

Janne Uuttera ja Jyrki Kangas

Pohjoisen havumetsävyöhykkeen metsäluonnon monimuotoisuuden kvantifiointi alueellisen metsäsuunnittelun tarpeisiin

Monimuotoisuus tavoiteparametrina monitavoitesuunnittelussa

Taloustmetsien hyödyntäminen on nykyisin yhä enemmän luonteeltaan monitavoitteista. Monitavoitteisessa metsätaloudessa luonnon monimuotoisuus on nähtävä yhtenä tavoiteparametrina, joka kilpailee esim. puuntuotannosta saatavien hakkuutulojen ja maiseman esteettisen kauneuden kanssa (Kangas ja Pukkala 1995). Luonnon monimuotoisuuden asema kilpaileviin tavoitteisiin nähden voi vaihdella suuresti johtuen suunnittelutilanteesta, päätöksentekijästä, suunnittelun aikajänteestä ja spatiaalisesta mittakaavasta.

Luonnon monimuotoisuuden yhdistämiseksi monitavoitesuunnitteluun on tiedettävä, mitä tavoiteparametrilla tarkoitetaan, jotta mahdollistetaan vaihtoehtoisten toimintamallien vertaileminen suhteessa monimuotoisuuteen. Yksi mahdollinen ongelman lähestymistapa on jakaa luonnon monimuotoisuus sitä kuvaaviin komponentteihin, joilla eri toimintavaihtoehdot voidaan arvioida (Kangas ja Kuusipalo 1993, Kuusipalo ja Kangas 1994). Tällöin monimuotoisuuden käsite kuvaillaan mahdollisimman kokonaisvaltaisesti muuttujilla, jotka kuvaavat monimuotoisuuden dimensioita. Monitavoitesuunnit-

telu edellyttää, että monimuotoisuuden muodostamat komponentit ja niiden suhteellinen merkittävyys voidaan määritellä, ja että päätöksentekijä pystyy arvottamaan monimuotoisuuden suhteessa muihin tavoiteparametreihin. Määritettävien komponenttien määrä ja niiden keskinäisten tärkeyksien arvottaminen voivat vaihdella eri suunnittelutilanteissa.

Pohjoisen havumetsävyöhykkeen metsäluonnon monimuotoisuuden komponentit

Puulajit muodostavat pohjoisen havumetsävyöhykkeen kasvillisuusassosiaation vallitsevan rakenteen (Sukatšev 1960). Vallitsevalla puustokerroksen lajikoostumuksella ja rakenteella on ratkaiseva merkitys alempien kasvillisuuskerrosten elinolosuhteisiin, kuten mikroilmastoon, käytössä oleviin ravinteisiin ja vesitalouteen. Esiintyvien puulajien lukumäärä, puulajisuhteet ja puuston rakenne, sekä myöskin alempien kasvillisuuskerrosten lajimäärä selittyy pitkälti elinympäristön 'tuotantokyvyllä' tai 'energialla ekosysteemissä' (Currie ja Paquin 1987, Adams ja Woodard 1989, Currie 1991). Metsäluonnossa elinympäristön rakenteen muodostava kasvillisuus koostuu lähinnä puulajeista, mutta sii-

MMK **Janne Uuttera** toimii tutkijana Euroopan metsäinstituutissa Joensuussa. MMT **Jyrki Kangas** on Metsäntutkimuslaitoksen Kanuksen tutkimusosaston johtaja.

hen voidaan lukea myös pensas- ja kenttäkerroksen muodostavia lajeja (Huston 1994). Koska suuri osa metsäluonnon lajeista on sopeutunut tiettyyn habitaattiin tai sen muodostaviin kasvillisuusrakenteisiin (esim. Sukatšev 1960, MacArthur ja MacArthur 1961, Camp 1994, Siitonen et al. 1995), metsäalueen habitaattijakauma ja habitaattien sisäinen rakennevaihtelu kuvastaa sen potentiaalista lajirunsautta. Lajirunsauden arvioimista potentiaalisena ei voida pitää lähestymistavan heikkoutena, koska ns. tyhjilläkin (rakennetekijät olemassa, mutta lajia ei havaita) habitaateilla voi olla tarkasteltavan lajin selviytymisen kannalta ratkaiseva merkitys metapopulaatiodynamiikan prosessien kautta (Gilpin ja Hanski 1991).

Metsähabitaatti muodostuu siis (i) alueen fyysikaalisista ominaisuuksista ja (ii) rakenteen muodostavasta kasvilajiyhteisöstä (kuva 1). Alueen fyysikaalisten ominaisuuksien, jotka muodostuvat ilmastosta, topografiasta, maan fyysikaalisista ja kemiallisista ominaisuuksista (ravinteisuus) ja vesitaloudesta, voidaan katsoa olevan melko pysyvä tila suunnitteluajakänteellä.

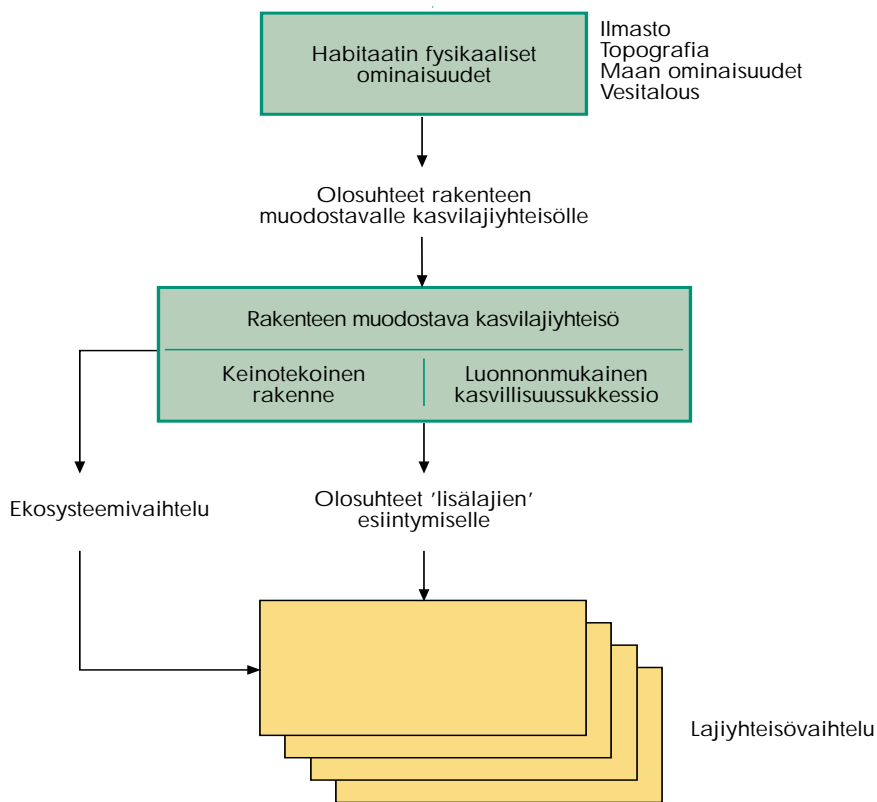
Habitaatin fyysikaaliset ominaisuudet ja sillä esiintyvä rakenteen muodostava kasvilajiyhteisö muodostavat elinolosuhteet 'lisälajien' esiintymiselle (esim. MacArthur ja MacArthur 1961, Willson 1974, Cody 1985). 'Lisälajit' voivat olla kasvi-, eläin-, sieni- tai mikrobilajeja, jotka eivät selviäisi pelkästään fyysikaalisten ominaisuuksien luomassa ympäristössä, vaan vaativat tietyn rakenteen muodostavan kasvilajiyhteisön tai sen tiettyjen rakennetekijöiden olemassaoloa. Ekosysteemivaihtelu perustuu näihin edellämäinnittuihin kolmeen komponenttiin (kuva 1). Jotta habitaatin arvo metsäalueen kokonaismonimuotoisuudelle voitaisiin arvioida, tarvitaan tietoa habitaatin fyysikaalisista ja kasvilajiyhteisöominaisuuksista.

Perinteisesti yleistä ja käytännöllistä luokittelujärjestelmää on pidetty minkä tahansa vaihtelun komponentin mittaamisen lähtökohtana (Patil ja Taillie 1982). Käytännön metsäsuunnitteluun soveltava habitaattiluokitus voisi kuitenkin sisältää vain 'muutamia' luokkia, mikä hävittäisi suuren määrän informaatiota metsäluonnon monimuotoisuudelle tärkeästä habitaattiluokan sisäisestä komponenttien vaihtelusta. Habitaattien luokitus ryhmiin on kuitenkin perusteltua siksi, että habitaatin

muodostavat komponentit ja niiden painotus vaihtelee eräiden pääryhmien välillä. Erääksi tällaiseksi ryhmytykseksi voitaisiin ottaa metsäkasvillisuuden pääryhmäjako: 1) kalliokasvillisuus, 2) mineraalimaiden metsäkasvillisuus, 3) suokasvillisuus, 4) rantakasvillisuus, 5) perinnebiotooppien kasvillisuus ja 6) kulttuuribiotooppien kasvillisuus (Toivonen ja Leivo 1993). Metsäkasvillisuuden pääryhmien mukaista jakoa voidaan perustella myös näissä ryhmissä esiintyvien 'lisälajien' suurella heterogeenisuusasteella siirryttäessä pääryhmästä toiseen.

Kaikille kasvillisuuspääryhmille voidaan muodostaa monimuotoisuutta kuvaavien komponenttien joukko, joka perustuu habitaatin määritelmään (kuva 1). Komponentteja kuvaavat muuttujat tai niiden painoarvot muuttuvat siirryttäessä luokasta toiseen. Esimerkiksi kalliokasvillisuuspääryhmässä potentiaalisen biologisen kapasiteetin (habitaatin fyysikaaliset ominaisuudet) määrää pitkälti peruskallion kivilajin trofiataso, valo-olosuhteet, liikkuva vesi ja mikrotopografia (esim. Krusenstjerna 1965, Kalliola 1973, Pykälä 1992), Mineraalimaiden metsäkasvillisuuspääryhmässä ratkaisevia ovat maan ravinnetilanne, raekoko, vesitalous ja mikrotopografia (esim. Poso ja Kujala 1973, Stage 1976, Roiko-Jokela 1980, Tamminen 1991, 1993), Suokasvillisuuspääryhmässä turpeen koostumus ja maatuneisuusaste ja vesitalous (esim. Urvas 1979, Kurki 1983, Valmari 1983) ja rantakasvillisuuspääryhmässä mineraalimaiden komponenttien lisäksi esim. tulvaisuus (Nitare ja Norén 1992). Samalla tavalla rakenteen muodostavan kasvilajiyhteisön komponentit tai niiden painotus vaihtelevat myös kasvillisuuspääryhmittäin. Yleisiksi kasvillisuuskerrosten komponenteiksi voidaan valita kenttä-, pensas- ja puustokerroksen rakennetekijöitä.

Habitaattimääritelmän kehikkoa hyväksikäyttäen olisi mahdollista määritellä fyysikaalisia ominaisuuksia ja kasvilajiyhteisön komponentteja kuvaava ekologisesti perusteltu muuttujajoukko. Näiden muuttujien tärkeudet ja niiden arvojen paremmuusjärjestys määritelmän mukaisen luonnon monimuotoisuuden kannalta tulisi voida määrittää. Muuttujajoukko jouduttaisiin alussa rajoittamaan melko pieneksi valitsemalla vain muuttujia, joiden tärkeydestä metsäluonnon monimuotoisuudelle ollaan yksimielisiä, ja jotka eivät vaadi suuria lisäkustan-



Kuva 1. Periaatekuvapohjaisen havumetsävyöhykkeen habitaatti- ja ekosysteemivaihtelun muodostavista komponenteista.

nuksia lisääntyvän inventointitiedon myötä. Menetelmä on kuitenkin joustava uusien muuttujien esittelylle tai painotusten muutoksille ekologisen tietämyksen karttuessa.

Mittakaavaongelma metsäsuunnittelussa

Maisematason tarkastelun mittakaavasta on annettu useita erilaisia määritelmiä, riippuen tutkimus- tai käsittely-yhteydestä. Toisin sanoen, koska jokainen organismi määrittää ympäristönsä mittakaavan eri tavoin, ei maisematasolle voida määrittää absoluuttista kokoa. Käytännön metsäsuunnittelu tarvitsee kuitenkin enemmän ihmiskeskeisen lähtökohdan, jotta mahdollisuusavaruus pystytään pitämään rajallisena. Tämä on johtanut määritelmiin,

joissa maisematason koon alaraja olisi alue, jonka halkaisija on 'muutamia kilometrejä' (Forman ja Gordon 1986). Alueellista metsäsuunnittelua voidaan siis sanoa tehtävän maisematasolla, useissa tapauksissa sen pinta-alavaatimuksen alarajan tuntumassa.

Suomen olosuhteissa metsäsuunnittelu ja metsänhoito-ohjelman valinta tehdään tarkastelemalla ainoastaan yhden omistajan metsäaluetta. Yksityisten metsänomistajien mailla useissa tapauksissa tilakoko rajoittaa järkevien ja ekologisesti perusteltujen maisematason spatiaalisten analyysien tekoa. Lähtökohta johtaa tilanteeseen, jossa ei hyödynnetä informaatiota suunnittelualuetta ympäröivästä alueesta. Suunnittelun alueen metsämosaiikki voi esimerkiksi sisältää runsaasti suuremmalla mittakaavalla tarkasteltuna harvinaisia ja erityiskohtelua

vaativia metsäluonnon habitaatteja tai niiden komponentteja (kuva 2). Suunnittelualuekohtaisessa tarkastelussa nämä alueet eivät saa yleisyytensä vuoksi sitä painoarvoa, joka niillä on metsäalueen kokonaismonimuotoisuuden säilyttämisessä. Vastakohtaisessa tapauksessa suurella mittakaavalla tarkasteltuna yleiset habitaatit tai niiden komponentit voivat olla harvinaisia suunnittelualueella (kuva 2). Tässä tapauksessa näiden alueiden käsittelyllä ei ehkä ole kokonaismonimuotoisuudelle sitä merkitystä, mikä niille annetaan suunnittelualuekohtaisesti.

Kuvassa 2 esitetty mittakaavaongelma voidaan ratkaista osittain käyttämällä menetelmää, joka suhteuttaa suunnittelualueella esiintyvän elinympäristövaihtelun suuremman mittakaavan keskimääräiseen elinympäristöjakaumaan. Suuren mittakaavan elinympäristöjakauma voidaan ottaa yksinkertaisimmillaan huomioon metsäsuunnittelussa laskeamalla suunnittelualueella esiintyville elinympäristöille harvinaisuus-/yleisyyspaino (kaava 1).

$$W_{bd} = 1 - (\text{alue}_{hab} / \text{alue}_{total}) \quad (1)$$

missä

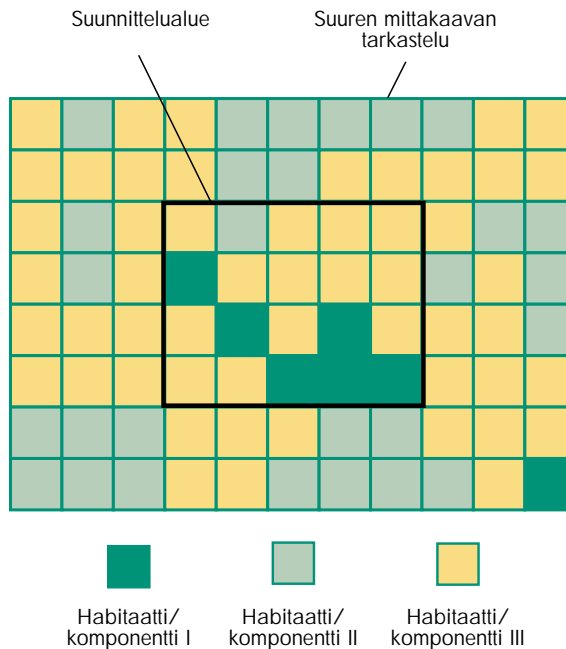
W_{bd} = elinympäristön harvinaisuus-/yleisyyspaino

alue_{hab} = elinympäristön pinta-ala suuren mittakaavan tarkastelualueella

alue_{total} = suuren mittakaavan tarkastelun kokonaispinta-ala

Kaava 1 antaa suuralueella yleisesti esiintyville elinympäristöille tai niiden komponenteille painoarvoja lähellä nollaa ja vastaavasti suuralueella harvinaisille elinympäristöille tai niiden komponenteille painoarvoja lähellä yhtä. Esimerkkitapauksessa (kuva 2) habitaatti I (yleinen suunnittelualueella, harvinainen suuralueella) saa painon $1/68 = 0.985$, habitaatti II (harvinainen suunnittelualueella, yleinen suuralueella) saa painon $27/68 = 0.603$ ja habitaatti III (yleinen molemmilla mittakaavoilla) saa painon $40/68 = 0.412$. Harvinaisuus-/yleisyyspaino antaa siis arvion suunnittelualueella esiintyvien elinympäristöjen tärkeydestä suhteessa suuremman alueen habitaattidiversiteettiin.

Jotta esimerkiksi edellä esitettyä yksinkertaista menetelmää voitaisiin soveltaa, on perusteltava ja yleisesti hyväksyttävä elinympäristöjen muodosta-



Kuva 2. Alueellisen metsäsuunnittelun mittakaavaongelma Suomen metsäomistussuhteissa.

vien komponenttien määrittely ja niiden merkityksen painotus (kts. luku 3) ja kehitettävä tunnus sekä inventointikehikko suuralueen elinympäristöjakauman selvittämiseksi.

Hierarkinen malli monimuotoisuuden tarkasteluun metsäsuunnittelun laskelmissa

Monitavoitesuunnittelukehikko perustuu hierarkiseen menetelmään, jossa parhaan vaihtoehdon valinta perustuu kaksitasoiseen tarkasteluun: hyötyfunktion määrittämiseen ja hyötyfunktion maksimoimiseen (Pukkala ja Kangas 1993). Monitavoitteisessa suunnittelussa biodiversiteettiä tarkastellaan tapausittain valittavien tavoitemuuttujien joukossa.

Kangas ja Pukkala (1995) esittivät prototyypin hierarkisesta mallista biodiversiteetin integroimiseksi taktiseen metsäsuunnitteluun. Seuraavassa esitetään samoihin menetelmällisiin perusteisiin nojaava, mutta hienojakoisempi ja siten joustavam-

min käytännön päätöstilanteiden kirjoon mukautuva hierarkisen mallin sovellus. Mallissa otetaan huomioon kasvillisuuspääryhmittäiset edellytykset monimuotoisuudelle sekä habitaattien fysikaaliset ja kasvilajiyhteisölliset erot ryhmien sisällä. Lisäksi mallissa hyödynnetään edellä esitelty tarkastelumittakaavojen integrointimenetelmä.

Hierarkisessa lähestymistavassa metsäluonnon monimuotoisuus kuvataan sen dimensioita ilmentävinä komponentteina. Komponenttien tärkeys monimuotoisuuden vaalimisen kannalta on määritettävä. Kokonaismonimuotoisuuden riippuvuus kunkin komponentin arvosta ilmaistaan osahyötyfunktioiden avulla. Hierarkinen malli tuottaa suunnitelmavaihtoehtojen vertailua ja metsäntuotannon optimointilaskelmia varten numeerisen tunnuksen, biodiversiteetti-indeksin, joka ilmaisee suunnitelman hyvyyden metsäalueen kokonaismonimuotoisuuden suhteen.

Kuten edellä on todettu, eri kasvillisuuspääryhmissä ovat eri komponentit tärkeitä kokonaismonimuotoisuuden maksimoinnin näkökulmasta. Siksi monimuotoisuuden komponentit on perusteltua määrittellä kasvillisuuspääryhmittäin. Kasvillisuuspääryhmäjako on melko karkea tapa täsmentää mallia. Saman kasvillisuuspääryhmän fysikaalisilta ominaisuuksiltaan erilaisissa habitaateissa saattaa olla paljonkin toisistaan poikkeavat edellytykset monimuotoisuuden vaalimisen kannalta; samoin eri elinympäristötekijät voivat olla kriittisiä eri habitaateissa eläviä lajeja ajatellen. Habitaattien fysikaaliset ominaisuudet voidaan olettaa olevan lähes muuttumattomia suunnittelun aikajänteen puitteissa, mutta kasvilaji- ja siten myös muissa eliöyhteisöissä voi tapahtua äkillisiä muutoksia.

Habitaattien kirjon huomioonottamiseksi erotetaan kasvillisuuspääryhmän sisällä fysikaalisten ominaisuuksien – kuten ravinteisuustaso, vesitalous ja topografia – mukaiset alaryhmät. Kullekin alaryhmälle määritetään metsäluonnon monimuotoisuuden kannalta merkitykselliset kasvilajiyhteisön rakennetekijät kasvillisuuskerroksittain. Näiden rakennetekijöiden tulee olla numeerisesti mitattavissa tai arvioitavissa ja niiden kehityksen kohtuullisen luotettavasti ennustettavissa. Monimuotoisuuden riippuvuus alaryhmälle valittujen komponenttien arvoista kuvataan osahyötyfunktioilla.

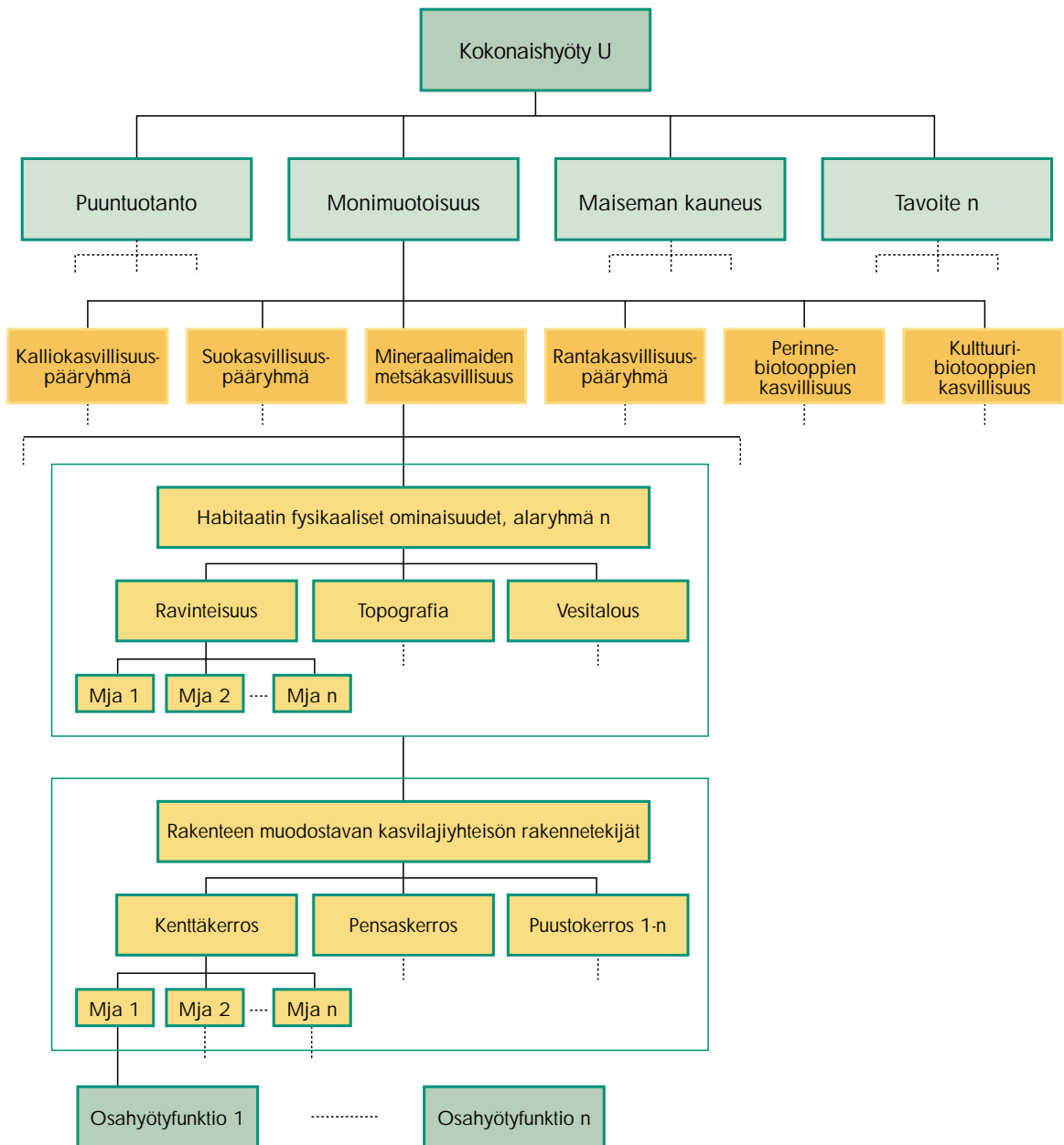
Hierarkinen malli, jota käyttäen monimuotoisuus-

tarkastelu kytketään monitavoitteiseen metsäsuunnitteluun, on näin seitsentasoinen (kuva 3). Ylimmällä tasolla on suunnittelun perimmäinen päämäärä, kokonaisuhyödyn maksimointi. Toisen tason muodostavat tapauksittain valittavat kokonaisuhyödyn koostumista selittävät tavoitemuuttujat, esimerkiksi monimuotoisuuden säilyttäminen ja puuntuotannon tulot. Metsäluonnon monimuotoisuuden tavoiteparametrin kohdalla kolmannella tasolla ovat metsäkasvillisuuspääryhmät, jotka jaetaan neljännellä tasolla alaryhmiin. Viidennen tason elementtejä ovat kasvillisuuskerrokset. Kuudennella tasolla kuvataan monimuotoisuuden kannalta keskeiset kunkin alaryhmän kasvillisuuskerroksen muuttujat. Seitsämännän tason muodostavat osahyötyfunktio.

Tasoilla 2–6 on määritettävä tason elementtien suhteelliset tärkeydet, jotka samalla ovat additiivisen hierarkisen hyötymallin vastaavat kertoimet – joskin skaalattuna siten, että samaan ylemmän tason elementtiin viittaavien komponenttien kertoimien summa on aina yksi. Tason 7 osahyötyfunktio estimoidaan siten, että kunkin funktion maksimi-arvo on yksi ja muut arvot suhteellisia siihen. Tällöin mallilla suunnitelmavaihtoehdoille lasketavien biodiversiteetti-indeksien vaihteluväli on nolosta yhteen.

Tasojen 3 ja 4 kertoimet, eli kasvillisuuspääryhmien ja niiden alaryhmien tärkeydet, saadaan edellä esitetyllä tarkastelumittakaavojen integrointimenetelmällä. Mitä harvinaisempi pääryhmä ja alaryhmä ovat laajemman tason tarkastelussa, sitä suuremmat painoarvot niille annetaan suunnittelualueen ja sen suunnitteluvaihtoehtojen arvioinnissa. Painoarvot skaalataan siten, että niiden summa on yksi.

Tasojen 5 ja 6 funktioiden ja tärkeyksiä kuvaavien parametrien estimointi nojaa ekologiseen asiantuntemukseen, samoin kuin komponenttien valinta tasolla 6. Kasvillisuuspääryhmittäin tai jopa alaryhmittäin saattaa olla perusteltua käyttää eri henkilöiden asiantuntemusta tietouden eliöyhteisöllisen erikoistuneisuuden vuoksi. Asiantuntemuksen luotettavuuden arvioimiseksi on hyvä värvätä useita asiantuntijoita kuhunkin arviointitehtävään. Estimoinneissa voidaan soveltaa Saatyn (1977) esittämää parivertailutekniikkaa, joka tuottaa suhdeasteikolliset mittaluvut. Tason 2 tavoiteparametrien



Kuva 3. Kaavakuvahierarkisesta mallista monitavoitesuunnittelu-ongelman optimoimiseksi.

tärkeysarviointi kuuluu päätöksentekijälle (metsänomistaja).

Metsäluonnon monimuotoisuuden yhdistäminen metsäsuunnitteluun ei toteudu pelkästään suunnittelukehikon antaman mallin kautta, vaan jo metsiköittäisten käsittelyvaihtoehtojen määrittelyssä otetaan huomioon ehdottomat vaatimukset, kuten esimerkiksi lainsäädäntö, suunnittelijan/päätöksentekijän harkinta, pienkohteiden lepoon jättö jne. Mallia käytetään suunnittelutilanteen holistiseen tarkasteluun, jotta käypien ratkaisujen joukosta löydettäisiin kaikki tavoitteet huomioonottava optimaalinen toimintaohjelma.

Lopuksi

Kokemukset yrityksistä monimuotoisuuden yhdistämiseksi taktiseen metsäsuunnitteluun edellä esitellyn menetelmäkehikon mukaisesti ovat olleet rohkaisevia (mm. Kivivuori 1995). On kuitenkin muistettava, että testatut menetelmät ovat olleet vielä paljolti prototyyppiasteella. Kehitys- ja säätötyötä on tehtävä vielä paljon, jotta menetelmä olisi käytännön suunnittelussa sovellettavissa. Tässä paperissa esitettyä komponenttien joukkoa ei pidä nähdä valmiina sovellettavissa olevana esityksenä, joka kestäisi kaiken kritiikin ekologisista perusteluista, vaikka se onkin huomattavasti yksityiskohtaisempi kuin jo testattu menetelmä (Kangas ja Pukkala 1995).

Sovellettaessa esitettyä optimointikehikkoa monimuotoisuuden komponenttien tai niitä kuvaavien muuttujien arvotuksessa on käytettävä ekologien asiantuntija-arvioita. Tämä johtaa tilanteeseen, jossa menetelmä ei ole herkkä pelkästään valittavan komponenttijoukon suhteen, vaan myös valittavan asiantuntijaryhmän suhteen. Tämä on kuitenkin ainoa keino toimia, ainakin siihen saakka kunnes ekologinen perustutkimus tuottaa elinympäristömalleja, joita voitaisiin käyttää optimoinnin osayhtöfunktioina.

On selvää, että metsäsuunnittelu tarvitsee ekologisemman katsantokannan kuin viimeisten kolmenkymmenen vuoden aikana on ollut. Tämä koskee metsätaloutta Euroopan laajuisesti. Samanaikaisesti metsätalouden tehtävä on kuitenkin edelleen kestävä puuntuotanto ja metsävarojen hyväksikäyttö. Konfliktitilanteiden välttämiseksi ja eurooppalaisten normien ja toimintamallien aikaansaamiseksi

olisi erittäin tärkeää, että monitavoitesuunnittelun peruseriaate ja inventointikehikko olisivat soveltuvasti samat koko Euroopassa, sen eri kasvillisuusvyöhykkeillä. Tätä varten ollaan Euroopan metsäinstituutin ja Metsäntutkimuslaitoksen Kanuksen tutkimusaseman toimesta käynnistämässä Euroopan laajuista hanketta metsäluonnon monimuotoisuuden metsäsuunnitteluun yhdistämisen peruseriaatteiden harmonisoimiseksi. Hankkeen valmistelussa on ollut mukana tutkimuslaitoksia Ruotsista, Sveitsistä, Saksasta ja Italiasta.

Kirjallisuus

- Adams, J.M. & Woodard, F.I. 1989. Patterns in tree species richness as a test of the glacial extinction hypothesis. *Nature* 339: 699–701.
- Camp, O. 1994. Critical elements of forest sustainability. *International Journal of Ecoforestry* 10(1): 7–10.
- Cody, M.L. (toim.). 1985. *Habitat selection in birds*. Academic Press, San Diego. 558 s.
- Currie, D.J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *American Naturalist* 137: 27–49.
- & Paquin, V. 1987. Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature* 329: 326–327.
- Forman, R.T.T. & Gordon, M. 1986. *Landscape ecology*. John Wiley & Sons, New York. 619 s.
- Gilpin, M. & Hanski, I. (toim.). 1991. *Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations*. Academic Press, London.
- Huston, M.A. 1994. *Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge. 681 s.
- Kalliola, R. 1973. *Suomen kasvimaantiede*. WSOY, Porvoo. 308 s.
- Kangas, J. & Kuusipalo, J. 1993. Integrating biodiversity into forest management planning and decision making. *Forest Ecology and Management* 61: 1–15.
- & Pukkala, T. 1995. Operationalization of biodiversity as a decision objective in tactical forest planning. *Canadian Journal of Forest Research* (painossa).
- Kivivuori, U. 1995. Liperin Vaivioon uuden ajan metsäsuunnitelma. *Metsälehti* 1/95. 10 s.
- Krusenstjerna, E. 1965. The growth on rock. Teoksessa: *The plant cover of Sweden*. *Acta Phytogeographica Suecica* 50: 144–148.
- Kurki, M. 1983. Turvemaiden pääasialliset kemialliset ominaisuudet. Teoksessa: Laine, J. (toim.). *Suomen*

- suot ja niiden käyttö. Suoseura ry. IPS:n kansallinen komitea. s. 37–41.
- Kuusipalo, J. & Kangas, J. 1994. Managing biodiversity in a forestry environment. *Conservation Biology* 8: 450–460.
- MacArthur, R.H. & MacArthur, J. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42: 594–598.
- Nitare, J. & Norén, M. 1992. Nyckelbiotoper kartläggning i nytt projekt vid Skogstyrelsen. *Svensk Botanisk Tidsskrift* 86: 219–226.
- Patil, G.P. & Taillie, C. 1982. Diversity as a concept and its measurement. *Journal of American Statistical Association* 77: 548–561.
- Poso, S. & Kujala, M. 1973. The effect of topography on the volume of forest growing stock. *Seloste: Topografian vaikutus puuston kuutiomäärään. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 78(2). 29 s.
- Pukkala, T. & Kangas, J. 1993. A heuristic optimization method for forest planning and decision-making. *Scandinavian Journal of Forest Research* 8: 560–570.
- Pykälä, J. 1992. Länsi-Uudenmaan seutukaava-alueen kasvistoltaan arvokkaat kalliot I. Länsi-Uudenmaan seutukaavaliitto. 84 s.
- Roiko-Jokela, P. 1980. Maaston korkeus puuntuotantoon vaikuttavana tekijänä Pohjois-Suomessa. Summary: The effect of altitude on the forest yield in northern Finland. *Folia Forestalia* 452. 21 s.
- Saaty, T.L. 1977. A scaling method for priorities in hierarchical structures. *Journal of Mathematical Psychology* 15: 234–281.
- Sii-tonen, J., Martikainen, P., Kaila, L., Nikula, A. & Punttila, P. 1995. Kovakuoriaislajiston monimuotoisuus eri tavoin käsitellyillä metsäalueilla Suomessa ja Karjalan tasavallassa. Teoksessa: Hannelius, S. & Niemelä, P. (toim.). Monimuotoisuus metsien hoidossa. *Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja* 564: 43–64.
- Stage, A.R. 1976. An expression for the effect of aspect, slope and habitat type on tree growth. *Forest Science* 22(4): 457–460.
- SukatBev, V. 1960. Metsätyyppien tutkimisen opas. Suom. Erkki Laitakari. *Silva Fennica* 99. 181 s.
- Tamminen, P. 1991. Kangasmaan ravinnetunnusten ilmaiseminen ja viljavuuden alueellinen vaihtelu Etelä-Suomessa. Summary: Expression of soil nutrient status and regional variation in soil fertility of forested sites in southern Finland. *Folia Forestalia* 777. 40 s.
- 1993. Pituusboniteetin ennustaminen kasvupaikan ominaisuuksien avulla Etelä-Suomen kangasmetsissä. Summary: Estimation of site index for Scots pine and Norway spruce stands in South Finland using site properties. *Folia Forestalia* 819. 26 s.
- Toivonen, H. & Leivo, A. 1993. Kasvillisuuskartoituksessa käytettävä kasvillisuus- ja kasvupaikkaluokitus. Kokeiluversio. Summary: Vegetation and habitat classification in the Finnish vegetation mapping. Draft version. *Metsähallituksen luonnonsuojelujulkaisuja A:14*. 96 s.
- Urvas, L. 1979. Luonnontilaisten sara- ja rahkaturpeiden viljavuus. *Maaseudun tulevaisuus* 18.12.1979.
- Valmari, A. 1983. Suon viljely. Teoksessa: Laine, J. (toim.). Suomen suot ja niiden käyttö. Suoseura ry. IPS:n kansallinen komitea. s. 42–48.
- Willson, M. F. 1974. Avian community organization and habitat structure. *Ecology* 55: 1017–1029.