lahopuuhavainnot *Monimuotoisuus talousmetsän uudistamisessa* -tutkimuksen koealoilla ennen käsittelyjä.

Koealoilla oli lahopuuta keskimäärin ~6,8m^3/ha (taulukko 1), joka jakautui melko tasan pysty- ja maapuitten välillä. Lahopuun määrä vaihteli paljon, kuten metsissä yleensäkin. Käsittelyjen välillä ei lahopuumäärissä ollut tilastollisesti merkitseviä eroja. Sensijaan koealueiden välillä oli tilastollisesti merkitsevä ero. Eräällä Länsi-Suomen läänin koealueista (Kuorevesi) oli noin kuusinkertainen määrä lahopuuta toiseen, Heinävedellä Itä-Suomen läänissä sijaitsevaan koealueeseen verrattuna. Suurin osa koealojen lahopuusta oli läpimitaltaan pientä, koska se oli peräisin lähinnä harvennuksissa jääneistä latvuksista tms., 10–15 cm läpimittaluokissa oli havaintoja enemmän kuin tätä suuremmissa läpimittaluokissa yhteensä (kuva 5). Lahopuuta, etenkin järeää, on luonnonmetsissä keskimäärin enemmän kuin talousmetsissä ja eri lahoasteet ovat tasaisemmin edustettuina. Lisäksi lahoa lehtipuuta on yleensä luonnonmetsissä enemmän (Ingelök 1988, Söderström 1988, Andersson ja Hytteborn 1991, Lesica ym. 1991, Rassi ym. 1992, Söderström ja Jonsson 1992). Lajistolliset erot myös talousmetsissä ovat suuria lahopuulla kasvavan, kosteutta vaativan itiökasvilajiston kohdalla, sillä monet itiökasvilajit ovat lahopuuhun ja mahdollisesti tiettyyn lahoasteeseen sitoutuneita (Ingelök ym. 1987, Gustafsson ja Hallingbäck 1988, Söderström 1988, Andersson ja Hytteborn 1991). Erot lahopuun määrässä vaikuttavat siten kasvilajistoon myös talousmetsissä, joten ne on otettava huomioon käsittelyjen vaikutuksia verrattaessa.

Biotoopit

Koealojen 12 metsä- ja suotyyppiä yhdistyivät 17 eri tavalla (taulukot 2 ja 3). Koealojen sisäinen vaihtelu johtuu melko suuresta koealakoosta. Koealakoon kasvaessa vaihtelu niin ravinteisuuden, kosteuden kuin topografiankin suhteen lisääntyy. Kasvillisuustutkimuksen näytealat ovat 50×50 m alueella koealan keskellä, jolla vaihtelua on vähemmän – näytealat ovat yleensä koealaa hallitsevalla metsä- tai suotyypillä (taulukko 4). Koealojen välillä on myös vaihtelua (taulukko 3). Harsintahakkuualat sisälsivät paljon soita, kun taas esim. uusimuotoiset avohakkuualat olivat yhtä lukuunottamatta kivennäismaalla. Käsittelyjen vaikutusten vertaamiseksi koealojen tulisi edustaa yhtä metsätyyppiä, koska kasvillisuuden sukkessio ja sukkession nopeus vaihtelevat kasvupaikkatyypeittäin, ja lajisto eri kasvupaikkatyypeillä on erilainen (Tonteri ja Oksanen 1997). Tutkimukseen sisältyy suhteellisen vähän muita kuin mustikkatyypin metsiä, joten vertailukelpoiset tulokset koskevat lähinnä tätä tyyppiä.

Taulukko 2. Metsä- ja suotyyppien esiintyminen *Monimuotoisuus talousmetsän uudistamisessa* -tutkimuksen koealoilla. Luvut ovat niiden koealojen lukumääriä, joilla ko. tyyppi esiintyy.

	Kontrolli	Harsinta	Pien-aukko-hakkuu	Uusi-muot. avo-hakkuu	Perin-teinen avo-hakkuu	Pienaukko-hakkuu, maan-muokkaus	Frekvenssi
OMT+				1			1
OMT	1	1		2			4
OMT-			2	1	1	1	5
MT+	2	1	2	1	1		7
MT	5	6	5	6	6	3	31
RhK	1	1		1			3
RhKmu	1						1
MK	1	1	1		1		4
KgK		1			1		2
PK	1						1
MkKoj		1	1				2
MKoj		1	1				2
KgKoj		1					1
Tyyppejä yht.	7	9	6	6	5	2	

Lyhenteet: OMT = käenkaali-mustikkatyyppi, MT = mustikkatyyppi, RhK = ruohokorpi, MK = mustikkakorpi, KgK = kangaskorpi, PK = puolukkakorpi, MkK = metsäkortekorpi.
Suotyyppien päätteet: -oj = ojikko; -mu = muuttuma.

Taulukko 3. Metsä- ja suotyyppikombinaatioiden esiintyminen *Monimuotoisuus talousmetsän uudistamisessa* -tutkimuksen koealoilla. Luvut ovat niiden koealojen lukumääriä, joilla ko. kombinaatio esiintyy.

	Kontrolli	Harsinta	Pien-aukko-hakkuu	Uusi-muot. avo-hakkuu	Perin-teinen avo-hakkuu	Pienaukko-hakkuu, maan-muokkaus	Yhteensä
OMT+, OMT, OMT-				1			1
OMT	1	1		1			3
OMT-			1		1		2
OMT-, MT+			1				1
OMT-, MT						1	1
MT+	1				1		2
MT, MT+				1			1
MT	3	4	4	4	5	2	22
MT+, RhK	1	1					2
MT, RhK				1			1
MT+, MK			1				1
MT, MK	1						1
MT, RhKmu	1						1
MT, MK, KgK					1		1
MT, MK, KgK, PK		1					1
MT, MKoj, MkKoj			1				1
MT, MKoj, MkKoj, KgKoj		1					1
Koealoja yhteensä	8	8	8	8	8	3	43

Lyhenteiden selitykset kuten taulukossa 2.

Taulukko 4. Metsä- ja suotyyppikombinaatioiden esiintyminen *Monimuotoisuus talousmetsän uudistamisessa* -tutkimuksen 50×50 m kasvillisuusaloilla. Luvut ovat niiden alojen lukumääriä, joilla ko. kombinaatio esiintyy.

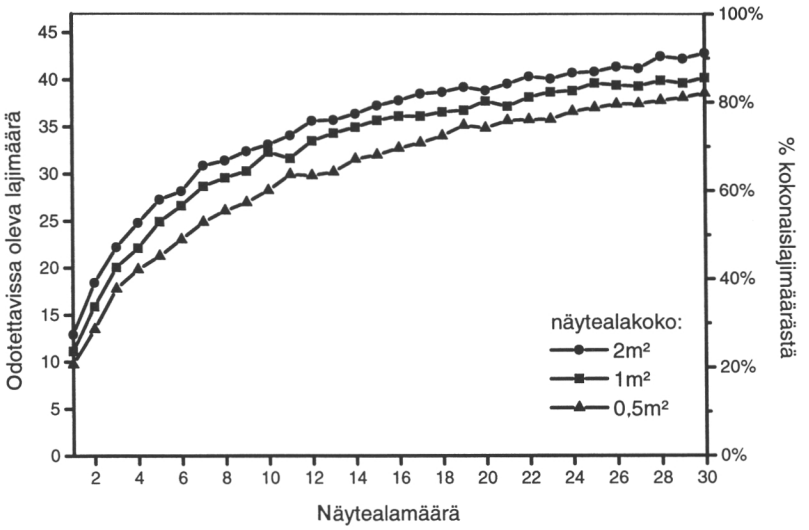
	Kontrolli	Harsinta	Pienaukkohakkuu	Uusimuot. avohakkuu	Perinteinen avohakkuu	Pienaukkohakkuu, maanmuokkaus	Frekvenssi
OMT	1	1		1	1		4
OMT-			1		1		2
MT+	2		3				5
MT	5	4	3	7	5	3	27
MT, MK					1		1
MT+, RhK		1					1
MT, MK, KgK		1					1
MKoj, MkKoj			1				1
MkKoj, MKoj, KgKoj		1					1
Koealoja yhteensä	8	8	8	8	8	3	43

Lyhenteiden selitykset kuten taulukossa 2.

Aluskasvillisuus

Menetelmätutkimukseen käytetyllä koealalla esiintyi yhteensä 50 kasvilajia, joista 47 näytealoilla. Eniten lajeja suhteessa näytealojen määrään tavattiin 2 m^2 kokoisilta aloilta, joilla suurin odotettavissa oleva lajimäärä on rarefaktion mukaan noin 42 (kuva 6). Pienimmällä tutkitulla (½ m^2) näytealakoolla on suurin odotettavissa oleva lajimäärä 38 ja 1 m^2 näytealakoolla 40 lajia. Odotettavissa olevien lajien määrä kasvaa aluksi nopeasti, ja tasoittuu hitaasti 30 näytealaan asti. Vaikeasti tavoitettava harvalukuinen lajisto aiheuttaa lajimäärän jatkuvan kasvun suurimpaan näytealamäärään asti.

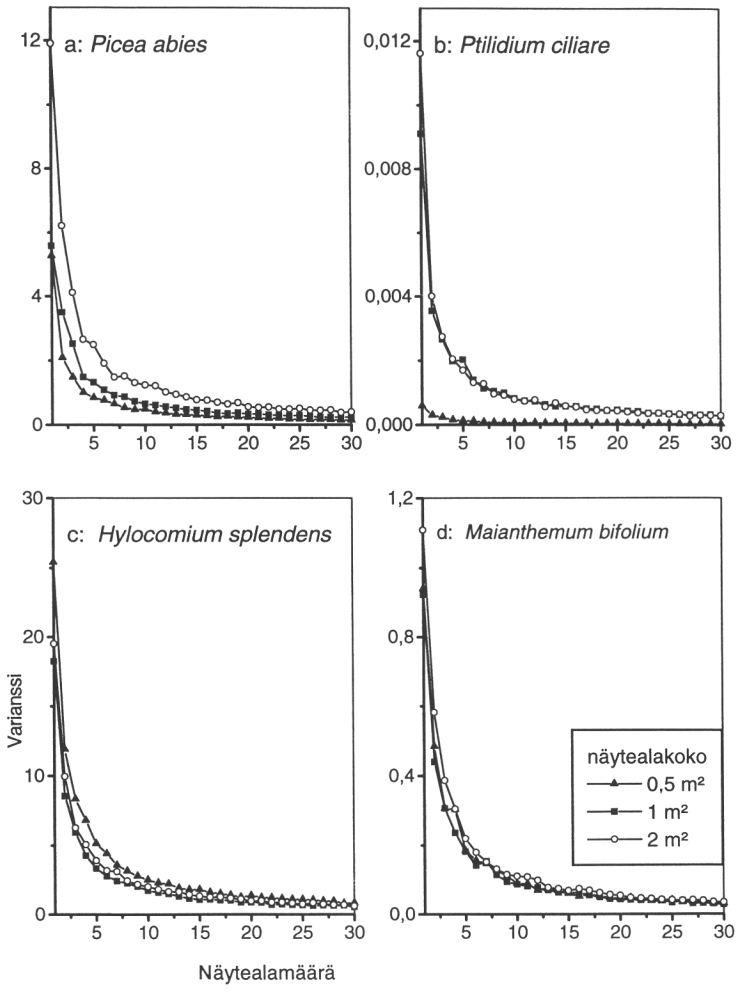
Bootstrap-analyysien tuloksista on esimerkkinä kuusi (*Picea abies* L) pensas- ja kenttäkerroksessa esiintyessään, isokorallisammal (*Ptilidium ciliare* (L.) Hampe), kerrossammal (*Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G.) ja oravanmarja (*Maianthemum bifolium* (L.) S.W. Schmidt) (kuva 7). Bootstrap-näytteiden keskiarvoestimaattien varianssi, eli peittävyysarvioiden luotettavuus, riippuu näytekoosta, näytealakoosta ja kasvilajista. Nopeus, jolla keskiarvoestimaatit vakioituivat eri kokoisilla (0,5, 1 tai 2 m^2) näytealoilla näytekoon kasvaessa vaihteli eri lajien välillä. Isokorallisammalella keskiarvoestimaattien vakioituminen oli nopeinta ½ m^2:n näytealalla ja kuusella 2 m^2:n näytealalla. Kaikilla analysoiduilla lajeilla keskiarvoestimaattien varianssi aleni melko alhaiselle tasolle noin 5–8 näytealan aineistolla näytealan koosta riippumatta.



Kuva 6. Rarefaktion mukaan odotettavissa olevien lajien lukumäärä mustikkatyypin metsässä näytealamäärän kasvaessa.

Riittävä näytealamäärä luotettavaan lajien runsauksien arvioimiseen olisi noin 5–8 näytealaa, mutta tällä alamäärällä odotettavissa olevien lajien määrä on vielä nousussa (kuva 6), joten tutkimuksen tulosten perusteella päädyttiin käyttämään kahtatoista 2 m^2:n näytealaa/koeala, jolla tavoitetaan suuri osa koealoilla esiintyvästä kasvilajistosta. Suurempi näytealamäärä tai -koko ei todennäköisesti olisi mainittavasti parantanut inventoinnin tarkkuutta (Jalonen ym. 1998).

Ennen käsittelyjä koealoilla esiintyi yhteensä 238 kasvilajia, joista 153 (64 %) näytealoilla. Näytealat sijaitsivat alueella, joka on ¼ koealasta. Putkilokasveja oli 115, rahkasammalia 10, lehtisammalia 65, maksasammalia 26 ja jäkäliä 22 lajia. Koealojen vaihtelevilla metsä- ja suotyypeillä esiintyi kullekin tyypille ominaista lajistoa, mikä vaikeuttaa käsittelyjen vertaamista. Melko suuri osa inventoineissa löytyneistä lajeista ei esiintynyt näytealoilla, mikä johtuu pienialaisten mikrohabitaattien runsaudesta, joissa esiintyvän lajiston ja lajien runsauksien luotettavaksi arvioimiseksi näytealamäärä ja/tai koko pitäisi nostaa hyvin suureksi, mikä lisäisi kustannuksia. Kasvillisuustutkimuksen näytealojen (12×2 m^2) ulkopuolisen lajiston kartoituksessa tutkittiin koko yhden hehtaarin koeala. Kasvillisuustutkimukseen käytetyllä pienemmällä alalla (50×50 m), joilla näytealat sijaitsevat, oli vähemmän vaihtelua, mikä parantaa aineiston luotettavuutta ja helpottaa eri hakkuutapojen lajistollisten vaikutusten arviointia.



Kuva 7. Tuhannen bootstrap-näytteen keskiarvoestimaattien varianssin muutos näytealamäärän kasvaessa.

Yhteenveto

Boreaalisessa metsäkasvillisuudessa aiheuttavat vaihtelua ilmasto, ravinteisuus- ja kosteusolot, topografia, kuolleen ja elävän puuston määrä ja laatu sekä ihmisen toiminta ym. tekijät, joista johtuen kasvillisuus muodostuu eri tavoin ja eri kokoisista kuvioista koostuvaksi mosaiikiksi. Vaihtelu asettaa koealojen rajaukselle ja kasvillisuustutkimuksen otantamenetelmille tietyt vaatimukset. Ennen koealojen lopullista valintaa tulisi kohteitten biotoopit kartoittaa. Biotyyppi-

kartoituksessa tulee ottaa huomioon ainakin metsä- ja suotyypit, puustorakenne ja topografia. Tällöin vältytään liialliselta vaihtelulta, joka saattaa peittää alleen itse kokeen vaikutukset. Tutkimusongelman kannalta paras mahdollinen näytealakoko ja -määrä tulisi selvittää, jotta varmistetaan paras mahdollinen otanta aineiston laadun, ajankäytön ja kustannusten kannalta. Otanta, jolla voidaan selvittää yleisen lajiston esiintyminen, runsaus ja niissä tapahtuneet muutokset, ei aina riitä harvalukuisen lajiston selvittämiseen. *Monimuotoisuus talousmetsän uudistamisessa* -tutkimuksen koealojen vaihtelu tulee ottaa huomioon verrattaessa eri metsänuudistamistapojen vaikutusta.

Kiitokset

Jaakko Rokkonen, Pekka Suolahti, Tiina Tonteri, Riina Säilä, Maa- ja metsätalousministeriö, UPM-Kymmene Oy, Metsähallitus, Metsä-Serla Oy, Metsäteho Oy.

Kirjallisuus

Ahti, T., Hämet-Ahti, L. & Jalas, J. 1968. Vegetation zones and their sections in northwestern Europe. Annales Botanici Fennici 5: 169–211.

Andersson, L.I. & Hytteborn, H. 1991. Bryophytes and decaying wood – a comparison between managed and natural forest. Holarctic Ecology 14: 121–130.

Condit, R., Hubbell, S.P., Lafrankie, J.V., Sukumar, R., Manokaran, R., Foster, R.B. & Ashton, P.S. 1996. Species-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots. Journal of Ecolocy 84: 549–562.

Gustafsson, L. & Hallingbäck, T. 1988. Bryophyte flora and vegetation of managed and virgin coniferous forests in south-west Sweden. Biological Conservation 44: 283–300.

Heck, K.L. Jr., Van Belle, G. & Simberloff, D. 1975. Explicit calculation of the rarefaction diversity measurement and the determination of sufficient sample size. Ecology 56: 1459–1461.

Heinonen, J. 1994. Koealojen puu- ja puustotunnusten laskentaohjelma KPL. Käyttöohje. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 504. 80 s.

Hämet-Ahti, L., Suominen, J., Ulvinen, T., Uotila, P. & Vuokko, S. 1986. Retkeilykasvio. Suomen Luonnonsuojelun Tuki Oy, Helsinki. 598 s.

Ingelög, T 1988. Floravård i skogsbruket. Del 1 – allmän del. Skogsstyrelsen, Jönköping. 159 s.

— , Thor, G. & Gustafsson, L. 1987. Floravård i skogsbruket. Del 2 – artdel. Skogsstyrelsen, Jönköping. 458 s.

Jalonen, J.A., Vanha-Majamaa, I. & Tonteri, T. 1998. Optimal sample and plot size for vegetation analysis in mature Myrtillus-type forests in southern Finland. Käsikirjoitus. Annales Botanici Fennici (accepted). 23 s.

Koponen, T., Isoviita, P. & Lammes, T 1977. The bryophytes of Finland: An annotated checklist. Flora Fennica 6: 1–77.

Kouki, J. & Haila, Y. 1985. Lajimäärä, näytekoko ja rarefaktio – lajimäärän vertailun ongelma. Luonnon Tutkija 89: 156–159.

Lesica, P., McCune, B. & Cooper, S.V. 1991. Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed second-growth forests in the Swan Valley, Montana. Canadian Journal of Botany 69: 1745–1755.

McCune, B. & Lesica, P. 1992. The trade-off between species capture and quantitative accuracy in ecological inventory of lichens and bryophytes in forests in Montana. Bryologist 95: 296–304.

Rassi, P., Kaipiainen, H., Mannerkoski, I., & Ståhls, G. 1992. Uhanalaisten eläinten ja kasvien seurantatoimikunnan mietintö. Ympäristöministeriö. Komiteanmietintö 1991: 30. 328 s.

Söderström, L. 1988. The occurrence of epixylic bryophyte and lichen species in an old natural and a managed forest stand in northeast Sweden. Biological Conservation 45: 169–178.

— & Jonsson, B. 1992. Naturskogarnas fragmentering och mossor på temporära substrat. Svensk Botanisk Tidskrift 86: 185–198.

Toivonen, H. & Leivo, A. 1994. Kasvillisuuskartoituksessa käytettävä kasvillisuus- ja kasvupaikkaluokitus. Metsähallituksen luonnonsuojelujulkaisuja sarja A:14. 96 s.

Tonteri, T. & Oksanen, J. 1997. Turnover rate and total compositional change along successional gradients in boreal forest vegetation. Käsikirjoitus.

19 viitettä.

12 Ekologisten käytävien merkityksestä keskisuomalaisissa talousmetsissä

Heikki Henttonen, Voitto Haukisalmi,
Helena Pirkkalainen ja Jari Niemelä

Sisällys

Johdanto 256
Kokeellinen tutkimus Keski-Suomessa 256
Pikkunisäkkäät 258
Metsämyyrän sisäloiset 260
Maakiitäjäiset 261
Hämähäkit 265
Tulosten tarkastelu 267
Kirjallisuus 271

Johdanto

Ekologiset käytävät ovat yksi alue-ekologisen suunnittelun työvälineistä, vaikka tutkittua tietoa niiden merkityksestä ei vielä juurikaan ole. Osin käytävien otaksuttu merkitys perustuu maalaisjärkeen ja intuitioon, osin puhtaaseen toiveajatteluun. Gustafssonin ja Hanssonin (1997) ja Rosenbergin ym. (1997) yleiskatsauksista käy hyvin ilmi, miten vähän todellista tietoa ekologisista käytävistä ja niiden suunnittelun perusteista on boreaalisessa havumetsävyöhykkeessä. Käytävien pääasiallisena merkityksenä voidaan pitää sitä, että niiden arvellaan estävän osapopulaatioiden eristäytymistä ja tuhoutumista.

Käytäväpohdintaa vaikeuttaa suuresti mittakaavaongelma. Näätä, kuukkeli, metsämyyrä, hämähäkki tai änkyrimato tuskin aistivat ympäristönsä mittasuhteita samalla tavalla. Kun pohditaan käytävän "sopivaa" mittakaavaa, em. eläimet kokevat käytävän koon (pituus ja leveys), viereisen hakkuun reunavaikutuksen ja metsäsaarekkeiden koon ja isolaation hyvin eri tavalla. Kenelle me käytäviä suunnittelemme? Saammeko vinoutuneita vastauksia, jos tyydymme vain muutamien yleisesti käytettyjen, hyvin tuntemiemme ja helposti tutkittavien eliöryhmien indikaattoriarvoon?

Tämän vuoksi osana Metlan monimuotoisuustutkimusohjelmaa halusimme tutkia ekologisten käytävien merkitystä tyypillisissä yksityismetsätalouden oloissa. Suurimmassa osassa Etelä- ja Keski-Suomen talousmetsiä monimuotoisuudesta joudutaan huolehtimaan metsäsuunnittelun keinoin. Lisäksi halusimme erityisesti vertailla useita mittakaavaongelman suhteen erilaisia eliöryhmiä.

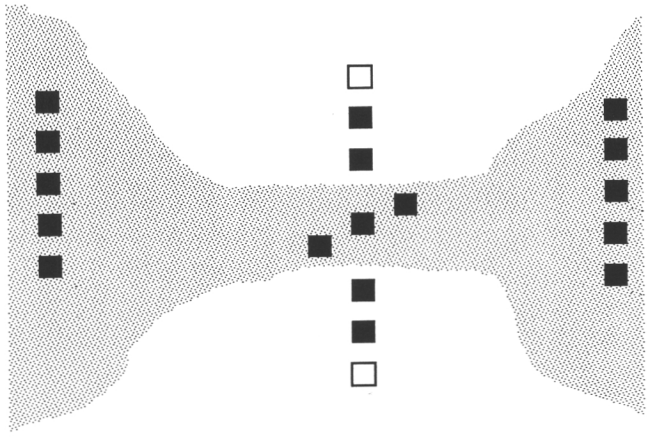
Kokeellinen tutkimus Keski-Suomessa

Tutkimme ekologisten käytävien merkitystä metsätalousvaltaisessa pitäjässä, Luhangassa, Keski-Suomessa. Etsimme väräväri-ilmakuvista silloisen Luhangan metsänhoitoyhdistyksen (nykyisin yhdistynyt Päijänteen metsänhoitoyhdistykseen) toiminnanjohtaja Jouko Pirkkalaisen kanssa sopivia kohteita, jotka sitten tarkistettiin maastossa tarkoitukseen sopiviksi. Tutkimukseen valittiin viisi aluetta, joissa laajempia vanhoja talousmetsiä yhdistivät ekologisiksi käytäviksi tulkittavat vyöhykkeet. Kolmella alueella käytävät olivat kapeahkoja, 30–40 m, kahdella alueella leveähköjä 60–80 m. Käytäviä reunustivat molemmilla puolilla laajat hakkuualueet, joissa oli korkeintaan kymmenvuotista taimikkoa. Yhden käytävän toisella puolella oli pakettipeltoa. Vaikka tutkimuksessamme on toistoja, emme tässä julkaisussa

esitä paljoakaan tilastotiedettä, vaan tyydymme selvimpien keskiarvoihin perustuvien päätrendien esittelyyn.

Tutkittavat eliöryhmät olivat pikkunisäkkäät, niiden sisäloiset, maakiitäjäiset ja hämähäkit. Pikkunisäkäs- ja niveljalkaispyynnin (maakiitäjäiset ja hämähäkit) koejärjestely on esitetty kuvassa 1. Pyyntiruudut muodostivat pyyntilinjan, joka sijaitsi kohtisuoraan käytävään nähden. Eräissä tapauksissa käytävän luonteesta johtuen pyyntiruudut eivät olleet suoraan käytävän poikki vaan viistoon käytävään nähden. Kukin pyyntiruutu oli 15×15 m. Ruudun kulmissa oli sekä pikkunisäkäspyydys että hyönteispyydys, paitsi reunimmaisissa ruuduissa oli vain hyönteispyydykset. Pikkunisäkäspyydys oli 35 cm pitkä metallinen suppilo (Pankakoski 1979), joka painettiin maahan niin, että reunat olivat maanpinnan tasalla. Suppilot ovat tunnetusti paras menetelmä pienikokoisten päästäisten pyyntiin. Hyönteispyydys oli reunojaan myöten maahan kaivettu muovikuppi eli nk. kuoppapyydys. Pikkunisäkäspyydyksissä oli vettä, ja hyönteispyydyksissä etyleeniglykolia.

Pikkunisäkässuppilot koettiin viitenä päivänä viikossa, kuoppapyydykset kahden viikon välein. Kaikki pyydykset olivat siis jatkuvasti pyynnissä kesäkuun alusta elokuun loppuun. Ainakin pikkunisäkkäiden osalta tämä jatkuva pyynti merkitsee sitä, että saaliiksi saadut eläimet olivat tulleet muualta. Näin ollen saaliseläinten voi tulkita liikkuneen käytävässä.



Kuva 1. Pyyntiruutujen sijoittuminen metsiin, niitä yhdistäviin metsäkäytäviin ja ympäröiville hakkuualueille. Mustat ruudut = pikkunisäkäs- ja selkärangaton pyynti, valkoiset ruudut = vain selkärangatonpyynti.

Käytävien poikki menevien pyyntiruutulinjojen lisäksi suoritettiin kontrollipyyntejä käytävien yhdistämissä vanhoissa talousmetsissä. Resurssien vuoksi tämä pyynti voitiin toteuttaa vain viikon ajan 10 ruudulla kussakin viidestä kohteesta. Erilaisista pyyntitehokkuuksista johtuvat erot absoluuttisissa saalismäärissä on korjattu vertailukelpoisiksi suhteellisiksi runsauksiksi kaikissa analyyseissä niin pikkunisäkkäillä, maakiitäjäisillä kuin hämähäkeilläkin. Osa niveljalkaisanalyyseistä on suoritettu koko aineistolla, osa vain samaan aikaan pyydetyllä kontrolli- ja koeaineistolla.

Pikkunisäkkäät

Kaikkiaan pikkunisäkäspyynneistä saatiin 783 yksilöä (taulukko 1). Todettakoon, että tutkimusvuosi 1994 oli Keski-Suomessa myyrähuippu (Kaikusalo ym. 1994), joka osin selittää peltomyyrien runsautta Itä-Hämeen rehevissä metsissä. Koska pyyntiruutuja oli eri määrä eri habitaateissa, olemme vertailun helpottamiseksi laskeneet viiden yleisimmän lajin suhteelliset runsaudet vanhoissa metsissä, käytävissä ja reunustavilla hakkuilla (taulukko 1). Neljän harvinaisimman lajin suhteellisia runsauksia emme analysoi aineiston pienuuden vuoksi.

Vanhoissa metsissä ja käytävissä oli metsämyyriä selvästi runsaimmin. Hakkuilla metsämyyrien runsaudet olivat vain puolet siitä mitä metsissä. Toisaalta peltomyyrien runsaudet hakkuilla olivat kaksinkertaiset metsiin ja käytäviin verrattuina. Koska peltomyyrien tiedetään suurissa tiheyksissä syrjäyttävän metsämyyrän, osoittaa jälkimmäisen suurempi runsaus käytävissä, että käytävistä on jonkinmoista hyötyä metsämyyrille. Metsäpäästäisten runsauksissa ei ollut selviä trendejä, mikä sopii hyvin lajin luonteeseen. Vaivaispäästäisen tiedetään suosivan reheviä elinympäristöjä, joten sen voimakas esiintyminen käytävissä voi olla käytävän tarjoaman suojan ja reunavaikutuksen yhteisvaikutusta. Ylipäätään vaivaispäästäisten runsaus, joka oli metsäpäästäisten luokkaa, oli suorastaan yllättävä, mikä varmasti osin johtui pyyntitekniikasta. Hiirenloukuilla tehtävissä tappopyynneissä pienten päästäisten runsaudet voidaan aliarvioida karkeasti. Keski-Suomessa vähälukuinen idänpäästäinen, joka tunnetusti on vanhojen metsien laji, osoitti pikkunisäkkäistä parhaiten, että käytävillä voi olla merkitystä vanhojen metsien pikkunisäkkäille.

Pikkunisäkkäiden ikä-, sukupuoli- ja lisääntymisryhmät voivat erota sen suhteen, kuinka tiukasti ne ovat optimihabitaattiinsa sitoutuneet. Nuoret lisääntymättömät yksilöt voivat usein kulkea vapaammin myös suboptimaalisilla habitaateilla, mutta vanhat lisääntyvät eläimet

ovat paljon tiukemmin suosimaansa elinympäristöönsä sitoutuneita. Olemme tarkastelleet pikkunisäkäsaineistoamme tässäkin suhteessa, mutta koska nämä analyysit eivät tuoneet mitään olennaisesti uutta edellä esitettyihin lajikohtaisiin tuloksiin nähden, emme esittele yksityiskohtaisia populaatiorakenteeseen perustuvia tuloksia. Kuitenkin hakkuuaukeilla metsämyyrät olivat yllättäen lähes kaikki vanhoja koiraita, minkä selityksenä on, että ne olivat kokojakauman pienemmästä päästä. Toisin sanoen, lajinsisäisestä kilpailusta johtuen aikuisista koiraista pienikokoisimmat olivat joutuneet väistymään hakkuille, jossa ne joutuvat peltomyyrien ahdistelemiksi.

Olemme edellä analysoineet alueiden keskiarvoja. Korostamme kuitenkin, että alueiden välillä oli eroja, ja siksi tämänlaatuiset tutkimukset on ehdottoman tarpeellista suorittaa riittävästi toistettuna. Mainittakoon, että esimerkiksi harvinaisen koivuhiiren kuudesta yksilöstä viisi tuli saman alueen kahdesta vierekkäisestä ruudusta. Peltomyyrän yllättävä runsaus vanhoissa talousmetsissä johtui yhden alueen rehevästä lehtomaisesta luonteesta, mikä houkutteli peltomyyriä.

Taulukko 1. Pikkunisäkkäiden suhteelliset runsaudet (ylempi luku) ja todelliset saalismäärät (alempi luku) vanhoissa talousmetsissä, niitä yhdistävissä käytävissä ja käytäviä ympäröivillä hakkuuaukeilla. Hakkuu 1 tarkoittaa käytäviä lähempänä olevia pyyntiruutuja hakkuun puolella, hakkuu 2 kauempana olevia ruutuja. Neljälle harvinaiselle lajille ei ole annettu suhteellisia runsauksia niiden vähälukuisuuden vuoksi. Vertailukelpoisia suhteellisia runsauksia laskettaessa vertailukohteena on käytetty käytäviä.

	Metsät	Käytävät	Hakkuu 1	Hakkuu 2	Yhteensä
Metsämyyrä	122	88	60	51	
Clethrionomys glareolus	45	88	39	33	205
Peltomyyrä	51	40	89	82	
Microtus agrestis	19	40	58	53	170
Metsäpäästäinen	73	64	85	89	
Sorex araneus	27	64	55	33	170
Vaivaispäästäinen	54	101	46	55	
Sorex minutus	20	101	30	36	187
Idänpäästäinen	22	10	5	3	
Sorex caecutiens	8	10	3	2	23
Mustapäästäinen					
Sorex isodon	1	1	0	1	3
Kääpiöpäästäinen					
Sorex minutissimus	0	3	0	2	5
Vesipäästäinen					
Neomys fodiens	0	2	1	2	5
Koivuhiiri					
Sicista betulina	0	0	1	5	6

Metsämyyrän sisäloiset

Myyrien sisäloiset voidaan jakaa kahteen ryhmään, yleisiin ja harvinaisiin, jotka eroavat perusstrategioiltaan ratkaisevasti (Haukisalmi ym. 1988). Ensin mainitut esiintyvät kaikkina vuodenaikoina kaikissa isäntäpopulaation osaryhmissä. Ns. harvinaiset lajit puolestaan esiintyvät laikuttaisesti, vain lyhyen aikaa vuodesta ja vain isäntäpopulaation tietyssä, usein vähälukuisessa osaryhmässä. Esimerkiksi metsämyyrän harvinaiset loiset esiintyvät vain vanhoissa talvehtineissa eläimissä lyhyen aikaa keski- ja loppukesällä. Toisin sanoen, ne ovat harvinaisia koko isäntäpopulaation tasolla, mutta keskittyvät tiettyyn osaryhmään, jossa voivat olla yleisiä. Koska vanhat lisääntyvät eläimet ovat paikallaan pysyviä ja tiukemmin optimihabitaattiinsa (metsiin) sitoutuneita, voisi otaksua, että käytävät voisivat auttaa vanhoista eläimistä riippuvien harvinaisten loisten säilymistä ja leviämistä. Seuraavassa esittelemme metsämyyrän loisten esiintymistä (taulukko 2).

Sukkulamadoista *Heligmosomoides glareoli* ja *Capillaria* sp. ovat niin kutsuttuja harvinaisia loisia. Ensin mainittu ei odotusten mukaisesti esiintynyt juuri laisinkaan nuorissa metsämyyrissä, mutta oli yleinen vanhoissa eläimissä. Tämän loisen prevalenssi (loisittujen isäntien prosentuaalinen osuus) oli yli kolminkertainen metsissä verrattuina hakkuisiin. Käytävissäkin sen prevalenssi vanhoissa myyrissä oli yli kaksinkertainen hakkuisiin nähden. Suhteellisissa runsauksissa, jotka parhaiten kuvaavat loisten yleisyyttä, ero vain korostui: vanhoissa metsissä kymmenkertainen, käytävissäkin kolminkertainen. Ilmeisesti käytävistä voi olla hyötyä tämän kaltaisen harvinaisen loisen säilymiselle ja leviämiselle. Toinen harvinainen loinen, *Capillaria*, oli liian vähälukuinen jotta sen esiintymisestä voida tehdä johtopäätöksiä.

Heligmosomum mixtum -sukkulamato on Suomessa metsämyyrän yleisin sisäloinen. Vanhoissa myyrissä *H. mixtum* oli selvästi yleisempi metsissä ja käytävissä kuin hakkuilla. Prevalenssi oli kaksinkertainen metsissä ja käytävissä hakkuisiin verrattuna, ja suhteellisissa runsauksissa ero oli vastaavasti seitsen- ja kaksinkertainen. Kaksi muuta sukkulamatolajia olivat sen verran vähälukuisia, ettei pohdintoihin ole aihetta.

Heisimadoista *Paranoplocephala gracilis* ja *Anoplocephaloides dentata* ovat, varsinkin jälkimmäinen, pääasiassa peltomyyrän loisia. Ensin mainittua esiintyi hakkuilla ja käytävissä suunnilleen yhtä paljon, mutta selvästi enemmän kuin metsissä. Jälkimmäistä ei ollut nuorissa metsämyyrissä laisinkaan, mutta kylläkin vanhoissa myyrissä käytävillä ja hakkuilla. Kyse on peltomyyrien levittämien loisten

Taulukko 2. Metsämyyrien sisäloisten esiintyminen. Nuoret tarkoittavat ko. kesänä syntyneitä myyriä. Koska lisääntyvillä ja lisääntymättömillä nuorilla ei ollut eroja loisinnassa, nämä kaksi ryhmää on yhdistetty. Vanhat ovat edellisenä vuonna syntyneitä myyriä. Ylimmän rivin luvut ovat tutkittujen metsämyyrien määriä, ensimmäinen (lihavoitu) pyyntitehokkuuden mukainen suhteellinen runsaus. Eri alueet, sukupuolet ja kuukaudet on yhdistetty. Varsinaisen loistaulukon luvuista ensimmäinen on loisprevalenssi (kuinka monessa prosentissa isännistä on kyseinen loinen), toinen (lihavoitu) on loisen suhteellinen runsaus ao. isäntäryhmässä ko. habitaatilla (loisprevalenssi x myyrien suhteellinen runsaus /100), paitsi alimmainen rivi, joka kertoo keskimääräisen loislajimäärän isäntää kohti.

	Nuoret metsämyyrät			Vanhat metsämyyrät		
	Metsät	Käytävät	Hakkuut	Metsät	Käytävät	Hakkuut
Myyrien runsaus	**60**; 35	**27**; 27	**10**; 12	**54**; 32	**21**; 21	**15**; 17
Sukkulamadot						
Heligmosomum mixtum	0	17; **5**	11; **1**	53; **29**	41; **9**	24; **4**
Heligmosomoides glareoli	0	0	4; **0,4**	47; **25**	31; **7**	14; **2**
Capillaria sp.	0	9; **2**	0	6; **3**	6; **1**	5; **1**
Trichocephalus muris	0	0	0	12; **6**	3; **1**	0
Syphacia nigeriana	0	6; **2**	0	0	3; **1**	0
Heisimadot						
Paranoplocephala gracilis	8; **5**	29; **8**	30; **3**	35; **19**	53; **11**	62; **9**
Anoplocephaloides dentata	0	0	0	0	16; **3**	24; **4**
Taenia mustelae (toukka)	0	3; **1**	0	12; **6**	13; **3**	14; **2**
T. polyacantha (toukka)	0	0	0	0	3; **1**	0
Loislajeja/myyräyksilö	0,08	0,60	0,44	1,53	1,53	1,29

tarttumisesta metsämyyriin paikoilla, joissa lajit esiintyvät päällekkäin.

Loisten lajimäärissä ei ollut merkittäviä eroja metsien, käytävien ja hakkuiden välillä. Alhainen lajimäärä metsien nuorissa metsämyyrissä johtuu siitä, että saalis koostui pääasiassa hyvin nuorista, pesistään äskettäin lähteneistä myyristä, jotka eivät vielä olleet ehtineet infektoitua. Sen sijaan käytävistä ja hakkuilta saadut nuoret olivat iältään keskimäärin jo hieman vanhempia ja siten pitempään infektioalttiina olleita, lisääntymiskuntoisuutta lähestyviä koiraita.

Maakiitäjäiset

Maakiitäjäiset voidaan jakaa kahteen ekologiseen ryhmään niiden liikkumiskyvyn mukaan: lentokykyisiin ja lentokyvyttömiin. Lisäksi eräät lajit ovat dimorfisia eli niistä tavataan sekä lentokykyisiä että lentokyvyttömiä yksilöitä. Lentokyvyttömät, huonon leviämiskyvyn omaa-

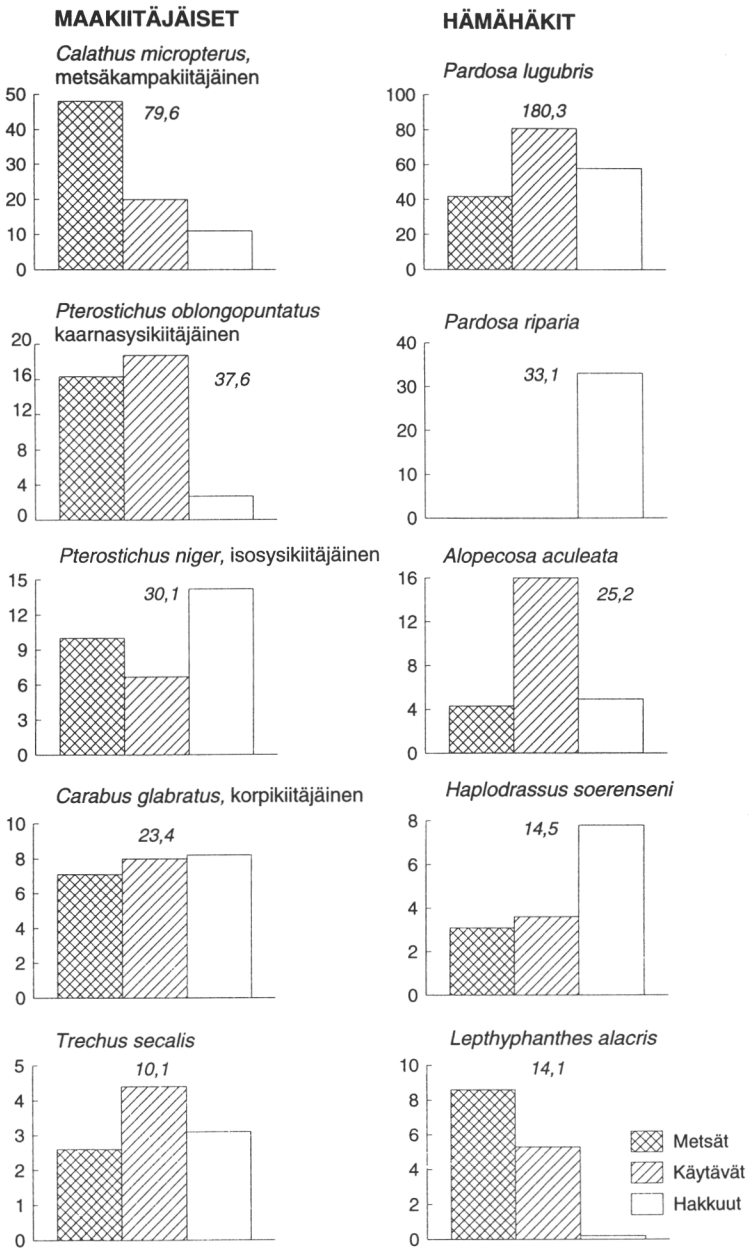
vat lajit ovat käytäväproblematiikan kannalta mielenkiintoisimpia.

Pyynnit tuottivat yhteensä 3 624 maakiitäjäisyksilöä, jotka edustivat 44 lajia. Runsaimman lajin, metsäkampakiitäjäisen (*Calathus micropterus*), osuus kaikista maakitäjäisyksilöistä oli 24 % (858 yksilöä). Toisaalta maakiitäjäisyhteisössä oli 17 lajia, joita kutakin saatiin vain 1–3 yksilöä.

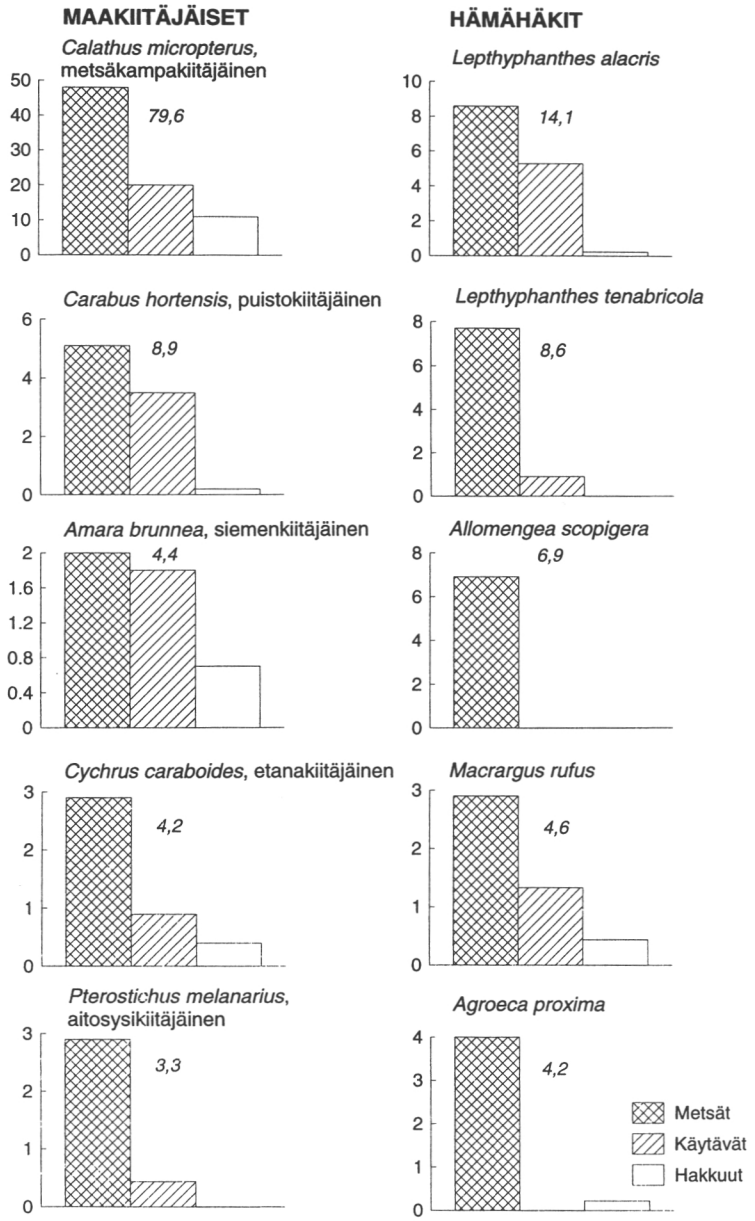
Koska kokonaislajimäärä on suhteellisen suuri, keskitymme lajikohtaisessa tarkastelussa vain niihin lajeihin, joiden tiedetään esiintyvän pääasiassa metsissä (ns. metsäspesialistit). Metsälajien osuus kokonaisyksilömäärästä oli 48 % (ilman runsainta lajia, metsäkampakiitäjäistä, 24 %). Kuvassa 2 on esitetty viiden yleisimmän maakiitäjäisen runsaus metsissä, käytävissä ja hakkuilla. Yksi lajeista on lentokykyinen (kaarnasysikiitäjäinen), muut ovat lentokyvyttömiä.

Kuvassa 3 on esitetty viiden yleisimmän lentokyvyttömän, aikaisempien tutkimusten (Niemelä ym. 1996) perusteella metsäspesialistina pidetyn lajin esiintyminen. Tuloksemme vahvistivat kaikkien lajien metsäspesialistiluonteen. Ne olivat hakkuilla selvästi vähälukuisempia kuin metsissä ja käytävissä. Eräät lajeista (puistokiitäjäinen ja siemenkiitäjäinen) olivat käytävissä suunnilleen yhtä runsaita kuin varsinaisissa metsissä, mutta metsäkampakiitäjäinen, etanakiitäjäinen ja aitosysikiitäjäinen olivat käytävissä selvästi harvinaisempia kuin metsissä. Toisin sanoen, käytävät ovat osa eräiden metsälajien normaalia elinympäristöä, mikä varmastikin edesauttaa myös niiden siirtymistä metsälaikusta toiseen, mutta ilmeisesti selvimmät metsälajit kokevat käytävät jo huonona (reuna)habitaattina. Mikään näistä maakiitäjäislajeista ei ollut käytävissä selvästi runsaampi kuin muilla habitaateilla, toisin sanoen aineistossa ei esiintynyt "käytäväspesialisteja".

Onko käytävän leveydellä vaikutusta maakiitäjäisten esiintymiseen? Selvitimme tätä ongelmaa vertaamalla kuuden käytävissä runsaana esiintyneen lajin (mukana sekä generalisteja että metsäspesialisteja) saalisindeksejä leveissä ja kapeissa käytävissä koko kesän aineiston perusteella. Kaarnasysikiitäjäinen oli leveissä käytävissä selvästi runsaslukuisempi kuin kapeissa (leveät 35,7 / kapeat 19,7), isosysikiitäjäinen näyttäisi olleen jonkin verran runsaslukuisempi leveissä käytävissä (8,7 / 3,3), ja muut lajit, metsäkampakiitäjäinen (18,8 / 22,0), korpikiitäjäinen (9,8 / 6,2), aitosysikiitäjäinen (5,0 / 7,2) ja puistokiitäjäinen (3,1 / 1,9), olivat kutakuinkin yhtä runsaita. Kapean käytävän suhteellisesti suurempi reunavaikutus voi tehdä ne vähemmän sopiviksi (siirtymä)habitaateiksi kaarna- ja isosysikiitäjäiselle. Metsäspesialistien osuus kaikista maakiitäjäisyksilöistä ei eronnut leveiden (67 %) ja kapeiden (69 %) käytävien välillä (ilman metsäkampakiitäjäistä: leveät 58 %, kapeat 54 %).



Kuva 2. Viiden yleisimmän maakiitäjäisen ja hämähäkin esiintyminen metsissä, käytävissä ja hakkuilla. Pylväiden korkeus kuvaa pyyntitehokkuuteen suhteutettua yksilömäärää (yksilöitä/ruutu); huomaa kuvien erilainen asteikko. Perustuu ajallisesti vertailukelpoiseen osa-aineistoon. Kuvissa esiintyvät luvut ovat kolmen tutkimushabitaatin yhteenlaskettuja yksilömääriä ja kuvaavat siten lajien kokonaisrunsauksia tässä osa-aineistossa.



Kuva 3. Viiden yleisimmän, metsissä runsaana esiintyvän maakiitäjäisen ja hämähäkin esiintyminen metsissä, käytävissä ja hakkuilla. Pylväiden korkeus kuvaa pyyntitehokkuuteen suhteutettua yksilömäärää (yksilöitä/ruutu); huomaa erilaiset asteikot. Perustuu ajallisesti vertailukelpoiseen osa-aineistoon. Kuvissa esiintyvät luvut ovat kolmen tutkimushabitaatin yhteenlaskettuja yksilömääriä tässä osa-aineistossa, ja kuuvaavat siten lajien kokonaisrunsauksia.

Taulukko 3. Maakiitäjäisten ja hämähäkkien rarefaktio-menetelmällä lasketut, näytekokoon suhteutetut ns. odotetut lajimäärät (±sd). Metsiä, käytäviä ja hakkuita on vertailtu ajallisesti vertailukelpoisessa osa-aineistossa (metsät eivät ole koko aineistossa ajallisesti vertailukelpoisia käytävien ja hakkuiden kanssa) ja leveitä ja kapeita käytäviä koko kesän aineistossa. Perustuu viiden alueen yhdistettyyn aineistoon. n = näytekoko, jonka perusteella odotettu lajimäärä on laskettu. Esimerkiksi, jos kerätään käytävistä satunnaisesti 50 kovakuoriaisyksilöä, ne edustavat todennäköisesti n. 9 lajia, mutta vastaavan kokoinen näyte hakkuilta tuottaisi keskimäärin 10,5 lajia.

	Maakiitäjäiset		Hämähäkit	
	n = 50	n = 100	n = 75	n = 250
Metsät	9,15 (1,23)	10,96 (1,08)	19,08 (2,28)	33,6 (1,94)
Käytävät	8,89 (1,14)	10,79 (0,92)	15,3 (2,25)	30,1 (1,52)
Hakkuut	10,48 (1,50)	13,55 (1,38)	23,8 (2,60)	40,5 (2,81)
	n = 250	n = 500	n = 300	n = 600
Kapeat käytävät	18,2 (1,71)	22,1 (1,37)	31,2 (3,01)	41,8 (3,03)
Leveät käytävät	17,4 (1,51)	21,2 (0,85)	37,0 (2,38)	47,8 (1,05)

Olemme edellä pohtineet lähinnä metsälajien esiintymistä, mikä on tunnustettu keskeinen ongelma. Asiaa voi lähestyä myös toisesta näkökulmasta tutkimalla kokonaislajimääriä. Metsien, käytävien ja hakkuiden lajimääriä vertailtiin ns. rarefaktiomenetelmän avulla, joka laskee näytteiden odotetut lajimäärät ottaen huomioon sen tosiasian, että suuressa näytteessä on todennäköisesti enemmän lajeja kuin pienessä näytteessä. Menetelmän avulla voidaan erikokoisia näytteitä verrata keskenään (taulukko 3). Ajallisesti vertailukelpoisen aineiston perusteella maakiitäjäisten lajimäärä on käytävissä merkitsevästi alhaisempi kuin hakkuilla, mutta metsien ja käytävien lajimäärissä ei ole merkitsevää eroa. Käytävät näyttävät siis tässäkin suhteessa olevan metsään verrattava habitaatti, vaikka niitä ei voida maakiitäjäisten kokonaisdiversiteetin kannalta pitää erityisen lajirikkaina ympäristöinä. Leveiden ja kapeiden käytävien lajimäärissä ei ollut merkitsevää eroa.

Hämähäkit

Hämähäkkiaineisto käsittää 9 685 yksilöä ja 143 lajia. Runsaimman lajin (*Pardosa lugubris*) osuus on peräti 30 % (2 899 yksilöä) kaikista yksilöistä. Harvinaisten lajien osuus aineistosta oli myös suuri: 66 lajista havaittiin vain 1–3 yksilöä.

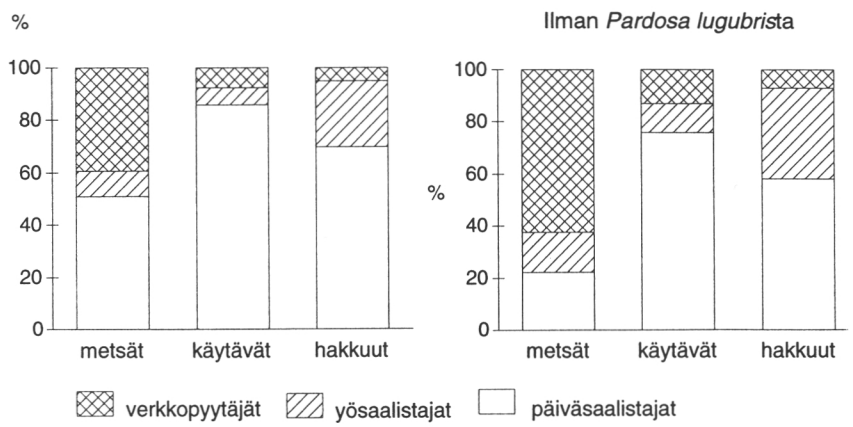
Koska hämähäkkejä ei voi luontevasti jakaa erilaisiin ryhmiin niiden liikkumiskyvyn perusteella, vertailemme metsäspesialistien lisäksi saaliinhankintatavan perusteella luokiteltuja ekologisia ryhmiä. Kaikki hämähäkit ovat petoja, joista osa saalistaa pyyntiverkkojen avulla, osa taas vapaasti maassa ja kasvillisuudessa liikkumalla. Viimeksi mainittu ryhmä voidaan vielä jakaa yö- ja päiväaktivisiin saalistajiin.

Kuvassa 2 on esitetty viiden yleisimmän hämähäkkilajin ja kuvassa 3 viiden yleisimmän metsäspesialistin esiintyminen metsissä, käytävissä ja hakkuilla. Viidestä metsäspesialistista neljä kuuluu riippuhämähäkkien heimoon (Linyphiidae) ja on verkkopyytäjiä, ja yksi on yösaalistaja (*Agroeca proxima*, heimo Clubionidae, pesähämähäkit). Kaikista hämähäkkiyksilöistä 8 % kuului metsäspesialisteihin, mikä on selvästi vähemmän kuin maakiitäjäisten kohdalla. Hämähäkkien paikallinen lajidiversiteetti on siis todennäköisesti vähemmän ekologisista käytävistä riippuvaista kuin maakiitäjäisten diversiteetti.

Metsäspesialistien lajikohtaisessa vertailussa paljastuu samantapainen ero kuin maakiitäjäisillä. Kaksi hämähäkkilajia (*L. alacris* ja *M. rufus*) esiintyi metsien lisäksi kohtalaisen runsaina myös käytävissä, mutta kolmelle lajille (*L. tenabricola, A. scopicera* ja *A. proxima*) käytävät eivät näyttäisi olevan sopivaa elinympäristöä. Lisäksi eräät hämähäkkilajit näyttäisivät viihtyvän käytävissä jopa paremmin kuin ympäröivissä metsissä ja hakkuilla, esim. päiväsaalistajat *Alopecosa aculeata* ja *Pardosa lugubris*. Jälkimmäinen oli hämähäkkiyhteisön ylivoimaisesti runsain laji (molemmat kuuluvat juoksuhämähäkkeihin, heimo Lycosidae).

Suhteellisten yksilömäärien perusteella verkkopyytäjät, joihin siis kuuluu useita metsäspesialisteja, ovat vähämerkityksellinen ryhmä käytävissä (kuva 4). Tässä suhteessa käytävät muistuttavat enemmän hakkuita kuin metsiä, mikä viittaisi jälleen reunavaikutuksen merkitykseen. Toisaalta käytävät eroavat sekä hakkuista että metsistä päiväsaalistajien suuren osuuden perusteella. Koska *P. lugubris* oli yksilömäärältään niin hallitseva, teimme saman vertailun myös ilman tätä lajia. Tulos korostaa verkkopyytäjien suurta osuutta metsissä verrattuna käytäviin ja hakkuualueisiin.

Leveiden ja kapeiden käytävien vertailu tehtiin viidelle käytävissä runsaana esiintyneelle hämähäkkilajille. *Alopecosa aculeata* (leveät 3,0 / kapeat 28,1) ja *P. lugubris* (38,5 / 101,8) esiintyivät selvästi runsaampana kapeissa käytävissä, *A. scopicera* (19,5 / 3,3) ja *H. soerenseni* (11,0 / 1,4) suosivat leveitä käytäviä, ja *L. alacris* oli kutakuinkin yhtä runsaslukuinen leveissä ja kapeissa käytävissä (6,8 / 7,3). Käytävän leveys näyttää siis ratkaisevan eräille lajeille sen, koetaanko



Kuva 4. Eri ekologisia ryhmiä edustavien hämähäkkien suhteelliset yksilömäärät metsissä, käytävissä ja hakkuilla. Vasemmanpuoleisessa kuvassa on käytetty kaikkia lajeja, joiden ekologinen ryhmä on tiedossa, oikeanpuoleisessa kuvassa on sama asia ilman hämähäkkiyhteisön runsainta lajia. Perustuu ajallisesti vertailukelpoiseen aineistoon.

käytävä osana varsinaista metsää vaiko vain sen reunavyöhykkeenä. Toisin kuin maakiitäjäisillä metsäspesialistien osuus kaikista hämähäkkiyksilöistä oli selvästi suurempi leveissä (30 %) kuin kapeissa (8 %) käytävissä.

Hämähäkkien lajimäärä käytävissä oli merkitsevästi pienempi kuin metsissä ja hakkuilla, ja leveissä käytävissä oli merkitsevästi enemmän lajeja kuin kapeissa käytävissä (taulukko 3). Vaikka eräät lajit näyttävät selvästi hyötyvän käytävistä, käytävien vähälajisuus viittaa siihen, että ne eivät todennäköisesti ole kovin merkityksellisiä useimpien hämähäkkipopulaatioiden säilymisen kannalta. Kuitenkin käytävän leveys näyttäisi tässä suhteessa olevan merkityksellisempi tekijä hämähäkeille kuin maakiitäjäisille.

Tulosten tarkastelu

Ekologisten käytävien merkityksen oletetaan perustuvan erityisesti siihen, että niiden kautta eristyneet populaatiot ovat yhteydessä muihin paikallisiin populaatioihin tai suurempiin "mannerpopulaatioihin", mikä vähentää erityisesti pienimpien populaatioiden häviämisriskiä. Toisaalta käytävät eivät ole pelkästään eläinten liikkumisreittejä, vaan ne voivat tarjota sopivan elinympäristön monille metsälajeille. Menetelmällisistä syistä oman tutkimuksemme perusteella voi varmuudella

vastata vain jälkimmäiseen kysymykseen, mutta se antaa viitteitä myös käytävien mahdollisesta merkityksestä paikallisia populaatioita yhdistävänä tekijänä, varsinkin pikkunisäkkäiden kohdalla.

Olemme tutkineet eläinten esiintymistä metsissä, käytävissä ja hakkuilla lajikohtaisten yksilömäärien, metsäspesialistien ja ekologisten ryhmien suhteellisten osuuksien sekä koko yhteisöjen lajimäärien avulla. Aloitamme tulosten tarkastelun lajikohtaisista yksilömääristä, joita pidämme käytävätutkimuksen kannalta tärkeimpänä asiana.

Kaikkien neljän eläinryhmän edustajissa esiintyi ns. metsäspesialisteja, lajeja jotka ovat metsissä selvästi runsaampia kuin ympäröivillä hakkuilla. Metsiä suosivat pikkunisäkkäät ja niiden loiset olivat aina runsaita myös käytävissä, mutta maakiitäjäisissä ja hämähäkeissä esiintyi myös lajeja, jotka metsäspesialistiluonteestaan huolimatta eivät näyttäneet viihtyvän käytävissä. Pikkunisäkkäissä ja hämähäkeissä tavattiin lisäksi ns. "käytäväspesialisteja", lajeja, jotka olivat runsaampia käytävissä kuin muilla habitaateilla. Näytti myös siltä, että varsinaiset metsälajit suosivat leveitä käytäviä, mutta vähemmän selvästi metsiin erikoistuneet lajit, mukaan lukien "käytäväspesialistit", suosivat kapeita käytäviä.

Käytävien sopivuudessa elinympäristöksi on siis selviä lajikohtaisia eroja, mutta on vaikea sanoa varmuudella, mihin nämä erot perustuvat. Yksi mahdollinen selitys on, että käytävissä viihtyvät metsäspesialistit ja "käytäväspesialistit" ovat itse asiassa reunavyöhykkeen lajeja, joille käytävä edustaa samanlaista elinympäristöä ja lineaarista habitaattia kuin metsän reunavyöhyke. Koska reunavyöhykkeen lajit ovat sopeutuneet hyödyntämään "yksiulotteista" ympäristöä, käytävillä on todennäköisesti todellista merkitystä näiden lajien liikkumiselle.

On myös todennäköistä, että selitys on ryhmäkohtainen. Pikkunisäkkäät, joiden liikkumiskyky on moninkertainen ainakin lentokyvyttömiin selkärangattomiin verrattuna, eivät varmaankaan koe käytäviä samalla tavalla kuin pienemmät ja heikommin liikkuvat lajit. Pikkunisäkkäiden liikkumisalueet ovat niin isoja, että suhteellisen pienialaiset käytävät tarjoavat ainakin erikoistuneimmille metsälajeille lähinnä väliaikaisen kauttakulkureitin. Monille selkärangattomille, jotka liikkuvat korkeintaan joitakin kymmeniä metrejä, käytävät ovat todennäköisesti todellista elinympäristöä. Nämä lajit tuskin liikkuvat aktiivisesti metsälaikusta toiseen. Se että käytävät ovat joillekin eläimille "vain" elinympäristöä, ei kuitenkaan vähennä käytävien arvoa, sillä kuten kuvasta 3 havaitaan, eräät lajit eivät esiinny hakkuilla juuri lainkaan. Näille lajeille varttuneen metsän jättämisellä käytävien muodossa hakkuualueiden väliin on suuri merkitys. Eristyneissä metsäsaarekkeissa olevat populaatiot saattavat helpommin hävitä sukupuuttoon, jos ympärillä ei ole käytäviä syöttämässä niihin yksilöitä.

Käytävissä saattaa myös säilyä erityisiä avainbiotooppeja ja niitä vaativia lajeja, joiden leviämistä käytävä voi siten edistää.

Johtopäätöksemme lajikohtaisista tuloksista on, että käytävät ovat eräille metsälajeille tärkeitä elinympäristöjä ja sitä kautta myös potentiaalisia kulkureittejä. Korostamme vielä, että tuloksemme koskevat vain yleisimpiä lajeja. Harvinaisten ja uhanalaisten lajien menestyminen käytävähabitaateilla on tärkeä, mutta vaikeasti tutkittava asia. Aineistossamme oli kymmenittäin vähälukuisia maakiitäjäis- ja hämähäkkilajeja, joista löytyi vain pari yksilöä. Näistä lajeista käytäväanalyysien tekeminen on mahdotonta.

Erilaisten kiltojen (esim. ravinnonhankinnaltaan samanlaisten lajien muodostama ryhmä) ja muiden ekologisten ryhmien esiintyminen eliöyhteisössä on merkittävä osa yhteisön biodiversiteettiä. Tutkimuksessamme jaoimme metsämyyrän loiset, maakiitäjäiset ja hämähäkit ekologisiin ryhmiin. Koska muodostimme ekologiset ryhmät eri kriteerein, niitä ei voi suoraan verrata tutkittujen eläinryhmien välillä.

Käytävissä esiintyi runsaana yksi yleinen ja yksi ns. harvinainen loinen, jotka molemmat olivat sukkulamatoja. Molemmat olivat selvästi runsaampia käytävien kautta kulkevissa vanhoissa myyrissä kuin hakkuulla pyydetyissä. Tämä korostaa käytävien merkitystä joidenkin metsäjyrsijöihin erikoistuneiden loislajien leviämisessä.

Maakiitäjäisten kohdalla emme verranneet lentokykyisten ja lentokyvyttömien lajien esiintymistä käytävissä, koska oletimme, että lentokykyisille lajeille käytävillä ei voi olla kovin suurta merkitystä. Kuitenkin lentokyvyttömien metsäspesialistien suuri osuus kaikista yksilöistä ja kaikista yleisistä lajeista viittaa sinällään siihen, että käytävät voivat olla maakiitäjäisten kannalta merkityksellisiä habitaatteja. Yleisten johtopäätösten tekemistä vaikeuttavat ns. dimorfiset lajit, joista tavataan sekä lentokykyisiä että lentokyvyttömiä yksilöitä. Näiden kohdalla käytävien merkitys voi vaihdella alueellisesti.

Ns. päiväsaalistajat hallitsivat yksilömäärien perusteella käytävien hämähäkkiyhteisöjä. Tässä suhteessa käytävien "ekologinen diversiteetti" on selvästi vähäisempi kuin metsien ja jopa hakkuiden diversiteetti. Tämän ja metsäspesialistien pienten laji- ja yksilöosuuksien perusteella käytävillä ei ole vastaavaa merkitystä hämähäkkiyhteisöjen monipuolisuudelle kuin niillä on maakiitäjäisille (lajikohtaiset erot on silti muistettava). Tämän tuloksen tulkinnassa täytyy lisäksi muistaa, että saalistustrategia on ennen kaikkea systemaattisesti (ja fylogeneettisesti) määräytynyt ominaisuus. Toisin sanoen, kaikilla tietyn heimon edustajilla on samanlainen strategia. Esim. suurin osa verkkopyytäjälajeista, ja siis myös yksilöistä, kuuluu heimoon Linyphiidae (riippuhämähäkit) ja suurin osa päiväsaalistajista heimoon Lycosidae (juoksuhämähäkit), mutta yösaalistajissa on edustettuna useita vähä-

lajisia heimoja. Erilaisten saalistusstrategioiden esiintyminen kuvastaa siis myös hämähäkkien heimotasoista diversiteettiä, ja korostaa esim. käytävien hämähäkkiyhteisöjen ekologista yksipuolisuutta.

Lajimäärä on yhteisön lajidiversiteetin selkein ja yksinkertaisin kuvaaja. Vähälajisissa yhteisöissä, esim. pikkunisäkkäillä ja niiden loisilla, lajimäärien tarkastelu ei ole mielekästä, vaan lajikohtaiset seikat ovat paljon mielenkiintoisempia. Keskitymmekin tässä monilajisten maakiitäjäis- ja hämähäkkiyhteisöjen tarkasteluun.

Sekä maakiitäjäisten että hämähäkkien lajimäärä oli käytävissä merkitsevästi alhaisempi kuin hakkuilla ja samaa luokkaa tai alhaisempi kuin metsissä. Tämän perusteella näyttäisi siis, ettei käytävistä ole selkärangattomien paikallisen lajidiversiteetin kannalta mitään hyötyä. Vaikka runsaissa lajeissa oli eräitä poikkeuksia, käytävät edustanevat kuitenkin useimmille (vähälukuisille) lajeille reunavyöhykettä, jossa eivät viihdy hyvin metsäspesialistit eivätkä aukeiden paikkojen lajit. Tämä tulos oli paljon korostuneempi hämähäkeillä kuin maakiitäjäisillä. Toisaalta, hämähäkkien lajimäärä oli leveissä käytävissä suurempi kuin kapeissa käytävissä. Tämä ja hämähäkkien yleinen vähälajisuus käytävissä voidaan tulkita siten, että hämähäkit ovat vaativampia ympäristöolosuhteiden suhteen kuin maakiitäjäiset eivätkä siksi todennäköisesti hyödy mitään ainakaan liian kapeista käytävistä.

Käytäväproblematiikkaa ja erilaisten analyysien tuloksia pohdittaessa on tietenkin syytä miettiä, mikä on olennaisinta. Suuri lajimäärä on tuskin tärkein päämäärä. Pikemminkin käytäväproblematiikka kiteytyy niihin lajeihin, joiden tiedetään olevan eniten riippuvaisia metsistä, oiden leviämiskyky on huono, jotka elävät pirstoutuneessa ympäristössä tai jotka muuten tarvitsevat erityistä silmälläpitoa. Kaikissa tutkimissamme eläinryhmissä oli metsälajeja, jotka hyötyvät käytävistä. Samanlaisia lajeja on todennäköisesti myös useimmissa muissa eläinryhmissä, myös harvinaisissa ja uhanalaisissa lajeissa.

Kiitokset

Aineiston käsittelyssä ovat auttaneet seuraavat henkilöt: Anu Katainen (maakiitäjäisten ja hämähäkkien esilajittelu), Matti Koivula (maakiitäjäisten tunnistaminen) ja Timo Pajunen (hämähäkkien tunnistaminen).

Kirjallisuus

Gustafsson, L. & Hansson, L. 1997. Corridors as a conservation tool. Ecological Bulletins 46: 182–190.

Haukisalmi, V., Henttonen, H. & Tenora, F. 1988. Population dynamics of common and rare helminths in cyclic vole populations. Journal of Animal Ecology 57: 807–825.

Kaikusalo, A., Niemimaa, J. & Henttonen, H. 1994. Hämeessä ja Keski-Suomessa myyräkannat huipussa. Metsälehti 19. s. 24.

Niemelä, J., Haila, Y. & Punttila, P. 1996. The importance of small-scale heterogeneity in boreal forests: diversity variation in forest-floor invertebrates across the successional gradient. Ecography 19: 352–368.

Pankakoski, E. 1979. The cone trap – a useful tool for index trapping of small mammals. Annales Zoologici Fennici 16: 144–150.

Rosenberg, D.K., Noon, B.R. & Meslow, E.C. 1997. Biological corridors: form, function, and efficacy. BioScience 47: 677–687.

6 *viitettä.*



E. Oksanen

Monimuotoisuuden arvottaminen

13 Biodiversiteetti ja metsien suojelu

Jyrki Kangas

Sisällys

Johdanto 276
Biodiversiteetin integrointi taktiseen metsäsuunnitteluun 277
Integroinnin periaatteista 277
Heuristinen optimointimenetelmä 278
Monimuotoisuuden integrointi suunnitteluun käytännössä 279
Arviointia 282
Kirjallisuus 283

Johdanto

Metsäsuunnittelussa tuotetaan päätöstukea metsien hoitoa ja käyttöä koskevaan päätöksentekoon. Pyrkimyksenä on auttaa päätöksentekijää valitsemaan asettamiensa tavoitteiden suhteen mahdollisimman hyvä metsän hoito- ja käyttöohjelma. Näiden tavoitteiden joukkoon kuuluu nykyään yhä useammin metsien monimuotoisuuden säilyttäminen tai lisääminen, myös yksityismetsissä. Metsäsuunnittelu, ja sen tuottama metsäsuunnitelma, on keskeinen metsäneuvonnan sekä metsänkäsittelyn ohjauksen väline. Siksi metsäsuunnittelulla on myös metsäpoliittista ja yhteiskunnallista mielenkiintoa.

Biodiversiteetti voidaan nähdä monitavoitteisessa metsätaloudessa yhtenä monista tavoitesuureista esimerkiksi puuntuotannon tulojen ja maiseman kauneuden ohella. Sen tärkeys vaihtelee tilanteittain päätöksentekijästä, kohteesta sekä suunnittelun mittakaavasta riippuen. Biodiversiteetti on voitava kytkeä metsäsuunnitteluun ilman suuria kustannuslisiä ja ajanmenekin kasvua – lukuunottamatta joitakin erikoistapauksia, kuten luonnonsuojelualueita ja kenties taajamametsiä.

Metsäntutkimuslaitoksen tutkimushankkeessa *Monitavoitteisen metsäsuunnittelun menetelmät, mallit ja tavoitteet* ja sen edeltäjässä *Metsien monikäytön suunnittelu* on jo noin kuusi vuotta kehitetty menetelmiä ja tekniikoita vaihtoehtoisten metsäsuunnitelmien arviointiin biodiversiteetin suhteen. Viime aikoina tutkimuksia on tehty yhteistyössä erityisesti Joensuun yliopiston metsätieteellisen tiedekunnan ja tilastotieteen laitoksen tutkijoiden kanssa. Ensimmäiset tulokset tutkimuksista esiteltiin kansainvälisessä seminaarissa vuonna 1992 (Kangas ja Kuusipalo 1993a).

Aluksi menetelmiä kehitettiin suunnittelutilanteisiin, joissa tehtävänä on arvioida verraten pientä suunnitelmavaihtoehtojen joukkoa biodiversiteetin kannalta sekä integroida arviointi osaksi monitavoitteista strategista metsäsuunnittelua (Kangas ja Kuusipalo 1993b, Kuusipalo ja Kangas 1994). Näiden menetelmien periaatteita on sittemmin hyödynnetty mm. Metsähallituksen luonnonvarasuunnittelussa (Hiltunen 1995, Heinonen 1997, Pykäläinen ja Loikkanen 1997). Käytetyissä menetelmissä on kuitenkin taktisen metsäsuunnittelun näkökulmasta olennaisia heikkouksia, kuten kerralla vertailtavien vaihtoehtojen pieni enimmäismäärä ja huonot rutiiniluonteistamisen mahdollisuudet. Heikkouksien takia nämä AHP-menetelmän perusversion sovelluksiin pohjautuvat menetelmät sopivat huonosti talousmetsien tietokoneistettuun taktiseen suunnitteluun, eikä niitä esimerkiksi yksityismetsien suunnittelussa ole juurikaan hyödynnetty.

Yksityisomistuksessa olevien talousmetsien suunnittelu, jota mm. metsäkeskukset toteuttavat, on luonteeltaan yleensä taktista. Yksityisomistuksessa olevia talousmetsiä on valtaosa Suomen metsistä. Tutkimushankkeessa katsottiinkin tarpeelliseksi jatkaa tekniikoiden ja menetelmien kehittämistyötä paremmin yksityismetsien taktiseen suunnitteluun soveltuviksi. Tässä kirjoituksessa tarkastellaan biodiversiteetin integrointia lähinnä juuri taktiseen metsäsuunnitteluun.

Biodiversiteetin integrointi taktiseen metsäsuunnitteluun

Integroinnin periaatteista

Taktisen metsäsuunnittelun yleisin aikajänne on 10–20 vuotta. Suunnittelun lopputuloksena saatavassa metsäsuunnitelmassa esitetään metsälötason tarkastelun pohjalta valitut metsiköittäiset toimenpidesuositukset perusteluineen ja seuraamuksineen. Suomessa tällainen taktinen metsäsuunnittelu on nähty tärkeäksi: metsäsuunnitelma on laadittu lähes kaikille metsille omistajaryhmästä riippumatta. Suunnittelu toteutetaan varsin rutiiniluonteisesti ja suunnitelmat koostetaan pitkälti atk-ohjelmin.

Biodiversiteetti voidaan integroida metsäsuunnitteluun periaatteessa ainakin kolmella tavalla tai näiden yhteiskäytöllä. On ensinnäkin mahdollista värvätä alan asiantuntijoita suunnitteluun. Mitä parempi asiantuntemus valjastetaan suunnitteluun sitä parempi suunnitelma on odotettavissa. Monitavoitteisessa tilanteessa jouduttaisiin pestaamaan myös muiden alojen kuin ekologian asiantuntijoita suunnitteluprosessiin. Tämä tulisi talousmetsissä helposti liian kalliiksi.

Toinen mahdollisuus on turvautua erityyppisiä tilanteita varten ennalta laadittuihin ohjeistoihin, joita mukaellen päätössuositukset annettaisiin. Suunnittelu pääasiassa tällaisiin ohjeistoihin nojautuen ei kuitenkaan ole suositeltavaa: mikään ohjeisto ei mukaudu tyydyttävästi metsien hoidon ja käytön laajaan suunnittelutilanteiden ja tavoitteiden kirjoon. Ohjeistoja voidaan hyödyntää lähinnä esimerkiksi yhteiskunnan asettamien vähimmäisvaatimusten huomioon ottamisessa. Niin asiantuntijoiden mukanaolon kuin ohjeistoja soveltavan suunnittelijankin eräs etu on mahdollisuus tuoda suunnitteluun numeroina korvaamaton, joskin monin tavoin muuten puutteellinen inhimillinen aivokapasiteetti ja aistimaailma.

Tietokonepohjaisten suunnittelusysteemien käyttö on kolmas keino ottaa biodiversiteetin vaalimisen tarpeet varteen metsäsuunnittelussa. Niiden etuja ovat mm. nopeus, toistettavuus, kontrolloitavuus ja rutiinistamisen mahdollisuus. Ne myös mahdollistavat monipuoliset herkkyysanalyysit. Huonona puolena mainittakoon numeerisen informaation vajaavaisuus ja numeroina vaikeasti esitettävien erityisvaatimusten huomioon ottamisen vaikeus. Numeerinen menetelmä ei haista, maista, näe, kuule, tunne eikä koe. Eräissä moderneissa suunnittelulaskelmissa on kuitenkin mahdollista hyödyntää numeerisina malleina esitettävää asiantuntemusta sekä subjektiivisia mielipiteitä rinnan objektiivisen informaation kanssa.

Hyvässä käytännön metsäsuunnittelussa pitää saavuttaa kaikkien edellä mainittujen lähestymistapojen edut. Se voi onnistua tätänykyä vain niiden yhteiskäytöllä. Seuraavassa esitetään eräs tapa yhdistää asiantuntemuksen hyödyntäminen, ohjeistot, inhimillinen ote ja numeerinen suunnittelumenetelmä taktisen metsäsuunnittelun kokonaismenetelmäksi. Menetelmä on havaittu kehittämiskelpoiseksi Pohjois-Karjalan metsäkeskuksen toteuttamassa kokeilussa (Karvinen 1995). Sen ydin, heuristinen optimointimenetelmä nimeltään HERO (Pukkala ja Kangas 1993), on ohjelmoitu MONSU-suunnittelusysteemiin (Pukkala 1993). Menetelmän yksityiskohtineen ovat esittäneet Kangas (1995), Kangas ja Pukkala (1996). Ns. kuviottoman suunnittelun tarpeisiin sitä ovat edelleen kehittäneet Pukkala ym. (1997).

Heuristinen optimointimenetelmä

Optimoinnin idea on etsiä – ja löytää – suunniteltavalle alueelle se metsiköittäisten toimenpideohjelmien yhdistelmä, joka parhaiten toteuttaa metsien hoidolle ja käytölle asetetut tavoitteet. Ennen varsinaista optimointia määritellään metsien hoidon ja käytön tavoitteet sekä jokaiselle metsikölle joukko vaihtoehtoisia toimenpideohjelmia suunnittelukauden ajaksi. Vaihtoehtojen seuraukset selvitetään metsän kehitystä simuloimalla.

HERO-nimistä heuristista optimointimenetelmää sovellettaessa parhaan vaihtoehdon valinta määriteltyjen vaihtoehtojen joukosta voidaan jakaa kahteen vaiheeseen: hyötymallin estimointi ja hyötymallin maksimointi. HEROssa käytetään additiivista hyötymallia, jonka muuttujina ovat tavoitesuureet ja kertoimina tavoitteiden suhteelliset tärkeydet (painoarvot) skaalattuna siten, että niiden summa on yksi. Painoarvot estimoidaan päätöksentekijälle tehdyn tiedustelun perusteella. Suunnitelmavaihtoehtojen hyvyydet tavoitesuureiden suhteen

arvioidaan erityisillä osahyötyfunktioilla. Osahyötyfunktio kuvaa hyödyn muutoksen tavoitesuureen funktiona. Tavoitemuuttujista ja osahyötyfunktioista koostuva hyötymalli on eri tavoitesuureiden yhteismitallistamisen väline.

Tavoitesuureet voidaan menetelmässä esittää hierarkkisesti. Tällöin tavoitetta selitetään alemman asteen mallilla, jonka muuttujina ovat tavoitetta kuvaavat komponentit ja kertoimina komponenttien suhteelliset tärkeydet. Esimerkiksi puuntuotannon nettotulo voidaan jakaa eri ajanjaksojen nettotuloihin tai biodiversiteetti operationaalistaa sitä selittävien komponenttien avulla. Tällöin osahyötyfunktiot määritetään kuvaamaan komponenttien vaikutusta niiden selittämästä tavoitesuureesta koettavaan hyötyyn.

Osahyötyfunktion estimointia varten selvitetään tavoitesuureen tai komponentin suurin ja pienin saavutettavissa oleva arvo. Lisäksi valitaan muutama väliarvo. Näiden arvojen toivottavuuksia arvioidaan pareittaisin vertailuin. Vertailujen avulla lasketaan arvoille suhteelliset hyvyydet. Hyvyysarvojen perusteella määritetään osahyötyfunktio. Osahyötyfunktio voi olla epälineaarinen, mikä on tarpeen biodiversiteetin ja ympäristömuuttujien välisten suhteiden kuvauksessa (Currie 1991, Williams ja Gaston 1994). Osahyötyfunktio, jonka maksimiarvo on yksi, estimoidaan erikseen kullekin hyötymallin muuttujana olevalle komponentille ja sellaiselle tavoitemuuttujalle, jota ei kuvata 'alemman tason' komponenteilla. Estimointi on mahdollista perustaa yhtä hyvin asiantuntemukseen kuin subjektiiviseen arvoinformaatioonkin.

Hyödyn maksimointi -vaiheessa käytetään heuristista suorahakualgoritmia parhaan toimenpideohjelman löytämiseksi suunniteltavalle metsäalueelle.

Kun biodiversiteetti jaetaan optimointilaskelmia varten komponentteihin, sille itse asiassa määritellään additiivinen laskentakaava. Kaavan tulos on vaihtoehtoisten suunnitelmien suhteellista hyvyyttä kuvaava mittaluku, eräänlainen biodiversiteetti-indeksi.

Monimuotoisuuden integrointi suunnitteluun käytännössä

Yksinään HEROn tai minkään muunkaan optimointimenetelmän sovittaminen nykyisin käytössä oleviin numeerisiin suunnittelusysteemeihin ei tuota tyydyttävää ratkaisua biodiversiteetin integroimiseksi taktiseen metsäsuunnitteluun. Tietokoneen, tämän hetken ohjelmisto-

jen ja niillä tehtävien laskelmien lisäksi tarvitaan suunnittelijoiden ja asiantuntijoiden panosta.

Seuraavassa kuvataan lähestymistapa, missä HEROa sovelletaan biodiversiteetin kytkemiseksi käytännön taktiseen metsäsuunnitteluun yhdessä ohjeistojen, ekologisen asiantuntemuksen sekä suunnittelijan havaintojen ja osaamisen kanssa. Pyrkimyksenä on tuottaa kohtuullisin kustannuksin metsäsuunnitelma, jossa on kyetty ottamaan huomioon päätöksentekijän tavoitteet ja näkemykset sekä hyödyntämään edellä mainitut tietolähteet ja numeeristen menetelmien edut.

Optimointimenetelmä on lähestymistavan ydin. Optimointialgoritmi etsii sen metsiköittäisten toimenpideohjelmien yhdistelmän, joka maksimoi tavoitteiden ja osahyötyfunktioiden mukaisen hyötymallin. Hyötymallin määrittämisen ohella toinen keskeinen keino ohjata optimoinnin ratkaisua on rajata metsiköittäisiä toimenpidevaihtoehtoja. Tämä on tarpeellista erityisesti paikkaan sidottujen käsittelyrajoitusten huomioon ottamiseksi. Kun esimerkiksi lähteen välittömään läheisyyteen simuloidaan ainoastaan toimenpiteistä kieltäytymisen vaihtoehto, optimoinnissa pakotetaan tekemään juuri kyseinen valinta. Jos lähteen ympärille muodostetulle metsikkökuviolle annetaan lisäksi vaikkapa lievän poimintahakkuun vaihtoehto, optimoinnissa tehdään valinta mainituista kahdesta vaihtoehdosta.

Paikkatietoa hallitsevissa suunnittelusysteemeissä on mahdollista antaa myös yleisiä valintasääntöjä toimenpidevaihtoehtojen simulointiohjeeksi. Yleiset valintasäännöt sopivat yleispätevien ja samalla täsmällisesti yksilöityjen käyttörajoitusten syöttämiseen suunnittelusysteemiin. Paikkatietoanalyysien jatkuvasti kehittyessä niiden käyttömahdollisuudet suunnittelussa paranevat (Tokola ym. 1994, Store ja Nikula 1997).

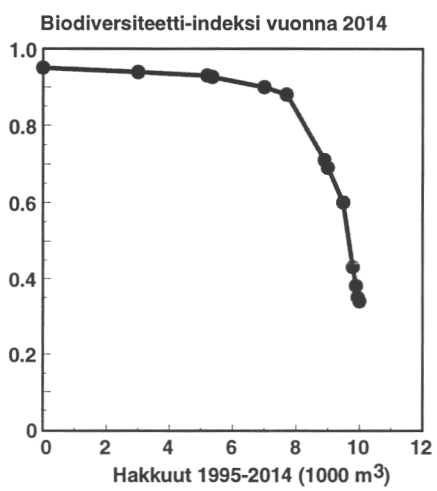
Kun suunnittelija soveltaa ohjeistoja vaihtoehtojen joukon määrittelyssä maastotöitä tehdessään, kohteittaiset erityisominaisuudet ja -vaatimukset voidaan ottaa huomioon paremmin kuin sapluunamaisia säännöstöjä kaavamaisesti noudattaen. Menettely myös osoittaa luottamusta suunnittelijan ammattitaitoon. Erityiskohteiden toimenpidevalikoiman määrittelyssä on mahdollista pyrkiä sovittamaan päätöksentekijän näkemykset ja ohjeistot (tai esimerkiksi alue-ekologiset lähtökohdat) suunnittelijan ja päätöksentekijän yhteistuumailuna. Päätöksentekijä voi joskus asettaa myös ehdottoman toimenpidevaatimuksen tai -rajoituksen. Se voidaan ottaa huomioon samalla tavalla vaihtoehtojen joukkoa tuotettaessa.

Tavoitesuure 'biodiversiteetti' operationaalistetaan jakamalla se numeerisesti tarkasteltaviin komponentteihin. Kankaan ja Pukkalan (1996) tapaustutkimuksessa biodiversiteettiä tarkasteltiin kolmen komponentin avulla: lehtipuun kokonaistilavuus alueella, lahon ja

muun kuolleen puun tilavuus alueella ja vanhojen metsien osuus alueen pinta-alasta. Osahyötyfunktiot näiden suhteen estimoitiin ekologian asiantuntijan tekemien vertailujen perusteella. Sama asiantuntija määritti myös biodiversiteetin komponenttien keskinäiset tärkeyssuhteet. Menetelmä myös useiden ekologien näkemysten samanaikaiseen analysointiin ja niistä mahdollisimman uskottavan arviointimallin koostamiseen on esitetty (Kangas ja Mononen 1997).

Tavoitesuureina tapaustutkimuksessa olivat biodiversiteetin ja sen komponenttien lisäksi hakkuupoistuma erikseen ensimmäisellä ja toisella 10-vuotisjaksolla (suunnittelukausi oli 20 vuotta) sekä puuston tilavuus suunnittelukauden lopussa. Suunnittelusysteemin avulla voidaan mm. määrittää tuotantomahdollisuuksien rajat biodiversiteettiindeksin ja muiden tavoitesuureiden välille (kuva 1).

Optimointialgoritmilla etsitään alueen tuotantomahdollisuuksien joukosta hyötymallin arvon maksimoiva metsiköittäisten toimenpideohjelmien yhdistelmä. Kun toimenpidevaihtoehtojen metsikkötason määrittelyssä tukeudutaan soveltuvin osin metsien hoitoa ja käyttöä rajoittaviin ohjeistoihin (tai esimerkiksi alue-ekologiseen laajemman alueen suunnitelmaan), suunnittelijan havainnointikykyyn ja ammattitaitoon sekä päätöksentekijän toiveisiin, ja biodiversiteettiarvioinneissa hyödynnetään mallinnettua ekologista asiantuntemusta, voidaan metsäsuunnitelma laatia yhdistäen eri lähestymistapojen edut.



Kuva 1. HERObla määritetty tuotantomahdollisuuksien raja biodiversiteetti-indeksille suunnittelukauden lopussa ja hakkuupoistumalle suunnittelukaudella eräällä metsäalueella (Kangas ja Pukkala 1996, ks. myös Holland ym. 1994).

Arviointia

Vaikka metsäsuunnittelun tutkimus on pystynyt ennakoimaan monitavoitteisen metsäsuunnittelun menetelmien kehittämistarpeen ja vaatimukset biodiversiteetin integroinnista suunnitteluun, toistaiseksi tuotetuissa menetelmissä on vielä runsaasti hiomisen varaa. Kehittämistyön hyödylliseksi suuntaamiseksi on tärkeää saada käyttökokemuksia ja palautetta tekniikoiden ja menetelmien soveltamisesta käytännön suunnittelutehtäviin. Käytännön metsätalous onkin ollut kiitettävästi mukana tutkimuksen tuottamien menetelmien kokeiluissa. Osasyy tähän on akuutti tarve pystyä kytkemään biodiversiteetti osaksi metsäsuunnittelun laskelmia.

Pahin pullonkaula metsätalouden biodiversiteettivaikutusten arvioinnissa on tällä hetkellä sellaisen ekologisen perustiedon puute, jota voitaisiin hyödyntää suunnittelulaskelmissa. Jatkuvasti lisääntyvä alueekologinen suunnittelu (Hallman ym. 1996) tuo haasteita myös suunnittelumenetelmien ja laskentatekniikoiden tutkimukseen. Paikkatiedon hallinta ja spatiaaliset analyysit tulevat entistäkin tärkeämmiksi, kun suunnittelulaskelmissa pitää pystyä tarkastelemaan ekologisten käytävien ja askelkivien sekä niiden vaihtoehtoisten sijoittelujen merkityksiä harvinaisten lajien menestymiseen.

Käytännön kokeiluissa saadut ensikokemukset edellä kuvatusta tavasta integroida biodiversiteetti taktiseen metsäsuunnitteluun ovat rohkaisevia (Kivivuori 1995). Biodiversiteettiarviointien liittäminen rutiiniluonteiseen, numeeriseen metsäsuunnitteluun antaa mahdollisuuden esimerkiksi ekomerkin kriteerien täyttymisen tarkasteluun aluesuunnittelussa tai niin haluttaessa vaikka metsälötasolla. Ensin pitäisi tietenkin määritellä yksiselitteiset ekomerkkikriteerit ja niiden mittarit, minkä jälkeen tekniikat ja menetelmät voitaisiin räätälöidä sopivan sovelluksen muotoon.

Biodiversiteetin operationaalistaminen – jakaminen arvioitavissa oleviin komponentteihin – on keskeinen vaihe sen kytkemisessä metsäsuunnittelun laskelmiin. On otaksuttavaa, että käytännön metsäsuunnittelun biodiversiteettiarviot tehdään jatkossakin paljolti puuston ja muun kasvillisuuden sekä kasvupaikan kuvaukseen pohjautuen. Edellä mainitussa tapaustutkimuksessa biodiversiteetti esitettiin karkeana kolmen muuttujan hajotelmana. Sovellettu optimointimenetelmä suo mahdollisuuden lisätä tarpeen ja näkemyksen mukaan komponentteja; rajoitteena tosin on suunnittelusysteemin muuttujavalikoima. Mahdollista on myös jakaa komponentit edelleen osiin ja estimoida osahyötyfunktiot näiden suhteen. Esimerkiksi lehtipuun tilavuus -komponentti saattaisi olla suositeltavaa jakaa puulajitasolle:

koivu, haapa, leppä, jne. Onhan ilmeistä, että esimerkiksi haapa on uhanalaisten lajien esiintymisen kannalta yleensä kriittisempi tekijä kuin koivu. Samoin voitaisiin lahopuuta tarkastella erikseen lahoaste- ja puulajiositteittain. Biodiversiteettikuvauksen käytännöllisyyden ja ekologisen pitävyyden välillä joudutaan kuitenkin väistämättä tekemään kompromisseja käytännön metsäsuunnittelussa.

Käytännön kannalta edellä kuvatun lähestymistavan ehkä suurin etu on joustavuus. Se mahdollistaa asiakaslähtöisen suunnittelun ja päätöksentekijän kontrollimahdollisuuden samalla kun siinä voidaan ottaa huomioon yhteiskunnan asettamat rajoitteet. Myös osallistavaan suunnitteluun on esitetty siihen pohjautuva menetelmä (Kangas ym. 1996). Sitä mukaa kun metsän eri käyttömuotoja, tavoitteita ja arvoja kuvaavaa informaatiota saadaan lisää ja suunnittelusysteemit kehittyvät, suunnitelman laadinnassa analyyttisesti tarkasteltavissa olevien muuttujien valikoima kasvaa. Tätä kautta myös biodiversiteetin integrointimahdollisuudet monipuolistuvat ja täsmentyvät jatkossa.

Vaikka edellä on monimuotoisuuden liittämistä metsäsuunnitteluun tarkasteltu lähinnä yksittäisen metsälön suunnittelun näkökulmasta, samoja menetelmän ja menettelyn periaatteita voidaan soveltaa myös laajemman alueen kattavissa alue-ekologisissa tarkasteluissa. Alue-ekologinen suunnittelu kaipaakin suunnitteluteknisesti aikaisempaa tehokkaampaa ja monipuolisempaa otetta. Esitetyn kaltainen menetelmä voisi toimia myös välineenä yksityismetsien alue-ekologisessa suunnittelussa haettaessa ratkaisua, joka mahdollisimman hyvin sovittaisi yhteen metsänomistajien tavoitteet ja monimuotoisuuden vaalimisen. Myös Uutteran ja Maltamon (1995) käyttämä habitaattidiversiteetin tarkastelutapa voidaan liittää heuristisen optimoinnin monimuotoisuustarkasteluihin (Uuttera ja Kangas 1995). Koska HERO pystyy käsittelemään myös epälineaarisia vaikutussuhteita, sitä voidaan pitää lähtökohtana alue-ekologiseenkin suunnitteluun istuvien menetelmien kehittämiselle.

Kirjallisuus

Currie, D.J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. American Naturalist 137: 27–49.

Hallman, E., Hokkanen, M., Juntunen, H., Korhonen, K-M., Raivio, S., Savela, O., Siitonen, P., Tolonen, A. & Vainio, M. 1996. Alue-ekologinen suunnittelu. Metsähallitus. Metsätalouden julkaisuja 3. 59 s.

Heinonen, P. 1997. Balancing forest uses at regional level: the case of State forests in Western Finland. 'Conflict Management and Public Participation in Land Management', 17.–19.6.1996, Joensuu. EFI Proceedings 14: 203–211.

Hiltunen, V. 1995. Maisematason metsäsuunnittelu Metsähallituksessa. Julkaisussa: Korhonen, K. & Mäkkeli, P. (toim.). Metsän eri käyttömuodot yhdistävä suunnittelu. Metsäntutkimuspäivä Joensuussa 1995. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 568: 36–40.

Holland, D.N., Lilieholm, R.J, Roberts, D.W. & Gilless, J.K. 1994. Economic trade-offs of managing forests for timber production and vegetative diversity. Canadian Journal of Forest Research 24: 1260–1265.

Kangas, J. 1995. Biodiversiteetin integrointi metsäsuunnitteluun. Julkaisussa: Hiedanpää, J. & Haila, Y. (toim.). Biodiversiteetin arvo päätöksenteon ongelmana. Turun yliopisto, Satakunnan ympäristöntutkimuskeskus. Reposaari. Sykesarja C2: 100–108.

— & Kuusipalo, J. 1993a. Estimation and use of biodiversity in forest management planning. Julkaisussa: Linddal, M. & Naskali, A. (toim.). Proceeding of the Workshop Valuing Biodiversity. Espoo, Finland, October 1992. Scandinavian Forest Economics 34: 124–135.

— & Kuusipalo, J. 1993b. Integrating biodiversity into forest management planning and decision-making. Forest Ecology and Management 61: 1–15.

— & Mononen, A. 1997. Ekologiseen asiantuntemukseen perustuvan numeerisen mallin tuottaminen metsäalueen biodiversiteetin arviointiin. Folia Forestalia 1997(2): 225–238.

— & Pukkala, T. 1996. Operationalization of biological diversity as a decision objective in tactical forest planning. Canadian Journal of Forest Research 26: 103–111.

— Loikkanen, T., Pukkala, T. & Pykäläinen, J. 1996. A participatory approach to tactical forest planning. Acta Forestalia Fennica 251. 24 s.

Karvinen, A. 1995. Vaivio-hanke: monitavoitteisen metsäsuunnittelun kokeilu. Julkaisussa: Korhonen, K. & Mäkkeli, P. (toim.). Metsän eri käyttömuodot yhdistävä suunnittelu. Metsäntutkimuspäivä Joensuussa 1995. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 568: 44–46.

Kivivuori, U. 1995. Liperin Vaivioon uuden ajan metsäsuunnitelma. Metsälehti 1/95, s.10.

Kuusipalo, J. & Kangas, J. 1994. Managing biodiversity in a forestry environment. Conservation Biology 8: 450–460.

Pukkala, T. 1993. Monikäytön suunnitteluohjelmisto MONSU. Ohjelmiston toiminta ja käyttö. Joensuun yliopisto. Moniste. 42 s.

— & Kangas, J. 1993. A heuristic optimization method for forest planning and decision-making. Scandinavian Journal of Forest Research 8: 560–570.

— Kangas, J., Kniivilä, M. & Tiainen, A-M. 1997. Integrating forest-level and compartment-level indices of species diversity with numerical forest planning. Silva Fennica 31: 417–429.

Pykäläinen, J. & Loikkanen, T. 1997. An application of numeric decision analysis on participatory forest planning: the case of Kainuu. 'Conflict Management and Public Participation in Land Management', 17.–19.6.1996, Joensuu. EFI Proceedings 14: 125–132.

Store, R. & Nikula, A. 1997. Paikkatietoanalyysit metsäsuunnittelun työkaluina; esimerkkeinä maisema- ja riistatutkimukset. Julkaisussa: Kangas, J., Heino, E. & Sepponen, P. (toim.). Metsäsuunnittelun uudet tuulet. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 639: 41–49.

Tokola, T., Soimasuo, J., Turkia, A., Store, R. & Kangas, A. 1994. Paikkatieto ja paikkatietojärjestelmät. Silva Carelica 28. 96 s.

Uuttera, J. & Kangas, J. 1995. Pohjoisen havumetsävyöhykkeen metsäluonnon monimuotoisuuden kvantifiointi alueellisen metsäsuunnittelun tarpeisiin. Folia Forestalia 1995(4): 321–328.

— & Maltamo, M. 1995. Impact of regeneration method on stand structure prior to first thinning. Comparative study North Karelia, Finland vs. Republic of Karelia, Russian Federation. Silva Fennica 29: 267–285.

Williams, P.H. & Gaston, K.J. 1994. Measuring more of biodiversity: Can higher-taxon diversity predict wholesale species richness? Biological Conservation 67: 211–217.

23 viitettä.

14 Biodiversiteetin suojelun tavoitteiden ja prioriteettien määrittäminen: kohti integroivaa lähestymistapaa

Arto Naskali

Sisällys

Johdanto 288
Biodiversiteetin mittaus 289
Luonnonsuojelun prioriteettien biologisista kriteereistä 291
Biodiversiteetti ja optioarvo 295
Luonnonsuojelun prioriteettien sosioekonomisista kriteereistä 301
Ekosysteemin arvottamisesta 307
Ympäristöhyötyjen taloudellisesta arvottamisesta 310
Johtopäätökset 325
Kirjallisuus 327

> *"A dilemma for governments is the fact that not all biodiversity can be saved, and biologists are uncertain about the value of different elements of any particular ecosystem. This means that although we don't know what elements of biodiversity it is best to focus conservation efforts on, we must still make decisions as to how and what should be conserved"* (Young 1977).

Johdanto

Biodiversiteetin säilyttäminen nykytasollaan ei ole realistinen tavoite vaan ideaali. Biodiversiteetin vähenemistä voidaan vain hidastaa (kaikkia biodiversiteetin vähenemistä aiheuttavia syitä ei voida poistaa, ainakaan yhtäaikaa). Mutta biodiversiteettiongelmassa ei ole kysymys vain määrästä vaan myös laadusta eli samalla arvoista. Jos kaikkea biodiversiteettiä ei voida säilyttää niin biodiversiteettipolitiikan tehtävänä on pyrkiä vaikuttamaan siihen, että menetetään vain arvoltaan kaikkein vähäisintä biodiversiteettiä, ei arvokkainta. Toisaalta hallitukset eivät käytännössä pysty irrottamaan suuria määriä resursseja biodiversiteetin ylläpitoon, joten tähän tarkoitukseen saatavat resurssit on syytä käyttää tehokkaasti.

Jos resurssit eivät riitä kaikkien lajien tai ekosysteemityyppien suojelemiseen, niin tarvitaan jokin päätöskriteeri, jonka perusteella lajeille ja ekosysteemityypeille määritellään suojeluprioriteetit. Tähän on olemassa useita lähestymistapoja. Jotkut niistä perustuvat biologiaan ja jotkut puhtaasti taloudellisille periaatteille. Olisi siksi tarkoin selvitettävä, pitääkö luonnon elementtejä suojella niiden ekologisen arvon, inhimillisten preferenssien tai jonkin muun päätöskriteerin mukaan? Esimerkiksi uhanalaisten lajien listaus perustuu olettamukseen lajien säilymiseen kohdistuvan uhan välittömyydestä. Niin sanottu diversiteettiteoria on puolestaan järjestelmä, jonka perusteella on mahdollista päättää siitä, suojellaanko nyt joko jonkin verran enemmän tai vähemmän biodiversiteettiä (Jakobsson ja Dragun 1996). Suojelutavoitteiden ja -prioriteettien määrittäminen on monimutkainen tehtävä, johon ei helposti löydetä kiistattomia ratkaisuja.

On kysyttävä, a) mitkä lajit ja ekosysteemit (tai näiden ominaisuudet) ovat tärkeimmät suojeltavat? ja b) mitä politiikkakeinoja kannattaa käyttää haluttujen suojelutavoitteiden saavuttamiseksi? Hyvä priorisointi ja hyvä keinovalinta takaavat yhdessä sen, että annetuilla resursseilla aikaan saatava suojelutulos on paras mahdollinen. Suojeluresurssien kokonaismäärällä on tietysti oma merkityksensä, mutta resurssien kokonaistarve riippuu tehdyistä priorisoinneista ja suojelukeinovalinnoista. Resurssien kokonaistarpeen arviointia ei siksi voida

tehdä irrallaan tällaisista priorisoinneista ja keinovalinnoista. Se, että jotakin asiaa tehdään toista enemmän ja aikaisemmin ei välttämättä tarkoita sitä, että toinen jätetään kokonaan tekemättä vaan ehkä sitä, että toista tehdään vähemmän ja myöhemmin. Tässä artikkelissa tarkastellaan edellä mainituista kysymyksistä ensimmäistä eli suojelutavoitteiden ja -prioriteettien asettamisen ongelmaa.

Biodiversiteetin mittaus

Biodiversiteetin käsitettä on viime vuosina käytetty hyvin paljon. Siitä huolimatta sillä ei ole täsmällistä määritelmää eikä sen mittaamiseksi ole esitetty selkeitä mittauskeinoja. Kaikki tunnetut biodiversiteetin määritelmät ovat osoittautuneet enemmän tai vähemmän työmääritelmiksi. Viime aikoina on kuitenkin alettu uskoa entistä enemmän siihen, että biodiversiteetti ei ehkä olekaan vain pelkkä abstrakti käsite, vaan mitattavissa oleva luonnon piirre. Jos tämä pitää paikkansa, niin silloin biodiversiteetin käsite voidaan saattaa operationaaliseen muotoon. Itse asiassa biodiversiteettimuutoksen havaitseminenkin riippuu biodiversiteetin mittaustavasta.

Käytännössä biodiversiteetin käsite korvataan mitattavissa olevilla diversiteetti-indikaattoreilla. Esimerkiksi metsänhoito- ja käyttöpäätöksiä tehtäessä käytetään hyväksi metsän sukkessioteoriaan perustuvia diversiteetti-indikaattoreita, jolloin biodiversiteetin ajatellaan muuttuvan ajassa metsikön rakenteen kanssa suhteellisen ennustettavalla tavalla (The Forestry Commission 1993). Puuston ikä, kuolleen puun sekä niin sanottujen avainbiotooppien lukumäärä voivatkin liittyä jonkin alueen sisältämän biodiversiteetin eri tasoihin. Viime aikoina on ajateltu, että talousmetsien luonnonsuojeluongelmista voidaan selviytyä hakkuuaukon ohjekokoa pienentämällä, hakkuuaukkoa sopivasti muotoilemalla, säästöpuiden jättämisellä päätehakkualoille, avainbiotooppien säästämisellä sekä päätehakkuualojen kulotusta lisäämällä. Metsäsuunnittelua varten löytyy siten useita biodiversiteettistandardeja, joita on verrattava ja arvotettava.

Universaalia biodiversiteetti-indeksiä tuskin kuitenkaan löydetään. Erilaisia indikaattoreita sovelletaan suojelupolitiikalle asetettujen tavoitteiden mukaan. Jos tavoitteena on minimoida lajien sukupuutto, niin silloin käyttökelpoinen indikaattori on sellainen, joka osoittaa lajien lukumäärässä tapahtuvan muutoksen. Jos tavoitteena on minimoida lajidiversiteetin häviäminen, niin lajien lukumäärään perustuva indikaattori voi johtaa harhaan, koska se ei kerro mitään lajien välisistä eroista. Jos käytettävissä on indikaattoreiden joukko, niin silloin

päättäjät voivat valita niistä mielestään sopivimmat helpottamaan biodiversiteetin suojelun prioriteettien asettamista. Valinnoillaan päättäjät samalla paljastavat omia suojeluprioriteettejaan (Barbier ym. 1994, Barbier 1997).

Biodiversiteetin mittaamiseen liittyy lukemattomia sellaisia ongelmia, jotka vaikeuttavat suojelun tavoitteiden ja prioriteettien asettamista. Käytännössä käy helposti niin, että yksittäisiin muuttujiin liittyviä havaintoja esitellään ikään kuin kysymyksessä olisi koko biodiversiteetti. Vallitsevan käsityksen mukaan eri hierarkiatasoilla esiintyvää biodiversiteettiä ei kuitenkaan ole mahdollista puristaa yhteen muuttujaan. Kaiken kattavan biodiversiteettimitan löytyminen voi jäädä ikuiseksi haaveeksi. Tarjolla on sen sijaan runsaasti "diversiteettimittoja", joita ei voida aggregoida järjestelmän diversiteetin yhdeksi mitaksi.

Politiikkasuosituksia varten biodiversiteettimittauksiin on lisäksi liitettävä arvoja, painoja tai punnuksia. Lajien kohdalla kiireellisyys eli se, onko laji harvinainen, vaarantunut tai uhanalainen, on vain yksi huomion arvoinen seikka. Biodiversiteetin suojelupolitiikkaa varten ei kuitenkaan ole olemassa mitään yksiselitteistä ankkuria, yleistä tavoitefunktiota, johon päätökset olisi helppo sitoa (Metrick ja Weitzman 1996). Weitzman (1992) toteaa, että ennemmin tai myöhemmin syntyy joka tapauksessa tarve saada käyttöön johdonmukainen ja käyttökelpoinen biodiversiteetin arvon mitta. Jos diversiteettifunktion arvo pystytään määrittämään vaikkapa fylogenetiikan avulla, niin biodiversiteetin arvoa voidaan samalla verrata muihin hyötyihin ja kustannuksiin. Tällöin yhteiskunta voi päättää esimerkiksi siitä, minkä verran se haluaa säilyttää biodiversiteettiä muiden avoimina olevien vaihtoehtojen kustannuksella. Käytännössä tällaisesta universaalista lähestymistavasta ollaan vielä kovin kaukana. Weitzman (1992) kuvasi kuitenkin käsitteellisesti diversiteettifunktion käyttämistä annettua lajikokoelmaa tarkastelleessa esimerkissään, jossa hän sovelsi lajien välistä geneettistä etäisyyttä ja lajien sukupuuttoon kuolemisen todennäköisyyttä lajien painottamiseen. Valistuneet päätöksentekijät tekevät myös tässäkin asiassa mahdollisimman hyvin informoituja päätöksiä. Vallitsevana trendinä näyttää olevan entistä hienostuneempien kvantitatiivisten menetelmien suosiminen. Onneksi tämän ei kuitenkaan tarvitse tapahtua "diskursiivisten" lähestymistapojen kehittämisen kustannuksella (O'Hara 1996).

Luonnonsuojelun prioriteettien biologisista kriteereistä

Julkinen valta ja luonnonsuojelujärjestöt perustelevat omia suojeluprioriteettejaan yleensä biologisilla kriteereillä. Biologiset priorisointitavat voidaan jakaa 1) ekosysteemi- ja 2) lajipohjaisiin (McNeely 1997) tai toisella tavalla –1) kohdepohjaisiin (jolloin suojellaan jokin alueellinen kohde ja kaikki siinä esiintyvät lajit) ja 2) ei-kohdepohjaisiin (jolloin suojelu rajoittuu yksittäisen lajin suojelemiseen) (Perrings 1997). Jatkossa käytetään näistä ensiksi mainittua jakoa. On kuitenkin ehkä tarpeen jo tässä vaiheessa muistuttaa siitä, että biologisten kriteerien avulla määritettyjä suojeluprioriteetteja voidaan soveltaa käytäntöön vain, jos käytetyt kriteerit ovat yhteiskunnallisesti hyväksyttäviä. Prioriteettien määrittelemisessä on siksi otettava huomioon niiden soveltamisen sosiaalis-poliittinen konteksti eli on pidettävä mielessä poliittiset "realiteetit" (Vane-Wright 1996).

Ekosysteemipohjaisia priorisointitapoja sovelletaan erityisesti suojelualuevalinnassa. Suojelualueiden katsotaan täyttävän biodiversiteetin suojelutehtävän parhaiten silloin, kun suojelualueverkko on mahdollisimman edustava. Edustavuuden ohella yleisesti käytettyjä luonnonsuojelupoliittisia kriteereitä ovat myös korvaamattomuus, täydentävyys ja uhanalaisuus. Korvaamattomuuden ja täydentävyyden käyttö kriteereinä on merkki siitä, että suojelukohteiden valinta on dynaaminen prosessi, joka muuttuu aina, kun järjestelmään lisätään uusia kohteita. Ekosysteemipohjaisten lähestymistapojen hyvänä puolena on totuttu pitämään sitä, että niitä käytettäessä suojellaan myös sellaisia elinympäristöjä, joita ei lajinäkökulmasta suojeltaisi ehkä lainkaan. Samalla suojellaan myös sellaisia ekologisia prosesseja ja vuorovaikutuksia, jotka ovat lajienkin henkiinjäämisen edellytys.

On kuitenkin syytä muistaa, että suojelualueiden tai suojelualueiden verkoston muodostaminen ei ole ainoa mahdollinen tapa rajoittaa elinympäristöjen käyttöä biodiversiteetin suojelemiseksi. Maa-alueiden lunastaminen valtiolle suojelualueiden perustamista varten (tai suojelualuiden perustaminen valtion jo omistamille maille) on kuitenkin tähän asti ollut yleisin luonnonsuojelusäätelyn keino. Luontokohteesta ei kuitenkaan ole pakko muodostaa erityistä luonnonsuojelualuetta, jotta sen käyttöä ja hoitoa voitaisiin ohjata. Biodiversiteettiä voidaan suojella myös biologisten resurssien ja ekosysteemien kestävään käyttöön rohkaisemalla ja kannustamalla (OECD 1996). Varsinkaan jonkin yksittäisen lajin suojeleminen ei aina edellytä sen elinympäristön täyttä suojelua vaan ainoastaan sellaisten toimintojen rajoittamista, jotka vaarantavat lajin olemassaolon.

Lajipohjaisten priorisointilähestymistapojen käytöllä pyritään kahteen tavoitteeseen: 1) halutaan suojella harvinaisia tai uhanalaisia yksittäisiä lajeja tai alalajeja ja 2) halutaan määrittää alueellisia suojelukohteita, joille on tunnusomaista suuri lajirunsaus, lajien kotoperäisyys (endeemisyys) tai kohteita, joissa sijaitsee tavalla tai toisella korkealle priorisoitua lajistoa. Lajin käsitteeseen liittyy paljon ongelmia eivätkä kaikki biologitkaan tunnu hyväksyvän sitä biodiversiteetin kuvaamisen keskeisimmäksi tasoksi, vaan monet heistä suosivat työskentelyä joko geeni- tai ekosysteemitasolla. Mielenkiinto kohdistuu kuitenkin lajitasoon helposti jo siksi, että merkittävä osa biodiversiteettiä käsittelevästä tilastotiedosta kuvaa lajien sukupuutto-ongelmaa.

Muutaman viime vuoden aikana on nopeasti kasvanut kirjallisuuden laji, jossa kysytään, onko biodiversiteetti mitattavissa oleva luonnon piirre (Vane-Wright ym. 1991, Eiswerth ja Haney 1992, Faith 1992, Weitzman 1992, Pressey ym. 1993, Solow ym. 1993, Faith 1994, Harper ja Hawksworth 1994, Solow ja Polasky 1994, Humphries ym. 1995, Witting ja Loeschke 1995, Gaston 1996, Vane-Wright 1996). Samalla on tutkittu vaihtoehtoisia organismien diversiteetin mittaustapoja. Gastonin (1996) mielestä biodiversiteetin mittaamista kohtaan tällä hetkellä tunnettava voimakas mielenkiinto biodiversiteettiin vaikuttavien mekanismien tutkimisen kustannuksella on osoitus koko aihepiirin suhteellisesta nuoruudesta.

Jotkut lajipohjaisista mitoista perustuvat lajien lukumäärien laskentaan kun taas toiset ottavat huomioon lajien välisten erojen joitakin elementtejä (Gaston 1996). Ensiksi mainituille mitoille tunnusomainen piirre on se, että kaikkia lajeja pidetään biodiversiteetin kannalta samanarvoisina. Jälkimmäiset mitat ovat vahvistaneet asemiaan ehkä sen vuoksi, että ne kertovat jotakin myös lajien välisistä eroista ja erilaisuuden asteesta. Tällöin lajeja painotetaan, mikä tarkoittaa sitä, että lajeja pidetään eriarvoisina. Monet biologit ja taloustieteilijät ovatkin viime vuosina asettaneet kyseenalaiseksi vaatimuksen lajien samanarvoisesta kohtelusta. Mutta jos biodiversiteetti on jotakin muuta kuin lajien lukumäärä jollakin alueella, niin herää tietenkin kysymys siitä, millä tavalla sitä sitten mitataan. Tarkastellaan kuitenkin ensin lyhyesti lajien lukumäärään perustuvaa biodiversiteetin mittaamista.

Periaatteessa (ei käytännössä) on suhteellisen yksinkertaista laskea lajien lukumääriä. Biologit mittaavatkin usein vain pelkän alueellisen lajirunsauden eli alkuperäisten lajien lukumäärän tietyllä alueella. Saatuihin tuloksiin voidaan joskus yhdistää sellaista lisäinformaatiota, joka kertoo jotakin lajien yleisyydestä tai harvinaisuudesta alueella. Sovellettavien osoittimien arvoihin vaikuttaa tietysti myös tarkasteltavan alueen koko ja arvot ovat lisäksi riippuvaisia luotettavasta takso-

nomiasta (Humphries ym. 1995). Asetettaessa suojeluprioriteetteja (esimerkiksi hot spots -alueet, megadiversiteettimaat) lajien suuren lukumäärän perusteella kaikkia lajeja pidetään taksonomisesti samanarvoisina. Kohteella esiintyvien lajien lukumäärä voikin olla tuon kohteen sisältämän biodiversiteetin riittävä ja käyttökelpoinen mitta. Tällä perusteella kohdetta voidaan jossakin määrin verrata muihin vastaaviin kohteisiin, mutta ennen kaikkea on mahdollista havaita kohteen biodiversiteetissä tapahtuva muutos. Tähän liittyen on kehitetty menetelmiä, joiden avulla voidaan optimoida suojelualuevalintaa siten, että lajien lukumäärä suojelualueverkossa maksimoituu.

Huomion kiinnittäminen yksipuolisesti lajirunsauteen saattaa houkutella ajattelemaan, että lajien lukumäärän lisääminen tietyllä kohteella on ilman muuta hyvä asia ja myös lisää biodiversiteettiä. Noss (1993) toteaa:

> *"Increasing the sheer number of species in a landscape, as we can do quite handily with checkerboard clear-cutting, for example, does not necessarily contribute to biodiversity conservation goals. In fact, as we artificially increase species richness at local scale by favouring weedy, opportunistic species that thrive with human disturbances, we risk depletion of global biodiversity as sensitive and endemic species are lost... Diversification can too easily become homogenization"* (Noss 1993).

Nossin mukaan vaikka biodiversiteettiä voidaankin keinotekoisesti lisätä paikallisella tasolla, niin herkimmät paikalliset lajit tai alalajit voivat tällöin kuolla sukupuuttoon, mikä alentaa lajidiversiteettiä sekä alue- että globaalilla tasolla (Callicott ja Mumford 1997).

Koska rajallisten resurssien vuoksi kaikki lajit eivät yleensä ole edustettuina suojelualueverkoissa, niin suojelualueiden optimaalinen joukko on sellainen, joka joko maksimoi lajien lukumäärän tai sitten jonkin muun lajistollisen ominaisuuden resurssirajoitteen suhteen. Juuri se, että samanaikaisesti ei voida suojella kaikkia lajeja synnyttää tarpeen asettaa lajeille prioriteetteja. Tällöin täytyy määrittää erityishuomiota ansaitsevat lajit eli siis se, mikä lajien osajoukko on ehdottomasti sisällytettävä suojelualuejärjestelmiin tai -ohjelmiin (Faith 1992). Tällaiset prioriteetit voidaan määrittää joko lajiin kohdistuvan ulkoisen uhan voimakkuuden tai lajien suhteellisen "arvon" perusteella.

Vane-Wright ym. (1991) tutkivat sitä, millä tavalla johonkin lajijoukkoon sisältyvää biodiversiteettiä voidaan arvioida sen fylogeniasta. He katsoivat, että biodiversiteetin suojelun optimointi merkitsee fylogeneettisen diversiteetin menetyksen minimointia. Tämä voidaan tehdä arvioimalla odotettu fylogeneettisen diversiteetin menetys jokaisessa mahdollisessa suojelustrategiassa (Witting ja Loeschke 1995). Strategia, jossa menetys on vähäisin on paras. Tämä perustuu ajatukseen, jonka mukaan yksittäisen lajin kuollessa sukupuuttoon

menetetään vain ja ainoastaan tuon lajin kantama ainutlaatuinen informaatio. Vane-Wrightin ym. (1991) alkuperäinen ajatus oli sellainen, että diversiteetin taso voidaan osoittaa lajien välisten kladististen eli fylogeneettisten suhteiden avulla ja he esittivät myös erilaisia kvantitatiivisia menetelmiä, joita käyttämällä eri lajeille voidaan määrittää prioriteettipainot taksonomisen eriytyneisyyden perusteella.

Tämä ajatus on mullistava, sillä lajien painottaminen voidaan nyt perustella ei vain niiden taloudellisella tai esteettisellä hyödyllä tai ekologisella merkityksellä, vaan myös niihin liitettyjen ainutlaatuisuuden ja eriytyneisyyden mittojen avulla. Taksonomisesti selvästi eriytyneiden lajien odotetaan nimittäin tuovan diversiteettiaggregaattiin eriytymättömämpiä lajeja suuremman panoksen. Taksonomisesti eriytyneemmät lajit ovat diversiteetin kannalta vähemmän eriytyneitä parempia, sillä ensiksi mainittuja suojelemalla saadaan erilaisten piirteiden lukumäärä pysymään korkeana. Lajien priorisoinnissa apuna käytettävä fylogeneettinen informaatio tarjoaa siten mahdollisuuden lajien arvon määrittämiseen mittaamalla biodiversiteettiä lajeja alemmalta tasolta. Tällöin suojelutavoitteeksi voidaan ottaa haluttujen lajien sisäisten piirteiden esiintymisen maksimointi. Biologisten diversiteettimittojen taustalla onkin oletus siitä, että geneettinen diversiteetti on biodiversiteetin "perusvaluutta" ja että hierarkian muut tasot kuten yksilöt, lajit, ekosysteemit ja alueet ovat tämän perusvaluutan kantajia (Moran ja Pearce 1996). Tässä tapauksessa jos lajien sisäisillä luonnon samoilla piirteillä katsotaan olevan sama paino kantajastaan riippumatta, niin niiden kantajille on annettava eri painot yksinkertaisesti sen vuoksi, että eri kantajiin sisältyy eri määrä peruspiirrettä.

Keskittyminen taksonomiseen diversiteettiin paljastaa samalla ongelmia lajien kaikkein kiinnostavimpien ominaisuuksien mittaamisessa tai arvioinnissa. Myös tuolle tasolle tarvitaan jonkinlainen mitattavissa oleva indikaattori. Prioriteetithan määritetään nyt taksonomisesti erilaisille piirteille. Tällöin ei ainoastaan osoiteta taksoja eriytyneiksi, vaan mitataan niiden eriytyneisyyden aste, esimerkiksi lajien välinen geneettinen etäisyys. Koska millään yksittäisellä lähestymistavalla ei voida tavoittaa lajien välisten erojen kaikkia ulottuvuuksia, niin biologit ovat ottaneet avukseen monia erilaisia keinoja, joilla he mittaavat taksonomisen ryhmän sisäistä geneettistä sukulaisuutta ja tuottavat geneettistä etäisyyttä koskevaa aineistoa (Eiswerth ja Haney 1992).

Kaikkiin lajipohjaisiin priorisointitapoihin liittyy lukematon määrä ongelmia. Lajirunsailla alueilla ei välttämättä esiinny harvinaisia lajeja lainkaan eivätkä myöskään lajit ole aina helposti määritettävissä olevia entiteettejä. Geneettistä ainutlaatuisuutta tarkastelevat tutkimukset voivat lisäksi tuottaa provokatiivisia tuloksia. Kurkia tarkas-

telleessa esimerkissään Weitzman (1993) havaitsi, että kaikkein uhanalaisimmilla kurkilajeilla oli geneettisessä mielessä hyvin läheisiä naapureita (kurkilajeja). Hänen mukaansa suojeluinvestoinnit pitäisi kuitenkin suunnata ensisijaisesti sellaisten kurkilajien suojelemiseen, joilla tällaisia läheisiä sukulaisia ei ole eli toisin sanoen ei kannattaisi kiirehtiä suojelemaan sellaisia kurkilajeja, joiden sukupuuttoon kuolemisen todennäköisyys on korkea. Tästä on pääteltävissä se, että suojeluresursseja ei aina kannata investoida kaikkein uhanalaisimpien lajien suojelemiseen.

Vaikka ekosysteemilähestymistapa tuntuukin olevan monella tavalla luonnonsuojelun priorisointikeinona lajilähestymistapaa vahvempi, niin arvovaltainen tiedemiesfoorumi esitti äskettäin julistuksen, jonka mukaan lajilähtökohdasta on edelleen syytä pitää kiinni (Eisner ym. 1995). Foorumi totesi, että ekosysteemit eivät ole diskreettejä entiteettejä, mutta sen sijaan lajit ovat suhteellisen objektiivinen perusta suojelun kannalta välttämättömien suojelualueiden sijainnin ja koon määritykselle. Yksittäisten lajien populaatioiden pieneneminen voi esimerkiksi paljastaa jo hyvissä ajoin ekosysteemiin kohdistuvien stressitekijöiden olemassaolon.

Biodiversiteetti ja optioarvo

Biodiversiteettiä kohtaan tunnettu suuri huoli liittyy erityisesti kestävyysongelmaan. Nykyisiin ja tuleviin systeemitiloihin ja -toimintoihin liittyvän tietämättömyyden vallitessa kestävyyden varmistaminen edellyttää evolutionaarisen potentiaalin ylläpitoa yli ajan. Tämän edellytyksenä on se, että geneettinen diversiteetti pidetään jonkin kriittisen tason yläpuolella. Evolutionaarisen etäisyyden mitat liittyvät kuitenkin vain lajidiversiteettiin ja niitä käytettäessä lajien toiminnallinen asema saattaa unohtua. Voi olla, että on oletettu, että diversiteetillä ei ole mitään käyttötarkoitusta, vaan se on tavoite itsessään. Tässä tapauksessa diversiteetti voidaan hyvinkin palauttaa vaikkapa taksonomisesti eriytyneiden mutta ekologisesti "tarpeettomien" lajien uhanalaisuuteen. Mutta tällöin voi jäädä huomaamatta esimerkiksi monien sellaisten avainlajien uhanalaisuus, joille löytyy taksonomisesti läheisiä lajeja. Perringsin (1995a, b) tapaan on siksi syytä alleviivata sitä, että jos tavoitteena on ylläpitää ekosysteemien palautuvuus (*resilience*), niin ekosysteemien diversiteetin sopiva mitta ei enää ole geneettinen etäisyys vaan eräänlainen toiminnallinen (funktionaalinen) etäisyys tai eriytyneisyys. Ekosysteemien avainprosessien uhanalaisuushan riippuu lajien lukumäärästä ja runsaussuhteista ja näillä asioilla voi olla

erityistä merkitystä systeemin tavalla tai toisella häiriintyessä. Itse asiassa on niin, että ekosysteemien toimintoihin liittyvän tiedon puuttuminen on juuri se seikka, joka on tehnyt ekologit riippuvaisiksi ekologisen arvon korvikemitoista kuten fylogeneettisesta informaatiosta.

Ekologisen arvon ja ihmisen antaman arvon välillä on kuitenkin yhteyksiä (Perrings 1995a). Biodiversiteettiä tarkastellaan myös luonnonsuojelubiologiassa usein ihmiskeskeisestä arvojärjestelmästä käsin eli pitämällä biodiversiteetin suojelua esimerkiksi ympäristömuutosten varalta otettuna vakuutuksena. Samalla niin sanotusta optioarvosta tulee luonnonsuojelun tärkein normatiivinen perustelu, koska eletään epävarmuudessa ja tietämättömyydessä sen suhteen, mitkä luonnon ominaisuudet ovat arvokkaita tulevaisuudessa. Faith toteaa:

> *"Interpretation of taxonomic diversity or distinctiveness as indicative of feature diversity helps to clarify its link to conservation value. Diversity is seen as important raw material for adapting change, and so provides... 'option value': a safety net of biological diversity for responding to unpredictable events or needs. The diversity of features represented by a subset of species provides option value in ensuring not only that one or more members of the subset can adapt to changing conditions, but also that society may be able to benefit (e.g. economically) from features of these species in response to future needs"* (Faith 1992).

Monimuotoisten geneettisten resurssien arvot onkin tavallista jakaa portfolioarvoon ja optioarvoon tai vaihtoehtoisesti vakuutusarvoon ja informaatioarvoon. Myös Humphriesin ym. (1995) mukaan luonnonsuojelun informatiivisena edellytyksenä voidaan pitää tällaisen optioarvon määrittämistä. Heidän mielestään myös fylogenetiikkaa sovelletaan suojelualuevalinnan ongelmaan parhaiten silloin, kun on ensin selvitetty se, millä tavalla fylogeneettistä informaatiota voidaan käyttää aluevalinnassa optioarvon maksimoimiseksi.

Optioarvon rationaalisena perustana on tietämättömyys tulevaisuuden arvoista. Tähän tietämättömyyteen vastataan joustavuudella eli pidetään vaihtoehtoja avoimina tulevaisuudessa tapahtuvaa hyötyjen realisointia varten esimerkiksi säästämällä nyt biodiversiteettiä. Tällaisen optioarvon käsitteen esitti alunperin Weisbrod (1964) ja sitä on sen jälkeen sovellettu varsinkin luonnonsuojeluhankkeisiin keinona arvioida riskin karttamisen arvoa kohdattaessa epävarmuutta tai maksimoitaessa inhimillinen kapasiteetti sopeutua muuttuviin olosuhteisiin. Optioarvo heijastaa siten riskiä karttavan yhteiskunnan halukkuutta maksaa jonkinlainen preemio takuusta saada käyttöönsä resursseja myöhemmin niiden tulevaisuuden kysynnän ja tarjonnan epävarmuudesta huolimatta. Optioarvo voi liittyä myös luonnon tuhoutumisen peruuttamattomuuden ja yhteiskunnan informaatiotarpeen väliseen yhteyteen (niin sanottu kvasioptioarvo) (Arrow ja Fisher 1974).

Hyväksyttäessä ajatus siitä, että optioarvo heijastaa jonkinlaista kapasiteettia vastata ympäristön muutokseen, käy selvästi ilmi, että ei kannatakaan toimia lajitasolla, vaan on parempi keskittyä lajeja syvempään tasoon eli siihen tasoon, josta luonnon tulevat käyttöarvot ovat riippuvaisia eli tasoon, josta tulevaisuuden hyödyt lopulta löytyvät (Vane-Wright 1996). Optioarvo toimii näin ollen eksplisiittisenä perusteluna fylogeneettisen tiedon käytölle lajien painottamisessa (Faith 1992, Weitzman 1992). Vaikka biodiversiteetti voidaankin määritellä monella eri tasolla, niin optioarvo edellä mainitulla tavalla tulkittuna on riippuvainen ominaisuus- tai piirretason mittaamisesta eli optioarvo lisääntyy suojeltujen lajien ominaisuuksien tai piirteiden mukana. Mitä suurempi on suojeltavissa lajeissa esiintyvien piirteiden lukumäärä, sitä suurempi on optioarvo.

Optioarvon käsite liitetään usein vain luonnon välittömiin käyttöarvoihin. Esimerkiksi geneettisillä resursseilla voi olla monenlaista kaupallista tai ei-kaupallista arvoa erilaisten aktuaalisten tai potentiaalisten tuotteiden muodossa sekä lajien ja ekosysteemien ylläpidossa. Lajeilla ja ekosysteemeillä on kaupallista arvoa vaikkapa materiaalisten tarpeiden tyydyttäjänä esimerkiksi ravintona ja lääkkeinä sekä myös matkailun vetovoimatekijänä ja niillä voi myös olla monenlaista ei-kaupallista eli markkinatonta käyttöarvoa (virkistysarvoa) esimerkiksi ulkoilijoille. Geneettisillä, lajistollisilla ja ekosysteemisillä resursseilla on myös passiivista käyttöarvoa eli olemassaoloarvoa ihmisten tuntiessa mielihyvää yksinkertaisesti vain tietäessään sellaisten olevan olemassa (Krutilla 1967). Kaikkiin edellä mainittuihin taloudellisen kokonaisarvon elementteihin voi liittyä optioarvoja. Norton näkee tämän vielä laajemmin:

> *"One important aspect of option value is that it applies equally to commodity, amenity, and morality. As time passes, we gain knowledge in all of these areas, and new knowledge may lead to new commodity uses for a species or to a new level of aesthetic appreciation, or our moral values may change and some species will, in the future, prove to have moral value that we cannot now recognize"* (Norton 1988).

Optioarvoja voi lisäksi liittyä myös luonnon epäsuoraan hyödyllisyyteen eli ekologisiin toimintoihin. Optioarvon käsite voidaankin jakaa kahteen eri tyyppiin, käyttö- sekä järjestelmäsuuntautuneeseen optioarvoon:

> *".. the distinction is made... between option value of species and the option value of biodiversity in relation to ecosystem function. In addition to the current use value and the future option value of existing genetic material, biodiversity has option value at the ecosystem level because it provides the option for future economic benefit from the services of stable and productive ecosystems"* (Smith, F. 1996).

Ekosysteemien toimintojen olemassaololle tärkeillä lajeilla on siksi myös epäsuoraa käyttöarvoa. Jos tällaiset epäsuorat käyttöarvot todetaan merkittäviksi, niin silloin on suojeltava ainakin ekosysteemejä tukevia tärkeimpiä avainlajeja. Mutta ympäristömuutoksen seurauksena voi jostakin sellaisesta lajista, joka ei vielä ole avainlaji, tulla myöhemmin avainlaji ekosysteemin löytäessä jonkin uuden tasapainotilan. Siksi pelkästään nykyisten avainlajien suojeleminen ei riitä.

Moranin ja Pearcen (1996) mukaan biodiversiteetin optioarvo on arvokategoria, johon summautuu eräänlainen biodiversiteettiportfoliofunktio. Mutta vaikka optioarvo mainitaankin melko usein suojeluarvon perusteluna, sen suuruudesta ei juuri ole esitetty kvantitatiivisia arvioita (poikkeuksena esim. Condrad 1997). Vaikka intuitiivisesti onkin helppoa hyväksyä lajien painottaminen tällä perusteella, niin lajien piirretason optioarvoa on hyvin vaikea käytännössä selvittää. Esimerkiksi jokin piirre, jolla saattaa tulevaisuudessa olla hyvin paljon käyttöä voikin olla sellainen, että sen olemassaolosta ei vielä tänään tiedetä mitään. Metrick ja Weitzman (1996) ovat osoittaneet, että biologinen ainutlaatuisuus ja uhanalaisuuden aste ovat käytännössä jääneet merkitykseltään vähäisiksi suojelupäätösten perusteluiksi.

Geneettiseen ainutlaatuisuuteen liittyvät tukimukset voivat kuitenkin olla lupaava mahdollisuus alkaa arvottaa biodiversiteetin hyötyjä ilman että tarvitsee turvautua esimerkiksi rahamittojen käyttöön. Brown (1997) totesi äskettäin osuvasti, että kukaan järkevä ihminen ei väitä, että biodiversiteetin kaikki hyödyt voidaan mitata rahassa. Suurena haasteena onkin kehittää sellaisia tieteiden välisiä lähestymistapoja, joissa taloudellinen ja ekologinen ymmärtämys yhdistyvät. Moran ja Pearce toteavat:

> *"'Value' is a pluralistic concept ... we argue that economic value has a special role to play in policy towards biodiversity conservation. Furthermore, refinement of one particular economic value category – option value, reveals a common line of enquiry relating economic and biological non-preference values"* (Moran ja Pearce 1996).

Taloudellisen arvon olemassaolon yksi tärkeä ehto on ainutlaatuisuus. Sellaiset hyödykkeet, joilla ei ole läheisiä substituutteja (korvaajia), ovat usein arvokkaampia kuin sellaiset, joilla on. Vaikka kukaan ei tietenkään voi olla varma siitä, että geneettisesti ainutlaatuiset lajit olisivat ilman muuta muita lajeja arvokkaampia, niin se voidaan toki tietää, että ihmiset ajattelevat usein ainutlaatuisten lajien arvon suureksi niissä mahdollisen tulevan käytön varalta säilyvän potentiaalisen informaation vuoksi. Tämän kaltaisilla empiirisillä perusteluilla voidaan hyvinkin päättää säilyttää ensisijaisesti ainutlaatuiset lajit. Brown antaakin tukensa järjestelmille, joissa rahassa ja eirahassa tapahtuva arvottaminen yhdistetään.

Ei pitäisi siten unohtaa sitä, että myös biologisten mittojen taustalta löytyy joukko arvoja. Oksasen (1995) mukaan jo päätökseen käyttää fylogeneettistä diversiteettiä sisältyy arvoarvostelma. Ajatus siitä, että geneettinen diversiteetti on biologisen diversiteetin perusvaluutta, näyttää tyydyttävän monia. Optioarvon ajatus tarjoaa siten merkittävän oikeutuksen luonnonsuojelulle, eletäänhän jatkuvassa epävarmuudessa tai tietämättömyydessä sen suhteen, mitkä luonnon ominaisuudet ovat tulevaisuudessa tärkeitä. Optioarvosta puhutaan kuitenkin vain harvoin eksplisiittisesti ja monet luonnonsuojelubiologit tuntuvat pitävän biodiversiteetin arvoa ikään kuin se olisi jollakin tavalla valmiiksi annettu asia. Muille biodiversiteetin arvo näyttäytyy huomattavasti harvemmin yhtä selvänä.

Vastaus kysymykseen, miksi biodiversiteettiä pitää suojella, riippuu joka tapauksessa biodiversiteetille annetusta arvosta (Callicott 1994). Ympäristöfilosofit jakavat arvot kahteen luokkaan; välinearvoihin ja itseisarvoihin. Meffe ja Carroll katsovat luonnonsuojelubiologien siirtyneen vähitellen lähemmäksi luonnon itseisarvoajattelua:

> *"The 'new' conservation biology views all of nature's diversity as important and having inherent value"* (Meffe ja Carroll 1994).

Callicottin ja Mumfordin (1997) mukaan luonnonsuojelufilosofia on lähes vuosisadan ajan ollut jakaantuneena kahteen koulukuntaan: konservationismiin eli resursismiin (*conservationism, resourcism*) ja erämaisten alueiden suojeluun eli preservationismiin (*preservationism*). Ensiksi mainitun suuntauksen tärkeimpänä edustajana tunnetaan Gifford Pinchot ja jälkimmäisen John Muir. Konservationismi on puhtaasti ihmiskeskeinen lähestymistapa, sillä luontoa arvotetaan siinä vain sen ihmiselle kouriintuntuvan (*tangible benefits*) hyödyllisyyden perusteella ja ekosysteemien olemassaolo nähdään tällöin pelkkänä tavara- ja palvelutuotannolle välttämättömänä tuotantokoneistona. Konservationismin keskeisin ongelma luonnonsuojelufilosofiana liittyy siihen, että kaikki lajit eivät ole resursseja. Kuitenkin tällaisten lajien elinympäristöt vaarantuvat samalla, kun yksittäisiä biologisia resursseja käytetään maksimaalisen kestävän tuoton periaatteen mukaisesti.

Myös klassinen preservationismi on joitakin poikkeuksia lukuunottamatta ihmiskeskeinen filosofia. Sen mukaan alueita on säästettävä ihmisen virkistäytymistä, esteettisiä elämyksiä ja henkisiä kokemuksia varten, joten sitä ohjaavat ei-biologiset huolet. Biologinen luonnonsuojelu on tällaisessa preservationismissa vain sivuvaikutus. Preservationismi on viime vuosina määritelty kuitenkin uudestaan sopeuttamalla se luonnonsuojelubiologiaan. Nykyinen preservationismi eroaakin klassisesta preservationismista luontokeskeisyydellään. Uudessa preservationismissa biologista luonnonsuojelua pidetään tärkeämpänä

asiana kuin luonnon suojelemista virkistyskäyttöä ja muita luonnon enemmän tai vähemmän kuluttamattomia käyttömuotoja varten. Luonnonsuojelualueet valitaan ja rajataan ja niitä hoidetaan tässä tapauksessa parhaan käytettävissä olevan luonnontieteellisen tiedon perusteella melkein täysin näiden alueiden virkistyksellisestä, esteettisestä ja henkisestä vetovoimasta riippumatta. Vaikka luonnonsuojelualueet voivat siitäkin huolimatta edelleen olla maisemallisesti kauniita ja henkisesti inspiroivia, niin niiden luonnonsuojelullinen rooli on nyt kokonaan toinen. Niiden tehtävänä on säilyttää biodiversiteettiä ja ylläpitää ekologista "eheyttä" (*integrity*). Tällä perusteella on viime aikoina laajennettu sellaisten alueiden suhteellista osuutta, joista ihmisasutus ja ihmisen harjoittama luonnon taloudellinen hyväksikäyttö on merkittävässä määrin suljettu pois.

Mutta luonnosuojelua on harjoitettava myös niillä alueilla, jotka ovat ihmisen asuttamia ja taloudellisesti hyväksikäyttämiä. Sekä luonnon kestävän käytön että kestävän kehityksen käsitteet onkin yleensä liitetty tällaisten alueiden käyttöön. Callicott ja Mumford (1997) ehdottavat sen vuoksi biologiselle luonnonsuojelulle kokonaan uutta paradigmaa, josta he käyttävät nimitystä ekologinen kestävyys (*ecological sustainability*):

> *".. we advance an ecological definition of sustainability that is in better accord with biological conservation: meeting human needs without compromising the health of ecosystems... We propose that ecological sustainability, as a conservation concept, be understood to be the maintenance, in the same place at the same time, of two interactive "things": culturally selected human economic activities and ecosystem health. The spatial scale of ecological sustainability can vary from the watershed to the biosphere. The temporal scale of ecological sustainability can also vary from the proverbial seven generations to the indefinite future"* (Callicott ja Mumford 1997).

Kuten kaikki kestävyyskäsitteet (kestävä käyttö, kestävä kehitys) myös tämä on käyttösuuntautunut, mutta siitä huolimatta se ei ole konservationismin laajennus (resurssikäsitettähän voitaisiin laajentaa sisältämään esteettiset- ja virkistykselliset resurssit). Ekologinen kestävyys onkin ihmisen asuttamien ja hyväksikäyttämien alueiden ohjaava luonnonsuojelukäsite ja ekosysteemien "terveys" (*health*) on näiden alueiden ekologisen kestävyyden mitta. Tämä uusi lähestymistapa täydentää mutta ei korvaa luonnon säilyttämiseen keskittyvää vanhaa lähestymistapaa.

Ekologinen kestävyys liittyy siten läheisesti toiseen luonnonsuojelukäsitteeseen – ekosysteemin terveyteen. Ihmisen harjoittama kestävä maan käyttö ja kestävä asutus voivat johonkin rajaan saakka hyväksyä kompromissejä ekologisen eheyden suhteen – mitä vähemmän sen parempi – mutta ne eivät voi hyväksyä kompromisseja ekosysteemin terveyden suhteen (Callicott 1995). Angermeierin ja Karrin (1994)

mukaan eheys viittaa sellaisiin olosuhteisiin, joissa ihmisen vaikutus luontoon on mahdollisimman vähäinen. Sen sijaan ne ekosysteemit, joita ihmistoiminta on muuttanut, voivat edelleen olla terveitä. Rapportin (1995) määrittelemien ekosysteemin terveyden indikaattoreiden (mm. primaarituotanto, lajidiversiteetti, ympäristöstressien vastustuskyky ja palautuvuus) perusteella jotkut ekosysteemit voivat olla jopa terveempiä hoidettuina kuin luonnontilaisina (Callicott 1995).

Vaikka luonnonsuojelualueiden merkitys on erittäin suuri luonnon ekologisen eheyden suojelijana ja välillisesti myös ihmisen asuttamien ja hyväkseen käyttämien alueiden ekologisten toimintojen turvaajana, niin biodiversiteettipolitiikan suurimmat ongelmat liittynevät ehkä kuitenkin sellaisten ekosysteemien suojelemiseen, joita käytetään maataloudessa, metsätaloudessa, kalastuksessa ja vesitaloudessa. Ihmiskunta on absoluuttisesti riippuvainen tällaisten auringonenergiaa käyttökelpoiseen muotoon tehokkaasti vangitsevien ekosysteemien kestävyydestä. Siksi biodiversiteettipolitiikassakin on alettu kiinnittää erityistä huomiota juuri tällaisia ekosysteemejä käyttävien ja hoitavien taloudenpitäjien kannustimiin huolehtia ekosysteemiensä terveydestä. Ekologinen eheys ja ekosysteemin terveys eivät kuitenkaan ole puhtaasti luonnontieteellisiä käsitteitä eikä niille voida määrittää täsmällistä sisältöä. Callicottin (1995) mukaan terveys on siitä huolimatta ainakin johonkin rajaan asti ekosysteemin objektiivinen olotila, mutta ekosysteemin terveyden arvo tai hyvyys eivät tätä tietenkään ole. Biodiversiteetti, ekologinen eheys ja ekosysteemin terveys ovat toisiinsa läheisesti liittyviä mutta ei suinkaan identtisiä käsitteitä. Yhdessä ne ovat toisiaan täydentäviä luonnonsuojelunormeja. Luonnon tilan ja luonnon hoidon arviointiin selvästi tarvitaan tämäntyyppisiä uusia käsitteitä ja niiden ympärille kehittynyttä uudenlaista tutkimusparadigmaa (Costanza ym. 1992, Westra 1994).

Luonnonsuojelun prioriteettien sosioekonomisista kriteereistä

Luonnontieteellisiä luonnonsuojelun priorisointikeinoja sovellettaessa kiinnitetään yleensä vähän tai ei lainkaan huomiota moniin tärkeisiin päätöksentekijöitä huolestuttaviin sosiaalisiin, taloudellisiin ja kulttuurisiin tekijöihin. Sosioekonomisia lähestymistapoja käytetään sen vuoksi usein biologisten kriteerien "suodattimina". Tällöin biologisten kriteerien perusteella tehdään ensin suojeluehdotukset, joita arvioidaan sen jälkeen esimerkiksi kustannus-hyötyanalyysilla ja panostuotosmalleilla. Tällainen peräkkäinen (*sequential*) lähestysmistapa,

jossa taloustieteilijöiden tehtäväksi jää jo loppuunsuoritettujen ekologisten tutkimusten täydentäminen, on Youngin (1997) mielestä kuitenkin tehoton. Hän katsoo, että olisi huomattavasti haasteellisempaa kehittää sellaisia poikkitieteellisiä lähestymistapoja, joissa esimerkiksi ekologinen ja taloustieteellinen ymmärtämys yhdistetään. Sosioekonomiset priorisointikeinot (esimerkiksi taloudellisen arvon määrittäminen) pitäisi hänen mielestään integroida priorisointiprosessiin eikä vain käyttää tätä prosessia täydentävänä osana. Myös uusia "vihreitä" metsänkäsittelytapoja on pääosin kehitetty luonnontieteellisillä perusteilla. Taloustieteilijöitä on sitten pyydetty jälkikäteen laskemaan vaihtoehdosta toiseen siirtymisestä aiheutuvat yksityiset kustannukset sekä kansan- ja aluetaloudelliset vaikutukset. Mutta tätäkään lähestymistapaa ei voida pitää tehokkaana. Eikö preferenssi-informaatio (esim. tulonmenetystä kompensoivan esteettisen vaikutelman luominen) voitaisi ottaa huomioon jo käsittelyvaihtoehtoja kehitettäessä?

Integroivassa luonnonsuojelusuunnittelussa pyritään yhdistämään ekologiset, sosioekonomiset ja kulttuuriset seikat jo alusta pitäen toisiinsa. Tällöin biodiversiteetin katoamisen taustasyistä (*underlying causes*) ja näihin syihin vaikuttamisesta tulee suojelusuunnittelun lähtökohta. Integroivia suunnitelmia onkin vähitellen alettu pitää täydentäviä suunnitelmia parempina ja viime aikoina on myös jonkin verran edistyttykin sosiaalista, taloudellista ja biologista informaatiota yhdistelevien suunnitelutekniikoiden kehitystyössä (Lockwood ym. 1997). Integroivat suunnitelmat antavat mahdollisuuden löytää uusia tapoja alentaa biodiversiteetin suojelun taloudellisia ja budjettitaloudellisia kustannuksia.

Täydentävä, peräkkäinen suunnittelu perustuu usein vain kustannustehokkuuden, ei taloudellisen tehokkuuden tavoittelulle. Sosioekonomista panosta tarvitaan siinä siten sen takaamiseksi, että suojeluohjelmat ovat kustannustehokkaita. Tämän ajattelun taustalta löytyy usein oletus jonkinlaisesta objektiivisesta ja ehdottomasta suojelutavoitteesta, jolloin selvitettäväksi jää vain se, mikä on taloudellisesti tehokkain tapa päästä tuohon tavoitteeseen eli esimerkiksi kuinka suojellaan mahdollisimman kustannustehokkaasti vaikkapa kaikki eläin- ja kasvilajit sukupuutoilta. Toinen ongelma on sitten suojeluohjelmien sosiaalisten ja taloudellisten vaikutusten arviointi (Jakobsson ja Dragun 1996). Sellaista arviointia tarvitaan poliittisen hyväksyttävyyden varmistamiseksi.

Monissa maissa ensimmäiset luonnonsuojelua tarkastelevat taloudelliset analyysit on tehty luonnonsuojelun vastustajien toimeksiannosta. Tyypillistä näille tutkimuksille on ollut keskittyminen suojelun paikallisiin lyhyen aikavälin tulo- ja työllisyysvaikutuksiin (sekä raaka-ainemarkkinoilla ilmeneviin vaikutuksiin). Raportoiduilla arvi-

oilla on yleensä saatu aikaan julkisia keskusteluja voimakkaasti ravisteleva shokkivaikutus (Loomis ja White 1996). Tällaista analyysia kutsutaan taloudelliseksi vaikutusanalyysiksi ja sillä on usein hyvin vähän mitään tekemistä suojelun pitkän aikavälin hyötyjen tai kustannusten kanssa. Mutta väistämättä on olemassa sellaisiakin tapauksia, joissa ehdotetuilla suojelusuunnitelmilla on hyvin merkittäviä ennustettuja sosiaalisia ja taloudellisia seurauksia. Vaikutusanalyyseja voidaankin käyttää hyväksi myös oikeudenmukaisuustarkasteluissa, koska niiden avulla on mahdollista identifioida voittaja- ja häviäjäryhmiä.

Jos luonnonsuojelun sosiaaliset kustannukset katsotaan kovin merkittäviksi tai jos luonnonsuojeluun liittyy huomattavia yhteiskunnallisia ristiriitoja, niin silloin tarvitaan mahdollisimman täydellinen taloudellinen ja sosiaalinen arviointi. Täydentävässä suojelusuunnittelussa otetaan kuitenkin käytännössä vain harvoin kaikkia suojelun sosiaalisia ja taloudellisia seurauksia huomioon. Siksi olisi alettava soveltaa myös taloudellisten markkinattomien arvojen mittaamista varten kehitettyjä arvottamistekniikoita, koska monia esimerkiksi lajien suojeluun liittyviä hyötyjä ei vaihdeta markkinoilla. Suojelusta aiheutuu sekä hyötyjä että kustannuksia ja erityisesti nettovaikutukset olisi syytä selvittää pelkkien bruttokustannusten tai -hyötyjen sijasta. Taloustieteilijät ovatkin viimeisten kolmen vuosikymmenen aikana kehittäneet tekniikoita, joilla voidaan arvottaa markkinattomia hyötyjä.

Ehkä kaikkein tärkein erilaisia arviointikeinoja toisistaan erottava piirre on se, arvioidaanko vaikutuksia rahassa vai ilman rahaa. Rahoitusanalyysi, kustannus-tehokkuusanalyysi ja kustannus-hyötyanalyysi ovat tunnetuimmat rahamittaan perustuvat yhteiskunnallisten hankkeiden taloudelliset arviointimenetelmät. Näistä rahoitusanalyysi on puhtaasti liiketaloudellinen lähestymistapa. Kustannus-tehokkuusanalyysin avulla päätöksentekijät voivat vertailla vaihtoehtoisia keinoja päästä ennalta asetettuihin tavoitteisiin keinojen suhteellisten kustannusten perusteella (Bingham ym. 1995). Kustannus-tehokkuusanalyysi perustuukin käytettävissä olevaan kustannusinformaatioon ja tehokkuus määritellään siinä ei-rahamittaisiin tavoitteisiin nähden. Kustannustekniikat ovat hyödyllisiä, kun halutaan suosia kustannuksiltaan edullisia suojeluvaihtoehtoja. Kustannus-tehokkuuteen viitataan usein varsinkin silloin, kun olemassaolevia suojelustrategioita epäillään huonoiksi. Esimerkiksi Pressey ja Tully (1994) ovat tarkastelleet opportunistisen eli *ad hoc* suojelualuevalinnan kustannuksia Australiassa ja Metrick ja Weitzman (1996) ovat paljastaneet tutkimuksessaan poliittisten suojelukriteerien vääristäviä vaikutuksia. Näissä selvityksissä on joko implisiittisesti tai eksplisiittisesti korostettu monia sellaisia vaikeuksia, joita esiintyy yritettäessä samanaikaisesti optimoida sekä taloudellisia että biologisia kriteereitä.

Hyvin yksinkertaista lajien maksimilukumääräperiaatettakin on joskus ehdotettu otettavaksi käyttöön. Siinä lajit asetetaan suojelukustannusten perusteella järjestykseen ja käytettävissä olevat varat kohdennetaan siten, että ensin suojellaan se laji, jonka suojelukustannukset ovat alhaisimmat, minkä jälkeen siirrytään suojelemaan toiseksi halvinta ja edelleen aina edellistä kalliimpaa lajia kunnes koko budjetti on tyhjennetty. Tätä metodia käytettäessä oletetaan kuitenkin implisiittisesti, että kaikkien lajien suojelun hyödyt ovat samat. Tässä tapauksessa pitäisi lisäksi löytää jokin keino päättää siitä, kuinka suuri lajien suojelun kokonaisbudjetti tarvitaan. Yksi mahdollisuus on soveltaa kokonaisbudjetin määrittämiseen niin sanottu *contingent valuation* -menetelmää ja antaa sen jälkeen vaikkapa asiantuntijoiden ratkaista prioriteetit (Jakobsson ja Dragun 1996).

Suojelupäätösten suurimmat ongelmat liittyvät kuitenkin tavoitteiden selvittämiseen eikä kustannus-tehokkuusanalyysi ole riittävä menetelmä taloudellisen tehokkuuden määrittelemiseen. Merkittävin luonnonsuojelun tavoitearvioinnin taloudellinen lähestymistapa on taloudellisen tehokkuuden käsitteeseen perustuva kustannus-hyötyanalyysi. Kustannus-hyötyanalyysissa erilaisten vaihtoehtojen yhteiskunnallisia kustannuksia ja hyötyjä verrataan yli ajan ja yritetään maksimoida yhteiskunnan resurssien arvo. Tällöin myös yhteiskunnallisista kustannuksista ja hyödyistä mahdollisimman suuri osa arvioidaan rahamittojen avulla. Kustannus-hyötyanalyysi on menetelmä, jonka taustalta löytyy oppi "markkinoiden epäonnistumisesta".

V.K. Smith (1996) ehdotti äskettäin, että ympäristötaloustieteessä pitäisi vähitellen alkaa puhua kustannus-hyötyanalyysin sijasta "resurssiarvioinnista" ("*resource evaluation*"). Kustannus-hyötyanalyysin sovellutuksethan ovat laajentuneet perinteisistä julkisista hankkeista kattamaan jo hyvin laajoja ongelma-alueita. Nykyistä laajempi termi kuvaisi Smithin mukaan paremmin sitä, mitä itse asiassa tällä hetkellä jo tehdään kun arvioidaan luonnon- ja ympäristöresurssien allokaatiopäätösten tehokkuusseuraamuksia. Tämän päivän tyypillinen resurssiarviointitilannehan ei ole mikään projekti, vaan se voi liittyä esimerkiksi johonkin sellaiseen säätelytoimenpiteeseen, joka asettaa rajoitteita sille, kuinka pitkälle vietyjä yksityiset aktiviteetit taloudessa ympäristövaikutustensa osalta saavat olla.

Politiikkatavoitteiden välisten erilaisten ristiriitojen analysointitarve voi kuitenkin lisätä vähitellen tarvetta löytää yksiulotteisia rahamittoja parempia analyysityökaluja. Sellaisia saattaisivat olla niin sanotut monitavoitteiset eli monikriteeriarviointimenetelmät (Munda ym. 1994). Neuburger ja Fraser (1993) esittävät vaihtoehdoksi niin sanottua demokraattista päätösanalyysia, jota voidaan pitää kustannus-tehokkuusanalyysina, johon liitetään laajoja ja poliittisesti määrittyneitä

tavoitteita. Järjestelmän avainpiirre on perusoikeuksien huomioon ottaminen. Perusoikeudet ovat oikeuksia siinä mielessä, että niiden tuottamiseen yhteiskunnalla on velvollisuus, jotta jokainen ihminen voi toteuttaa itseään moraalisena toimijana. Tällainen ajatus perustuu ei-utilitaristiseen arvoteoriaan sekä käsitykseen toiminnan ensisijaisuudesta arvottamiseen nähden. Tällaisen arvoteorian mukaan luonnonsuojelupäätöksiä voidaan tehdä ilman luonnon eksplisiittistä arvottamista.

Vaikka luonnonsuojelulla turvattavien taloudellisten arvojen selvittäminen olisikin suojeluprioriteettien määrityksen välttämätön ehto se ei kuitenkaan olisi vielä silloinkaan riittävä ehto. Pitäisi lisäksi tuntea arvojen henkilöiden tai henkilöryhmien välinen jakaantuminen. Viime aikoina onkin alettu puhua sosiaalisesta ja kulttuurisesta kestävyydestä korostamalla esimerkiksi yhteiskunnallisen oikeudenmukaisuuden huomioon ottamista kestävyyden määrittelyssä (Rannikko 1997). Mutta tasa-arvo ja oikeudenmukaisuus ovat myös taloudellisen kestävyyden käsitteen olennaisinta sisältöä. Taloudellisen oikeudenmukaisuuden yhteydessä ei puhuta vain sukupolven sisäisestä vaan myös sukupolvien välisestä oikeudenmukaisuudesta. Oikeudenmukaisuus ei siksi voi mitenkään olla se kaikkein olennaisin asia, jonka perusteella taloudellisen ja sosiaalisen kestävyyden käsitteet voidaan erottaa toinen toisistaan.

Toisaalta biodiversiteetin köyhtyminen uhkaa merkittävällä tavalla niin taloudellista kuin sosiaalista kestävyyttä eli luonnon monimuotoisuuden varassa historiallisesti kehittyneiden kulttuurien, yhteisöjen ja elinkeinojen olemassaoloa. Biodiversiteetin suojelua voidaan jo tämän vuoksi pitää keinona turvata kestäviä kulttuureja, yhteisöjä ja elinkeinoja. Voi olla, että sosiaalisen kestävyyden määrittelemiseksi tarvitaan nykyistä kehittyneempää ekologisen kestävyyden käsitteen pohdintaa (Callicott ja Mumford 1997). Koska sosiaalinen ja taloudellinen järjestelmä ovat molemmat niitä itseään laajemman luonnonjärjestelmän osia, niin pitkällä aikavälillä ei voida suojella myöskään inhimillisiä arvoja suojelematta sitä kontekstia, jossa nuo arvot ovat kehittyneet.

Norton (1995) on kehittänyt sellaista luonnonhoidon käsitteellistä mallia, jonka lähtökohtana on niin sanottu heikon ihmiskeskeisyyden (*weak anthropocentrism*) periaate (Sterba 1994). Norton kutsuu lähestymistapaansa tieteelliseksi kontekstualismiksi (*contextualism*). Kritiikkiä sitä kohtaan on esittänyt muun muassa Steverson (1995). Kontekstualistisen luonnonhoidon lähestymistavan olennainen elementti on sitoutuminen suojelemaan ekologisten järjestelmien eheyttä ja terveyttä. Ekologiset järjestelmäthän ovat se konteksti, jonka sisällä ihmisyhteisöt ovat kehittyneet. Koska ekologiset järjestelmät kulttuureja laajempina järjestelminä muuttuvat kulttuureja hitaammin, tarjoavat ne inhimillisille toiminnoille "esiintymislavan". Inhimilliset kult-

tuurit voivat kehittyä, kun vain huolehditaan siitä, että ihmistoiminta ei tuhoa ympäristön eheyttä ja terveyttä.

Sosiaalisen kestävyyden yhteydessä viitataan usein myös paikallisen väestön mahdollisuuksiin saada osallistua omaa elinympäristöään koskevaan päätöksentekoon. McNeelyn (1997) mielestä tässä yhteydessä on kuitenkin olennaista kysyä, millä tavalla paikalliselle väestölle saadaan samanaikaisesti syntymään sekä määräysvalta että vastuu luonnosta, kun pidetään lisäksi huolta kansallisesta (ja globaalista) perspektiivistä. Paikallinen luonnonkäyttöhän ei enää voi mitenkään olla riippumatonta yleisestä ympäristön tilan kehityksestä luonnon koko ajan käydessä entistä niukemmaksi. Kaikkea luontoon vaikuttavaa toimintaa pitäisikin tarkastella yhtäaikaa useammasta kuin vain yhdestä spatiaalisesta mittakaavasta (skaalasta).

Myös metsäekosysteemejä olisi tulevaisuudessa voitava tarkastella samanaikaisesti useammasta kuin yhdestä mittakaavasta. Metsikkötasolla voidaan, kuten tähänkin asti, olla eniten kiinnostuneita puuntuotannosta, valuma-aluetasolla virtaamien kontrollista, tätä laajemmalla aluetasolla biodiversiteetin ylläpidosta ja globaalilla tasolla hiilen sidonnasta (Toman ja Ashton 1996). Tehokas metsänhoito tarkasteleekin ekosysteemisiä olosuhteita yhtä aikaa kaikissa näissä mittakaavoissa (*at multiple scales*). Alemman skaalan olosuhteet riippuvat nimittäin ylemmän skaalan systeemitiloista samalla kun ne myös vaikuttavat ylemmän skaalan systeemitiloihin. Toman ja Ashton (1996) huomauttavat, että erilaisia paikallisia ympäristömuutoksia voitiin ennen hyväksyä suhteellisen helposti siksi, että mahdollisuudet korvata menetettyjä ekosysteemipalveluja (arvoja) laajemmasta järjestelmästä saatavilla palveluilla olivat paremmat kuin tänä päivänä, kun on korvattava tuohon laajaan järjestelmään kohdistuvia vahinkoja. Entisaikoina korvaavuuspaineet eivät siten olleet samantasoisia kuin ne ovat nykyisten uhkatekijöiden, kuten lajien ja biodiversiteetin katoamisen sekä ilmaston muutoksen, kohdalla. Tämän päivän uhkatekijät ovat globaaleja ja koskettavat kerrallaan aina erittäin suuria alueita. Mutta sen selvittäminen, mitkä mittakaavat ovat korvattavuusongelman kannalta kriittisiä, on kuitenkin vasta alkutekijöissään. Tämän tyyppistä työtä ovat tehneet ainakin Norton ja Ulanowicz (1992), jotka lähtivät tarkastelussaan liikkeelle sellaisesta ekologisia rakenteita koskevasta näkemyksestä, joka pitää sisällään ajatuksen osajärjestelmien hierarkiasta. Tällaisen hierarkiateorian pääolettamus on se, että osajärjestelmän muutosdynamiikka on laajemman järjestelmän muutosdynamiikkaa nopeampi (hierarkisesta ekosysteemikäsitteestä ovat kirjoittaneet O'Neill ym. 1986).

Temporaalinen dynamiikka on tunnetusti ollut taloustieteilijöiden keskeisen mielenkiinnon kohde jo usean vuosikymmenen ajan. Spati-

aalista dynamiikkaa taloustieteilijät ovat sen sijaan tutkineet joitakin poikkeuksia (aluetaloustieteilijöitä) lukuunottamatta huomattavasti vähemmän (Bockstael 1996). Kuitenkin ekologeille ekologisten järjestelmien spatiaalinen dynamiikka on vähintään yhtä tärkeä asia kuin niiden temporaalinenkin dynamiikka. Elinympäristöjen spatiaalisella järjestäytymisellä on voitu osoittaa olevan erittäin merkittävä vaikutus lajien diversiteettiin ja oikeastaan kaikkiin ekologisiin prosesseihin. Taloustieteilijöiden käyttämä poikkileikkausdata on usein kyllä spatiaalista, mutta siitä huolimatta he selvittävät spatiaalisia riippuvuuksia kovin harvoin. Eri mittakaavoissa (skaaloissa) ilmenevät maankäytön muutokset ovat kuitenkin mitä ilmeisemmin kaikkein merkittävimmät ekologisiin toimintoihin vaikuttavat tekijät. Maankäytön ja -hoidon muutokset voivat siten olla keskeisimmät ympäristömuutosten taustalla olevat näkyvät syyt (*proximate causes*).

Maa-alueiden tuottamien tavaroiden ja palvelusten optimaaliset yhdistelmät ja arvot riippuvat aina valitusta analyysimittakaavasta (Gottfried ym. 1996). Skaalaongelman vuoksi yksinään toimivat maan(metsän)omistajat eivät voi tuottaa sosiaalisesti optimaalista tavaroiden ja palvelusten yhdistelmää vaikka omistusoikeudet kaikkiin mahdollisiin resursseihin olisikin täydellisesti määritetty. Ulkopuolisen väliintulon tarve ei spatiaalisen ongelman pysyvyyden vuoksi milloinkaan poistu. Maanomistajat vaikuttavat maisema- tai aluetason ekologisiin prosesseihin aina yhdessä ja siksi heitä on pakko tarkastella ja ohjata ryhmänä.

Yhdysvaltain ympäristöviraston (US-EPA) äskettäin työnsä päättäneen niin sanotun ekosysteemin arvottamisfoorumin mielestä ekosysteemin arvottamisen menetelmiä pitäisi nykyisestään huomattavasti parantaa ja kehittää (Bingham ym. 1995). Foorumin käsityksen mukaan ekosysteemitilojen muutosten arvottaminen edellyttää kuitenkin sitä, että pitäisi entistä paremmin ymmärtää ekosysteemien toimintaa sekä sitä, millä tavalla ihmistoiminta niihin vaikuttaa.

Ekosysteemin arvottamisesta

Biodiversiteetin suojelun perustavoitteena ei välttämättä ole lajien itsetarkoituksellinen säilyttäminen vaan ekosysteemien sellaisten tuotannollisten potentiaalien turvaaminen, joihin ihmisen harjoittama taloudellinen toiminta lopulta perustuu. Perringsin mukaan:

> *".. what matters is the role of the mix of species in mediating the main ecological functions and processes that support the production of ecological goods and services.The problem is not simply to find the ten percent of the world's habitats that preserve the greatest number of species, but to ensure*

that there is sufficient diversity in all of the world's habitats to support activities on which humanity depends. While this may include the protection of all species in remaining refugia, it also means the protection of enough species outside those refugia to assure the sustainability of development processes. The value of biodiversity (as distinct from individual biological resources) outside of the remaining refugia lies in its contribution to the resilience of the systems to which it belongs... There is little advantage in investing in the protection of refugia if the opportunity cost is the collapse of those systems which support agriculture, forestry and fisheries" (Perrings 1997).

Tuotannollisten toimintojen jatkuvuus riippuu ekosysteemien palautumiskyvystä (*resilience*). Palautuvuuden voidaan katsoa lisääntyvän järjestelmän monimutkaistuessa ja ekosysteemin monimutkaisuutta voidaan mitata sen biodiversiteetillä (Naeem ym. 1994, Tilman ja Downing 1994, Holdgate 1996). Ekosysteemin sisältämän biodiversiteetin ja sen prosessien välinen riippuvuus ei kuitenkaan ole yksinkertainen tai selvä asia. Mitenkään helppoa ei ole selvittää sitä, milloin ja mihin prosesseihin minkäkinlainen diversiteetin väheneminen vaikuttaa.

Monimuotoisten ekosysteemien olemassaololla on kuitenkin olennainen merkitys taloudellisten aktiviteettien ylläpidolle ja sitä kautta kaikelle ihmiselämälle. Taloustieteilijöiden tietämys ekologisiin järjestelmiin sisältyvistä taloudellisista arvoista ja näiden järjestelmien suojelemisen kustannuksista on toistaiseksi melko epätäydellistä. Epäjatkuvuuksien, peruuttamattomuuksien, kynnysten sekä erilaisten monimutkaisten vuorovaikutusten esiintyminen merkitsevät kaikki yhdessä sitä, että taloustieteen yleisiä välineitä ja menetelmiä on erittäin vaikea soveltaa ekosysteemien yhteyteen.

Wood (1997) muistuttaa siitä, että biodiversiteetin arvo sekoitetaan kovin usein sekä potentiaalisten että aktuaalisten biologisten resurssien arvoihin. Hänen mukaansa biodiversiteetin ja biologisten resurssien käsitteiden välinen ero pitäisi kuitenkin tehdä hyvin selväksi. Biodiversiteetti on välttämätön edellytys biologisten resurssien pitkän aikavälin säilymiselle. Woodin mukaan biodiversiteetti on olennainen ympäristöedellytys siinä missä auringonvalo ja maan vetovoimakin. Kahden jälkimmäisen säilymisestä ihmisten ei kuitenkaan tarvitse kantaa minkäänlaista huolta. Biodiversiteetti eroaa näistä siinä, että ihmiset voivat sitä muuttaa.

Joillakin ekosysteemien ominaisuuksilla on ilmeistä ja välitöntä taloudellista tai muuta merkitystä, kun taas joidenkin ominaisuuksien merkitys ilmenee vasta pitkällä aikavälillä tai vasta globaalissa mittakaavassa. Ekosysteemien resurssien, palveluiden ja ominaisuuksien luokittelu auttaa kuitenkin päättämään siitä, mitä hyötyjä yleensä ryhdytään arvottamaan sekä valitsemaan erilaiset, kullekin ominaisuudelle parhaiten soveltuvat arvottamismenetelmät (Bingham ym. 1995).

Esimerkiksi suojelualuevalinnan kannalta on hyvin olennaista löytää ekosysteemien säilyttämiseen nähden yhteensopivat ekosysteemien käyttömuodot. Tällaiset käyttömuodot aiheuttavat ekosysteemille intensiteetiltään vain hyvin heikkoa ja lyhytkestoista häiriötä, jolloin ekosysteemin toiminnot voivat nopeasti palautua ennalleen.

Ekosysteemeistä saatavien resurssien lisäksi yhteiskunnat arvostavat myös ekosysteemien prosesseja. Ekosysteemien resurssien ja prosessien muodostamista kokonaisuuksistahan lopulta ovat lähtöisin kaikki ekosysteemeistä saatavat tavarat ja palvelukset, siis hyödyt. Erityisen tärkeä asia olisikin yrittää keksiä uusia innovatiivisia keinoja arvottaa ekosysteemien säätteleviä toimintoja eli ekosysteemien epäsuoria hyötyjä. Tämä ei tarkoita sitä, etteikö ekosysteemin rakenteellisten komponenttien (resurssien) arvottaminen olisi enää tärkeää. Niiden, kuten puutavaran, riistan ja virkistyskäytön hyötyjä on kuitenkin tutkittu tähän päivään mennessä jo paljon ja näiden hyötyjen arvo ymmärretään yleensä hyvin. Ekosysteemien toimintoihin perustuvien palvelujen, kuten ilmaston säätelyn ja veden puhdistumisen hyötyjä päätöksentekijät ja kansalaiset ymmärtävät sen sijaan huomattavasti huonommin ja niiden arvottamisen menetelmätkin ovat edelleen hyvin epätäydellisiä. Ekosysteemien epäsuoraa toiminnallista merkitystä on joskus yllättävän vaikea jopa havaita. Mutta esimerkiksi puhtaan veden saatavuudella voi olla paikallisesti huomattava taloudellinen arvo. Siksi voidaan perustellusti päätellä, että ekosysteemien arvoja on tähän saakka melkoisesti aliarvioitu.

Kaikki ekosysteemihyödyt tulisi sisällyttää ekosysteemitilan (tilamuutosten) taloudellista kokonaisarvoa kuvaaviin laskelmiin. Tällaiset hyödyt voidaan luokitella seuraavalla tavalla:

a) Suorat (kuluttavat ja kuluttamattomat) käyttöarvot
b) Epäsuorat käyttöarvot
   – ekosysteemin toimintojen tai säätelevien ympäristöpalveluiden taloudelliselle toiminnalle (tai muille ekosysteemeille) antama tuki ja suoja (esim. veden ja ilman laatu)
c) Passiiviset käyttöarvot (olemassaolo- ja perintöarvot).

Kaikkiin edellä mainittuihin ekosysteemitilan taloudellisen kokonaisarvon osiin sisältyy lisäksi optioarvoja. Vaikka kokonaisarvon osien arvot voidaan periaatteessa laskea yhteen, niin käytännössä on syytä olla varovainen tällaisten laskelmien tekemisessä. Tämä johtuu hyödykkeiden tuotantomahdollisuuksien välisistä vastavaikutussuhteista (*trade-offs*) (Barbier 1994). Vaikka onkin tärkeää disaggregoida ekosysteemin ominaisuuksia arvottamista varten, niin näiden erilaisten ominaisuuksien välillä vallitsevat täydentävyys- ja korvaavuussuhteet on otettava huomioon käyttöarvojen summaa tai kokonaisarvoa lasket-

taessa. Jos tämä jää tekemättä, niin ekosysteemin arvo voidaan yliarvioida kaksin- tai moninkertaisen laskennan vuoksi.

Ekologisilla järjestelmillä on myös taustafunktioita (*underlying functions*), jotka ovat kaikkien ekologisten toimintojen edellytys (Moran ja Pearce 1996). Niin sanotut ekosysteemin primaariarvot sisältävät ekosysteemin merkityksen myös sille itselleen ja vasta ekosysteemin primaaritoiminnoista voidaan johtaa ekosysteemin sekundaariset toiminnot (Gren ym. 1994). Sekundaarisista toiminnoista puolestaan johdetaan ekosysteemin merkitys muille ekosysteemeille ja ihmiselle. Ekosysteemin kokonaistuotos jakaantuu siten seuraaviin tarkoituksiin:

- ekosysteemin omaan kehitykseen,
- vienteihin muihin ekosysteemeihin ja
- vienteihin ihmisyhteiskuntiin (ja edelleen takaisin ekosysteemeihin).

Ekosysteemeihin sisältyy siten eräänlainen "liima", koossapitävä voima ja tällä "liimallakin" on oma arvonsa. Ekosysteemin primaarista kokonaisarvoa on kuitenkin äärimmäisen vaikea mitata. Ekosysteemin taloudellinen kokonaisarvo on näin ollen sen eräänlainen 'sekundaarinen' kokonaisarvo (Barbier 1995). Niinpä ekologisen järjestelmän taloudellinen kokonaisarvo on hyvin helposti aliarvio sen kokonaismerkityksestä.

Ympäristötoiminnoilla voi siten olla ihmiselle huomattavaa epäsuoraa käyttöarvoa ja tällaisten hyötyjen arvottaminen on mitä olennaisin asia arvioitaessa jonkin ekosysteemin taloudellista kokonaisarvoa. Costanza ym. (1997) ovat laskeneet koko maailman ekosysteemipalveluiden taloudellisen arvon. Se on heidän mukaansa suuruudeltaan 1,8 kertaa maapallon nykyinen bruttokansantuote (BKT). Tämä tulos julkaistiin äskettäin *Nature*-aikakauslehdessä. Globaalin lajidiversiteetin itsetarkoituksellinen säilyttäminen ei siten ole biodiversiteetin suojelun ainoa tavoite, vaan myös ekosysteemien eheyden tai terveyden ylläpitäminen eri mittakaavoissaan.

Ympäristöhyötyjen taloudellisesta arvottamisesta

Taloustieteilijät kiinnittävät yleensä aina ensin huomionsa hyvin määriteltävissä olevien resurssien kaupallisiin eli markkina-arvoihin. Myös biodiversiteettiin liittyy suoraan monenlaisia kaupallisia arvoja (Peters ym. 1989). Biologisilla resursseilla on kaupallista arvoa esimerkiksi erilaisina raaka-aineina tai informaationa, kuten ravintoaineina, lääkkeinä (Balick ja Mendelsohn 1991), geneettisenä jalostus-

materiaalina sekä toistaiseksi tuntemattomina tulevaisuudessa löydettävinä resursseina, joille keksitään käyttötarkoituksia vasta myöhemmin (Mendelsohn ja Balick 1995). Näiden lisäksi kaupallista arvoa on myös mahdollisuuksilla harjoittaa luonto- ja ekomatkailua (Tobias ja Mendelsohn 1991). Gowdy (1997) on hiljattain laatinut yhteenvedon biodiversiteetin markkina-arvoja selvittäneistä tutkimuksista. Kaupallisia arvoja voidaan jossakin määrin jopa lisätä määrittämällä biologisille resursseille omistusoikeuksia (Goldstein 1991, Sedjo ja Simpson 1995). Biodiversiteetti on kuitenkin pääosin julkishyödyke, joten pelkät kaupalliset arvot riittävät vain hyvin harvoin esimerkiksi jonkin tietyn alueen suojelun taloudelliseksi perusteluksi. Keskittämällä huomio vain kaupallisiin arvoihin luonnonsuojeluehdotukset saadaan helposti näyttämään taloudellisesti kannattamattomilta.

Taloustieteellisillä tutkimuksilla on viime vuosina voitu kuitenkin osoittaa myös se, että luonnonsuojelulla on joskus jopa huomattava taloudellinen arvo (taloudellinen ja kaupallinen arvo ovat eri asioita). Eri puolilla maailmaa tehdyt nyt jo määrällisestikin runsaslukuiset tutkimukset osoittavat lähes yksimielisesti sen, että ihmiset ovat keskimäärin valmiit antamaan jopa merkittäviä rahasummia erityisesti heille tuttujen ja symboliselta merkitykseltään tärkeiden eläinlajien tai jäljellä olevien erämaisten alueiden suojeluhankkeisiin. Luonnonsuojeluvaihtoehto on monta kertaa osoittautunut kaikki kustannuksetkin huomioon ottaen taloudellisesti hyvin kannattavaksi.

Mutta esimerkiksi uhanalaisia lajeja ei myydä ja osteta markkinoilla. Niinpä taloustieteilijät ovat kehittäneet hypoteettisen markkinamenetelmän, niin sanotun *contingent valuation* -menetelmän (CVM), jossa tiedustelututkimusten yhteydessä mitataan kansalaisten maksuhalukkuutta (*willingness to pay*, WTP) julkishyödykkeisiin (kuten luonnonsuojeluun) tai sellaisista luopumiseen liittyvää kompensaation hyväksymishalukkuutta (*willingness to accept compensation*, WTA). Markkinahinnan puuttuminenhan ei merkitse taloudellisen arvon puuttumista. *Contingent valuation* -menetelmällä simuloidaan hypoteettiset markkinat, jotta saadaan selville hintoja, jotka voidaan edelleen laskea mukaan hyvinvointilaskelmaan, minkä jälkeen on mahdollista määrittää ympäristön erilaisten käyttövaihtoehtojen hyvinvointieurauksia. Avainkysymys tämän menetelmän tarkastelemisessa liittyy sen tarjoamiin mahdollisuuksiin mitata niin sanottuja olemassaoloarvoja (*existence values*), jotka ovat olennainen ja usein tärkein luonnonsuojelun taloudellisen kokonaisarvon osa.

Tämän artikkelin tavoitteena ei erityisesti ole esitellä ympäristömuutosten taloudellisen hyödyn mittaamisen teoreettista taustaa. Lukija voi perehtyä tähän asiaan vaikkapa tutustumalla ympäristötaloustieteen tuoreimpiin oppikirjoihin, jollaisia ovat esimerkiksi

Perman ym. (1996) ja Hanley ym. (1997) tai aihetta valaiseviin artikkeleihin, joista tässä manittakoon esimerkkinä Bergstrom (1990) (ks. myös "klassikko" Currie ym. 1971). Taloustieteilijöillä on kuitenkin oma arvon määritelmänsä, joka perustuu rationaalisuuden ja kuluttajan suvereniteetin ajatuksille. Uusklassiset taloustieteilijät olettavat, että yksilö tietää aina johdonmukaisesti sen mitä hän haluaa ja että jokainen yksilö on itse paras henkilö suorittamaan ne valinnat, jotka vaikuttavat hänen omaan henkilökohtaiseen hyvinvointiinsa. Jos henkilö pitää esimerkiksi parantunutta ympäristön laatua parempana asiana kuin jotakin lisäystä käytettävissään olevissa kulutustavaroissa, niin tätä on pidettävä hänen omien tarkoitusperiensä kannalta johdonmukaisena valintana. Niinpä yksilöiden oletetaan kykenevän arvottamaan myös ympäristömuutoksia taloudellisesti niiden markkinattomuudesta huolimatta.

Taloudellisen hyödyn mittauksen taustalta löytyy olettamus yksilöllisten preferenssien (kuluttajapreferenssien) olemassaolosta. Kuluttajan oletetaan kykenevän vertaamaan erilaisia hyödykekoreja toisiinsa ja asettamaan ne paremmuusjärjestykseen. Preferenssien on kuitenkin täytettävä kolme ehtoa, jotka ovat täydellisyyden, transitiivisuuden ja refleksiivisyyden vaatimukset. Tällaisten aksiomaattisten rajoitusten tarkoituksena on taata preferenssijärjestyksen johdonmukaisuus ja hyötyfunktion olemassaolo. Aksioomat muodostavat samalla sellaisen matemaattisen perustan, jonka varassa taloustieteilijät voivat mallittaa rationaalista valintaa. Kun yksilöiden valinnat oletetaan johdonmukaisiksi, ne ovat myös ennustettavissa. Kuluttamisen päämääränä pidetään yleisesti hyödyn maksimointia. Rationaalinen kuluttaja valitsee silloin mahdollisten hyödykekorien joukosta aina sellaisen, jota hän preferoi eniten eli toisin sanoen sen, joka maksimoi hänen hyötynsä.

Ympäristöpalveluiden muutosten taloudelliset arvot eivät kuitenkaan heijastu suoraan markkinahinnoissa markkinahyödykkeiden arvojen tapaan. Ajatellaan nyt, että ongelmana on määrittää ympäristön laadun muutoksen taloudellinen arvo. Oletetaan samalla, että yksilö saa hyötyä sekä ympäristön laadusta että markkinahyödykkeistä. Koska uuden ja vanhan ympäristön tilan välistä hyötyeroa ei voida mitata suoraan, niin taloustieteilijät ovat kehittäneet niin sanotun kuluttajan ylijäämän käsitteen – hyödyn mittauksen rahamitan. Jos kuluttajaa rajoittavat muiden hyödykkeiden hinnat ja hänen oma tulotasonsa, niin ympäristön laadun taloudellinen arvo voidaan mitata hyötyfunktion suhteen maksuhalukkuus- ja hyväksymishalukkuuskäsitteiden kautta.

Halutessaan ympäristön laadun muuttuvan, henkilön maksimaalinen maksuhalukkuus (WTP) on rahamäärä (tulomuutos), joka palaut-

taa hänet ympäristömuutoksen jälkeen alkuperäiselle hyödyn tasolle. Tällaista maksimaalista maksuhalukkuutta nimitetään taloustieteellisessä kirjallisuudessa hicksiläiseksi kompensoivaksi ylijäämäksi (*compensating surplus*, CS). Arvon mitta on tällainen kompensoiva ylijäämä silloin, kun on olemassa uusi ympäristön laatu ja alkuperäinen hyötytaso. Minimaalinen hyväksymishalukkuus (WTA) on puolestaan hicksiläinen ekvivalenttiylijäämä (*equivalent surplus*, ES) ja se on rahamäärä (tulomuutos), jonka yksilö vaatii luopuakseen ympäristömuutoksesta. Arvon mitta on tällainen ekvivalenttiylijäämä silloin, kun on olemassa alkuperäinen ympäristön laatu ja uusi hyötytaso. Oikean mitan valinnassa on olennaista kiinnittää huomiota siihen, arvioiko yksilö muutosta alkuperäisestä hyötytasosta ja uudesta ympäristön palvelutasosta vaiko uudesta hyötytasosta ja alkuperäisestä palvelutasosta. Mitan valinnassa ei siten ole tärkeintä se, mikä on ympäristöpalvelussa tapahtuvan muutoksen suunta.

CVM-kirjallisuudessa on keskusteltu hyvin paljon siitä, mitä hyvinvointimittaa pitäisi milloinkin käyttää. Valintaa hyväksymishalukkuus- ja maksuhalukkuuskysymyksen välillä voidaan tarkastella omistusoikeusongelmana. Jos yksilöllä on oikeus myydä hyödyke, niin silloin hyväksymishalukkuus on sopiva mitta. Sen sijaan, jos yksilön on maksettava saadakseen hyödykkeen, niin siinä tapauksessa maksuhalukkuus on oikea mitta. Julkishyödykkeiden kohdalla ei kuitenkaan ole aina kovin selvää, kenellä niihin on milloinkin omistusoikeus vai onko kellään (ehkä yhteiskunnalla). Ympäristötaloustieteessä näyttää kuitenkin olevan voimassa sellainen sopimus, jonka mukaan ympäristömenetysten yhteydessä kompensaation hyväksymishalukkuutta pidetään teoreettisesti korrektina mittana. Mutta vaikka kompensaation hyväksymishalukkuutta pidetäänkin teoreettisesti sopivimpana mittana, niin käytännössä käytetään tavallisesti maksuhalukkuusmittaa, mikä johtuu vaikeuksista saada päteviä hyväksymishalukkuusestimaatteja. Käytännön tutkimuksissa maksuhalukkuusmitan käyttöä jatkettaneenkin edelleen, koska tarvittaisiin vielä runsaasti lisätutkimusta ennenkuin hyväksymishalukkuutta selvittäneiden tutkimusten tuloksia voitaisiin luotettavasti käyttää esimerkiksi ei-käyttöarvojen estimaatteina.

Kolmen viime vuosikymmenen aikana onkin aktiivisesti kehitetty tekniikoita, joiden avulla voidaan määrittää raha-arvoja myös sellaisille hyödyille, joita ei vaihdeta markkinoilla. *Contingent valuation* -menetelmä mukaanlukien tänään on käytettävissä jo melkoinen joukko menetelmiä, joiden avulla voidaan arvioida ympäristöhyödykkeiden tuotantoon liittyviä kustannuksia ja hyötyjä. Menetelmät voidaan jakaa 1) kustannus- ja 2) hyötytekniikoihin. Kustannustekniikoita ovat esimerkiksi tuotantovaikutusmenetelmä, vaihtoehtoiskustannusmenetelmä, inhimillisen pääoman menetelmä sekä ennaltaehkäisykustan-

nuksiin ja korvauskustannuksiin perustuvat menetelmät (Willis ym. 1996). Kustannustekniikat ovat käyttökelpoisia niissä tapauksissa, joissa hyötyjä on vaikea mitata ja silloin kun päätöksenteossa halutaan suosia edullisia vaihtoehtoja. Hyötyjen eksplisiittinen mittaaminen tapahtuu sen sijaan tutkimalla kansalaisten markkinattomiin hyödykkeisiin liittämiä preferenssejä, joko tarkkailemalla heidän käyttäytymistään, esimerkiksi heidän tekemiään ulkoilupäätöksiä tai tekemällä maksu- tai hyväksymishalukkuutta selvittäviä tiedustelututkimuksia (*surveys*). Hyötytekniikat jakaantuvat paljastettujen preferenssien menetelmiin (*revealed preference methods*) ja esitettyjen preferenssien menetelmiin (*stated preference methods*) (Braden ja Kolstad 1991). Paljastettujen preferenssien menetelmiä ovat muun muassa hedoninen hintamenetelmä (*hedonic price method*, HPM) sekä niin sanottuun kotitalouden tuotantofunktioon perustuvat menetelmät kuten esimerkiksi matkakustannusmenetelmä (*travel cost method*, TCM). Esitettyjen preferenssien menetelmiä ovat edellä mainittu *contingent valuation* -menetelmä (CVM) ja niin sanottu *choice experiment* -menetelmä (CEM) (Adamowicz 1995).

CVM on tehokas keino arvottaa yksittäistä hyvin määriteltyä suojeluhyödykettä, jonka vastaajat voivat joko hyväksyä tai hylätä jonkin vaihtoehtoisen hyödykkeen vuoksi. Kuitenkin käytännön luonnonhoitoa varten on kehitetty useita biodiversiteettistandardeja, joita on verrattava ja arvotettava. Kaikkiin näihin standardeihin liittyy erilaisia lajiyhdistelmiä ja -määriä, joten sellainen lähestymistapa, joka perustuu jonkinlaiselle valintakokeelle (*choice experiment*) saattaisi ehkä olla CV-menetelmää sopivampi keino ratkaista luonnonhoidon tavoiteongelmia. Tällaisessa lähestymistavassa ihmisiä pyydetään valitsemaan erilaisista vaihtoehdoista, jotka on kuvattu ominaisuuksina (*attributes*). Garrod ja Willis (1997) sovelsivatkin niin sanottua *contingent ranking* -tekniikkaa, eräänlaista järjestettyä valintakoetta, tutkiessaan kansalaisten erilaisiin metsänhoidon standardeihin ja näiden seurauksena syntyviin biodiversiteettitasoihin liittämiä preferenssejä. Myös Boxall ym. (1996) ovat soveltaneet tutkimuksessaan *choice experiment* -menetelmää.

Loomis (1996) on laatinut katsauksen metsien suojeluarvojen CVM-tutkimuksista ja Loomis ja White (1996) ovat tehneet yhteenvedon ja meta-analyysin harvinaisiin ja uhanalaisiin lajeihin liittyvistä CVM-tutkimuksista. Hyvän metsällisen yhteenvedon on tehnyt myös vanKooten (1995) painottamalla kuitenkin kanadalaisia tutkimuksia. deLacy ja Lockwood (1993) ovat puolestaan koonneet yhteen australialaisia töitä. Ovaskainen ym. (1997) ovat tehneet suppeahkon katsauksen metsien suojeluarvojen empiirisiin CVM-tutkimuksiin keskittymällä erityisesti Pohjoismaihin. Hanemannin (1994), Portneyn (1994),

Bishopin ym. (1995), sekä Mitchellin ja Carsonin (1995) artikkelit sekä Bjornstadin ja Kahnin (1996) teos ovat esimerkkejä tuoreimmista CV-menetelmän tieteellisistä arvioinneista. Jakobssonin ja Dragunin (1996) teos "*Contingent valuation and endangered species: Methodological issues and applications*" on puolestaan hyvä esimerkki biodiversiteetin taloudelliseen arvottamiseen keskittyneestä uusimmasta kirjallisuudesta. Tässä yhteydessä ei kuitenkaan tehdä selektiivistä, esimerkiksi taulukkomuotoista, katsausta olemassaolevien empiiristen tutkimusten tuloksiin. Maailmalla on tehty satoja ellei peräti tuhansia CVM-tutkimuksia. Erilaisten tekotapojen ja soveltamiskohteiden vuoksi näiden tutkimusten tulosten vertaileminen vaatisi hyvin perusteellista analyysia.

Biodiversiteetin taloudellisilla menetelmillä tapahtuvaa arvottamista on hyvin paljon arvosteltu, mutta päätöksentekijät haluavat joka tapauksessa käyttöönsä kvantitatiivista arvotietoa ja juuri sellaistahan taloudellinen arviointi kykenee tuottamaan, vieläpä teoreettisesti hyvin perustellulla tavalla. Kustannus-hyötyanalyysi on siksi ainakin periaatteessa käyttökelpoinen keino arvioida vaikkapa sitä, kuinka monta eliölajia kannattaa uhrata taloudellisen tuotannon vuoksi. Taloudellinen tehokkuus maksimoituu, kun lajien sukupuuttoon kuolemisen rajakustannus on yhtä kuin rajahyöty. Mutta tästä huolimatta ei kuitenkaan voitane ajatella sillä tavalla, että esimerkiksi lajien suojelun priorisoinnit voitaisiin kokonaan tehdä taloudellisen preferenssitarkastelun perusteella esimerkiksi suosittelemalla, että kannattaa säilyttää vain ne lajit, joiden suojelun odotetut nettohyödyt ovat positiiviset (Brown ja Swierzbisky 1988). F. Smithin (1996) mukaan toistaiseksi ei ole olemassa riittävää tieteellistä selvyyttä siitä, millä tavalla yhden tai useamman lajin tuhoutuminen vaikuttaa ekosysteemeihin ja miten näin muuttuneiden ekosysteemien dynamiikka vaikuttaa talouteen ja hyvinvointiin nyt ja tulevaisuudessa. Yksittäisten lajien optioarvohan riippuu kaikkien niiden muiden lajien olemassaolosta, joihin ne ovat ekologisesti liittyneitä. Kaikkien lajien suojelun arvoestimaattien vertaaminen yksittäisten lajien suojelun arvoestimaatteihin eli laajuusvaikutuskysymys (*scope*-ongelma) onkin yksi keskeisimmistä CVM:n metodologisista ongelmista. Useimmissa niissä tutkimuksissa, joissa on arvotettu uhanalaisten lajien suojelua, on keskitytty vain johonkin yksittäiseen lajiin kerrallaan.

Contingent valuation – eli CVM-tutkimuksista on viime vuosina käyty erittäin vilkas akateeminen keskustelu (Bateman ja Turner 1993). Menetelmää käsittelevässä nyt jo huomattavan laajassa tieteellisessä kirjallisuudessa on useimmiten tarkasteltu menetelmän soveltamisen teknisiä näkökohtia. Menetelmän kriitikot korostavat esimerkiksi vastausten harhaisuutta ja menetelmän riittämättömyyttä

preferenssien mittaamisessa (Hausman 1993). Tähän mennessä onkin tehty runsaasti CVM:n pätevyyttä selvittävää tutkimustyötä keskittymällä teoreettisiin ja operationaalisiin kysymyksiin. Toisentyyppistä kritiikkiä on kohdistettu menetelmän taustaoletuksiin kuten esimerkiksi siihen, että CV-kyselyiden vastaukset on tavallisesti oletettu kuluttajapreferenssien ilmauksiksi.

Ympäristönsuojelua käsittelevissä tiedusteluissa vastaajat voivat kuitenkin tehdä sosiaalisiin tavoitteisiin liittyviä kansalaisarviointeja (Sagoff 1988, Blamey ym. 1995, Blamey 1996). Tällöin he tekevät poliittisia arvioita eli toisin sanoen toimivat kansalaisina eikä suinkaan kuluttajina. He voivat siten tarkastella tilannetta myös puolueettomasti eikä vain oman yksilöllisen etunsa näkökulmasta. Tämän vuoksi CVM:n tulokset eivät ehkä sovellu kaikilta osiltaan kustannus-hyötyanalyysien informaatiopanokseksi. Kansalaisen näkökulmaa painottavia CV-tutkimuksia voidaankin pitää jonkinlaisina korvikeäänestyksinä. CV-tutkimuksia on mahdollista soveltaa kustannus-hyötyanalyysien ja korvikeäänestysten lisäksi myös ympäristövahinkojen korvaussummien määritykseen. CV-tutkimuksia suunniteltaessa olisikin aina aluksi syytä miettiä sitä, mitä hyötyjä ja mihin tarkoitukseen juuri näitä hyötyjä halutaan arvottaa. Ajankohtaisia CVM:n ongelmia ovat eettisiin arvoihin ja oman edun tavoitteluun perustuvien motiivien erottaminen toisistaan eli arvojen yhteismitattomuuden ongelmat, informaation epätäydellisyyden, oppimisen ja kuluttajan suvereniteetin väliset ongelmat sekä valintatilanteita ympäröivät institutionaaliset näkökohdat, kuten käsitykset omistusoikeuksista.

Ympäristötaloustieteilijät ovat viime aikoina keskustelleet hyvin paljon varsinkin siitä, millä tavalla luonnon passiivisia käyttöarvoja (*passive use values*) (ei-käyttöarvoja tai olemassaoloarvoja) voidaan arvioida ja missä laajuudessa ne tulisi ottaa huomioon ympäristöpoliittisia päätöksiä tehtäessä. Erityisesti on pohdittu sitä, voidaanko passiivisten käyttöarvojen estimaatteja sisällyttää kustannus-hyötyanalyyseihin ja ympäristövahinkojen korvaussummiin. Tuttu esimerkki jälkimmäisestä on Alaskassa vuonna 1989 sattuneen *Exxon Valdez*-öljyonnettomuuden oikeudenkäynti ja siihen liittynyt niin sanottu *Cambridge Economics* -keskustelu (Hausman 1993). Välittömästi tämän keskustelun jälkeen arvovaltainen niin sanottu NOAA-paneeli (mukana talousnobelistit Kenneth Arrow ja Robert Solow) laati arvion *contingent valuation* -menetelmän luotettavuudesta passiivisten käyttöarvojen mittaamisessa (United States Federal Register 1993). Tämä myös "*Blue Ribbon*" -paneeliksi kutsuttu ryhmä keskittyi kuitenkin vain metodisiin kysymyksiin. Mutta filosofiset keskustelut lienevät vähintään yhtä tärkeitä kuin metodiset (Mazzotta ja Kline 1995).

Ainakin Diamond ja Hausman (1993) katsovat, että CV-menetelmä mittaa jotakin muuta kuin sellaista taloudellista arvoa, joka sopii taloudellisen preferenssikäsitteen yhteyteen. Heidän mielestään CVM:n kaltaisten menetelmien käyttöön liittyy aina se vaara, että kustannus-hyötyanalyyseihin otetaan mukaan eettisiä arvoja. He osoittavat samalla, että kustannus-hyötyanalyyseihin voidaan lopulta sisällyttää vain itsekkäisiin (taloudellisiin) preferensseihin liittyvät arvot (Cummings ja Harrison 1995). Viime aikoina käytyjen keskustelujen perusteella tätä nykyä vallitseekin varsin suuri yksimielisyys siitä, että ei-käyttöarvot voidaan sisällyttää kustannus-hyötyanalyyseihin vain siinä laajuudessa, jolla niihin sisältyy sellainen olemassaoloarvo, jonka Krutilla (1967) alunperin määritteli.

Ympäristöfilosofi Mark Sagoffin (1994) mukaan olemassaoloarvon (*existence value*) käsite on merkki kaksinaisajattelusta taloustieteissä – samalla kertaa sekä havaitaan että kielletään moraaliseen vastuuseen perustuvien arvojen looginen luonne. Hänen mukaansa ympäristötaloustieteilijät ovat jo usean vuosikymmenen ajan yrittäneet ratkaista ongelmaa siitä, millä tavalla ei-hyvinvointiarvot – toisin sanoen sellaiset tavoitteet, joita yhteiskunta kannattaa niiden objektiivisuuden vuoksi (mikä johtuu esimerkiksi niiden itseisarvoluonteesta tai muista ideaalisista syistä) – voidaan sisällyttää hyvinvointifunktioon. Viime vuosina ympäristötaloustieteilijät ovatkin pohtineet hyvin paljon kysymystä siitä, voidaanko markkinattomilla taloudellisilla arvottamismenetelmillä mitata riittävän luotettavasti luonnon ei-käyttöarvoja (*non-use values*) ja onko luonnon ei-käyttöön (*non-use*) liittyviä taloudellisia arvoja edes olemassakaan. Tämä tarkoittaa käytännössä sitä, että vastuueettisten eli deontologisten taustamotiiviensa vuoksi tällaisia arvoja ei ehkä voida lainkaan tai voidaan vain osaksi sisällyttää rahamittoihin. Onkin alettu puhua yhteismitattomista arvoista.

Hyötyteoria ei kuitenkaan aseta mitään rajoitteita preferenssien tavoitteille. Mutta hyötyteorian tällaisesta joustavuudesta huolimatta on edelleen kyseenalaista, voidaanko moraali-ilmiötä sopeuttaa siihen sitenkään täydellisesti. Preferenssien transitiivisuus- ja täydellisyysoletuksethan edellyttäisivät tällöin sitä, että ihmisillä on selvä kuva myös siitä, mikä on oikein kaikissa valintatilanteissa ja kuinka paljon heidän on annettava painoa moraalilleen erilaisissa valintatilanteissa. Mutta moraalisia valintoja ei todennäköisesti voida kuvata täydellisellä ja transitiivisella preferenssifunktiolla. Moraalisten preferenssien järjestys on ainakin riippumaton välineellisiin arvoihin liittyvien preferenssien järjestyksestä. Amartya Sen (1977) erottaa tunnetulla tavalla toisistaan "sympatian" (*sympathy*) ja "moraalisen vastuun" (*commitment*) käsitteet. Hänen mukaansa moraalinen vastuu tarkoittaa halukkuutta tehdä jokin toimenpide siitäkin huolimatta, että oma hyvin-

vointi, johon sisältyy sekä puhtaan oman edun että sympatian komponentit, heikkenee. Sen kysyy, onko henkilö, joka toimii vastoin omaa kapeaa henkilökohtaista etuaan irrationaalinen tuntemansa vastuun vuoksi.

Sen tulee tässä itse asiassa erottaneeksi kaksi altruismin peruskategoriaa eli sympatian, jolloin altruisti huolehtimalla muista maksimoi oman hyvinvointinsa sekä vastuun, jolloin altruisti valitsee tietyn toiminnan siitäkin huolimatta, että sen seurauksena hänen henkilökohtainen hyvinvointinsa laskee (Crowards 1997). Näiden kahden erilaisen altruismin välinen ero on merkittävä. Omaan etuun perustuvassa altruismissa hyödytään tietämällä muiden hyötyvän. Epäitsekkäässä altruismissa sen sijaan irtaannutaan omasta edusta kokonaan tai ainakin osaksi. Todella epäitsekäs altruisti ei ole valintoja tehdessään lainkaan riippuvainen odotettavissa olevista henkilökohtaisista voitoistaan, vaan hän suosii muita myös oman etunsa ja hyvinvointinsa kustannuksella.

Viime aikoina onkin kiinnitetty runsaasti huomiota pelkästään hyötyinformaatioon perustuvien normatiivisten johtopäätösten moraalisesti rajalliseen luonteeseen varsinkin, jos preferenssien moraalisia aspekteja ei ole tarkasteltu riittävästi (Beckerman ja Pasek 1997). Niiden arvojen, jotka määrittävät henkilön hyvinvoinnin ei kuitenkaan tarvitse olla samoja, jotka motivoivat hänen käyttäytymistään (Cookson 1996). Aldred (1994) ehdottaa hyödyn (*utility*) ja hyvinvoinnin (*welfare*) käsitteiden erottamista toinen toisistaan. Olisi siksi ehkä syytä tarkastella tähän astista tarkemmin varsinkin biodiversiteetin arvottamisessa kohdattavaa taloudellisten ja eettisten motiivien välistä ristiriitaa. Talousteoriahan olettaa yksilöiden motiiviksi aina oman edun tavoittelun mutta ihmisten joukossa voi kuitenkin olla myös epäitsekkäitä todellisia altruisteja. Pitäisi siksi tutkia myös sitä, voidaanko taloudellisia ja eettisiä huolia millään tavalla sisällyttää yhteen ja samaan malliin. Niin sanottujen leksikograafisten preferenssien olemassaolo aiheuttaakin melkoisia ongelmia ympäristölliselle kustannus-hyötyanalyysille.

Leksikograafiset preferenssit johdetaan tässä tapauksessa sellaisesta eettisestä järjestelmästä, joka kieltää ympäristön laadun (Q) ja rahan (M) välisen vaihtosuhteen (Hanley 1995). Tällaisilla preferensseillä varustetut ihmiset asettavat Q:n aina M:n edelle. He pitävät siten aina parempana sellaista tilannetta, jossa on enemmän Q:ta kaikista mahdollisista M:n muutoksista riippumatta. Tämä merkitsee sitä, että Q:n ja M:n välille ei voida määrittää indifferenssikäyrää ja henkilön hyväksymishalukkuus (WTA) mille tahansa Q:n vähenemiselle tai huononemiselle on ääretön ja maksuhalukkuus (WTP) suojella Q:ta on yhtä suuri kuin henkilön varallisuuden kokonaismäärä. Äärimmäi-

sen moraalisen toiminnan tapauksessa henkilökohtainen hyvinvointi voidaan pudottaa jopa nollaan. Tällainen ääritilanne kuvaa kuitenkin vain hyvin harvoja ihmisiä. Moraalista tekoa ei juuri milloinkaan viedä äärimmäisyyteen saakka ja ihmisillä on tavallisesti jokin minimitoimeentulon määräämä yläraja siinä, mitä he ovat henkilökohtaisesti valmiit uhraamaan jonkin moraalisesti arvokkaaksi kokemansa asian vuoksi. Koska ihmiset omaksuvat erilaisia ympäristöfilosofisia näkemyksiä, niin ainakin osa heistä voi hyvinkin olla sellaisia, että he eivät mielikuvituksessaankaan halua käydä kauppaa luonnonarvoilla. Siksi olisi tärkeää selvittää empiirisesti sitä, liittyykö luonnonsuojeluun huomattavassa määrin sellaisia eettisiä arvoja, joille ei voida määrittää hintaa (Beckerman ja Pasek 1997).

Yleinen johtopäätös edellä esitetystä on se, että yksilöt voivat toimia oman etunsa lisäksi myös yhteiskunnan etujen tai moraaliperiaatteidensa mukaan. Tästä puolestaan seuraa, että hyödyn maksimointi ei välttämättä selitäkään kaikkea käyttäytymistä. Tämä ajatus haastaa uusklassisen taloustieteen normatiivisen perustan eli oletuksen rationaalisesta kuluttajasta, jolla on hyvin "käyttäytyvät" preferenssit (Edwards 1992, Booth 1994). Siksi olisikin tärkeää nyt alkaa identifioida myös ihmisten moraaliperiaatteita ja liittää niitä maailmantiloja koskeviin valintoihin. Edwardsin (1992) mukaan henkilöiden valintojen motiivit merkitsevät ilmeisesti paljon enemmän kuin mitä on tähän saakka edes tajuttu. Ongelmaksi tämä muodostuu varsinkin siksi, että eettisten motiivien olemassaolosta johtuen ei välttämättä tiedetä, mitä CV-tutkimus oikeastaan mittaa varsinkin, jos passiiviset käyttöarvot eli olemassaoloarvot ovat merkittäviä.

Empiirisesti lienee mahdollista havaita vähintäänkin se, että ihmisillä on erilaisia moraalikäsityksiä. Niinpä se, kuinka yleisiä deontologiset näkemykset lopulta ovat, on empiirinen kysymys. Monet ihmiset tuntuvatkin mielellään viittaavan moraalikäsityksiinsä julkishyödykkeisiin (esim. ympäristöön) liittyviä päätöksiä tehdessään ja varsinkin äänestystilanteissa. Täysin riippumatta siitä, onko esimerkiksi luonnon itseisarvon ajatus filosofisesti hyvin tai huonosti perusteltavissa, niin joidenkin ihmisten suhtautuminen luontoon voi kuitenkin olla luonteeltaan luonnon itseisarvoa kunnioittavaa eli samalla deontologista. Tällaisten ihmisten preferenssit ovat ainakin jossakin määrin leksikograafiset. He pitävät tietyntasoista ympäristön laatua joko hyvinvoinnilleen ehdottoman tärkeänä asiana tai yhteiskunnan moraalisena velvollisuutena.

Ympäristötaloustieteen metodologia on kuitenkin puhtaasti ihmiskeskeinen, sillä taloustieteen menetelmillä luonnon markkinattomia hyötyjä (myös olemassaoloarvoja) mitataan ihmisten preferenssien kautta. Mazzottan ja Klinen (1995) mukaan ympäristötaloustieteilijät

olettavat kaikkien ihmisten (vastaajien) hyväksyvän tällaisen ihmiskeskeisen näkökulman. Mutta kuten edellä on käynyt ilmi, niin voi olla, että kaikki ihmiset eivät katsokaan maailmaa juuri tällä tavalla. Siksi olisi otettava huomioon myös se mahdollisuus, että joidenkin mielestä taloudellinen arvottaminen ei ole lainkaan sopiva lähestymistapa arvottaa luontoa. Mazzotta ja Kline (1995) ehdottavat, että *contingent valuation* – ja vastaavissa tutkimuksissa tutkijoiden olisi muotoiltava lähestymistapansa sellaiseksi, että se hyväksyy myös muita ympäristöfilosofioita kuin vain antroposentrisen reformismin (Zimmerman 1993). Jokaiselle vastaajalle olisi annettava mahdollisuus ilmaista arvojaan tavalla, joka hänelle sopii ja jonka hän voi hyväksyä.

Stevensin ym. (1991) villieläinten suojelua tarkastelleen tutkimuksen perusteella ei voidakaan sulkea pois sitä mahdollisuutta, että joillakin ihmisillä on leksikograafiset preferenssit. Tämä näkyy Stevensin ym. mukaan siinä, että osa heidän tiedusteluunsa vastanneista esitti aina saman maksuhalukkuussumman Q:n muutoksesta riippumatta. Jos tällaisilla preferensseillä varustettuja ihmisiä on todella olemassa, niin silloin kustannus-hyötyanalyysin perusperiaate, niin sanottu Kaldor-Hicks potentiaalinen kompensaatiotesti ei päde heidän kohdallaan. Tällaiset ihmiset kieltäytyvät ympäristömenetyksiä korvaavasta rahallisesta kompensaatiosta kokonaan. Jos heillä on äärettömän korkea ympäristömuutosten hyväksymishalukkuus, niin silloin mikään ympäristömenetyksiä aiheuttava hanke ei läpäise kustannus-hyötytestiä.

Spash ja Hanley (1995) havaitsivat, että lähes neljännes heidän tiedusteluunsa vastanneista kieltäytyi ilmaisemasta maksuhalukkuuttaan katsomalla ympäristöllä olevan absoluuttinen oikeus säilyä. Hanley ym. (1995) osoittivat sen, että joillakin ihmisillä on sellaisia oikeuskäsityksiinsä liittyviä uskomuksia, jotka motivoivat leksikograafisia preferenssirakenteita. Myös Hanley ja Milne (1996) löysivät empiiristä tukea ajatukselle, jonka mukaan pienellä joukolla ihmisiä on deontologisia uskomuksia (Edwards 1986, Lockwood 1996b).

Contingent valuation -tutkimuksia arvioitaessa vastaajien motiivien merkitystä ei siksi ole syytä mitenkään aliarvioida. Motiivit määräävät sen, millä tavalla arvoestimaatit tulee tulkita ja kuinka niitä on mahdollista käyttää päätöksenteon apuna. Taloudellista kokonaisarvoa tai passiivisia käyttöarvoja selvittäneissä tutkimuksissa varsinkin protestivastaukset ovatkin olleet kovin yleisiä. Milgromin (1993) mukaan CV-tutkimuksissa protestivastaukset ovat äärivastauksia, jotka ilmaisevat vastalausetta jotakin CV-skenaarion aspektia kohtaan. Sellaisia voi esiintyä esimerkiksi juuri siksi, että jotkut vastaajat pitävät jossakin määrin epäeettisenä ajatusta käydä paitsi todellista myös hypo-

teettista kauppaa luonnon arvoilla. Motiivien merkitys on otettava huomioon ei vain nollavastausten vaan myös positiivisia maksuhalukkuuksia sisältävien vastausten kohdalla, jotta vastauksia ei tulkittaisi väärin. Tutkimuksiin tulisikin aina liittää mukaan erillisiä motiivikysymyksiä ja niissä olisi syytä käyttää myös rahamitan vaihtoehtoja. Howarthin (1995) mukaan deontologinen lähestymistapa taloustieteeseen tarjoaa, kuten hän sanoo, kuitenkin vain variaation teemaan. Se ei merkitse perustavan laatuista taloudellisen ajattelun uudistamista. Sen jälkeen kun moraalisten vastuiden asettamat rajoitteet on otettu huomioon, pyrkimys omaan etuun on arvokas ja järkevä tavoite.

On lisäksi mahdollista, että yhteismitattomienkin arvojen välisiä valintoja voidaan tehdä rationaalisesti (Beckerman ja Pasek 1997). Arvojen yhteismitattomuutta on ehkä korostettu aivan liikaa. Täydellinen yhteismitattomuushan voi lopulta olla hyvin harvinainen tilanne. Mitään universaalia yhteismitattomuutta ei siten ole ehkä olemassakaan. Siksi saatetaan tarvita jokin monipuolisempi arvoilmausten luokittelutapa kuin mitä on jako yhteismitallisiin ja yhteismitattomiin arvoihin. O'Neillin (1993) mukaan arvoilmaukset voivat olla joko (i) vahvasti yhteismitallisia, (ii) heikosti yhteismitallisia, (iii) heikosti verrattavia tai (iv) mahdottomia vertailla (epärationaalisia).

Valintatilanteiden monimutkaisuus voi sekin vaikeuttaa merkittävästi arvottamista. Ympäristö on sen verran monimutkainen asia, että ihmiset eivät välttämättä kykene tekemään siihen liittyviä johtopäätöksiä ja valintoja selkeästi. Mutta kustannus-hyötyanalyysin peruslähtökohtana on tästä huolimatta ajatus kuluttajan suvereenisuudesta. Se tarkoittaa sitä, että kuluttajien preferenssit, joko todellisten, hypoteettisten tai kokeellisten markkinoiden kautta paljastettuina, ovat taloudellisen arvon indikaattoreita. Mutta preferenssejä muotoillessaan kuluttajat ovat riippuvaisia paitsi omista makuviehtymyksistään myös valintavaihtoehtoihin liittyvästä informaatiosta. Entäpä jos kuluttajat ovatkin huonosti informoituja valintamahdollisuuksien sisällöstä?

Ympäristöä muuttavan politiikan seuraukset ovat yleensä aina epävarmoja ja ympäristön tuleva tila on epävarma myös silloin, kun ei tehdä mitään. Ympäristöön liittyvien yksilöllisten preferenssien muodostaminen edellyttää monimutkaisia todennäköisyyspäättelyn ketjuja, joihin saattaa sisältyä runsaasti virheellisiä uskomuksia. Tämän vuoksi arvottamisen yhteydessä "katoaa" paljon hyödyllistä informaatiota. Esimerkiksi skotlantilaisille tehty *survey*-tutkimus paljasti, että biodiversiteetin käsitteen sisältö oli tuntematon 70 %:lle vastaajista (The Forestry Commission 1993). Ei siten ole mikään ihme, että joku voi olla syvästi huolestunut siitä, että kuluttajan suvereenisuuden ihannetta käytetään resurssipolitiikan arvioinnin perusperiaatteena. Käytännön CV-tutkimuksissa onkin käytetty runsaasti aikaa sen pohti-

miseen, mitä vaikutuksia vastauksiin on, jos arvotettavasta hyödykkeestä annetaan liian vähän informaatiota ja kuinka paljon uutta informaatiota sitten pitäisi antaa ja mitä vaikutuksia erilaisen informaation antamisella on tuloksiin. Oppiminen on aina aikaa vievä prosessi ja arvottamistuloksiin saattaa huomattavasti vaikuttaa myös se oppimisprosessin vaihe, jossa arvon muodostaminen tapahtuu (Hoehn ja Randall 1987).

Valintatilanteita ympäröi lisäksi aina joukko erilaisia institutionaalisia näkökohtia, kuten esimerkiksi vallitsevat omistusoikeudet. Eri vastaajilla voi olla huomattavan paljon toisistaan poikkeavia tulkintoja ja käsityksiä omistusoikeuksista. *Contingent valuation* -tutkimus ei esimerkiksi tavoita välttämättä oikealla tavalla vastaajien oikeuskäsityksiä. Omistusoikeuksiin liittyvät epämääräiset oletukset saattavatkin aiheuttaa runsaasti protestivastauksia. Esimerkiksi biodiversiteetin ja uhanalaisten lajien suojelemiseksi ihmiset voivat haluta yhteiskuntaa muuttamaan vallitsevia omistusoikeuksia. Arvottamiskontekstiin on muutenkin syytä kiinnittää nykyistä enemmän huomiota. Vatn ja Bromley (1994) huomaavat ympäristöön liittyvän monia sellaisia erityispiirteitä, jotka heidän mielestään pitäisi ottaa arvottamisessa vakavasti huomioon. Täsmällinen arvojen mittaaminen edellyttää täsmällisesti demargoidun hyödykkeen olemassaolon.

Vaikka luonnonsuojeluhyötyjen taloudellisen arvottamisen avulla ei pystyttäisikään parantamaan päätöksentekoa lyhyellä aikavälillä kovin paljon, niin sellainen lisää kuitenkin jossakin määrin sitä tietämysperustaa, josta tulevaisuuden politiikkapäätökset riippuvat (Montgomery ja Pollack 1996). Taloustieteellinen arvottaminen tuo tärkeän lisän arvokeskusteluihin olematta kuitenkaan päämäärä sinänsä. Ympäristön käytöstä on jatkuvasti tehtävä päätöksiä ja sitä mahdollisuutta, että tähän ehkä saataisiin jonkinlaista apua huolellisesta vaikkakin epätäydellisestä hyötyjen ja kustannusten tarkastelusta, ei kannata jättää ottamatta huomioon.

Edellä viitattuun motiivikeskusteluun ja ajatukseen hyvinvoinnin maksimoinnista toissijaisena yksilöllisenä tavoitteena liittyy tietenkin ongelma siitä, millä tavalla tavallisesti "epärationaalisiksi" katsotut motiivit, kuten moraalinen vastuu tai ympäristöetiikka sitten sisällytetään poliittiseen päätöksentekoprosessiin. Kaikkien kansalaisten arvojenhan pitäisi olla tavalla tai toisella mukana vaikuttamassa tehtäviin yhteiskunnallisiin päätöksiin. Jos väestön enemmistö ei johonkin rajaan asti halua käydä minkäänlaista kauppaa luonnonarvoilla, niin demokratian periaatteelle perustuvan yhteiskunnallisen päätössäännön mukaisesti valittavan politiikan on vastaavasti torjuttava tällainen luonnonarvoilla käytävä kauppa. Valinnat, jotka motivoituvat pikemminkin halusta tehdä sitä mikä on oikein kuin mikä antaa eniten

henkilökohtaista etua, ovat merkki siitä, että hyvinvoinnin maksimointi ei välttämättä ole yksilöiden tai yhteiskunnan toimintaa täydellisesti selittävä motiivi. Jos tämä pitää paikkansa, niin millä tavalla silloin arvioidaan erilaisia vaihtoehtoja johdonmukaisesti, neutraalisti ja demokraattisesti (Crowards 1997)? Kun on tehtävä päätöksiä, joilla on laajoja sosiaalisia seurauksia ja jotka merkitsevät väistämättä myös sitä, että syntyy häviäjiä, niin yhteiskuntien tarve saada käyttöönsä jonkinlainen puolueeton arviointikeino lisääntyy.

Viime aikoina onkin kehitetty myös pluralistisia tekniikoita yritettäessä arvioida luonnonsuojelun erilaisia näkökohtia mahdollisimman monipuolisesti. Esimerkiksi Lockwood (1996a ja b) on kehittänyt sellaista arviointimetodiikkaa, jonka puitteissa voidaan ottaa huomioon mahdollisimman laaja arvoluokkasisältö luonnonsuojelua koskevien politiikkasuositusten tekemistä varten. Hän puhuu integroidusta arvoarvioinnista (IVA). Tällaisen IVA:n avulla on mahdollista identifioida, mitata ja aggregoida ihmisten luontoon liittämiä hyvinkin erilaisia arvoja. IVA:aan voidaan sisällyttää suoraan tai epäsuoraan kaikki ihmisten arvoilmausten rationaaliset (vaihdannalliset, kompensoitumattomat ja heikosti vertailtavat arvoilmaukset) muodot.

Woodward ja Bishop (1995) epäilevät tehokkuusanalyysin ja samalla kustannus-hyötyanalyysin käyttökelpoisuutta pitkän aikavälin ympäristöongelmien tarkastelemisessa. Heidän mielestään tilanne monimutkaistuu huomattavasti laajennettaessa tavanomaista hyvinvointianalyysia yliajalliseen tai sukupolvien väliseen maailmaan. Tehokas talous ei ilman muuta ole myös kestävä talous, vaikka se voi tietysti olla sitäkin. Jos kestävyys hyväksytään politiikkatavoitteeksi, se on tuotava sukupolvien välisten ongelmien analyyseihin ulkopuolisena rajoitteena. Kustannus-hyötyanalyysin lisäksi pitäisikin soveltaa myös esimerkiksi "varovaisuusperiaatetta" (*precautionary principle*) ja Ciriacy-Wantrupin alunperin ehdottamia "turvaminimistandardeja" (*safe minimum standards*) (ks. esimerkiksi Ready ja Bishop 1991, Castle ja Berrens 1993, Myers 1993, O'Riordan ja Cameron 1994, Rogers ja Sinden 1994, Berrens 1996).

Turvaministandardien ja varovaisuusperiaatteen soveltamisessa kohdataan toki monenlaisia ongelmia. Keskeinen ongelma liittyy itse turvaminimistandardin asettamiseen. Kysymykset siitä, mikä on jonkin lajin minimielinympäristövaatimus ja mikä on jonkin lajin toimivan vähimmäispopulaation (*minimum viable population*) koko, joka takaa sen eloonjäämisen, eivät ole helppoja kysymyksiä vastattavaksi. Toinen ongelma on päättää siitä, kuinka suuri on sietämättömän suuri kustannus. Nämä periaatteet siirtävät kuitenkin todistustaakan luonnon "kehittäjille". "Kehittäjien" on osoitettava, että suojelun kustannukset ovat sietämättömän suuret. Nykyäänhän tilanne on päinvastainen eli

"suojelijoiden" täytyy todistaa se, että suojelun hyödyt ovat kehittämisen hyötyihin verrattuna suuret.

Lopulta vain harvat taloustieteilijät ovat täydellisesti sitoutuneet ajatukseen, jonka mukaan politiikkatavoitteiden tulee perustua vain ja ainoastaan hyötyfunktioista saatavaan informaatioon. Yksinkertaisesti ilmaistuna preferensseihin perustuva politiikkakaan ei saa polkea tiettyjä oikeuksia (Sen 1970 ja 1981, Sugden 1993, Berrens ja Polasky 1995). Esimerkiksi antaessaan oikeuksia tuleville sukupolville nykypolvi hyväksyy myös velvollisuuksia kuten esimerkiksi sen, että kestävyyden turvaamiseksi on pakko rajoittaa preferenssien tyydyttämistä. Jos vaatimus kestävyydestä olisi paljastettavissa nykypolven preferensseistä suoraan, voitaisiin ajatella sen liittämistä yhteiskunnalliseen hyvinvointifunktioon, joka kuvaa muun ohessa myös sellaisen yhteiskunnallisen preferenssijärjestyksen, johon sisältyy näkemys nykyisten ja tulevien ihmisten välisestä hyvinvoinnin jakaantumisesta. Tällä hetkellä vallitseva käsitys on kuitenkin sellainen, että kestävyys on liitettävä intertemporaaliseen optimointiin sivurajoitteena (Spash 1993). Kollektiivisten päätösten perusteleminen voi ainakin biodiversiteetin ylläpidon yhteydessä edellyttää eksplisiittistä "ei-hyöty-informaatiota" (*non-utility information*) ja siten yksilöllisten preferenssien suvereniteettioletusta saatetaan joutua lieventämään.

Tuntemattoman tulevaisuuden edessä voineekin käytännössä olla paras ratkaisu se, että biodiversiteetillä tunnustetaan olevan jokin kriittinen merkitys, mikä voi perustua esimerkiksi ajatukseen korvaamattomuudesta vahvan kestävyyden (*strong sustainability*) mielessä. Arrow ym. (1995) ovat koonneet joukon perusteluja puolustamaan näkemystä, jonka mukaan heikon kestävyyden (*weak sustainability*) käsite ei riitä luonnonresurssien käytön seurauksena syntyviin ympäristö- ja ekologisiin ongelmiin suunnattavien tarpeellisten politiikkatoimenpiteiden perustelemiseen. Erityisesti kasvuteorialla korvattua sukupolvien välisen oikeudenmukaisuuden tarkastelua on voitu arvostella teoreettisilta ja käytännöllisiltä perusteiltaan. Vahvan kestävyyden vaatimus merkitsee sitä, että "luonnon pääomaa" (*natural capital*) suojellaan kaikissa sukupolvien välisesti reiluissa tai oikeudenmukaisissa perintöpaketeissa (Norton 1995). Tästä seuraa myös se, että on kiinnitettävä erityistä huomiota aluetason (*landscape-level*) biologiseen eheyteen (*integrity*) ja kaikkien ekosysteemien terveyteen (*health*) silloin, kun tulevaisuutta kohtaan tunnettua vastuuta toteutetaan käytännössä (Toman ja Ashton 1996). Pätevä politiikka sisältää siten aina eettisen arvion varovaisuusperiaatteeseen sisällytettävästä sosiaalisesti vastuullisesta varovaisuusrajasta tai turvaminimistandardista.

Mitä tuleville sukupolville voitaisiin edes tarjota menettämänsä biodiversiteetin tilalle? Aina ei yhtään mitään, sillä luonnon elämää

ylläpitäville järjestelmille ei löydy korvaajaa. Taloustieteessä ei kuitenkaan vallitse täyttä yksimielisyyttä siitä, millä tavalla taloudellinen kestävyys arvioidaan. Biodiversiteettiä ylläpitävän kestävän metsätalouden periaatteiden selvittämiseksi olisi tutkittava ainakin kahta käytännöllistä kysymystä: a) millä tavalla taloudellinen tehokkuus ja kestävyys eroavat metsänhoito-ohjeiden tasolla toisistaan ja b) miten metsän kestävyyden kriteerit liittyvät metsänhoitopäätösten spatiaaliseen mittakaavaan (yksittäinen metsikkö <–> alue <–> globaali biosfääri) (Toman ja Ashton 1996)?

Johtopäätökset

Biologit ovat viime aikoina kääntyneet paitsi filosofien myös taloustieteilijöiden puoleen biodiversiteettiin liittyvissä arvo-ongelmissa. Luonnontieteiden perinteeseen sisältyy voimakas pyrkimys pitää tosiasiat ja arvot tiukasti erillään toisistaan. Siitä miten asiat ovat ei haluta päätellä sitä, miten niiden pitäisi olla. Tämän vuoksi biologit ovat vähitellen alkaneet tuntea kiinnostusta muita tieteenaloja kohtaan saadakseen ideoita arvottamiseen (Page 1992). Norton toteaa:

> *"Empirical premises play some role in all arguments for saving species, but a policy recommendation can only follow if some value or goal is pursued, and it is the value premise that gives various arguments their distinctive character. There are no value-free scientific arguments for or against preservation – or for any other decision"* (Norton 1986).

Myös luonnonhoidolle on lähes koko 1900-luvun ajan etsitty perusteita empiirisistä luonnontieteellisistä tosiasioista. Samaan aikaan arvot ovat saaneet elää omaa elämäänsä ilman, että niihin olisi kiinnitetty erityistä huomiota. More'n ym. (1996) mukaan tosiasiat ja arvot (sekä tosiasioiden ja arvojen väliset suhteet) ovat kuitenkin luonnon käyttöön liittyvän päätöksenteon näkökulmasta yhtä tärkeitä ja sen vuoksi myös arvoja olisi tarkasteltava eksplisiittisesti. Heidän mielestään samanlainen kriittisyyden ja loogisuuden vaatimus, joka kohdistuu tosiasioiden esittäjiin, pitäisi ulottaa myös arvokeskusteluihin ja -keskustelijoihin.

Taloudelliset arvot jopa mahdollisimman laajasti ymmärrettyinä eli myös virkistys- ja henkiset arvot sisältävinä eivät yksinään riitä luonnonsuojelun tai luonnon käytön arvoperustaksi. Gowdy (1997) huomaa, että biodiversiteetin suojeluun liittyvät argumentit liikkuvat väistämättä taloudellisten ja eettisten tarkastelujen hierarkian läpi, välittömästä taloudellisesta itsekkyydestä aina tulevia sukupolvia ja ihmisen ulkopuolista luontoa kohtaan tunnettavaa vastuuta kohti. Olipa bio-

diversiteetin suojeluratkaisu sitten mikä tahansa, niin se sisältää aina jonkin eettisen arvion ihmisen vastuusta tulevia sukupolvia ja ihmisen ulkopuolista luontoa ja sen yksilöitä kohtaan.

US-EPA:n ekosysteemin arvottamisfoorumi korostaakin raportissaan sitä, että vaikka tulevaisuudessa onnistuttaisiin nykyistä paremmin rahamittaistamaan markkinattomia luonnonvaroja, niin siitä huolimatta jäisi edelleen jäljelle monia ongelmia, jotka johtuvat erityisesti epävarmuudesta ja luonnontieteiden rajallisesta kyvystä ennustaa ihmistoiminnan vaikutuksia ekosysteemeihin, varsinkin jos ympäristövaikutusten ilmenemisaika on kovin pitkä (Bingham ym. 1995).

Toman ja Ashton (1996) toteavat, että jos eri ekosysteemitilojen kaikki hyödyt, kustannukset ja riskit voitaisiin arvottaa luotettavasti ja jos tulevaisuudesta kannettavan huolen "varjohinta" pystyttäisiin määrittämään, niin silloin voitaisiin periaatteessa pitää täysin mahdollisena sitä, että taloudellisen arvon maksimoinnin puitekehys soveltuu myöskin pitkän aikavälin ja laaja-skaalaisten ympäristöhaittojen arviointiin. Tämä merkitsisi heidän mielestään kuitenkin täysin kohtuuttomia vaatimuksia käytettävissä olevalta luontoa koskevalta tosiasiainformaatiolta ja mahdollisuuksilta rahamittaistaa eettisiä huolia sekä lisäksi yhteiskunnan instituutioilta huomattavaa kykyä aggregoida erilaisia intressejä yhteen. Taloudellisia ratkaisuja voidaan siksi lopulta tehdä vain sosiaalisia ja eettisiä arvoja heijastavien rajoitteiden sisällä (Crowards (1997). Taloudellinen arviointi sinänsä on kuitenkin erinomainen ja kenties välttämätön apuväline suojelutavoitteiden ja -prioriteettien määrityksessä, kunhan vain tiedostetaan sen mahdollisuuksien rajat.

Päätöksiä on joka tapauksessa tehtävä. Tärkein kysymys kuuluu, millaisen informaation perusteella:

> *"If market values, including extended cost-benefit analysis, are not sufficient as a basis for biodiversity protection policy, what should we do?"* (Gowdy 1997).

Tarvittaneenkin jonkinlainen arvokäsitteiden hierarkia. Ensiksi voidaan selvittää biodiversiteettiin liittyviä kaupallisia arvoja ja sen jälkeen markkinattomia taloudellisia (kompensoituvia) arvoja. Tämän jälkeen voidaan arvioida biodiversiteetin potentiaalista ei-rahamittaista (kompensoimatonta) arvoa individualistisilla arvottamismenetelmillä. Aikaisemmin mainittua Lockwoodin (1996a ja b) kehittämää integroidun arvoarvioinnin (IVA) lähestymistapaa voidaan soveltaa kompensoituvien ja kompensoitumattomien arvojen erottamiseksi toinen toisistaan. Kummassakin tapauksessa arvottamisen perustana tulee käyttää parasta käytettävissä olevaa luonnontieteellistä informaatiota, mutta sen lisäksi voidaan tarvita asiantuntijoita vielä erikseen arvioimaan biodiversiteetin merkitystä ekosysteemeille ja niiden

toiminnoille ja siten välillisesti myös yhteiskunnalle (luonnon epäsuoraa käyttöä). Tällaista asiantuntemusta tarvitaan korjaamaan yksilöllisessä arvottamisessa väistämättä ilmenevää puutteellisen informaation vaikutusta. Asiantuntemuksen perusteella individualistisesti valitun ehdottoman suojelukynnyksen tasoa korjataan ylös- tai alaspäin. Tämä liittyy läheisesti turvaminimistandardien asettamiseen.

Olisikin kehitettävä sellainen hyväksyttävissä oleva ja käyttökelpoinen järjestelmä, jossa yhdistetään toisiinsa 1) taloudelliset ja eettiset preferenssiarvot (*welfare and utility values*), 2) yhteiskunnallisen hyvän määrittelyssä tarvittava "ei-hyöty informaatio" sekä 3) biologiset ei-preferenssiarvot. Politiikkasuositusten laadinnassa on lisäksi noudatettava mahdollisimman laajaa maantieteellistä, ekologista ja ajallista perspektiiviä. Luonnon suojelemiseen tai suojelematta jättämiseen liittyy tietysti aina myös taloudellisia ja muita kustannuksia (mahdollista henkistä kärsimystä, hätää, nälkää, kulttuuridiversiteetin katoamista yms., vaikka näiden kaikkien perussyynä on todennäköisesti ihmisten välinen epätasa-arvo) ja siksi on tarpeellista kehittää jonkinlainen lähestymistapa myös näiden ja erityisesti sosiaalisten vaikutusten arvioimiseksi. Suojelun taloudellisia kustannuksia voidaan sisällyttää kustannus-hyötyanalyyseihin.

Luonnonsuojelun tavoitteiden- ja prioriteettien määrittämisen informaatio-ongelmien ratkaiseminen edellyttää tällaisten integroivien lähestymistapojen kehittämistä. Koska arvot ovat pluraaleja ja usein yhteismitattomia, niin tarvitaan sellaisia puitekehyksiä, joissa voidaan vertailla hyvinkin erilaisia arvoja toisiinsa ja myös aggregoida niitä yhteen. Institutionaaliset poliittiset päätöksentekijät tekevät sitten lopulliset ratkaisut, joihin tällaisella integroidulla tieteellisellä informaatiolla ja siitä ja muista asiaan liittyvistä seikoista käydyllä julkisella keskustelulla on omat vaikutuksensa. Biodiversiteetin hyötyjen taloudellinen arvottaminen on nähtävä tällaisen järjestelmän erottamattomana osana. Taloudellisen jopa rahamittaa käyttävän biodiversiteetin arvottamisen merkitystä ei siksi ole syytä yliarvioida mutta ei myöskään aliarvioida.

Kirjallisuus

Adamowicz, V. 1995. Alternative valuation techniques: A comparison and movement to a synthesis. Teoksessa: Willis, K.G. & Corkindale, J.T. (toim.). Environmental valuation: New perspectives. CAB International. Wallingford. 144–159.

Aldred, J. 1994. Existence value, welfare and altruism. Environmental Values 3: 381–402.

Angermeier, P.L. & Karr, J.R. 1994. Biological integrity versus biological diversity as policy directives: Protecting biotic resources. BioScience 44(10): 690–697.

Arrow, K.J. & Fisher, A.C. 1974. Environmental preservation, uncertainty, and irreversibility. Quarterly Journal of Economics 88: 312–319.

Arrow, K., Bolin, B., Costanza, R., Dasgupta, P., Folke, C., Holling, C.S., Jansson, B.-O., Levin, S., Mäler, K.-G., Perrings, C. & Pimentel, D. 1995. Economic growth, carrying capacity, and the environment. Science 268: 520–521.

Balick, M.J. & Mendelsohn, R. 1991. Assessing the economic value of traditional medicines from tropical rain forests. Conservation Biology 4: 128–130.

Barbier, E.B. 1994. Valuing environmental functions: tropical wetlands. Land Economics 70(2): 155–173.

— 1995. Tropical wetland values and environmental functions. Teoksessa: Perrings, C.A., Mäler, K.-G., Folke, C., Holling, C.S. & Jansson, B.-O. (toim.). Biodiversity conservation. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. s. 147–169.

— 1997. Ecological economics, uncertainty and implications for policy setting priorities for biodiversity conservation. Teoksessa: OECD. Investing in biological diversity: The Cairns Conference. OECD Proceedings, Paris. s. 115–140.

— , Burgess, J.C. & Folke, C. 1994. Paradise lost? The ecological economics of biodiversity. Earthscan Publications Ltd, London. 254 s.

Bateman, I.J. & Turner, R.K. 1993. Valuation of the environment, methods and techniques: The contingent valuation method. Teoksessa: Turner, R.K. (toim.). Sustainable environmental economics and management. Principles and practice. Belhave Press, London. s. 120–191.

Beckerman, W. & Pasek, J. 1997. Plural values and environmental valuation. Environmental Values 6: 65–86.

Bergstrom, J.C. 1990. Concepts and measures of the economic value of environmental quality: a review. Journal of Environmental Management 31: 215–228.

Berrens, R.P. 1996. The safe minimum standard approach: An alternative to measuring non-use values for environmental assets? Teoksessa: Adamowicz, W.L., Boxall, P., Luckert, M.K., Phillips, W.E. & White, W.A. (toim.). Forestry, economics and the environment. CAB International. s. 195–211.

— & Polasky, S. 1995. The paretian liberal paradox and ecological economics. Ecological Economics 14: 45–56.

Bingham, G., Bishop, R., Brody, M., Bromley, D., Clark, E., Cooper, W., Costanza, R., Hale, T., Hayden, G., Kellert, S., Norgaard, R., Norton, B., Payne, J., Russell, C. & Suter, G. 1995. Issues in ecosystem valuation: improving information for decision making. Ecological Economics 14: 73–90.

Bishop, R.C., Champ, P.A. & Mullarkey, D.J. 1995. Contingent valuation. Teoksessa: Bromley, D.W. (toim.). Handbook of environmental economics. Blackwell, Cambridge Mass. s. 629–654.

Bjornstad, D.J. & Kahn, J.R. (toim.) 1996. The contingent valuation of environmental resources: Methodological issues and research needs. Edward Elgar, Brookfield. 305 s.

Blamey, R.K. 1996. Citizens, consumers and contingent valuation: clarification and the expression of citizen values and issue-opinions. Teoksessa:

Adamowicz, W.L., Boxall, P., Luckert, M.K., Phillips, W.E. & White, W.A. (toim.). Forestry, economics and the environment. CAB International. s. 103–133.

— , Common, M. & Quiggin, J. 1995. Respondents to contingent valuation surveys: Consumers or citizens? Australian Journal of Agricultural Economics 39(3): 263–287.

Bockstael, N.E. 1996. Modeling economics and ecology: the importance of a spatial perspective. American Journal of Agricultural Economics 78: 1168–1180.

Booth, D.E. 1994. Ethics and the limits of environmental economics. Ecological Economics 9: 241–252.

Boxall, P.C., Adamowicz, W.L., Swait, J., Williams, M. & Louviere, J. 1996. A comparison of stated preference methods for environmental valuation. Ecological Economics 18: 243–253.

Braden, J.B. & Kolstad, C.D. (toim.) 1991. Measuring the demand for environmental quality. Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam. 363 s.

Brown, G. 1997. Benefits of biodiversity evaluation: Why biodiversity valuation is imperative. Teoksessa: OECD. Investing in biological diversity. The Cairns Conference. OECD Proceedings, Paris. s. 57–86.

Brown, G.M. & Swierzbinsky, J. 1988. Optimal genetic resources in the context of assymetric public goods. Teoksessa: Smith, V.K. (toim.). Environmental resources and applied welfare economics. Essays in honor of John V. Krutilla. Resources for the Future, Washington, D.C. s. 91–118.

Callicott, J.B. 1994. Conservation values and ethics. Teoksessa: Meffe, G.K. & Carroll, C.R. (toim.). Principles of conservation biology. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Mass. s. 24–49.

— 1995. The value of ecosystem health. Environmental Values 5: 345–361.

— & Mumford, K. 1997. Ecological sustainability as a conservation concept. Conservation Biology 11(1): 32–40.

Castle, E.N. & Berrens, R.P. 1993. Endangered species, economic analysis, and the safe minimum standard. Northwest Environmental Journal 9: 108–130.

Condrad, J.M. 1997. On the option value of old-growth forest. Ecological Economics 22: 97–102.

Cookson, R. 1996. Welfare economic dogmas: A reply to Sagoff. Environmental Values 5: 59–74.

Costanza, R., Norton, B.G. & Haskell, B.D. (toim.) 1992. Ecosystem health: New goals for environmental management. Island Press. Washington D.C. 269 s.

— , d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R.V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P. & van den Belt, M. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. Nature 387: 253–260.

Crowards, T. 1997. Nonuse values and the environment: Economic and ethical motivations. Environmental Values 6: 143–167.

Cummings, R.G. & Harrison, G.W. 1995. The measurement and decomposition of nonuse values: a critical review. Environmental and Resource Economics 5: 225–247.

Currie, J.M., Murphy, J.A. & Schmitz, A. 1971. The concept of economic surplus and its use in economic analysis. The Economic Journal 1(324): 741–799.

Diamond, P.A. & Hausman, J.A. 1993. On contingent valuation measurement of nonuse values. Teoksessa: Hausman, J.A. (toim.). Contingent valuation. A critical assessment. Elsevier Science Publishers. s. 3–38.

Edwards, S. 1986. Ethical preferences and the assessment of existence values: Does the necolassical model fit? Northeastern Journal of Agricultural and Resource Economics 15: 145–150.

Edwards, S.F. 1992. Rethinking existence values. Land Economics 68(1): 120–122.

Eisner, T., Lubchenko, J., Wilson, E.O., Wilcove, D.S. & Bean, M.J. 1995. Building a scientifically sound policy for protecting endangered species. Science 268: 1231–1232.

Eiswerth, M.E. & Haney, J.C. 1992. Allocating conservation expenditures: accounting for inter-species genetic distinctiveness. Ecological Economics 5: 235–249.

Faith, D.P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. Biological Conservation 61: 1–10.

— 1994. Phylogenetic pattern and the quantification of organismal biodiversity. Phil. Trans. R. Soc .Lond. B 345: 45–58.

The Forestry Commission 1993. The valuation of biodiversity in UK forests. London. 67 s.

Garrod, G.D. & Willis, K.G. 1997. The non-use benefits of enhancing forest biodiversity: A contingent ranking study. Ecological Economics 21: 45–61.

Gaston, K.J. 1996. What is biodiversity. Teoksessa: Gaston, K.J. (toim.). Biodiversity: a biology of numbers and difference. Blackwell Science Ltd., London. s. 1–9.

Goldstein, J.H. 1991. The prospects for using market incentives to conserve biological diversity. Environmental Law 21: 985–1014.

Gottfried, R., Wear, P. & Lee, R. 1996. Institutional solutions to market failure on the landscape scale. Ecological Economics 18: 133–140.

Gowdy, J.M. 1997. The value of biodiversity: Markets, society, and ecosystems. Land Economics 73(1): 25–41.

Gren, I.-M., Folke, C., Turner, K. & Bateman, I. 1994. Primary and secondary values of wetland ecosystems. Environmental and Resource Economics 4: 55–74.

Hanemann, W.M. 1994. Valuing the environment through contingent valuation. Journal of Economic Perspectives 8(4): 19–43.

Hanley, N. 1995. The role of environmental valuation in cost-benefit analysis. Teoksessa: Willis, K.G. & Corkindale, J.T. (toim.). Environmental valuation: New perspectives. Cab International, Wallingford. s. 39–55.

— & Milne, J. 1996. Ethical beliefs and behaviour in contingent valuation surveys. Journal of Environmental Planning and Management 39(2): 255–272.

— , Spash, C. & Walker, L. 1995. Problems in valuing the benefits of biodiversity protection. Environmental and Resource Economics 5: 249–272.

— , Shogren, J.F. & White, B. 1997. Environmental economics in theory and practice. Macmillan Press Ltd. London. 464 s.

Harper, J.H. & Hawksworth, D.L. 1994. Biodiversity: measurement and estimation. Preface. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 345: 5–12.

Hausman, J. (toim.) 1993. Contingent valuation: A critical assessment. Elsevier /North Holland, Amsterdam. 503 s.

Hoehn, J.P. & Randall, A. 1987. A satisfactory benefit cost indicator from contingent valuation. Journal of Environmental Economics and Management 14: 226–247.

Holdgate, M. 1996. The ecological significance of biological diversity. Ambio 25(6): 409–416.

Howarth, R.B. 1995. Sustainability under uncertainty: A deontologic approach. Land Economics 71(4): 417–427.

Humphries, C.J., Williams, P.L. & Vane-Wright, R.I. 1995. Measuring biodiversity value for conservation. Annual Review Ecology and Systematics 26: 93–111.

Jakobsson, K.M. & Dragun, A.K. 1996. Contingent valuation and endangered species: Methodological issues and applications. Edward Elgar, Cheltenham, UK. 269 s.

Kooten, G.C. van. 1995. Can nonmarket values be used as indicators of forest sustainability. The Forestry Chronicle 71(6): 702–711.

Krutilla, J.V. 1967. Conservation reconsidered. The American Economic Review LVII(4): 777–786.

Lacy, T. de & Lockwood, M. 1993. Estimating the nonmarket conservation values of protected landscapes in Australia. Teoksessa: Munasinghe, M. & McNeely, J. (toim.). Protected area economics and policy. Linking conservation and sustainable development. World Bank, Washington, D.C. s. 181–189.

Lockwood, M. 1996a. End value, evaluation, and natural systems. Environmental Ethics 18: 265–278.

— 1996b. Non-compensatory preference structures in non-market valuation of natural area policy. Australian Journal of Agricultural Economics 40(2): 85–101.

— , Bos, D.G. & Glazebrook, H. 1997. Integrated protected area selection in Australian Biogeographic regions. Environmental Management 21(3): 395–404.

Loomis, J.B. 1996. Measuring general public preservation values for forest resources: Evidence from contingent valuation surveys. Teoksessa: Adamowicz, W.L., Boxall, P., Luckert, M.K., Phillips, W.E. & White, W.A. (toim.). Forestry, economics and the environment. CAB International, Oxon UK. s. 91–102.

— & White, D.C. 1996. Economic benefits of rare and endangered species: summary and meta-analysis. Ecological Economics 18: 197–206.

Mazzotta, M.J. & Kline, J. 1995. Environmental philosophy and the concept of nonuse value. Land Economics 71(2): 244–249.

McNeely, J.A. 1997. Assessing methods for setting conservation priorities. Teoksessa: OECD. Investing in biological diversity. The Cairns Conference. OECD Proceedings, Paris. s. 25–55.

Meffe, G.K. & Carroll, C.R. 1994. What is conservation biology? Teoksessa: Meffe, G.K. & Carroll, C.R. (toim.). Principles of conservation biology. Sinauer associates, Inc. Sunderland, Mass. s. 3–23.

Mendelsohn, R. & Balick, M.J. 1995. The value of undiscovered pharmaceuticals in tropical forests. Economic Botany 49(2): 223–228.

Metrick, A. & Weitzman, M.L. 1996. Patterns of behavior in endangered species preservation. Land Economics 72(1): 1–16.

Milgrom, P. 1993. Is sympathy an economic value? Philosophy, economics, and the contingent valuation method. Teoksessa: Hausman, J.A. (toim.). Contingent Valuation. A critical assessment. Elsevier Science Publishers. s. 417–435.

Mitchell, R.C. & Carson, R.T. 1995. Current issues in the design, administration, and analysis of contingent valuation surveys. Teoksessa: Johansson, P.-O., Kriström, B. & Mäler, K.-G. (toim.). Current issues in environmental economics. Manchester University Press. s. 10–34.

Montgomery, C.A. & Pollack, R. 1996. Economics and biodiversity: Weighing benefits and costs of conservation. Journal of Forestry (February). s. 34–38.

Moran, D. & Pearce, D. 1996. The economics of biodiversity. Teoksessa: Tietenberg, T. & Folmer, H. (toim.). International yearbook of environmental and resource economics: a survey of current issues (painossa). 25 s.

More, T., Averill, J.R. & Stevens, T.H. 1996. Values and economics in environmental management: A perspective and critique. Journal of Environmental Management 48: 397–409.

Munda, G., Nijkamp, P. & Rietveld, P. 1994. Qualitative multicriteria evaluation for environmental management. Ecological Economics 10: 97–112.

Myers, N. 1993. Biodiversity and the precautionary principle. Ambio 22(2–3): 74–79.

Naeem, S., Thompson, L.J., Lawler, S.P., Lawton, J.H. & Woodfin, R.M. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. Nature 368(21): 734–737.

Neuburger, H. & Fraser, N. 1993. Economic policy analysis: A rights-based approach. Avebury, Aldershot. 207 s.

Norton, B.G. (toim.) 1986. The preservation of species: The value of biological diversity. Princeton University Press, Princeton. 305 s.

— 1988. Commodity, amenity, and morality. The limits of quantification in valuing biodiversity. Teoksessa: Wilson, E.O. (toim.). Biodiversity. National Academic Press, Washington D.C. s. 200–205.

— 1995. Evaluating ecosystem states: Two competing paradigms. Ecological Economics 14: 113–127.

— & Ulanowicz, R.E. 1992. Scale and biodiversity policy: A hierarchical approach. Ambio XXI(3): 244–249.

Noss, R.F. 1993. Sustainable forestry or sustainable forests. Teoksessa: Aplet, G.H., Johnson, N., Olson, J.F. & Sample, V.A. (toim.). Defining sustainable forestry. Island Press, Washington, D.C. s. 17–43.

OECD 1996. Saving biological diversity: Economic incentives, Paris. 155 s.

O'Hara, S.U. 1996. Discursive ethics in ecosystem valuation and environmental policy. Ecological Economics 16: 95–107.

Oksanen, M. 1995. Biodiversiteetin suojelun filosofiasta. Teoksessa: Hiedanpää, J. & Haila, Y. (toim.). Biodiversiteetin arvo päätöksenteon ongelmana. Turun yliopisto/Satakunnan ympäristöntutkimuskeskus. Sykesarja C2: 33–45.

O'Neill, J. 1993. Ecology, policy and politics: Human well-being and the natural world. Routledge, London. 227 s.

O'Neill, R.V., DeAngelis, D.L., Waide, J.B. & Allen, T.F.H. 1986. A hierarchical concept of ecosystems. Princeton University Press, Princeton. 254 s.

O'Riordan, T. & Cameron, J. (toim.) 1994. Interpreting the precaution principle. Earthscan, London.

Ovaskainen, V., Horne, P. & Naskali, A 1997. Valuing the benefits of forest conservation. Scandinavian Forest Economics 36: 363-370.

Page, T. 1992. Environmental existentialism. Teoksessa: Costanza, R., Norton, B.G. & Haskell. B.J. (toim.). Ecosystem health: New goals for environmental management. Island Press, Washington DC. s. 97–123.

Perman, R., Ma, Y. & McGilvray, J. 1996. Natural resource and environmental economics. Longman, London. 396 s.

Perrings, C. 1995a. Ecology, economics and ecological economics. Ambio 24(1): 60–64.

— 1995b. Ecological and economic values. Teoksessa: Willis, K.G. & Corkindale, J.T. (toim.). Environmental valuation: New perspectives. CAB International, Oxon UK. s. 56–66.

— 1997. Priorities for the conservation of biodiversity. Teoksessa: OECD. Investing in biological diversity. The Cairns Conference, Paris. s. 105–112.

Peters, C.M., Gentry, A.H., & Mendelsohn, R.O. 1989. Valuation of an Amazonian rainforest. Nature 339(29): 655–656.

Portney, P.R. 1994. The contingent valuation debate: Why economists should care. Journal of Economic Perspectives 8(4): 3–17.

Pressey, R.L. & Tully, S.L. 1994. The cost of ad hoc reservation: A case study in western New South Wales. Australian Journal of Ecology 19: 375–384.

— , Humphries, C.J., Margules, C.R., Vane-Wright, R.I. & Williams, P.H. 1993. Beyond opportunism: Key principles for systematic reserve selection. Trends in Ecology & Evolution 8(4): 124–128.

Rannikko, P. 1997. Kestävän kehityksen sosiaalinen puoli korostuu. Ympäristö 3: 30–31.

Rapport, D.J. 1995. Ecosystem health: More than a metaphor? Environmental Values 4: 287–309.

Ready, R.C. & Bishop, R.C. 1991. Endangered species and the safe minimum standard. American Journal of Agricultural Economics 73(2): 309–312.

Rogers, M.F. & Sinden, J.A. 1994. Safe minimum standard for environmental choices: Old-growth forest in New South Wales. Journal of Environmental Management 41: 89–103.

Sagoff, M. 1988. The economy of the earth: philosophy, law, and the environment. Cambridge University Press. 271 s.

— 1994. Should preferences count? Land Economics 70(2): 127–144.

Sedjo, R.A. & Simpson, R.D. 1995. Property rights, externalities and biodiversity. Teoksessa: Swanson, T.M. (toim.) The economics and ecology of biodiversity decline: the forces driving global change. Cambridge University Press, Cambridge. s. 79–88.

Sen, A. 1970. The impossibility of paretian liberal. Journal of Political Economy 78: 152–157.

— 1977. Rational fools: A critique of behavioral foundations of economic theory. Philosophy & Public Affairs 6: 317–344.

— 1981. Plural utility. Proceedings of the Aristotelian Society LXXXI: 193–215.

Smith, F. 1996. Biological diversity, ecosystem stability and economic development. Ecological Economics 16: 191–203.

Smith, V.K. 1996. Estimating economic values for nature: Methods for non-market valuation. Edward Elgar. Cheltenham. 605 s.

Solow, A.R. & Polasky, S. 1994. Measuring biological diversity. Environmental and Ecological Statistics 1: 95–107.

— , Polasky, S. & Broadus, J. 1993. On the measurement of biological diversity. Journal of Environmental Economics and Management 24: 60–68.

Spash, C.L. 1993. Economics, ethics, and long-term environmental damages. Environmental Ethics 15, 117–132.

— & Hanley, N. 1995. Preferences, information and biodiversity preservation. Ecological Economics 12: 191–208.

Sterba, J.P. 1994. Reconciling anthropocentric and nonanthropocentric environmental ethics. Environmental Values 3: 229–244.

Stevens, T.H., Echevarria, J., Glass, R.J., Hager, T. & More, T.A. 1991. Measuring the existence value of wildlife: What do CVM estimates really show? Land Economics 67(4): 390–400.

Steverson, B.K. 1995. Contextualism and Norton's convergence hypothesis. Environmental Ethics 17: 135–150.

Sugden, R. 1993. Welfare, resources, and capabilities: A review of inequality reexamined by Amartya Sen. Journal of Economic Literature XXXI: 1947–1962.

Tilman, D. & Downing, J.A. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. Nature 367(27): 363–635.

Tobias, D. & Mendelsohn, R. 1991. Valuing ecotourism in a tropical rain-forest reserve. Ambio 20(2): 91–93.

Toman, M.A. & Ashton, P.M.S. 1996. Sustainable forest ecosystems and management: A review article. Forest Science 42(3): 366–377.

United States Federal Register 1993. Natural resource damage assessment under the Oil Pollution Act of 1990 (58 Fed.Reg.). s. 4601–4614.

Vane-Wright, R.I. 1996. Identifying priorities for the conservation of biodiversity: Systematic biological criteria within socio-political framework. Teoksessa: Gaston, J. (toim.). Biodiversity: A biology of numbers and difference. Blackwell Science Ltd., Oxford. s. 309–344.

— , Humphries, C.J. & Williams, P.H. 1991. What to protect? – Systematics and the agony of choice. Biological Conservation 55: 235–254.

Vatn, A. & Bromley, D.W. 1994. Choices without prices without apologies. Journal of Environmental Economics and Management 26: 129–148.

Weisbrod, B.A. 1964. Collective-consumption services of individual consumption goods. Quarterly Journal of Economics 77: 71–77.

Weitzman, M.L. 1992. On diversity. Quarterly Journal of Economics CVII(2): 363–405.

— 1993. What to preserve? An application of diversity theory to crane conservation. Quarterly Journal of Economics 108: 158–183.

Westra, L. 1994. An environmental proposal for ethics: The principle of integrity. Rowman & Littlefield Publishers, Inc., Boston. 237 s.

Willis, K., Garrod, G. & Shepherd, P. 1996. Towards a methodology for costing biodiversity conservation in the UK; A report to the Department of the Environment. 197 s.

Witting, L. & Loeschcke, V. 1995. The optimization of biodiversity conservation. Biological Conservation 71: 205–207

Wood, P.M. 1997. Biodiversity as the source of biological resources: A new look at biodiversity values. Environmental Values 6(3): 251–268.

Woodward, R.T. & Bishop, R.C. 1995. Efficiency, sustainability and global warming. Ecological Economics 14: 101–111.

Young, M. 1997. Incentive measures for biodiversity conservation and sustainable resource use. Teoksessa: OECD. Investing in biological diversity. The Cairns Conference. OECD Proceedings. s. 13–21.

Zimmerman, M.E. 1993. General introduction. Teoksessa: Zimmerman, M.E., Callicott, J.B., Sessions, G., Warren, J.K. & Clark, J. (toim.). Environmental philosophy: From animal rights to radical ecology. Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ. s. v–x.

143 viitettä.

ISBN 951-40-1647-5
ISSN 0358-4283