

Juha Pykälä

Avainbiotooppien merkitys epifyyttijäkälille

Pykälä J. (2019). Avainbiotooppien merkitys epifyyttijäkälille. Metsätieteen aikakauskirja 2019-10170. Katsaus. 21 s. <https://doi.org/10.14214/ma.10170>

Tiivistelmä

Metsien avainbiotooppien merkitystä epifyyttijäkälille selvitettiin kirjallisuuskatsauksen avulla. Avainbiotooppien merkitys riippuu siitä, miten ne määritetään sekä kuinka hyvin ne tunnistetaan ja jätetään hakkuiden ulkopuolelle. Avainbiotooppikäsite on potentiaalisesti hyvä epifyyttijäkälille tärkeiden metsien säästämiseksi. Eri avainbiotooppityyppien merkitys epifyyttijäkälille on varsin erilainen. Puuston korkea ikä on vaatealiiden epifyyttijäkäliden kannalta tärkein muuttuja. Tutkimusten mukaan avainbiotooppikäsitteen soveltaminen ei ole onnistunut hyvin. Suurimmat ongelmat ovat kohteiden tunnistamisessa, säästämiseksi sekä niiden pienessä koossa. Hakkuiden ja pienen koon takia vaatealiiden epifyyttijäkäliden esiintymien häviämiset ovat olleet avainbiotoopeilla varsin tavallisia. Häviämistä lisäävät ilmansaasteet ja ylisuuri hirvieläinkanta, joka estää lehtipuiden uusiutumista avainbiotoopeilla. Samat tekijät, jotka aiheuttavat populaatioiden häviämistä, estävät myös uusien jäkäläpopulaatioiden leviämistä avainbiotoopeille. Tässä katsauksessa käsiteltyjen tutkimusten perusteella voidaan arvioida, että jos avainbiotoopit säästettäisiin kaikilta hakkuilta, ilmanlaatua saataisiin parannettua ja hirvieläinten määrää voimakkaasti vähennettyä, suuri osa uhanalaisista jäkälästä voisi säilyä avainbiotoopeilla. Yhdessä riittävän suojelualueverkoston kanssa avainbiotoopit voisivat olla tehokas tapa epifyyttijäkäliden monimuotoisuuden säilyttämisessä. Suomessa käytettyä avainbiotooppien määrittelyä on tarpeen korjata vastaamaan muissa maissa käytettyä uhanalaisen lajiston esiintymisen todennäköisyyttä painottavaa tulkintaa sen sijaan, että korostettaisiin kohteen pienialaisuutta.

Asiasanat indikaattorilajit; metsälaki; metsätalous; reunavaikutus; uhanalaiset lajit

Yhteystiedot Suomen ympäristökeskus (SYKE), Biodiversiteettikeskus, Helsinki

Sähköposti juha.pykala@ymparisto.fi

Hyväksytty 29.8.2019

1 Johdanto

Suomesta tunnetaan 545 epifyyttijäkälää, pääasiassa tai ainoastaan puiden kaarnalla tai puuaineksella tavattavaa lajia. Tämä on 32 % Suomen jäkälälajistosta. Tässä epiksiyytit eli puuaineksella tavattavat lajit on luettu mukaan.

Epifyyttijäkälälajeista pääosa kasvaa elävien puiden kaarnalla. Näistä suuri osa kasvaa vain vanhoilla puilla. Useimmat nuorten puiden jäkälät kasvavat myös vanhojen puiden rungoilla ja/ tai latvaosissa ja oksilla. Lajimäärä on korkeampi vanhoissa (yli 120-vuotiaissa) kuin nuorissa tai keski-ikäisissä metsissä (Kuusinen ja Siitonen 1998; Nascimbene ym. 2009; Ellis 2012), ja useimmat uhanalaiset lajit kasvavat vanhoilla puilla (Ranius ym. 2008; Fritz ym. 2009a; Boch ym. 2013).

Suurin osa epifyyteistä on obligatorisia epifyyttejä eli ne eivät kasva muilla alustoilla. Lisäksi on melko iso joukko fakultatiivisia epifyyttejä, joita kasvaa myös muilla alustoilla kuten kivialustoilla tai maalla. Näistä osalla pääosa esiintymistä on puilla, osalla noin puolet ja osalla pieni osa. Uhanalaisista ja silmälläpidettävistä epifyyttijäkälälajeista valtaosa on obligatorisia epifyyttejä, mutta myös eräät fakultatiiviset epifyytit ovat uhanalaisia (Jääskeläinen ym. 2010). Tällaisia ovat mm. eräät pääosin kallioilla tavattavat kallioperän ja pienilmaston suhteen vaateliaat lajit. On myös muutamia uhanalaisia lajeja, jotka kasvavat toisaalta kalkkimaalla ja toisaalta korkean pH:n omaavien vanhojen lehtipuiden rungoilla.

Suhteellisen pieni osa epifyyttijäkälästä on lahopuiden jäkäliä. Spribille ym. (2008) listasivat 74 Suomessa tavattavaa jäkälää Fennoskandiassa vain puuaineksella kasvaviksi. Näistä noin 2/3 kasvaa pystypuilla ja 1/3 maapuilla. Maapuilla tavattavista jäkälästä pääosa on fakultatiivisia lahopuulajeja, jotka esiintyvät yhtä lailla tai enemmän muilla kasvualustoilla.

Tämä tutkimus on kirjallisuuskatsaus, jossa esitetään, mitä tiedetään avainbiotooppien merkityksestä epifyyttijäkälille. Avainbiotooppeja ovat metsälain erityisen tärkeät elinympäristöt (ns. METE-kohteet) ja muut avainbiotoopit (Meriluoto ja Soininen 1998). Avainbiotooppikäsitettä käytetään etenkin Pohjoismaissa ja Baltian maissa. Aluksi esitetään taustaksi epifyyttijäkälän ekologian ja leviämisen biologian keskeisiä piirteitä.

2 Epifyyttijäkälän ekologian yleispiirteitä

Epifyyttijäkälän kasvualustat voidaan karkeasti jakaa kolmeen ryhmään: havupuut (pH useimmiten alle 4), happaman kaarnan lehtipuut (koivut, lepät, lehmus, tammi) (pH useimmiten 4–5) ja lievästi happaman tai neutraalin kaarnan lehtipuut (haapa, raita, pihlaja, saarni, vaahtera, jalavat) (pH useimmiten 5–7) (Kuusinen 1996b; Mežaka ym. 2008; Juriado ym. 2009). Jako on kuitenkin todellisuutta yksinkertaistava. Puulajin sisäinen vaihtelu kaarnan pH:ssa on suurta (Werth 2001), ja se selittää eri puuyksilöiden jäkäläyhteisöjen eroja. Haavalla pH:n vaihtelu on suurinta (Kuusinen 1994a). Vaikka haapaa pidetään puulajina, jonka kaarnan pH on lievästi hapan, suurella tai suurimmalla osalla rungoista pH on ollut pohjoismaisissa tutkimuksissa suhteellisen alhainen (Kuusinen 1994a; Gustafsson ja Eriksson 1995).

Eri puulajien ja -yksilöiden rungoilla on eroja monissa kemiallisissa ominaisuuksissa, jotka vaikuttavat jäkäläyhteisöihin. Aihepiiriä on kuitenkin tutkittu aika vähän. Kaarnan happamuuden lisäksi jäkäläyhteisöihin vaikuttavat mm. typen, fosforin, kalsiumin, kaliumin, magnesiumin ja mangaanin pitoisuudet (Boudreault ym. 2008a; Johansson ym. 2011; Hauck 2011). Saasteiden vaikuttamattomissa metsissä puiden kaarnan liukoisen typen ja fosforin pitoisuudet ovat melko alhaisia (Hauck 2011). Maaperän ominaisuudet vaikuttavat puiden kaarnan ravinnepitoisuuksiin (Gauslaa 1985).

Puun rungolle tulevan sadeveden happamuuteen ja ravinnepitoisuuksiin vaikuttavat kasvu- puun lisäksi naapuripuiden ominaisuudet kuten puulaji ja etäisyys rungosta (Hansen 1996; Kowalska ym. 2016). Havupuut happamoittavat sadevettä ja lehtipuut nostavat sadeveden pH:ta (Kowalska ym. 2016). Siten havupuiden runsaus rajoittaa lehtipuiden jäkäliden esiintymistä lehti- puiden rungoilla. Etenkin kuusen varjostus ja hapan karike aiheuttavat sen, että kuusivaltaisissa metsissä hyvin pärjääviä vanhojen lehtipuiden epifyyttijäkälä on kohtalaisen vähän.

Maapuiden jäkälät esiintyvät pääasiassa kuusilla ja männyillä, mikä johtunee etenkin lehtipuumaapuiden nopeammasta lahoamisesta (Mäkinen ym. 2006) ja ihmistoiminnan aiheutta- masta järeiden lehtipuumaapuiden vähäisestä määrästä (Siitonen ym. 2000). Havupuumaapuiden lahoamisprosessi voi olla varsin pitkä, esimerkiksi kuusimaapuilla jopa sata vuotta (Storaunet ja Rolstad 2002). Kuusivaltaisissa metsissä maapuilla vallitsevat sammalet (Kuusinen ja Siitonen 1998), kuivemmissä mäntyvaltaisissa metsissä maapuilla on enemmän jäkälä.

Epifyyttijäkäliden kasvupuiden elinikä on rajallinen. Siten lajien on jatkuvasti pystyttävä korvaamaan epäsopiviksi muuttuneet puut leviämällä uusille kasvupuille. Tällaisesta systeemistä on käytetty nimeä ”laikunjäljittäjämetapopulaatio” (patch tracking metapopulation) (Snäll ym. 2003). Tällaisen populaatorakenteen omaavat lajit häviävät suhteellisen harvoin kasvupuultaan niin kauan kuin puu säilyy elossa (Gjerde ym. 2012).

3 Vaatelioiden epifyyttijäkäliden elinympäristövaatimukset

Kun arvioidaan avainbiotooppien merkitystä epifyyttijäkälille, on keskeisintä tarkastella niiden merkitystä vaateliaille, metsätaloustoimien myötä taantuneille, lajeille. Vaateliaina epifyyttijäkälinä pidetään tässä tutkimuksessa luonnon monimuotoisuutta indikoivia lajeja (indikaattorijäkälät) sekä uhanalaisia ja silmälläpidettäviä lajeja. Ne ovat taantuneet sopivan elinympäristön vähenemisen takia (Jääskeläinen ym. 2010).

Epifyyttijäkäliden tarkkoja lajikohtaisia elinympäristövaatimuksia ei yleensä tunneta. Vaatelioiden lajien elinympäristövaatimusten yleispiirteet kuitenkin tunnetaan. Useimmat lajeista vaativat vanhoja puita (Gustafsson ym. 1992; Nitare 2000). Osalla lajeista mikrohabitaatti- vaatimukset ovat hyvin tiukat, mutta vaatimukset kasvupuiden ympäristön osalta väljemmät. Tällaiset lajit voivat kasvaa monenlaisissa ympäristöissä olevilla vanhoilla puilla (Zemanová ym. 2017). Osa lajeista kasvaa vain tiettyntyyppisissä vanhoissa metsissä (Holien 1998). Monet lehtipuiden vaateliasta epifyyttijäkälistä vaativat melko korkeaa kaarnan pH:ta (yli 5) (Gauslaa 1985; Mežaka ym. 2012).

Useimmat vaateliaat lajit vaativat kosteaa pienilmastoa sekä kohtalaisen valoisia metsiä (Moning ym. 2009; Nascimbene ym. 2013). Melko harva vanhan metsän jäkälälajeista suosii tai vaatii varjoisia oloja. Tämä saattaa osin johtua siitä, että varjoisissa oloissa harvat jäkälät pär- jäävät kilpailussa sammalten kanssa. Runsassammaleisuus rungoilla vähentää jäkäliden lajimäärää (Juriado ym. 2009). Vanhojen metsien jäkäliden esiintymistä rajoittavat talousmetsissä vanhojen puiden vähäisyyden lisäksi liian varjoisa kasvuympäristö (Nascimbene ym. 2013). Toisaalta myös auringon paahtamat rungot ovat monille lajeille sopimattomia. Gauslaan (2014) mukaan suotui- simmat olot ovat metsien pienaukoissa, joissa jäkälät saavat enemmän heijastusvaloa kuin suoraa auringon paistetta.

4 Epifyyttijäkälien leviämiskyky on puutteellisesti tunnettu – mutta todennäköisesti suhteellisen hyvä

Perinteisesti jäkälän levinnän on katsottu tapahtuvan pääasiassa suvullisesti itiöiden avulla tuuli- ja vesilevintänä (Leavitt ja Lumbsch 2016). Suvuttomien lisääntymiselinten (mm. jäkälämurut, kuromapullot) merkitys levinnässä on kuitenkin monella lajilla suuri. Etenkin monilla lajeilla tavalliset kuromapullot mahdollistavat suvuttoman kaukolevinnän (Garrido-Benavent ja Pérez-Ortega 2018). Myös sekovarren kappaleiden kaukolevintää tapahtuu, mahdollisesti lintujen ja myrskytuulien mukana (Degtjarenko ym. 2018). Eläinlevintä (esim. hyönteiset, linnut) on epifyyttijäkälille luultua merkittävämpää (Leavitt ja Lumbsch 2016). Eläinten mukana saattaa tapahtua täsmälevintää sopiviin mikrohabitaatteihin.

Useissa – etenkin 2000-luvun alussa tehdyissä – tutkimuksissa vanhoja puita vaativien epifyyttijäkälien esitetään olevan huonoja leviäjiä (mm. Dettki ym. 2000; Sillett ym. 2000; Hilmo ja Såstad 2001). Tämä perustuu etenkin seuraaviin asioihin. Ensinnäkin pääosa leviämistä putoaa isäntäpuun viereen (Walser ym. 2001; Ellis 2012). Toiseksi suvullisesti leviävien lajien itiöiden on löydettävä sopiva leväosakas itääkseen ja osa lajeista on leväosakkaan suhteen varsin spesifejä (Myllys ym. 2007). Kolmanneksi joitakin makroepifyyttijäkälä on suhteellisen helppo istuttaa paikoille, joissa niitä ei ole, ja tämän on katsottu osoittavan lajin levintärajoitteisuutta (Sillett ym. 2000; Hilmo ja Såstad 2001). Neljänneksi levintää tarkastellaan vain levitettyjen lajien kannalta (mm. Öckinger ym. 2005). Tällöin näiden lajien mahdollista runsastumista muiden uhanalaisten lajien kustannuksella ei pidetä ongelmana. Viidenneksi tulkinta perustuu kehäpäätelmään. Kun lajit taantuvat voimakkaasti, niiden riittämättömän levinnän on oltava osasyynä taantumiseen.

Siirtoistutusten tulokset viittaavat siihen, että joillakin makroepifyyteilä leviämisen ja lisääntymiskykyisten yksilöiden elinympäristövaatimukset voivat olla selvästi erilaisia. Näillä aikuisten yksilöiden elinympäristövaatimukset vaikuttavat väljemmiltä kuin luontaisesti levinneiden leviämisen kasvuun sopivat elinympäristöt. Siirtoistutusten käytössä leviämiskyvyn määrittelyssä on kuitenkin suuria ongelmia. Ensiksikin tutkimusten kesto-aika on ollut liian lyhyt, jotta voitaisiin arvioida, onko niiden avulla saatu aikaan elinkykyisiä populaatioita (Werth ym. 2006). Siirtoistutusten seurannassa havaitaan lyhytikäiset, satunnaisesti jäävät populaatiot, jotka muutoin yleensä jäävät jäkälätutkijoilta havaitsematta. Siirtoistutusten vaikutusta muihin kuin siirrettyihin lajeihin ei ole myöskään tutkittu, joten ei tiedetä, missä määrin onnistuneet siirtoistutukset johtaisivat muiden vaatelioiden jäkälän levinnän vähenemiseen. Siirtoistutuksia on käytetty osoittamaan taantuneiden makroepifyyttien levintärajoitteisuutta, mutta samoin menetelmin voitaneen väittää myös yleiset makroepifyytit levintärajoitteisiksi. Yleisten epifyyttijäkälän levintärajoitteisuutta on tutkittu vähän, vaikka jo Dettki ym. (2000) osoittivat sen tutkimillaan yleisillä lajeilla. Näin ollen on kyseenalaista, voidaanko siirtoistutuksin todistaa jäkälälajin huonoa leviämiskykyä.

Käsitys vaatelioiden epifyyttijäkälän huonosta levintäkyvystä vallitsi 2000-luvun alussa. Sittemmin geneettiset tutkimukset ovat osoittaneet, että tutkituilla vaateliilla epifyyttijäkälillä on lajin geneettisen rakenteen perusteella suhteellisen hyvä leviämiskyky (mm. Werth ym. 2007; Lättman ym. 2009; Hilmo ym. 2012). Empiiriset tutkimukset viittaavat myös samaan (Gjerde ym. 2012, 2015). Komonen ja Müller (2018) päätyivätkin katsauksessaan lahopuiden lajien leviämiskyvystä siihen, että epifyyttijäkälän leviämiskyky on hyvä. Vanhojen metsien jäkälästä erityisen hyviä leviäjiä ovat mm. nokinuppeset jäkälät (Kruys ja Jonsson 1997).

Hyvään leviämiskykyyn viittaa myös se, että ilmeisten kaukolevintöjen kautta syntyneitä populaatioita tunnetaan monista jäkälälajeista. Kaukolevintöjen varma osoittaminen vaatisi kuitenkin yleensä laajoja ja melko pitkäkestoisia tutkimuksia, joihin ei tutkijoilla ole ollut resursseja.

Useat tutkimukset ovat kuitenkin osoittaneet epifyyttijäkälien levintärajoitteisuuden (mm. Johansson ym. 2012, 2013b), ja levintärajoitteisuus voi olla yleistä. Toisaalta eliölajien levintärajoitteisuus on välttämätön ilmiö, jotta voimakkaat kilpailijat eivät veisi kaikkea elintilaa heikommilta kilpailijoilta. Levintärajoitteisuuden määrä ja kunkin lajin levintärajoitteisuuden voimakkuus suhteessa muihin lajeihin on olennaista, mutta vaikeasti tutkittavaa. Siten levintärajoitteisuus ei tarkoita huonoa leviämiskykyä.

Varsinaista levintää rajoittavampi tekijä on lajin leviäinten kyky alkaa kasvaa ja pystyä vakiintumaan uudelle kasvupuulle (Werth ym. 2006). Puun pinnalla täsmälleen sopivaan mikrohabitaattiin osuminen ja siihen kiinnittyminen voivat olla vaikeaa. Itiöiden on myös löydettävä puun pinnalta sopiva leväosakas. Lisäksi mikrohabitaatti saattaa yleensä olla jo täynnä muita lajeja, jolloin uudelle tulokkaalle ei ole enää tilaa.

Silloin kun lajille sopivan elinympäristön määrä on suuresti vähentynyt, sopivien kasvupuiden löytäminen on vaikeaa, vaikka laji olisikin varsin tehokas leviäjä. Hakkuiden myötä vaateliaimmille habitaattispecialisteille sopivat kasvupuut ovat saattaneet kokonaan hävitä. Harvennushakkuisiin liittyy epifyyttien kannalta kolme suurta riskitekijää: kasvupuut saatetaan harvennuksessa kaataa, ympäristömuutos (valon määrän lisääntyminen, kuivuminen ym.) on liian voimakas ja nopea ja se lisää kasvupuun kaatumisen todennäköisyyttä tuulisella säällä.

Ilmansaasteet myös olennaisesti heikentävät sekä lajien leviäinten tuottoa että mikrohabitaatin sopivuutta. Näin ollen saasteille herkille lajeille soveltuvien mikrohabitaattien määrä voi saasteiden takia kaventua murto-osaan. Tällöin vähäinen uusien populaatioiden syntyminen voi ensisijaisesti johtua ilman epäsopivasta laadusta.

5 Avainbiotooppien suhteellinen merkitys epifyyttijäkälien monimuotoisuudelle

Avainbiotooppien ja METE-kohteiden merkityksestä luonnon monimuotoisuudelle on esitetty erilaisia näkemyksiä. Hanski (2005) on esittänyt viisi syytä, miksi METE-kohteet edistävät huonosti luonnon monimuotoisuuden säilymistä: (1) kohteet ovat liian pieniä, (2) useimmilla METE-luontotyypeillä on vähän uhanalaisia lajeja, (3) suuri osa METE-kohteista menettää ominaispiirteensä reunavaikutuksen takia, (4) suuri osa kohteista vaurioituu metsänkäsittelyn yhteydessä ja (5) metsälakikohdeverkosto on liian harva. Kohteet ovat liian pieniä ja niitä on liian vähän, jotta niillä voitaisiin turvata uhanalaisten lajien alueellinen säilyminen (Hanski 2006). Kritiikki kohdistuu siis ensisijaisesti avainbiotooppi- ja METE-käsitteiden soveltamiseen metsätaloudessa. Tämä ei tarkoita, etteivätkö avainbiotoopit voisi olla tehokas keino metsäluonnon monimuotoisuuden ylläpidossa, jos käsitteen soveltamisessa aidosti pyritään siihen.

Tutkimusten mukaan avainbiotoopit ovat epifyyttijäkälien kannalta keskimääräistä metsää merkittävämpiä ja osin niitä voi pitää epifyyttijäkälien ”hot spot”-habitaatteina (Gustafsson 2002; Pykälä 2004, 2007a, b; Perhans ym. 2007).

Tutkimuksissa on harvoin tarkasteltu avainbiotooppien suhteellista merkitystä epifyyttijäkälien monimuotoisuudelle. Tähän on useampia tarkastelutapoja: 1. avainbiotoopin kriteerit täyttävien metsien merkitys, 2. metsäorganisaatioiden avainbiotoopeiksi rajaamien kohteiden merkitys, 3. metsälain erityisen arvokkaiden elinympäristöjen kriteerit täyttävien metsien merkitys, 4. metsäorganisaatioiden metsälakikohteiksi rajaamien kohteiden merkitys. Avainbiotooppien merkitystä voidaan arvioida myös rakenteellisen laadun (mm. lahoppuun määrä, puuston ikä) perusteella (Jönsson ja Jonsson 2007).

Suomessa metsäorganisaatiot eivät ole määritelleet avainbiotooppeja puustosta riippuvaisen indikaattorilajiston perusteella toisin kuin paljolti muualla Pohjois-Euroopassa, esim. Ruotsissa

(Gustafsson ja Perhans 2010). Epifyyttijäkälät ovat olleet Ruotsissa, Norjassa ja Baltian maissa merkittäviä avainbiotooppien tunnistamisessa. Ruotsissa avainbiotooppien inventoinneissa on käytetty 98 indikaattorijäkälää (Nitare 2000).

Epifyyttijäkälien käytöstä avainbiotooppien tunnistamisessa luonnollisesti seuraa, että tällaiset avainbiotoopit ovat epifyyttijäkälille merkittävämpiä kuin sellaiset, joiden tunnistamisessa indikaattoriepifyyttejä ei ole käytetty. Metsäorganisaatioiden rajaamilta avainbiotoopeilta onkin Ruotsissa löydetty melko runsaasti vaateliaita indikaattorijäkälä (Gustafsson ym. 1999; Johansson ja Gustafsson 2001). Gustafssonin ym. (1999) tutkimuksessa ruotsalaisissa avainbiotoopeissa oli keskimäärin 1,4 uhanalaista tai silmälläpidettävää jäkälää.

Suomessa avainbiotooppien käsite poikkeaa selvästi muista Pohjoismaissa ja Baltian maissa käytetystä. Muualla metsien luonnontilan indikaattorilajit sekä kohteen laatu ovat olleet keskeisimpiä avainbiotooppien määrittelyssä, ja kohteen pienialaisuutta ei painoteta (Timonen ym. 2010).

Suomessa on luonnon monimuotoisuuden kannalta kahdenlaisia avainbiotooppeja. On sellaisia luontotyyppisiä, jotka tiedetään luonnon monimuotoisuuden kannalta tärkeiksi. Näitä ovat metsämaan avainbiotoopit. Sen sijaan kitu- ja joutomaan avainbiotooppityypit eivät ole luontotyyppinä erityisen merkittäviä. Tässä ryhmässä on toki myös epifyyttijäkälille arvokkaita alueita silloin kun puuston ikä on niillä korkea.

Avainbiotoopit ja metsälakikohteiden kriteerit täyttävät avainbiotoopit ovat hyvin tärkeitä elinympäristöjä epifyyttijäkälille. Metsälakikohteen kriteerit täyttävillä avainbiotoopeilla oli Lohjalla yli 40 % kaikista suojelualueiden ulkopuolisista uhanalaisten jäkäliden esiintymistä (Pykälä 2007 a, b). Näistä 88 % oli epifyyttijäkälä. METE-kohteiden kriteerit täyttävillä alueilla uhanalaisten epifyyttijäkäliden esiintymistiheys oli moninkertainen muihin metsiin verrattuna. Tutkimuksissa arvioitiin, että uhanalaisten jäkäliden esiintymistä yli 95 % saattaa hävitä sellaisten toimenpiteiden (hakkuut, puuston istutukset) seurauksena, joiden viranomaiset eivät tulkitse vaarantavan metsälain erityisen tärkeiden elinympäristöjen ominaispiirteitä. Etenkin poimintahakkuut vähentävät METE-kohteiden merkitystä uhanalaisille jäkälille.

Metsäorganisaatioiden rajaamien METE-kohteiden merkitys epifyyttijäkälille on tutkimuksissa sen sijaan osoittautunut melko vähäiseksi (Pykälä ym. 2006; Pykälä 2007a, b). Tämä johtuu siitä, että pääosa arvokkaiden kohteiden määrittelyssä täyttävistä kohteista on jätetty rajaamatta, rajattujen kohteiden laatu on usein suhteellisen heikko ja lakikohteilla on sallittu uhanalaisten lajien esiintymät vaarantavat poimintahakkuut (Pykälä 2007 a, b). Lohjalla metsälain kriteerit täyttävien kohteiden pinta-alasta oli rajattu metsälakikohteiksi alle 4 % (Pykälä 2007a). Tärkein rajausperuste vaikuttaa olleen kohteen pieni koko eikä sen luontoarvot (Pykälä ym. 2006; Pykälä 2007a, b).

METE-kohteiksi rajatut elinympäristölaikut ovat usein olleet varsin vaatimattomia rakennepiirteittensä suhteen. Kolmen metsäkeskuksen alueella tutkittujen METE-kohteiden puuston keski-ikä oli METE-kartoituksen aikana vain 64 vuotta ja vain kahdella prosentilla kohteista puuston ikä ylitti sata vuotta (Pykälä ym. 2006). Puolella tutkimuskohteista ei havaittu yhtään luonnoltaan arvokkaan metsän indikaattorijäkälää. Uhanalaisia jäkäläitä oli 9 % kohteista, näilläkin lähes aina vain yksi laji. Indikaattorijäkäläitä oli enemmän jyrkänteillä kuin lehdoissa ja puronvarsilla. Indikaattorilajien populaatiot olivat yleensä hyvin pieniä: 53 % populaatioista vain yhdellä puulla. Indikaattorijäkäläitä oli enemmän lehti- kuin havupuilla. Puronvarsilla indikaattorijäkäläpopulaatioista oli kuitenkin kuusella 47 %.

6 Eri avainbiotooppien merkitys hyvin erilainen

Eri avainbiotooppityyppien merkitys epifyyttijäkälille on varsin erilainen. Metsämaan avainbiotoopit ovat selvästi merkittävämpiä kuin kitu- ja joutomaan avainbiotoopit (Pykälä 2007a, b). Pykälän (2007b) tutkimuksessa on tarkasteltu eri metsälakityyppien merkitystä uhanalaisille kasveille, jäkälille ja sammalille. Pääosa metsälakityypeillä olleista esiintymistä oli jyrkänteillä, lehdoissa ja kallioilla. Metsäkeskuksen rajaamalla metsälakikohteilla uhanalaisia lajeja sen sijaan oli varsin vähän. Metsäkeskuksen rajaamista metsälakikohteista epifyyttijäkälille merkittävimpiä olivat jyrkänteet ja lehdot sekä jossain määrin puronvarret. Sen sijaan kallioilla indikaattorijäkälä oli harvoilla kohteilla ja vähäpuustoisilla soilla ei yhdelläkään. Indikaattorijäkälä oli 63 % rajatuista metsämaan metsälakikohteista, mutta vain 4 % jouto- ja kitumaan metsälakikohteista.

Korvet ovat myös jäkälälajistolle merkittäviä (Kuusinen 1996a), mutta Etelä-Suomessa korprien puusto on yleensä niin nuorta, että avainbiotooppien osalta merkittävyyttä ei välttämättä havaita tutkimuksissa (Pykälä 2007a). Sama koskee myös metsälain tarkoittamia lähteiden välitömiä lähiympäristöjä (Pykälä 2007a).

Latvialaisessa tutkimuksessa puulaji ja runkojen pH selittivät parhaiten jäkäläyhteisöjen koostumusta ja lajimäärää avainbiotoopeilla ja luontotyyppi oli vähemmän merkittävä (Mežaka ym. 2012). Tutkimuksessa luontotyyppittely oli kuitenkin karkealla tasolla.

7 Epifyyttijäkälille arvokkaiden avainbiotooppien tunnistaminen ja arvoa nostavat tekijät

Epifyyttijäkälille arvokkaiden avainbiotooppien tunnistamisessa tärkeitä ovat mm. puuston ikä, pienilmasto, pienilmaston jatkuvuus, veden läheisyys sekä kallio- ja maaperä (mm. Pykälä 2007a) (taulukko 1). Suotuisat rakennepiirteet kertyvät pitkän ajan kuluessa (Ellis 2012).

Puuston ikä on epifyyttijäkäliden kannalta tärkein muuttuja (ks. kappale Puuston ikä tärkeintä). Suotuisa kostea pienilmasto ja sen jatkuvuus ovat myös keskeisiä. Veden läheisyys on tärkeää monille harvinaistuneille epifyyttijäkälille (mm. McCune ym. 2002; Doering ja Coxson 2010). Hauck ym. (2013) arvioivat ojitusten aiheuttaman metsien kuivumisen yhdeksi keskeisimmistä syistä epifyyttijäkäliden taantumiseen Saksassa.

Maaperän pH:lla on vaikutusta puiden kaarnan pH-arvoon (Gauslaa 1985; Ellis 2012). Tämä on todettu mm. haavalla (Gustafsson ja Eriksson 1995) ja tammella (Gauslaa 1985). Maaperän ominaisuudet vaikuttavat myös kaarnan kalsiumpitoisuuteen (Gauslaa 1985). Epifyyttijäkäliden lajimäärä kasvaa maaperän pH:n kasvaessa (Gjerde ym. 2005), ja monet vanhan metsän jäkälät vaativat kohtalaisen korkeaa kaarnan pH-arvoa (Gauslaa 1995). Tästä syystä kalkkialueet ovat tärkeitä epifyyttijäkäliden suojelussa.

Suomessa vaihteleva topografia, kallioisuus ja yleensä puuston hidaskasvuisuus korreloivat positiivisesti vaatelioiden epifyyttijäkäliden esiintymisen kanssa, koska tällaisilla paikoilla metsätalouskäyttö on ollut lievempää kuin muualla metsämaisemassa (Pykälä 2004, 2007a).

Taulukko 1. Vaateliaille epifyyttijäkälille tärkeitä metsän rakennepiirteitä.

Puiden korkea ikä
Metsän korkea ikä
Humidi pienilmasto
Pienilmaston jatkuvuus
Veden läheisyys
Lievästi hapan tai emäksinen kallio- ja maaperä

8 Puuston ikä tärkeintä

Monet vaateliaat epifyyttijäkälät kasvavat vain yli 100–200-vuotiailla puilla (Stenroos ym. 2016). Yleensä jäkälien lajimäärä kasvaa puiden iän kasvaessa (Holien 1998; Uliczka ja Angelstam 1999; Lie ym. 2009; Nascimbene ym. 2009; Zemanová ym. 2017). Nascimbenen ym. (2009) tutkimuksessa lajimäärä kasvoi puiden n. 300 vuoden ikään asti. Lien ym. (2009) tutkimuksessa lajimäärä kasvoi aina vanhimpiin puihin (n. 400-vuotiaita) asti. Uhanalaisten lajien esiintyminen on vielä kokonaislajimäärää selvemmin riippuvainen puiden iästä (Ranius ym. 2008; Moning ja Müller 2009; Boch ym. 2013). Virolaisessa tutkimuksessa uhanalaisia ja silmälläpidettäviä jäkäläiä ei löytynyt lainkaan alle 110-vuotiailta puilta (Marmor ym. 2011).

Pääosa uhanalaisista ja silmälläpidettävistä epifyyttijäkälistä kasvaa vain vanhoilla puilla. Jotkut lajit kasvavat sekä keski-ikäisillä että vanhoilla puilla kuten samettikesijäkälä (*Leptogium saturninum* (Dicks.) Nyl.) (Hedenås ja Ericson 2004) ja haavanhyttelöjäkälä (*Collema subnigrescens* Degel.) (kuva 1), mutta esiintymät painottuvat vanhoihin metsiin. Eräät uhanalaiset jäkälät kasvavat vanhojen tietojen perusteella sekä nuorilla että vanhoilla puilla, mutta viimeaikaiset havainnot Suomesta ovat vanhoilta puilta. Jotkut ilmansaasteille herkät uhanalaiset lajit kasvanevat pääasiassa nuorilla ja keski-ikäisillä lehtipuilla.

Useimmat Fennoskandian metsien puulajeista ovat suhteellisen pitkä-ikäisiä. Lyhytikäisien puiden kuten pihlajan ja harmaalepän osalta puuston iän vaikutusta epifyyttijäkälisiin ei ole tutkittu. Näilläkin puilla uhanalaiset lajit löytyvät pääasiassa vanhan näköisiltä, usein huonokuntoisilta, puilta.

Myös kuolleiden puiden ikä on keskeistä niillä eläville jäkälille. Santaniellon ym. (2017) tutkimuksessa puolet havaituista jäkälälajeista esiintyi vain yli 120 vuotta sitten kuolleilla mäntykeloilla. Kuolleiden pystypuiden ja maapuiden iän vaikutus jäkälälajistoon on kuitenkin vähän tutkittu aihe.



Kuva 1. Vaarantunut haavanhyttelöjäkälä (*Collema subnigrescens*) ei vaadi ikihaapoja, mutta lienee pienilmaston ja kaarnan pH:n suhteen vaatelias.

Maapuilla lahoamissukcession edetessä rungot sammaloituvat, joten jäkäliä on enemmän suhteellisen nuorilla maapuilla (Laaka 1995; Kumar ym. 2017). Maapuiden jäkäliä koskevat tutkimukset kuitenkin painottuvat fakultatiivisiin epiksiylyisiin lajeihin. Maapuiden iän merkitys obligatorisille epifyyteille tunnetaan puutteellisesti.

Miksi puuston ikä on epifyyttijäkälille niin tärkeä? Puiden vanhetessa kaarnan rakenne muuttuu, tasapintainen runko muuttuu rakenteeltaan vaihtelevaksi (Hyvärinen ym. 1992). Vanhojen puiden rungoilla habitaattien monimuotoisuus kasvaa (Fritz ym. 2009a; Nascimbene ym. 2013). Vanhoille puille muodostuu sellaisia mikrohabitaatteja, joita ei ole nuorilla ja keski-ikäisillä puilla, kuten koloja ja onkaloita (Fritz ja Heilmann-Clausen 2010). Vanhojen puiden paksu kaarna tarjoaa myös kosteamman kasvuympäristön kuin nuorempien puiden sileä kaarna (Boudreault ym. 2008a). Kaarnan pH tai ainakin kaarnaa pitkin valuvan veden pH saattaa nousta puiden vanhetessa (Fritz ym. 2009b; Juriado ym. 2009), mutta osassa tutkimuksia kaarnan pH on laskenut puiden vanhentuessa (Hyvärinen ym. 1992; Ellis 2012). Näiden lisäksi vanhoilla puilla on jäkälille enemmän kasvupinta-alaa kuin nuorilla puilla (Holien 1997; Lie ym. 2009). Lie ym. (2009) esittivät myös, että vanhojen puiden hidas kasvunopeus on osatekijänä niiden suureen jäkälälajimäärään.

Metsän ikääntyessä suotuisat rakennepiirteet kertyvät vähitellen (Ellis 2012). Puuston iän lisäksi tällaisia ovat mm. puuston rakenteellinen vaihtelevuus ja puiden kuoltua syntyvät pienaukot (Ellis 2012). On arvioitu, että boreaalisissa havumetsissä monille vaateliaille epifyyttijäkälille soveltuvan metsän alaikäraja olisi noin 200–350 vuotta (Goward ja Arsenault 2018).

9 Puulajin merkitys

Puulajin merkitystä voidaan tarkastella esimerkiksi kullakin puulajilla tavattavien jäkälien lajimäärän, vain yhdellä puulajilla tavattavien spesialistilajien lajimäärän sekä uhanalaisten lajien määrän mukaan. Pääosa epifyyttijäkälistä kasvaa useilla puulajeilla (Ellis 2012; Stenroos ym. 2016). Yhden puulajin spesialisteja on suhteellisen vähän. Useimmilla lajeilla pääosa populaatioista on kuitenkin vain yhdellä tai muutamalla puulajilla. Eri luontotyypeillä puulajien suhteellinen merkitys on myös selvästi erilainen.

Yleensä lehtipuut ovat avainbiotoopeilla olleet vaateliaille epifyyttijäkälille tärkeämpiä kuin havupuut (Johansson ja Gustafsson 2001; Gustafsson 2002). Kuitenkin jos lehtipuut on niiltä aiemmissa hakkuissa poistettu, vaateliaita jäkäliä ei voi juuri olla kuin havupuilla. Siten puronvarsien metsälakikohteilla kuusi osoittautui indikaattorijäkälille selvästi tärkeimmäksi puulajiksi (Pykälä ym. 2006).

Uhanalaisia jäkäliä voi olla avainbiotoopeilla kaikilla puulajeilla, kunhan puut ovat riittävän iäkkäitä. Haapaa ja raitaa pidetään uhanalaisille vanhan metsän jäkälille tärkeimpinä puulajeina (Kuusinen 1994b, 1996b). Haavalla on monia lajeja, jotka ovat harvinaisia muilla puulajeilla (Kuusinen 1996c). Myös pihlaja on varsin tärkeä puulaji epifyyttijäkäliden kannalta (Kuusinen 1994c).

10 Reunavaikutus pienentää avainbiotoopin tehollista pinta-alaa

Monet epifyyttijäkälät ovat herkkiä reunavaikutukselle. Reunavaikutus voi olla sekä luontaista että ihmisen aiheuttamaa. Luontaisenkin reunavaikutuksen on havaittu vähentävän jäkälien lajimäärää (Moen ja Jonsson 2003). Moen ja Jonsson arvioivat reunavaikutuksen ulottuvan n. 50 metrin päähän metsän reunasta.

Seuraavassa käsitellään pääasiassa ihmisen aiheuttamaa reunavaikutusta. Reunavaikutukseen kuuluvat keskeiset muutokset ovat etenkin pienilmasto-olojen muutoksia (ilmaston kuivuminen, valoisuuden ja tuulisuuden lisääntyminen sekä maksimilämpötilan nousu ja lämpötilavaihteluiden lisääntyminen) (Chen ym. 1993).

Tuulisuuden lisääntyminen aiheuttaa paitsi jäkälien vaurioiden lisääntymistä (mukaan lukien versojen putoamista puiden oksilta ja rungoilta) (Esseen ja Renhorn 1998) myös kasvupuiden kuolemista ja kaatumista metsän reuna-alueilla (Esseen 1994; Jönsson ym. 2007).

Reunavaikutus vaikuttaa epifyyttijäkälien lajimäärään, lajikoostumukseen ja lajien peittävyteen (Hilmo ja Holien 2002). Reunavaikutus voi johtaa populaatioiden taantumiseen tai häviämiseen kokonaan paikalta. Reunavaikutus saattaa ilmetä lajin välittömänä häviämisenä uudesta metsänreunasta, mutta häviäminen saattaa myös tapahtua useiden vuosien viiveellä (Johansson ym. 2018). Reunavaikutus voi myös vähentää jäkälien leviämistä uusille kasvupuille (Hilmo ym. 2005).

Eri tutkimuksissa reunavaikutus epifyyttijäkälisiin on yleensä ulottunut 10–50 metriä hakkuun reunasta (Esseen ja Renhorn 1998; Kivistö ja Kuusinen 2000; Rheualt ym. 2003; Boudreault ym. 2008b; Liepa ja Straupe 2015). Kivistö ja Kuusinen (2000) eivät kuitenkaan havainneet Kainuussa pohjoisrinteillä reunavaikutusta. Reunavaikutus on vähäisempää kosteassa kuin lämpimämmässä ilmastossa (Kivistö ja Kuusinen 2000). Reunavaikutukselle herkkiä ovat mm. takkuhankajäkälä (*Evernia divaricata* (L.) Ach.) (Sjöberg ja Ericson 1992) (kuva 2) ja korpiluppo (*Alectoria sarmen-tosa* (Ach.) Ach.) (Esseen ja Renhorn 1998; Esseen 2006). Kumpikin laji viihtyy melko valoisissa metsissä, joten herkkyyttä reunavaikutukselle voisi pitää yllättävänä. Lajit suosivat kuitenkin pienilmastoltaan kosteita, mutta valoisia metsiä. Pienilmastoa kuivaavat ja tuulisuutta lisäävät nopeat muutokset ovat siksi haitallisia.



Kuva 2. Takkuhankajäkälä (*Evernia divaricata*) on vaarantunut valoisahkojen vanhojen metsien jäkälä, joka on reunavaikutukselle ja ilmansaasteille herkkä.

Ilmansaastelaskeuma on korkeampi metsänreunassa kuin metsän sisällä (Balsberg Pålsson ja Bergkvist 1995; Wuyts ym. 2008). Siten reunavaikutus ja metsien hakkuut tehostavat ilmansaasteiden haitallista vaikutusta epifyyttijäkäliin (Gauslaa ja Holien 1998). Pellon reunametsissä reunavaikutuksen luonne on omanlaisensa. Niille tulee pelloilta ravinnepölyä, josta hyötyvät typensuosijajäkälät (Hedenås ja Ericson 2004).

Larssonin ym. (2014) kokeellisen tutkimuksen perusteella talvi olisi vähiten haitallinen ajankohta hakkuun jälkeen säästöpuille jäävien epifyyttijäkäliden kannalta. Siten kesähakkuiden yleistyminen on voinut lisätä reunavaikutuksen haitallisuutta epifyyttijäkälille.

Avainbiotooppien pienen koon takia reunavaikutusta pidetään niissä keskeisenä ongelmana luonnon monimuotoisuudelle (Aune ym. 2005). Suomessa avainbiotooppien koko on selvästi naapurimaitamme pienempi. Pääosa Suomen avainbiotoopeista on niin pieniä, että kohteen pinta-alasta suuri osa tai koko kohde on reunavaikutteista. Siten reunavaikutukselle herkkien lajien osalta populaatioiden häviäminen avainbiotoopeilta reunavaikutuksen takia voi olla tavallista (Pykälä 2004, 2007a).

11 Lajien säilyminen avainbiotoopeilla

Toistaiseksi on vähän tutkimuksia siitä, miten epifyyttijäkälät säilyvät avainbiotoopeilla. Tutkimukset viittaavat korkeisiin populaatioiden häviämisprosentteihin. Pykälän (2004) tutkimuksessa avainbiotoopeilta hävisi 10 vuodessa puolet vaatelioiden makroepifyyttijäkäliden esiintymistä. Suurin syy havaittuihin populaatioiden häviämiseen oli se, että avainbiotooppi hakattiin (Pykälä 2004). Jos avainbiotooppeja ei hakata, silloinkin vaatelioiden epifyyttijäkäliden populaatioiden häviämisprosentit voivat olla melko korkeita. Jönssonin ym. (2017) tutkimuksessa vaatelioiden jäkäliden populaatioiden määrä väheni 24 % kymmenessä vuodessa. Pieni koko aiheuttaa populaatioiden häviämisiä jo pelkästään stokastisista syistä (Hanski 2008; Jönsson ym. 2017). Fedrowitz ym. (2012) arvioivat, että pidemmällä aikavälillä vaateliolla epifyyttijäkälillä on suuri häviämiskokona avainbiotoopeilta, vaikka niillä ei tehtäisikään hakkuuta. Reunavaikutuksella (Pykälä 2004; Fedrowitz ym. 2012) ja ilmansaasteilla on ilmeisen suuri merkitys epifyyttijäkäliden populaatioiden häviämiseen avainbiotoopeilta. Häviämiskokoa lisää vaatelioiden epifyyttijäkäliden hyvin pieni populaatiokokona avainbiotoopeilla (Pykälä 2004).

Habitaattispesialisteille soveltuvan puun jatkuva saatavuus on suuri ongelma avainbiotoopeilla niiden pienen koon takia (Hanski 2006). Vaikeuksissa ovat etenkin sellaiset habitaattispesialistit, joille sovelias mikrohabitaatti on lyhytikäinen ja luonnontilaisissakin metsissä harvalukuinen. Esimerkiksi sopivia pötkelöitä ei voi jatkuvasti muodostua pienillä kohteilla, vaan pötkelöiden spesialistilajeille sopiva habitaatti katoaa ennemmin tai myöhemmin.

Vaateliainmille epifyyttijäkälille riittävästä avainbiotoopin koosta on niukalti tietoa. Ruotsalaisissa tutkimuksissa avainbiotooppeja on pidetty liian pieninä luonnon monimuotoisuuden säilyttämiseksi (Aune ym. 2005; Johansson ym. 2013a). Ruotsissa avainbiotooppien keskikoko on n. 5 hehtaaria (Gustafsson ja Perhans 2010). Suomessa avainbiotooppien koko on paljon pienempi kuin Ruotsissa. Metsälakikohteiden keskikoko on 0,6 hehtaaria (Yrjönen 2004). Siten pienestä koosta aiheutuva epifyyttijäkäläpopulaatioiden häviäminen on Suomessa selvästi todennäköisempää kuin Ruotsissa. Jotta reunavaikutus ei olisi suuri, avainbiotoopin tulisi olla vähintään muutaman hehtaarin kokoinen. Holien (1998) arvioi, että suojelualueiden tulisi olla vähintään 80 hehtaarin kokoisia, jotta ne ylläpitäisivät epifyyttijäkälille metsien luontaista dynamiikkaa. Vaikka pienialaisuutta ei korostettaisikaan avainbiotooppien rajaamisessa, avainbiotoopit olisivat silti pienikokoisia, metsämaalla harvoin muutamaa hehtaaria laajempia (Pykälä 2007a).

Epifyyttijäkälien säilyvyyteen vaikuttavat suuresti avainbiotooppien laadun ajalliset muutokset. Vanhojen elävien ja kuolleiden havupuiden lajien kannalta laadun voi olettaa parantuvan ajan kuluessa, jos avainbiotoopit säästetään hakkUILta ja jos lajit eivät ole herkkiä ilmansaasteille. Ilmansaasteiden vahingollinen merkitys epifyyttijäkälisiin on hyvin tunnettu. Viimeaikaiset tutkimukset ovat osoittaneet, että nykyisin etenkin typpilaskeuma on monen epifyyttijäkälälajin kannalta liian korkea (mm. Mayer ym. 2013; Manninen 2018). Kriittisen kuormituksen raja-arvot (Giordani ym. 2014) ylittyvät ainakin Etelä-Suomessa. Siten saasteille herkkien lajien osalta taantuminen avainbiotoopeilla on todennäköistä ainakin Etelä-Suomessa. Uudenmaan ilmanlaadun seurannan mukaan naavojen (*Usnea* spp.) frekvenssi Uudenmaan mäntymetsissä vähentyi ilmansaasteiden takia yli 70 % vuosina 2000–2014 (Keskitalo ym. 2015).

Vanhojen lehtipuiden lajien osalta laadun paraneminen on sen sijaan varsin epävarmaa, vaikka lajit olisivat kohtalaisen saasteenkestäviä. Monesti laadun huononeminen on todennäköistä. Tämä johtuu siitä, että hirvieläimet ovat estäneet ja estävät lehtipuiden uusiutumista avainbiotoopeilla. Hirvien vaikutusta on tutkittu suojelualueilla etenkin haavalla (Kouki ym. 2004), mutta ongelmat koskevat koko metsämaisemaa ja haavan lisäksi ainakin pihlajaa, raitaa ja tammaa (Angelstam ym. 2017a, b). Siten lehtipuiden uusiutumisoongelmat ovat samat avainbiotoopeilla kuin suojelualueilla. Metsäkauriiden ja valkohäntäkauriiden populaatioiden voimakas kasvu 2000-luvulla on edelleen huonontanut lehtipuiden eliöiden elinmahdollisuuksia avainbiotoopeilla.

12 Lajien levintä avainbiotoopeille

Koska epifyyttijäkälät ovat suhteellisen hyviä leviäjiä, on oletettavaa, että vaateliaita lajeja leviää avainbiotoopeille, jos niiden laatu paranee esimerkiksi puuston vanhenemisen myötä.

Mikäli epifyyttijäkälälajille sopivien kasvupuiden määrä merkittävästi kasvaa, myös lajin populaatiokoon voi yleensä olettaa kasvavan. Empiiristä tutkimusta tällaisista tilanteista on kuitenkin varsin vähän, koska yleensä metsämaiseman laatu jatkuvasti heikkenee vaatelioiden epifyyttijäkälien kannalta. Norjan saaristossa entisille nummille on muodostunut lehtimetsiä. Näistä 30–120 vuotta vanhoista lehtimetsälaikeista (pinta-ala 0,01–12 hehtaaria) on löydetty monia uhanalaisia ja vaateliaita epifyyttijäkäläitä (Gjerde ym. 2015). Gjerden ym. tutkimusalueella vaatelioiden lajien kaukolevinnät ovat olleet suhteellisen tavallisia, ja heidän mukaansa lajien esiintyminen laikuilla selittyy etenkin kaukolevinnöillä. Kaukolevinnöillä ymmärretään tutkimuksessa levintöjä vähintään joidenkin kilometrien päähän. Myös Gjerden ym. (2012) tutkimuksessa vaateliaat epifyyttijäkälät levisivät suhteellisen hyvin uusille hyvälaatuisille metsälaikeille maisemassa, jossa potentiaalisesti soveliaista metsää oli viime vuosisadalla 0,03–0,4 % pinta-alasta.

Nämä norjalaiset tutkimukset osoittavat, että kun muodostuu uutta, epifyyttijäkälille hyvin sopivaa elinympäristöä, myös vaateliaat ja harvinaiset lajit leviävät niille tehokkaasti. Tutkimukset viittaavat siihen, että elinympäristön kokonaispinta-ala on epifyyttijäkälille huomattavasti tärkeämpi kuin elinympäristölaikkujen alueellinen jakautuminen (Gjerde ym. 2015).

Eräät tutkimukset viittaisivat siihen, että epifyyttijäkälillä on sukupuuttovelkaa (mm. Ellis ja Coppins 2007; Ranius ym. 2008). Tällöin lajien populaatioiden taantumisessa elinympäristöjen vähennyttä olisi viive. Teoriassa lajien taantuminen voisi jatkua vuosikymmeniä tai jopa vuosisatoja, vaikka sopivan elinympäristön määrä kasvaisikin (Ellis 2017).

Jäkälän elinympäristövaatimukset ovat melko vähän tutkittu aihe (Spribille ym. 2008). Kun tarkkoja elinympäristövaatimuksia ei tunneta, lajin ekologinen amplitudi määritellään helposti todellista laajemmaksi. Siten tietyille vaateliaalle lajille sopivien kasvupuiden määrä voi olla erittäin paljon pienempi kuin kirjallisuudessa määriteltyjen lajin elinympäristövaatimusten täyttävien puiden määrä.

13 Kuinka suuri osa uhanalaisista ja harvinaisista epifyyttijäkälistä voisi säilyä avainbiotoopeilla?

Tähän kysymykseen tutkimukset eivät anna tarkkaa vastausta. Avainbiotooppien koko, avainbiotooppien osuus maisemassa ja avainbiotooppien tiheys yhdessä luonnonsuojelualueiden osuuden ja koon kanssa vaikuttavat suuresti lopputulokseen. Metsämaisemassa, jossa suojelualueita on runsaasti, avainbiotoopeilla voi elää enemmän uhanalaisia epifyyttejä kuin metsämaisemassa, jossa suojelualueita on niukasti. Siten avainbiotooppien suhteellinen merkitys uhanalaisille epifyyteille voi olla suurempi Etelä-Suomessa, mutta absoluuttinen merkitys suurempi Pohjois-Suomessa. Avainbiotooppeja voidaan pitää tärkeinä suojelualueverkoston täydentäjinä, kunhan niillä ei tehdä poimintahakkuuta (Laita ym. 2010).

Vanhoja puita vaativista epifyyttijäkälistä osa ei selvästikään vaadi vanhaa metsää. Tällaiset lajit voivat kasvaa monenlaisissa ympäristöissä olevilla hyvin vanhoilla, äärevän näköisillä puilla. Näille lajeille ongelmana on kuitenkin, että vanhoja puita on varsin vähän muualla kuin vanhoissa metsissä.

Toisaalta on isohko joukko epifyyttijäkäläiä, joita ei tunneta Suomesta kuin sellaisista vanhoista metsistä, joiden pinta-ala on vähintään kymmeniä hehtaareja. Tällaisten lajien määrää ei ole missään tutkimuksessa arvioitu. Useimmat tällaiset lajit ovat rupijäkäläiä. Ei myöskään tiedetä, mitkä ovat ne tekijät, jotka estävät lajien kasvamisen pienialaisemmissa kohteissa. Pienilmastollisia ja metsien rakenteeseen liittyviä syitä on esitetty mahdollisina selittäjinä (Jääskeläinen ym. 2010). Nämä ovat yleensä lajeja, jotka tekevät runsaasti itiöitä, joten niiden pitäisi olla suhteellisen tehokkaita leviämään.

Vanhan metsän jatkumoa on usein pidetty monille epifyyttijäkälille olennaisena tekijänä (mm. Tibell 1992; Kuusinen 1996d). Tämä perustuu nimenomaan siihen, että monia lajeja tavataan joko vain varsin vanhoissa metsissä tai pääosa populaatioista on niissä.

Jatkumon käsitettä on myös kritisoitu (mm. Nordén ja Appelqvist 2001; Rolstad ym. 2002). Jatkumon merkityksen osoittaminen onkin osoittautunut vaikeaksi (Tibell 1992; Ellis 2012). Jos lajille sopivan elinympäristön muodostumiseen kuuluu metsän hakkuusta tai voimakkaasta metsäpalosta 150–350 vuotta, on hyvin vaikeaa selvittää, johtuuko lajin esiintyminen vain vanhoissa metsissä vanhojen metsien jatkumosta, vai kykeneekö laji leviämään uusiin vanhoihin metsiin.

14 Johtopäätökset

Kirjallisuuskatsauksen perusteella voidaan arvioida, että jos ilmanlaatua saataisiin parannettua, hirvieläinten määrää suuresti vähennettyä ja avainbiotoopit säästettäisiin kaikilta hakkuilta, suuri osa Suomen uhanalaisista epifyyttijäkälistä pystyisi elämään ja säilymään avainbiotoopeilla, ainakin yhdessä riittävän laajan suojelualueverkoston kanssa. Pienen koon takia avainbiotoopit eivät voi korvata suojelualueita, mutta ne voivat olla merkittäviä suojelualueverkoston täydentäjiä. Avainbiotooppien suomalaista määrittelyä on tarpeen korjata vastaamaan muissa maissa käytettyä uhanalaisen lajiston esiintymistodennäköisyyttä painottavaa tulkintaa sen sijaan, että korostettaisiin kohteen pienialaisuutta.

Kiitokset

Tämä tutkimus on osa Metsäteollisuus ry:n rahoittamaa tutkimushanketta ”Metsätalouskäytäntöjen vaikutuksista metsien monimuotoisuuteen”. Kiitokset Pekka Punttilalle, Sini Savilaaksolle ja Kimmo Syrjäselle artikkelia parantaneista kommentaiteista.

Kirjallisuus

- Angelstam P., Manton M., Pedersen S., Elbakidze M. (2017a). Disrupted trophic interactions affect recruitment of boreal deciduous and coniferous trees in northern Europe. *Ecological Applications* 27(4): 1108–1123. <https://doi.org/10.1002/eap.1506>.
- Angelstam P., Pedersen S., Manton M., Garrido P., Naumov V., Elbakidze M. (2017b). Green infrastructure maintenance is more than land cover: large herbivores limit recruitment of key-stone tree species in Sweden. *Landscape and Urban Planning* 167: 368–377. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2017.07.019>.
- Aune K., Jonsson B.G., Moen J. (2005). Isolation and edge effects among woodland key habitats in Sweden: making fragmentation into forest policy? *Biological Conservation* 124(1): 89–95. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.01.015>.
- Balsberg Pålsson A.-M., Bergkvist B. (1995). Acid deposition and soil acidification at a southwest facing edge of Norway spruce and European beech in south Sweden. *Ecological Bulletins* 44: 43–53.
- Boch S., Prati D., Hessenmöller D., Schulze E.-D., Fischer M. (2013). Richness of lichen species, especially of threatened ones, is promoted by management methods furthering stand continuity. *PLoS ONE* 8(1): e55461. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0055461>.
- Boudreault C., Bergeron Y., Drapeau P., Mascarúa López L. (2008b). Edge effects on epiphytic lichens in remnant stands of managed landscapes in the eastern boreal forest of Canada. *Forest Ecology and Management* 255(5–6): 1461–1471. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.11.002>.
- Boudreault C., Coxson D.S., Vincent E., Bergeron Y., Mars J. (2008a). Variation in epiphytic lichen and bryophyte composition and diversity along a gradient of productivity in *Populus tremuloides* stands of northeastern British Columbia, Canada. *Ecoscience* 15(1): 101–112. [https://doi.org/10.2980/1195-6860\(2008\)15\[101:VIELAB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2980/1195-6860(2008)15[101:VIELAB]2.0.CO;2).
- 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(3–4): 219–237. [https://doi.org/10.1016/0168-1923\(93\)90061-L](https://doi.org/10.1016/0168-1923(93)90061-L).
- Degtjarenko P., Tõrra T., Mandel T., Marmor L., Saag A., Scheidegger C., Randle T. (2018) Unconstrained gene flow between populations of a widespread epiphytic lichen *Usnea subfloridana* (Parmeliaceae, Ascomycota) in Estonia. *Fungal Biology* 122(8): 731–737. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2018.03.013>.
- Dettki H., Klintberg P., Esseen P.-A. (2000). Are epiphytic lichens in young forests limited by local dispersal? *Ecoscience* 7(3): 317–325. <https://doi.org/10.1080/11956860.2000.11682601>.
- Doering M., Coxson D. (2010). Riparian alder ecosystems as epiphytic lichen refugia in sub-boreal spruce forests of British Columbia. *Botany* 88(2): 144–157. <https://doi.org/10.1139/B09-096>.
- Ellis C.J. (2012). Lichen epiphyte diversity: a species, community and trait-based review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14(2): 131–152. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.10.001>.
- Ellis C.J. (2017). When is translocation required for the population recovery of old-growth epiphytes in a reforested landscape? *Restoration Ecology* 25(6): 922–932. <https://doi.org/10.1111/>

rec.12517.

- Ellis C.J., Coppins B.J. (2007). 19th century woodland structure controls stand-scale epiphyte diversity in present-day Scotland. *Diversity and Distributions* 13(1): 84–91. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00310.x>.
- Esseen P.-A. (1994). Tree mortality patterns after experimental fragmentation of an old-growth conifer forest. *Biological Conservation* 68(1): 19–28. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(94\)90542-8](https://doi.org/10.1016/0006-3207(94)90542-8).
- Esseen P.-A. (2006). Edge influence on the old-growth forest indicator lichen *Alectoria sarmentosa* in natural ecotones. *Journal of Vegetation Science* 17(2): 185–194. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02437.x>.
- Esseen P.-A., Renhorn K.-E. (1998). Edge effects on an epiphytic lichen in fragmented forests. *Conservation Biology* 12(6): 1307–1317. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1998.97346.x>.
- Fedrowitz K., Kuusinen M., Snäll T. (2012). Metapopulation dynamics and future persistence of epiphytic cyanolichens in a European boreal forest ecosystem. *Journal of Applied Ecology* 49(2): 493–502. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02113.x>.
- Fritz Ö., Heilmann-Clausen J. (2010). Rot holes create key microhabitats for epiphytic lichens and bryophytes on beech (*Fagus sylvatica*). *Biological Conservation* 143(4): 1008–1016. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.01.016>.
- Fritz Ö., Niklasson M., Churski M. (2009a). Tree age is a key factor for the conservation of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests. *Applied Vegetation Science* 12(1): 93–106. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2009.01007.x>.
- Fritz Ö., Brunet J., Caldiz M. (2009b). Interacting effects of tree characteristics on the occurrence of rare epiphytes in a Swedish beech forest area. *Bryologist* 112(3): 488–505. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-112.3.488>.
- Garrido-Benavent I., de los Ríos A., Fernández-Mendoza F., Pérez-Ortega S. (2018). No need for stepping stones: direct, joint dispersal of the lichen-forming fungus *Mastodia tessellata* (Ascomycota) and its photobiont explains their bipolar distribution. *Journal of Biogeography* 45(1): 213–224. <https://doi.org/10.1111/jbi.13105>.
- Gauslaa Y. (1985). The ecology of *Lobarion pulmonariae* and *Parmelion caperatae* in *Quercus* dominated forests in south-west Norway. *Lichenologist* 17(2): 117–140. <https://doi.org/10.1017/S0024282985000184>.
- Gauslaa Y. (1995). The *Lobarion*, an epiphytic community of ancient forests threatened by acid rain. *Lichenologist* 27(1): 59–76. <https://doi.org/10.1006/lich.1995.0005>.
- Gauslaa Y. (2014). Rain, dew, and humid air as drivers of morphology, function and spatial distribution in epiphytic lichens. *Lichenologist* 46(1): 1–16. <https://doi.org/10.1017/S0024282913000753>.
- Gauslaa Y., Holien H. (1998). Acidity of boreal *Picea abies*-canopy lichens and their substratum, modified by local soils and airborne acidic depositions. *Flora* 193(3): 249–257. [https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)30845-9](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30845-9).
- Giordani P., Calatayud V., Stofer S., Seidling W., Granke O., Fischer R. (2014). Detecting the nitrogen critical loads on European forests by means of epiphytic lichens. A signal-to-noise evaluation. *Forest Ecology and Management* 311: 29–140. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.05.048>.
- Gjerde I., Sætersdal M., Rolstad J., Storaunet K.O., Blom H.H., Gundersen V., Heegaard E. (2005). Productivity-diversity relationships for plants, bryophytes, lichens, and polypore fungi in six northern forest landscapes. *Ecography* 28(6): 705–720. <https://doi.org/10.1111/j.2005.0906-7590.04249.x>.
- Gjerde I., Blom H.H., Lindblom L., Sætersdal M., Schei F.H. (2012). Community assembly

- in epiphytic lichens in early stages of colonization. *Ecology* 93(4): 749–759. <https://doi.org/10.1890/11-1018.1>.
- Gjerde I., Blom H.H., Heegaard E., Sætersdal M. (2015). Lichen colonization patterns show minor effects of dispersal distance at landscape scale. *Ecography* 38(9): 939–948. <https://doi.org/10.1111/ecog.01047>.
- Goward T., Arsenault A. (2018). Calicioid diversity in humid inland British Columbia may increase into the 5th century after stand initiation. *Lichenologist* 50(5): 555–569. <https://doi.org/10.1017/S0024282918000324>.
- Gustafsson L. (2002). Presence and abundance of red-listed plant species in Swedish forests. *Conservation Biology* 16(2): 377–388. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00398.x>.
- Gustafsson L., Eriksson I. (1995). Factors of importance for the epiphytic vegetation of aspen *Populus tremula* with special emphasis on bark chemistry and soil chemistry. *Journal of Applied Ecology* 32(2): 412–424. <https://doi.org/10.2307/2405107>.
- Gustafsson L., Perhans K. (2010). Biodiversity conservation in Swedish forests: ways forward for a 30-year-old multi-scaled approach. *Ambio* 39(8): 546–554. <https://doi.org/10.1007/s13280-010-0071-y>.
- Gustafsson L., Fiskesjö A., Ingelög T., Pettersson B. (1992). Factors of importance to some lichen species of deciduous broad-leaved woods in southern Sweden. *Lichenologist* 24(3): 255–266. <https://doi.org/10.1017/S0024282992000367>.
- Gustafsson L., De Jong J., Noren M. (1999). Evaluation of Swedish woodland key habitats using red-listed bryophytes and lichens. *Biodiversity and Conservation* 8(8): 1101–1114. <https://doi.org/10.1023/A:1008934526658>.
- Hansen K. (1996). In-canopy throughfall measurements of ion fluxes in Norway spruce. *Atmospheric Environment* 30(3): 4065–4076. [https://doi.org/10.1016/1352-2310\(95\)00444-0](https://doi.org/10.1016/1352-2310(95)00444-0).
- Hanski I. (2005). *The shrinking world: ecological consequences of habitat loss*. International Ecology Institute, Oldendorf. 307 s.
- Hanski I. (2006). Täsmäsuojelun mahdollisuus vai mahdottomuus? Julkaisussa: Jalonen R., Hanski I., Kuuluvainen T., Nikinmaa E., Pelkonen P., Puttonen P., Raitio K. ja Tahvonen O. (toim.). *Uusi metsäkirja*. Gaudeamus, Helsinki. s. 200–205.
- Hanski I. (2008). Insect conservation in boreal forests. *Journal of Insect Conservation* 12(5): 451–454. <https://doi.org/10.1007/s10841-007-9085-6>.
- Hauck M. (2011). Site factors controlling epiphytic lichen abundance in northern coniferous forests. *Flora* 206(2): 81–90. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2010.02.001>.
- Hauck M., de Bruyn U., Leuschner C. (2013). Dramatic diversity losses in epiphytic lichens in temperate broad-leaved forests during the last 150 years. *Biological Conservation* 157: 136–145. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.06.015>.
- Hedenäs H., Ericson L. (2004). Aspen lichens in agricultural and forest landscapes: the importance of habitat quality. *Ecography* 27(4): 521–531. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2004.03866.x>.
- Hilmo O., Såstad S.M. (2001). Colonization of old-forest lichens in a young and an old boreal *Picea abies* forest: an experimental approach. *Biological Conservation* 102(3): 251–259. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00100-8](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00100-8).
- Hilmo O., Holien H. (2002). Epiphytic lichen response to the edge environment in a boreal *Picea abies* forest in Central Norway. *Bryologist* 105(1): 48–56. [https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2002\)105\[0048:ELRTTE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2002)105[0048:ELRTTE]2.0.CO;2).
- Hilmo O., Holien H., Hytteborn H. (2005). Logging strategy influences colonization of common chlorolichens on branches of *Picea abies*. *Ecological Applications* 15(3): 983–996. <https://doi.org/10.1890/04-0469>.
- Hilmo O., Lundemo S., Holien H., Stengrundet K., Stenøien H.K. (2012). Genetic structure in

- a fragmented Northern Hemisphere rainforest: large effective sizes and high connectivity among populations of the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria*. *Molecular Ecology* 21(13): 3250–3265. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05605.x>.
- Holien H. (1997). The lichen flora on *Picea abies* in a suboceanic spruce forest area in Central Norway with emphasis on the relationship to site and stand parameters. *Nordic Journal of Botany* 17(1): 55–76. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1997.tb00290.x>.
- Holien H. (1998). Lichens in spruce forest stands of different successional stages in central Norway with emphasis on diversity and old growth species. *Nova Hedwigia* 66(3): 283–324.
- Hyvärinen M., Halonen P., Kauppi M. (1992). Influence of stand age and structure on the epiphytic lichen vegetation in the middle-boreal forests of Finland. *Lichenologist* 24(2): 165–180. <https://doi.org/10.1017/S0024282992000252>.
- Johansson O., Olofsson J., Giesler R., Palmqvist K. (2011). Lichen responses to nitrogen and phosphorus additions can be explained by the different symbiont responses. *New Phytologist* 191(3): 795–805. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03739.x>.
- Johansson P., Gustafsson L. (2001). Red-listed and indicator lichens in woodland key habitats and production forests in Sweden. *Canadian Journal of Forest Research* 31(9): 1617–1628. <https://doi.org/10.1139/cjfr-31-9-1617>.
- Johansson T., Hjältén J., de Jong J., von Stedingk H. (2013a). Environmental considerations of legislation and certification in managed forest stands: a review of their importance for biodiversity. *Forest Ecology and Management* 303(1): 98–112. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.04.012>.
- Johansson V., Ranius T., Snäll T. (2012). Epiphyte metapopulation dynamics are explained by species traits, connectivity, and patch dynamics. *Ecology* 93(2): 235–241. <https://doi.org/10.1890/11-0760.1>.
- Johansson V., Ranius T., Snäll T. (2013b). Epiphyte metapopulation persistence after drastic habitat decline and low tree regeneration: time-lags and effects of conservation action. *Journal of Applied Ecology* 50(2): 414–422. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12049>.
- Johansson V., Wikström C.-J., Hylander K. (2018). Time-lagged lichen extinction in retained buffer strips 16.5 years after clearcutting. *Biological Conservation* 225: 53–65. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.06.016>.
- Jüriado I., Liira J., Paal J., Suija A. (2009). Tree and stand level variables influencing diversity of lichens on temperate broad-leaved trees in boreo-nemoral floodplain forests. *Biodiversity and Conservation* 18: 105–125. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9460-y>.
- Jääskeläinen K., Pykälä J., Rämä H., Vitikainen O., Haikonen V., Högnabba F., Lommi S., Puolasmaa A. (2010). Jäkälät : Lichenes = Lichens. Julkaisussa: Rassi P., Hyvärinen E., Juslén A., Mannerkoski I. (toim.). Suomen lajien uhanalaisuus 2010. Ympäristöministeriö ja Suomen ympäristökeskus, Helsinki. s. 278–310.
- Jönsson M.T., Jonsson B.G. (2007). Assessing coarse woody debris in Swedish woodland key habitats: Implications for conservation and management. *Forest Ecology and Management* 242(2–3): 363–373. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.054>.
- Jönsson M.T., Fraver S., Jonsson B.G., Dynesius M., Rydgård M., Esseen P.-A. (2007). Eighteen years of tree mortality and structural change in an experimentally fragmented Norway spruce forest. *Forest Ecology and Management* 242(2–3): 306–313. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.048>.
- Jönsson M.T., Ruete A., Kellner O., Gunnarsson U., Snäll T. (2017). Will forest conservation areas protect functionally important diversity of fungi and lichens over time? *Biodiversity and Conservation* 26(11): 2547–2567. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-1035-0>.
- Keskitalo T., Laita M., Jarvisalo K., Ruuth J., Toivanen H. (2015). Uudenmaan ilmanlaadun bioindikaattoriseuranta vuonna 2014. Uudenmaan elinkeino-, liikenne- ja ympäristökeskus.

- Raportteja 109: 1–145.
- Kivistö L., Kuusinen M. (2000). Edge effects on the epiphytic lichen flora of *Picea abies* in middle boreal Finland. *Lichenologist* 32(4): 387–398. <https://doi.org/10.1006/lich.2000.0282>.
- Komonen A., Müller J. (2018). Dispersal ecology of deadwood organisms and connectivity conservation. *Conservation Biology* 32(3): 535–545. <https://doi.org/10.1111/cobi.13087>.
- Kouki J., Arnold K., Martikainen P. (2004). Long-term persistence of aspen – a key host for many threatened species – is endangered in old-growth conservation areas in Finland. *Journal for Nature Conservation* 12(1): 41–52. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2003.08.002>.
- Kowalska A., Astel A., Boczon A., Polkowska Z. (2016). Atmospheric deposition in coniferous and deciduous tree stands in Poland. *Atmospheric Environment* 133: 145–155. <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2016.03.033>.
- Kruys N., Jonsson B. (1997). Insular patterns of calicioid lichens in a boreal old-growth forest-wetland mosaic. *Ecography* 20(6): 605–613. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1997.tb00429.x>.
- Kumar P., Chen H.Y.H., Thomas S.C., Shahi C. (2017). Effects of coarse woody debris on plant and lichen species composition in boreal forests. *Journal of Vegetation Science* 28(2): 389–400. <https://doi.org/10.1111/jvs.12485>.
- Kuusinen M. (1994a). Epiphytic lichen flora and diversity on *Populus tremula* in old-growth and managed forests of southern and middle boreal Finland. *Annales Botanici Fennici* 31(4): 245–260.
- Kuusinen M. (1994b). Epiphytic lichen diversity on *Salix caprea* in old-growth southern and middle boreal forests of Finland. *Annales Botanici Fennici* 31(2): 77–92.
- Kuusinen M. (1994c). Pihlajan epifyyttijäkälät ja -sammalet. *Sorbifolia* 25: 137–160.
- Kuusinen M. (1996a). Importance of spruce swamp-forests for epiphyte diversity and flora on *Picea abies* in southern and middle boreal Finland. *Ecography* 19(1): 41–51. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1996.tb00153.x>.
- Kuusinen M. (1996b). Epiphyte flora and diversity on basal trunks of six old-growth forest tree species in southern and middle boreal Finland. *Lichenologist* 28(5): 443–463. <https://doi.org/10.1006/lich.1996.0043>.
- Kuusinen M. (1996c). Haavan epifyttiset jäkälät. *Sorbifolia* 27: 159–163.
- Kuusinen M. (1996d). Cyanobacterial macrolichens on *Populus tremula* as indicators of forest continuity in Finland. *Biological Conservation* 75(1): 43–49. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(95\)00039-9](https://doi.org/10.1016/0006-3207(95)00039-9).
- Kuusinen M., Siitonen J. (1998). Epiphytic lichen diversity in old-growth and managed *Picea abies* stands in southern Finland. *Journal of Vegetation Science* 9(2): 283–292. <https://doi.org/10.2307/3237127>.
- Laaka S. (1995). Epixylic lichens on conifer logs in four natural forests in Finland. *Graphis Scripta* 7(1): 25–31.
- Laita A., Mönkkönen M., Kotiaho J.S. (2010). Woodland key habitats evaluated as part of a functional reserve network. *Biological Conservation* 143(5): 1212–1227. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.02.029>.
- Larsson P., Solhaug K.A., Gauslaa Y. (2014). Winter – the optimal logging season to sustain growth and performance of retained epiphytic lichens in boreal forests. *Biological Conservation* 180: 108–114. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.09.045>.
- Leavitt S.D., Lumbsch H.T. (2016). Ecological biogeography of lichen-forming fungi. *Julkaisussa: Druzhinina I.S., Kubicek C.P. (toim.). Environmental and microbial relationships. 3rd edition. Springer, Switzerland. s. 15–37.*
- Lie M.H., Arup U., Grytnes J.-A., Ohlson M. (2009). The importance of host tree age, size and growth rate as determinants of epiphytic lichen diversity in boreal spruce forests. *Biodiversity*

- and Conservation 18: 3579–3596. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9661-z>.
- Liepa L., Straupe I. (2015). Edge effects on epiphytic lichens in unmanaged black alder stands in southern Latvia. Research for Rural Development 2: 44–49.
- Lättman H., Lindblom L., Mattsson J.-E., Milberg P., Skage M., Ekman S. (2009). Estimating the dispersal capacity of the rare lichen *Cliostomum corrugatum*. Biological Conservation 142(8): 1870–1878. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.03.026>.
- Manninen S. (2018). Deriving nitrogen critical levels and loads based on the responses of acidophytic lichen communities on boreal urban *Pinus sylvestris* trunks. Science of the Total Environment 613–614: 751–762. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.09.150>.
- Marmor L., Tõrra T., Saag L., Randlane T. (2011). Effects of forest continuity and tree age on epiphytic lichen biota in coniferous forests in Estonia. Ecological Indicators 11(5): 1270–1276. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.01.009>.
- Mayer W., Pfefferkorn-Dellali V., Türk R., Dullinger S., Mirtle M., Dirnböck T. (2013). Significant decrease in epiphytic lichen diversity in a remote area in the European Alps, Austria. Basic and Applied Ecology 14(5): 396–403. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2013.05.006>.
- McCune B., Hutchinson J., Berryman S. (2002). Concentration of rare epiphytic lichens along large streams in a mountainous watershed in Oregon, U.S.A. Bryologist 105(3): 439–450. [https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2002\)105\[0439:CORELA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2002)105[0439:CORELA]2.0.CO;2).
- Meriluoto M., Soininen T. (1998). Metsäluonnon arvokkaat elinympäristöt. Metsälehti Kustannus, Helsinki. 192 s.
- Mežaka A., Brūmelis G., Piterāns A. (2008). The distribution of epiphytic bryophyte and lichen species in relation to phorophyte characters in Latvian natural old-growth broad leaved forests. Folia Cryptogamica Estonica 44: 89–99.
- Mežaka A., Brūmelis G., Piterāns A. (2012). Tree and stand-scale factors affecting richness and composition of epiphytic bryophytes and lichens in deciduous woodland key habitats. Biodiversity and Conservation 21(12): 3221–3241. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0361-8>.
- Moen J., Jonsson B.G. (2003). Edge effects on liverworts and lichens in forest patches in a mosaic of boreal forest and wetland. Conservation Biology 17(2): 380–388. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.00406.x>.
- Moning C., Müller J. (2009). Critical forest age thresholds for the diversity of lichens, molluscs and birds in beech (*Fagus sylvatica* L.) dominated forests. Ecological Indicators 9(5): 922–932. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2008.11.002>.
- Moning C., Werth S., Dziock F., Bässler C., Bradtka J., Hotborn T., Müller J. (2009). Lichen diversity in temperate montane forests is influenced by forest structure more than climate. Forest Ecology and Management 258(5): 745–751. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.05.015>.
- Myllys L., Stenroos S., Thell A., Kuusinen M. (2007). High cyanobiont selectivity of epiphytic lichens in old growth boreal forest of Finland. New Phytologist 173(3): 621–629. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01944.x>.
- Mäkinen H., Hynynen J., Siitonen J., Sievänen R. (2006) Predicting the decomposition of scots pine, norway spruce, and birch stems in Finland. Ecological Applications 16(5): 1865–1879. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016\[1865:PTDOSP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[1865:PTDOSP]2.0.CO;2).
- Nascimbene J., Marini L., Motta R., Nimis P.L. (2009). Influence of tree age, tree size and crown structure on lichen communities in mature Alpine spruce forests. Biodiversity and Conservation 18: 1509–1522. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9537-7>.
- Nascimbene J., Thor G., Nimis P.L. (2013). Effects of forest management on epiphytic lichens in temperate deciduous forests of Europe – a review. Forest Ecology and Management 298: 27–38. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.03.008>.
- Nitare J. (toim.) (2000). Signalarter: indikatorer på skyddsvärd skog: flora över kryptogamer.

- Skogsstyrelsen, Jönköping. 384 s.
- Nordén B., Appelqvist T. (2001). Conceptual problems of ecological continuity and its bioindicators. *Biodiversity and Conservation* 10(5): 779–791. <https://doi.org/10.1023/A:1016675103935>.
- Perhans K., Gustafsson L., Jonsson F., Nordin U., Weibull H. (2007). Bryophytes and lichens in different types of forest set-asides in boreal Sweden. *Forest Ecology and Management* 242(2–3): 374–390. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.055>.
- Pykälä J. (2004). Effects of new forestry practices on rare epiphytic macrolichens. *Conservation Biology* 18(3): 831–838. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00210.x>.
- Pykälä J. (2007a). Metsälain erityisen tärkeät elinympäristöt ja luonnon monimuotoisuus – esimerkkinä Lohja. *Suomen ympäristö* 32: 1–57.
- Pykälä J. (2007b). Implementation of Forest Act habitats in Finland: does it protect the right habitats for threatened species? *Forest Ecology and Management* 242(2–3): 281–287. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.044>.
- Pykälä J., Heikkinen R.K., Toivonen H., Jääskeläinen K. (2006). Importance of Forest Act habitats to epiphytic lichens in Finnish managed forests. *Forest Ecology and Management* 223(1–3): 84–92. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.059>.
- Ranius T., Eliasson P., Johansson P. (2008). Large-scale occurrence patterns of red-listed lichens and fungi on old oaks are influenced both by current and historical habitat density. *Biodiversity and Conservation* 17(10): 2371–2381. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9387-3>.
- Rheault H., Drapeau P., Bergeron Y., Esseen P.-A. (2003). Edge effects on epiphytic lichens in managed black spruce forests of eastern North America. *Canadian Journal of Forest Research* 33(1): 23–32. <https://doi.org/10.1139/X02-152>.
- Rolstad J., Gjerde I., Gundersen V.S., Sætersdal M. (2002). Use of indicator species to assess forest continuity: a critique. *Conservation Biology* 16(1): 253–257. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00552.x>.
- Santaniello F., Djupström L.B., Ranius T., Weslien J., Rudolphi J., Thor G. (2017). Large proportion of wood dependent lichens in boreal pine forest are confined to old hard wood. *Biodiversity and Conservation* 26(6): 1295–1310. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1301-4>.
- Siitonen J., Martikainen P., Punttila P., Rauh J. (2000). Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management* 128(3): 211–225. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00148-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00148-6).
- Sillett S.C., McCune B., Peck J.E., Rambo T.R., Ruchty A. (2000). Dispersal limitations of epiphytic lichens result in species dependent on old-growth forests. *Ecological Applications* 10(3): 789–799. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0789:DLOELR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0789:DLOELR]2.0.CO;2).
- Sjöberg K., Ericson L. (1992) Forested and open wetland complexes. Julkaisussa: Hansson L. (toim.). *Ecological principles of nature conservation*. Elsevier.
- Snäll T., Ribeiro P.J., Rydin H. (2003). Spatial occurrence and colonisations in patch-tracking metapopulations: local conditions versus dispersal. *Oikos* 103(3): 566–578. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12551.x>.
- Spribile T., Thor G., Bunnell F.L., Goward T., Björk C.R. (2008). Lichens on dead wood: species-substrate relationships in the epiphytic lichen floras of the Pacific Northwest and Fennoscandia. *Ecography* 31(6): 741–750. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05503.x>.
- Stenroos S., Velmala S., Pykälä J., Ahti T. (toim.) (2016). *Lichens of Finland*. *Norrinia* 30. 896 s.
- Storaunet K., Rolstad J. (2002). Time since death and fall of Norway spruce logs in old-growth and selectively cut boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* 32(10): 1801–1812. <https://doi.org/10.1139/X02-105>.
- Tibell L. (1992). Crustose lichens as indicators of forest continuity in boreal coniferous forests. *Nordic Journal of Botany* 12(4): 427–450. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1992.tb01325.x>.

- Timonen J., Siitonen J., Gustafsson L., Kotiaho J.S., Stokland J.N., Sverdrup-Thygeson A., Mönkkönen M. (2010). Woodland key habitats in northern Europe: concepts, inventory and protection. *Scandinavian Journal of Forest Research* 25(4): 309–324. <https://doi.org/10.1080/02827581.2010.497160>.
- Uliczka H., Angelstam P. (1999). Occurrence of epiphytic macrolichens in relation to tree species and age in managed boreal forest. *Ecography* 22(4): 396–405. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1999.tb00576.x>.
- Walser J.-C., Zoller S., Büchler U., Scheidegger C. (2001). *Lobaria pulmonaria* (lichenized ascomycete) diaspores in litter samples trapped in snow cover. *Molecular Ecology* 10(9): 2129–2138. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.01353.x>.
- Werth S. (2001). Key factors for epiphytic macrolichen vegetation in deciduous forests of Troms county, northern Norway: human impact, substrate, climate or spatial variation. Cand. Scient. Thesis. University of Tromsø. 87 s.
- Werth S., Wagner H.H., Gugerli F., Holderegger R., Csencsics D., Kalwij J.M., Scheidegger C. (2006). Quantifying dispersal and establishment limitation in a population of an epiphytic lichen. *Ecology* 87(8): 2037–2046. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2037:Q-DAELI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2037:Q-DAELI]2.0.CO;2).
- Werth S., Gugerli F., Holderegger R., Wagner H.H., Csencsics D., Scheidegger C. (2007). Landscape-level gene flow in *Lobaria pulmonaria*, an epiphytic lichen. *Molecular Ecology* 16(13): 2807–2815. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03344.x>.
- Wuyts K., De Schrijver A., Staelens J., Gielis L., Vandenbruwane J., Verheyen K. (2008). Comparison of forest edge effects on throughfall deposition in different forest types. *Environmental Pollution* 156(3): 854–861. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2008.05.018>.
- Yrjönen K. (toim.) (2004). Metsälain erityisen tärkeät elinympäristöt. Kartoitus yksityismetsissä 1998–2004. Loppuraportti. MMM:n julkaisuja 9/2004: 1–60.
- Zemanova L., Trotsiuk V., Morrissey R.C., Bače R., Mikoláš M., Svoboda M. (2017). Old trees as a key source of epiphytic lichen persistence and spatial distribution in mountain Norway spruce forests. *Biodiversity and Conservation* 26(8): 1943–1958. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1338-4>.
- Öckinger E., Niklasson M., Nilsson S.G. (2005). Is local distribution of the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria* limited by dispersal capacity or habitat quality? *Biodiversity and Conservation* 14(3): 759–773. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-4535-x>.

126 viitettä.