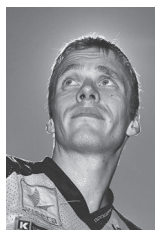




Katariina Alaspää



Petteri Muukkonen



Raisa Mäkipää

Katariina Alaspää, Petteri Muukkonen ja Raisa Mäkipää

Lahopuun merkitys kasvualustana eteläboreaalisen vanhan luonnon-tilaisen kuusimetsän uudistumisessa

Alaspää, K., Muukkonen, P. & Mäkipää, R. 2015. Lahopuun merkitys kasvualustana eteläboreaalisen vanhan luonnon-tilaisen kuusimetsän uudistumisessa. *Metsätieteen aikakauskirja* 4/2015: 237–245.

Tutkimuksen tarkoituksena oli selvittää lahopuun merkitystä kuusivaltaisen luonnonmetsän uudistumisessa. Tutkimme tätä mittaamalla kuusentaimien määrää ja kasvua lahopuulla ja muilla metsän kasvualustoilla. Muut kasvualustaluokat olivat sammal sekä karike/muu. Lisäksi analysoimme lahopuun vedenpidätysominaisuuksia ja hiili-typpisuhdetta (C/N), jotka kuvaavat eri lahovaiheessa olevan lahopuun laatua kasvualustana.

Osoitimme, että vanhassa kuusivaltaisessa metsässä lahopuulla kasvaa lähes kolmannes taimista vaikka lahopuukasvualustan osuus pinta-alasta on vain 2%. Lahopuulla on siis tärkeä merkitys luonnonmetsän uudistumisessa. Erityisen runsaasti taimia kasvoi lahoasteen 4 maapuilla (lahoaste-luokittelu 1–5, jossa 5 on pisimmälle lahonnut). Pitkälle lahonneet maapuut ovat siis taimille hyviä itämisalustoja ja taimien pituuskasvu pitkälle lahonneella puulla ei poikennut muilla kasvualustoilla havaitusta. Muiden lahoasteiden maapuilla taimien keskipituus ja pituuden keskimääräinen vuosikasvu olivat puolestaan pienempää kuin ympäröivällä metsänpohjalla kasvavilla taimilla. Lahopuu on hyvin typpiköyhä kasvualusta, mutta sillä on hyvät vedenpidätysominaisuudet. Lahoamisen edetessä sekä vedenpidätyskyky että typpipitoisuus kasvavat.

Avainsanat: luontainen uudistuminen, *Picea abies*, taimettuminen

Yhteystiedot Muukkonen: Helsingin yliopisto, Geotieteiden ja maantieteen laitos;

Alaspää: Metsätieteiden laitos, Helsingin yliopisto & Luonnonvarakeskus, Vantaa;

Mäkipää: Luonnonvarakeskus, Vantaa

Sähköposti petteri.muukkonen@helsinki.fi

Hyväksytty 30.11.2015

Saatavana <http://www.luke.fi/aikakauskirja/full/ff15/ff154237.pdf>

I Johdanto

Lahopuun määrä Suomen nykyisissä talousmetsissä on vähäinen verrattuna luonnonmetsään. Lahopuuta on Etelä-Suomen talousmetsissä keskimäärin 3,3 m³ hehtaarilla (Ihalainen ja Mäkelä 2009), kun sitä vastaavien kasvuolojen luonnontilaisessa metsässä on n. 60–90 m³ hehtaarilla (Siitonen 2001). Lahopuulla on metsäekosysteemissä tärkeä merkitys. Noin kolmasosalla Suomen uhanalaisista lajeista ensisijainen uhanalaisuuden syy on metsäelinympäristöjen muutokset, ja näistä yli puolella syy on nimenomaan lahopuun väheneminen (Rassi ym. 2010). Lahopuun on aiemmassa tutkimuksessa todettu olevan hyvin tärkeä, jopa määräävä tekijä vanhan luonnontilaisen metsän uudistumisessa (Hofgaard 1993, Stöckli 1995).

Itäkkeen puun siemen tarvitsee sopivat kosteus- ja lämpötilaolosuhteet. Kasvualustan vedenpidätyskyky ja ravinteisuus vaikuttavat taimien menestymiseen, kuten myös valo-olosuhteet. Lahopuun on todettu olevan kasvualustana vedenpidätysominaisuksiltaan hyvä (Eichrodt 1969). Kasvualustan hyvä vedenpidätyskyky edesauttaa taimien menestymistä erityisesti kuivana kesänä, jolloin suuri osa itäneistä taimista voi menehtyä kuivuuteen (Valkonen ja Maguire 2005). Sirkkataimista voi ensimmäisenä vuonna kuolla jopa 90 prosenttia (Leemans 1991, Valkonen ym. 2010).

Itäneiden taimien kasvua rajoittaa ravinteiden, erityisesti typen, saatavuus. Lahoavassa maapuussa on hyvin vähän typpeä, mutta typpipitoisuus kasvaa vähitellen lahoamisen edetessä (esim. Larsen ym. 1978, Rajala ym. 2012). Lahoamisen edetessä lahopuuhun kasvaa myös runsaslajinen sienirihmasto, ja pitkälle lahonneen puun sienilajistoa dominoivat puiden ravinteidenotolle hyödylliset mykorritsasienet (Rajala ym. 2012). Taimien keskinäisen kilpailun lisäksi valo- ja juuristikilpailu suurien puiden kanssa vaikuttavat taimien kasvuun. Esimerkiksi männyn taimien kasvu on selvästi hitaampaa emopuun läheisyydessä kuin kauempana emopuusta (Niemi ym. 1993, Valkonen ym. 2001). Lahojen maapuiden päällä kasvavat taimet voivat näin saada kilpailuetua muihin taimiin verrattuna, koska juuristikilpailu suurempien puiden kanssa on vähäistä (Hytteborn ja Packham 1987).

Tämän tutkimuksen tavoitteena oli selvittää lahopuun merkitystä kasvualustana. Tätä tarkasteltiin taimien määrän, niiden keskipituuden ja kasvunopeuden avulla. Lisäksi tutkimme lahopuun ravinteisuutta ja kosteusominaisuuksia, jotka ovat taimelle tärkeitä kasvualustan ominaisuuksia, ja vaikuttavat täten taimien esiintymiseen ja menestymiseen lahopuulla.

2 Aineisto ja menetelmät

2.1 Aineiston keruu

Tutkimusalueemme sijaitsee Etelä-Suomessa Siipoon Rörstrandissa (60°27'N ja 25°11'E) luonnonsuojelualueella vanhassa luonnontilaisen kaltaisessa metsässä (kuva 1). Tutkimusalueen vallitseva puulaji on kuusi (*Picea abies* (L.) Karst.), jonka osuus puuston kokonaistilavuudesta (447 m³/ha) oli 70 % (Rajala ym. 2012). Alueelle on perustettu vuonna 2002 neljän hehtaarin tutkimusala kääpäinventointia varten, ja vuonna 2008 siltä valittiin intensiivisemmin tutkittava 75 × 75 m² suuruinen alue, jolla ei ollut soistumia eikä kallioita. Vuonna 2008 tutkimusalalta inventoitiin käävät, mitattiin kaikki lahopuut, kirjattiin niiden tarkka sijainti ja lahoaste sekä otettiin maaperä- ja puuainenäytteet (Rajala ym. 2012). Vuonna 2009 suoritettiin taimien inventointi. Tämän tutkimuksen aineistona käytetään vuonna 2008 kerättyjä lahopuutietoja sekä vuonna 2009 tehtyä taimien mittausta.

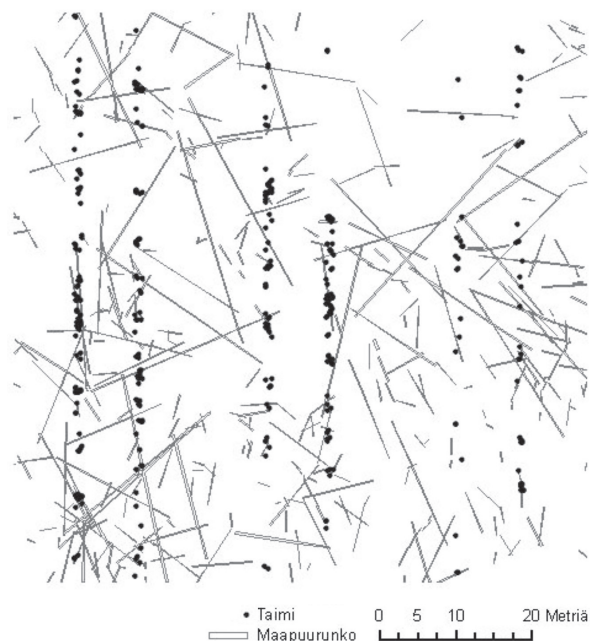
Taimiaineisto koostuu noin kolmestasadasta kuusentaimesta (0–1,3 m pituiset), jotka mitattiin 75 × 75 m²:n tutkimusalalle sijoitetuilta metrin levyisiltä ja koko alan pituisilta kaistaleilta (kuva 2). Kaistaleet sijoitettiin alkamaan 8, 16, 33, 41, 58 ja 66 metrin päästä tutkimusalan kulmasta. Inventointikaistaleiden yhteenlaskettu pinta-ala oli 450 neliometriä. Taimista määritettiin sijaintikoordinaatit, puulaji, pituus, ikä, kasvualusta sekä, mikäli taimi sijaitsi lahopuulla, lahopuun tai sen osan identifioiva tunnusnumero sekä lahoaste. Taimen pituuden ja iän perusteella laskimme taimen keskimääräisen vuosittaisen pituuskasvun. Taimista kirjattiin myös kunto (elinvoimainen, hyvä, huono, kuoleva).



Kuva 1. Kuva Rörstrandin tutkimusalalta. Kuva: Katariina Alaspää.

Kasvualustaluokat olivat inventoinnissamme 1) sammal, 2) karike, 3) kivennäismaa, 4) karikkeinen sammal ja 5) lahopuu. Aineistoa analysoitaessa nämä pelkistettiin luokiksi a) sammal, b) karike/karikkeinen sammal/muu (myöhemmin lyhesti vain ”karike”) ja c) lahopuu. Kivennäismaalla kasvavia taimia oli aineistossa vain muutamia yksittäisiä. Sammalluokkaan laskimme kuuluvaksi vain puhtaan karikkeettoman sammalkerroksen. Karikkeen osittain tai kokonaan peittämä sammal luokiteltiin samaan luokkaan kuin karike. Karike muodostuu kuolleista vähän hajonneista kasvinosista ja se on rakenteeltaan ja ominaisuuksiltaan erilainen kasvualusta kuin pelkkä elävä sammalkerros. Kasvualusta määritettiin silmämääräisesti.

Tutkimusalalta inventoitiin kaikki kuolleet maapuut. Kuolleista maapuista määritettiin sijainti, puulaji, läpimitta, pituus sekä lahoaste (taulukko 1). Pituus mitattiin etäisyysmittarilla (Leico®) ja läpimitta mittasaksilla. Läpimittana käytettiin rinnankorkeusläpimittaa (d 1,3 m). Mikäli tätä mittausta ei ollut mahdollista määrittää, mitattiin tyviläpimitta tai kannon läpimitta katkeamiskorkeudelta. Puun tarkka sijainti suhteessa tutkimusalan kulmapisteisiin mitattiin mittaamalla etäisyys sekä puun suunta



Kuva 2. Taimien ja maapuurunkojen sijoittuminen 75×75 m² kokoisella tutkimusalalla. Taimet inventoitiin kuudelta 1 metrin levyiseltä kaistaleelta, joiden kokonaispinta-ala oli 450 m².

Taulukko 1. Lahoasteet. Lahoasteita 1a ja 1b käsiteltiin analyyseissä yhtenäisenä luokkana 1, samoin kuin lahoasteita 5a ja 5b käsiteltiin yhtenäisenä luokkana 5.

Lahoaste	Kuvaus
1a	Vuoden sisällä kuollut puu. Neulas tai lehdet ovat usein vielä vihreitä.
1b	Puuaines kovaa (jos täysin kelottunutta, merkintä huomioihin), puukko oppoa vain muutaman millimetrin.
2	Puuaines on edelleen melko kovaa (ehkä kelottunutta) tai ohuesti pintalahoa; puukko tunkeutuu puuhun keskimäärin 0,5–2 cm.
3	Puuaines melko pehmeää; puukko oppoa keskimäärin n. puoleenväliin, 3–5 cm.
4	Puukko on mahdollista painaa puuainekseen kahvaa myöten (vastusta on vielä). Runko on säilyttänyt muotonsa, tai kelomaapuilla voi olla jo joitakin aivan lahonneita kohtia (ympärysmitta vain osa alkuperäisestä, vaikka ydin voikin olla kova), joskin myös muotonsa säilyttäneitä rungonosia on.
5a	Pitkälle lahonnut runko; puukko oppoa helposti kahvaa myöten (koivussa kuori voi olla vielä sitkeä). Puuaines on jo lahoa (mahdollista puristella sormissa massaksi). Runko usein jo ainakin osittain sammalen peittämä.
5b	Hyvin lahot, muotonsa menettäneet rungot (koivusta jäljellä vain kuori). Tähän laholuokkaan lasketaan myös rungot, joiden olemassaolon vielä tuntee esim. päällä kävellessä, vaikka niitä ei helposti (tottumaton havainnoija) näe metsäkuvassa. Selkeää puuainesta täytyy löytyä

bussolilla (0–360°).

Lahojen maapuiden yhteenlaskettu projisoitu pinta-ala johdettiin kunkin rungon rinnankorkeuslämpimitasta ja pituudesta, joiden avulla rungolle laskettiin pinta-ala suorakulmion kaavalla. Kokonaispinta-ala lahopuukasvualustalle saatiin laskemalla nämä yksittäisten runkojen pinta-alat yhteen. Tätä lahopuun pinta-alaosuutta koko metsänpohjasta käytettiin taimien esiintymisen oletusarvojen laskennassa.

Tutkimusalan eri lahoasteiden maapuista otettiin yhteensä 107 puuainenäytettä siten, että otokseen tuli tasapuolisesti eri lahoasteiden näytteitä. Maapuiden lahoaste määritettiin maastossa puuaineen kovuuden perusteella (taulukko 1, Mäkinen ym. 2006). Purunäytteet, joista määritettiin hiili- ja typpipitoisuudet, otettiin rungon sivusta poraamalla. Pitoisuudet määritettiin Luonnonvarakeskuksen laboratoriossa (ent. Metsäntutkimuslaitoksen labora-

torio) Vantaalla LECO CHN-1000 -analysointilaitteella. Massahävikkinäytteet otettiin sahaamalla rungosta näytepala rungon puolivälistä. Tuore, jäässä oleva, näyte punnittiin, ja siitä määritettiin tilavuus. Näytettä kuivattiin 104 C°:ssa 2–3 vuorokautta, minkä jälkeen näyte punnittiin uudelleen. Tiheys laskettiin kuivapainon ja tilavuuden perusteella. Tuore- ja kuivapainon suhteesta saatiin näytteen tuorekosteus. Kaikkien näytemaapuiden vierestä otettiin humusnäytteitä mahdollisimman läheltä runkoa; viisi näytettä molemmilta puolilta runkoa 20 senttimetrin välein. Nämä 10 näytettä yhdistettiin kokoomänäytteeksi, kuivattiin ja jauhettiin laboratorioanalyysejä varten, ja niistä määritettiin hiili- ja typpipitoisuudet Leco CHN-1000 -analysointilaitteella.

2.2 Tilastolliset analysit

Lahopuun merkitystä taimien määrään analysoitiin ei-parametrisella χ^2 -yhteensopivuustestillä. Oletuksi taimien frekvenssijakaumaksi kasvualustaluokittain asetettiin kasvualustan pinta-alan osuutta vastaava osuus taimista eli 1,8%. χ^2 -testillä selvitettiin eroaako otospopulaation taimien frekvenssijakauma tilastollisesti merkitsevästi pinta-alaosuuden mukaisesta oletusjakaumasta. Tilastollisen merkitsevyyden rajana käytettiin p-arvoa 0,05.

Taimille laskettiin keskimääräinen vuotuinen pituuskasvu jakamalla taimen pituus taimen iällä. Vuosikasvua verrattiin useiden ryhmien välillä ei-parametrisella Kruskal-Wallis-testillä, ja parittaiset *post hoc*-vertailut tehtiin Mann-Whitneyn testillä. Vuosikasvua verrattiin ensinnäkin eri kasvualustojen (lahopuu, puhdas sammalpeite, karike/muu) kesken sekä toiseksi lahopuualustan eri lahoasteille sijoittuneiden taimien kesken. Kaikista lahopuurungoista ei pystytty määrittämään lahoastetta, joten kaikkia lahopuulla kasvaneita taimia ei voitu ottaa analyyseihin mukaan.

Lahopuun hiili-typpisuhteen ja tiheyden korrelaatiota tarkasteltiin tilastollisesti Spearmanin järjestyskorrelaatiokertoimella. Aineistojen normaalijakautuneisuuden testaus suoritettiin Kolmogorov-Smirnovin testillä, ja totesimme, että aineiston ei voida olettaa olevan normaalisti jakautunut ($p > 0,05$). Spearmanin korrelaatiokerroin ei vaadi aineiston normaalijakautuneisuutta, minkä takia se oli va-

Taulukko 2. Taimien esiintyminen ja kasvu eri kasvualustoilla (n = 304).

Kasvualusta	Taimien kokonais- määrä, kpl/450 m ²	Taimien keski- pituus, cm	Kasvu, cm/vuosi	Osuus kaikista taimista, %
Lahopuu	89	12,1	1,78	29,3
Karrike/muu	94	28,9	2,03	30,9
Sammalpeite	121	32,9	2,08	39,8

Taulukko 3. Taimien esiintyminen ja kasvu eri lahoasteisilla lahopuilla (n = 59).

Laho- aste	Projisoitu pinta-ala, m ²	Taimia, kpl/450 m ²	Osuus kaikista lahopuun taimista tunnetut lahoasteet), %	Taimien keskipituus, cm	Taimien keski- määräinen kasvu, cm/vuosi
1	9,6	2	3,4	2	1,3
2	29,6	3	5,1	3,7	1,4
3	40,7	17	28,8	4,3	1,4
4	15,1	37	62,7	9,0	1,9
5	5,7	0	0,0	N/A	N/A

litsemämme korrelaatiokerroin. Eri lahoasteiden väliset erot hiili-typpisuhteessa ja tuorekosteudessa testattiin Kruskal-Wallis testillä ja parittaiset *posthoc*-vertailut eri lahoasteiden kesken tehtiin Mann-Whitneyn testillä. Tiheyden ja kosteuden korrelaatiota tarkasteltiin Spearmanin järjestyskorrelaatiokertoimella.

Humusnäytteiden ominaisuuksia verrattiin eri lahoasteiden vastaaviin ominaisuuksiin Mann-Whitneyn testillä. Humusnäytteet jaettiin niiden maapuiden lahoasteiden perusteella, minkä vierestä humusnäytteet oli kerätty. Lahoasteella ei oletettu olevan merkitystä humusnäytteen hiili-typpisuhteeseen, mutta se toimi luokittelevana muuttujana verrattaessa lahoppu- ja humusaineistoa.

3 Tulokset

Lahopuulla oli tilastollisesti merkitsevästi ($p < 0,001$; $\chi^2 = 302,6$) enemmän kuusentaimia kuin sen pinta-alaosuus maapohjasta antaa olettaa. Lähes kolmasosa taimista kasvoi lahopuulla (taulukko 2), vaikka sen osuus kasvualustana toimivasta pinta-alasta oli vain 1,8 % prosenttia. Pidemmälle lahonneilla maapuilla oli suhteessa enemmän taimia kuin vähemmän lahonneilla (taulukko 3). Lahoaste 5 oli poikkeus, koska sillä ei havaittu yhtään taimea, ja sitä edusta-

via lahoppuita oli myös vähiten kaikista maapuiden lahoasteista (taulukko 3).

Eri kasvualustoilla kasvavien taimien pituuskasvu (taulukko 2) vertailtaessa havaitsimme, että pituuskasvu ei ole kaikilla kasvualustoilla saman suuruisista. Ei-parametrisen Kruskal-Wallis testin perusteella ($KW = 12,02$; $p = 0,007$) vuosikasvu eri alustoilla eroaa merkittävästi toisistaan. Eri kasvualustatyyppien (lahopuu, karrike, sammal) parittaisessa vertailussa, lahoppuulla kasvavien taimien vuosikasvu erosi merkitsevästi sekä karrikkeella ($Z = -2,05$; $p = 0,04$) että sammalella ($Z = -3,18$; $p = 0,001$) kasvavien taimien vuosikasvusta. Lahoppuualustalla taimien vuosikasvu oli pienempää (taulukko 2). Eri lahoasteen lahoppuilla kasvavien taimien vuosittainen pituuskasvu (taulukko 3) ei eronnut ei-parametrisen Kruskal-Wallis testin perusteella tilastollisesti merkitsevästi kokonaisuudessaan toisistaan ($KW = 6,87$; $p = 0,076$). Koska p-arvo oli noin lähellä 0,05 raja-arvoa, testasimme myös erosiko lahoasteen 4 lahoppuilla kasvavien taimien pituuskasvu muista lahoasteista yhdistetyn ryhmän taimista. Ei-parametrisen Mann-Whitneyn kahden ryhmän välisen testin mukaan pituuskasvun ero oli tilastollisesti merkitsevä ($Z = -2,57$; $p = 0,011$), kun lahoasteen 4 lahoppuilla kasvavien taimien pituuskasvu on 1,9 cm/vuosi ja muiden lahoasteiden lahoppuilla kasvavilla 1,4 cm/vuosi (taulukko 3). Testasimme myös erosiko lahoasteen 4 lahoppuilla kasvavien tai-

Taulukko 4. Lahopuun kosteus ja tiheys lahoasteittain. Eri kirjaimella merkityt lahoasteet eroavat toisistaan parittaisten Mann-Whitneyn testien perusteella merkitsevästi ($p < 0,05$; $n = 101$).

Lahoaste	Puunäytteen kosteus, %	Puunäytteen tiheys, g / ml
1	25,2 a	0,43 a
2	30,8 a	0,38 a
3	56,0 b	0,28 b
4	70,0 c	0,19 c
5	69,9 c	0,18 c

Taulukko 5. Eri lahoasteisten lahopuiden hiilen ja typen pitoisuudet (%), C/N-suhde ja vierestä otetun humusnäytteen C/N-suhde. Lahopuun C/N-suhteita vertailtiin parittain eri lahoasteiden kesken, ja näissä eri kirjaimella merkityt lahoasteet eroavat toisistaan Mann-Whitneyn testin perusteella merkitsevästi ($p < 0,05$).

Lahoaste	Lahopuun hiili pitoisuus, %	Lahopuun typpipitoisuus, %	Lahopuun C/N-suhde	Humuksen C/N-suhde
1	50,5	0,2	337,7 a	27,5
2	50,7	0,1	360,4 a	28,1
3	51,9	0,2	295,3 b	27,0
4	53,4	0,3	211,6 c	28,3
5	59,2	0,3	184,7 c	30,6

mien pituuskasvu muilla kasvualustoilla kasvavien taimien pituuskasvusta. Mann-Whitneyn testin perusteella nämä eivät eronneet toisistaan tilastollisesti merkitsevästi ($Z = -1,44$; $p = 0,150$).

Lahopuun lahoamisen edetessä puun hiili-typin suhde pienenee, kosteus lisääntyy ja tiheys laskee (taulukot 4 ja 5). Spearmanin korrelaatiokerroin tiheyden ja hiili-typin suhteen (C/N-suhde) välillä oli 0,63 ($p < 0,001$). Kosteuden ja tiheyden korrelaatio oli $-0,82$ ($p < 0,001$). Lahopuun kosteuden ja hiili-typin suhteen (C/N-suhde) välillä Spearmanin korrelaatiokerroin oli $-0,61$ ($p < 0,001$). Kaikkien kolmen lahopuun ominaisuuksia kuvaavan muutujan välillä on siis tilastollisesti merkitsevä korrelaatio. Lahopuun ominaisuudet muuttuvat lahoamisen edetessä. Puun lahotessa sen tiheys laskee ja puuaines pidättää enemmän kosteutta (taulukko 4), ja hiili-typin suhde laskee (taulukko 5). Lahopuun hiili-typin suhde (C/N) (taulukko 4) oli noin kymmenkertainen humuksen hiili-typin suhteeseen verrattuna (taulukko 5).

4 Tulosten tarkastelu

4.1 Kasvualustan vaikutus taimien esiintymiseen

Lahopuu on hyvä itämisalusta. Tätä todistaa se, että sillä kasvoi taimia moninkertaisesti enemmän kuin lahopuun projisoitu pinta-alaosuus metsänpohjasta antoi olettaa. Tulos on yhdenmukainen aikaisempien tutkimusten kanssa, missä lahopuun on osoitettu olevan hyvä itämisalusta ja tärkeä tekijä luonnonmettien uudistumisessa (Hofgaard 1993, Kuuluvainen ja Juntunen 1998, Kuuluvainen ja Kalmari 2003, Motta ym. 2006, Zielonka 2006, Grenfell ym. 2011).

Lahopuu muuttuu kasvualustana lahoamisen edetessä. Tämä näkyi tutkimuksessamme muun muassa siten, että lahoasteella 4 oli suhteellisesti enemmän taimia kuin alemman lahoasteen lahoppuilla. Lahoasteella 5 ei havaittu ainoatakaan taimea, mutta lahoasteen osuuskin oli lahoppuista vain 5%. Lahoasteen 5 rungot olivat jo niin pitkälle maatuneita, että osa lahoppuungoille tyypillisistä ominaisuuksista oli kadonnut. Lisäksi on todennäköistä, että kaikkia lahoastetta 5 edustavia runkoja ei havaittu maastossa, koska ne olivat jo hyvin pitkälle maatuneita ja sammalkasvuston alle peittyneitä. On myös mahdollista, että lahoppuulla kasvavan taimen pitkän aikavälin selviäminen on vaikeaa, ja siksi taimia ei maatuneimmilla lahoppuungoilla havaittu. Aikaisemmissa tutkimuksissa sammalten peittämä lahoppuu on todettu taimille hyvin epäedulliseksi itämisalustaksi, mutta itäneet taimet kuitenkin selvisivät varsin hyvin hengissä sammalkerroksesta huolimatta (Hörnberg ym. 1997). Lahoasteilla 1–3 oli pinta-alaan suhteutettuna vähemmän taimia kuin lahoasteella 4, joten ne eivät ole yhtä suotuisia itämisalustoja taimien määrän suhteen kuin pidemmälle lahonnut, lahoasteen 4 lahoppuu.

Näyttää siltä, että siemenet eivät idä, tai taimet eivät selviä sammalkasvualustalla, joka on vanhassa kuusimetsässä usein yhtenäinen ja peittää suuren osan metsänpohjasta (mm. Hörnberg ym. 1997, Valkonen ja Maguire 2005). Karikkeella ja karikkeenkaisella sammalella voi lahoavana biomassana olla itämisen kannalta osittain samoja etuja kuin lahoppuulla. Karikkeella tai karikkeisella sammaleella kasvoi tutkimuksessa noin kolmasosa kaikista

taimista. Karikkeen on aiemmassa tutkimuksessa todettakin olevan hyvä itämisalusta (Hanssen 2003).

Taimia havaittiin erityisen paljon lahopuilla, mikä voi johtua pienestä taimikuolleisuudesta tai siementen suuresta itävyydestä tällä kasvualustalla. Lahonnut puu on vedenpidätysominaisuksiltaan hyvä kasvualusta, minkä on osoittanut aiemmin jo Eichrodt (1969). Kasvualustan hyvä vedenpidätyskyky on tärkeää erityisesti sirkkataimille, joista valtaosan on havaittu kuolevan kuivana kesänä kuivuuteen (Valkonen ja Maguire 2005). Aiemmissa tutkimuksissa onkin esitetty, että taimien selviäminen lahopuulla on parempaa kuin metsämaalla (Eichrodt 1969, Ulanova 2000).

4.2 Kasvualustan vaikutus taimien kasvuun

Yleisesti ottaen taimien keskimääräinen pituus ja keskimääräinen pituuden vuosikasvu eivät lahopuulla olleet yhtä suuria kuin muilla kasvualustoilla. Myös aiemmassa tutkimuksessa on pituuskasvun lahopuulla todettu olevan huonompi kuin vertailualustoilla (multamaa, kompostimulta) (Eichrodt 1969). Lahoasteen 4 lahopuilla oli kuitenkin eri lahoasteiden maapuita vertaillen eniten taimia. Vaikka taimien vuosikasvu oli lahopuulla keskimäärin heikompaa kuin muilla sammal- ja karkealustoilla, niin lahoasteen 4 lahopuilla kasvavilla taimilla pituuskasvu ei eronnut merkittävästi muiden kasvualustojen pituuskasvusta. Ei-parametrisen parittaisen Mann-Whitneyn testin suure Z oli vain $-1,44$ ja p -arvo $0,150$. Tästä voidaan päätellä, että vasta tarpeeksi pitkälle lahonnut puu toimii hyvänä kasvualustana. Lahoastetta 5 edustavia maapuurunkoja oli suhteessa hyvin vähän, ja niillä ei havaittu taimia, joten vuosikasvua korkeimman lahoasteen kasvualustalle ei pystytty laskemaan.

Lahopuukasvualustalla kasvavien taimien kasvunopeuteen vaikuttanee osaltaan taimien välinen kilpailu. Lahopuulla on taimia tiheämmässä kuin muilla kasvualustoilla. Lahopuu on tulosten mukaan typpiköyhä kasvualusta verrattuna esimerkiksi humukseen, mikä epäilemättä vaikuttaa taimien kasvunopeuteen. Tarkasteltaessa pidemmälle lahonneita maapuita (lahoaste 4), typen pitoisuus on suurempi kuin muilla lahoasteilla, mutta edelleen selvästi pienempi kuin humuskerroksessa. Taimien kasvu

ei silti eroa muun metsänpohjan taimien kasvusta. Tästä voidaan päätellä, että pelkästään typen määrä ei ratkaise taimien menestystä. Kasvualustan vedenpidätysominaisuudet ja muut tekijät kuten esimerkiksi suotuisimmat valaistusolosuhteet, lämpötila tai lahopuussa elävä sienilajisto voivat osaltaan vaikuttaa kasvualustan suotuisuuteen. Aikaisemmissa tutkimuksissa on osoitettu, että lahoamisen edetessä mykorritsasienten sienirihmasto kasvaa lahopuuhun ja pitkälle lahoneissa rungoissa taimien ravinteidenottoa edistävät mykorritsasienet ovat dominoiva sieniryhmä (Rajala ym. 2012; Rajala ym. 2015).

Tuloksista voimme päätellä, että pitkälle lahonnut maapuu on tärkeä tekijä luonnontilaisen tai luonnontilaisen kaltaisen vanhan kuusikon uudistumisessa. Sillä on korkeampi typpipitoisuus kuin vähemmän lahonneilla lahoasteilla, sen kosteusominaisuudet ovat hyvät, ja se on tarpeeksi pehmeää ja huokoista, jotta taimi pystyy kasvamaan siinä. Taimia kasvaa lahoasteen 4 lahopuilla runsaasti, ja niiden vuosikasvu ylittää samaan kuin muun metsänpohjan kasvualustojen taimien vuosikasvu.

Lahoamisen edetessä lahopuussa hiili-typpi-suhte (C/N) laskee. Tämä on todettu myös aiemmassa tutkimuksessa (Rose ja Nicholas 2008, Rajala ym. 2012). Lahoavan puun vedenpidätyskyky kasvoi puuaineen lahoamisen edetessä ja tiheyden pienentyessä. Aiemmassa tutkimuksessa on todettu sama ilmiö (Lang ja Forman 1978). On myös havaittu, että lahopuun vedenpidätyskyky lahoamisen edetessä ensin laskee hiukan, ja alkaa sitten nousta voimakkaasti (Lambert ym. 1980, Paletto ym. 2010).

Humuskerroksessa on lahoavaan puuainekseen verrattuna runsaasti typpeä. Aiemmassa tutkimuksessa kuusen karikkeen C/N -suhteen on todettu olevan 30–33 (Lorenz ym. 2000) tai jopa 80 (Finér ym. 2003). Humuskerroksen C/N -suhteen on todettu olevan 30–50 (Mäkipää 1994), mikä on samaa luokkaa tämän tutkimuksen tulosten kanssa. C/N -suhteessa ja vedenpidätysominaisuuksissa ei ollut merkittävää eroa lahoasteiden 4 ja 5 välillä. Tämä tukee sitä, että suuremmalla otoksella olisi voitu havaita myös lahoasteella 5 kasvavia taimia. Näin olisi voitu saada tulos, jossa taimien kasvu ei eroa lahoasteiden 4 ja 5 lahopuilla kasvavilla taimilla. Toisaalta lahoasteen 5 lahopuut voivat jo olla niin peittävän epifyyttikerroksen peitossa, että siementen itäminen on yhtä vaikeaa kuin metsämaan sammalpeitteellä.

5 Johtopäätökset

Lahopuulla on tärkeä rooli vanhan eteläboreaalisen kuusimetsän uudistumisessa. Taimista lähes kolmasosa kasvoi lahopuulla, vaikka sen osuus pinta-alasta oli vain 2 %. Erityisesti pitkälle lahonneilla rungoilla kasvoi runsaasti taimia ja taimien pituuskasvu oli yhtä hyvä kuin karikke- ja sammalkasvualustalla. Pitkälle lahonneiden puiden typpipitoisuus ja vedenpidätysominaisuudet olivat selvästi suotuisampia taimille kuin vähemmän lahonneilla rungoilla.

Suosittellemme kuolleiden puiden jättämistä metsiin harvennushakkuiden yhteydessä, koska yksittäisetkin lahopuurungot voivat tarjota uudistamisvaiheessa taimille suotuisan itämis- ja kasvualustan kunhan runko on ehtinyt lahota tarpeeksi pitkälle. Jos halutaan hyödyntää luontaisesti syntyvää taimiainesta metsissä, joita kasvatetaan ilman pätehekuita ja joissa juurikkäpä ei vaikeuta luontaiseen taimiainekseen perustuvaa metsänkasvatusta, kannattaa metsän uudistumisen edellytysten parantamiseksi metsään jättää kuolleita puita lahoamaan. Lahopuiden jättäminen metsiin on biodiversiteetin säilyttämisen ohella perusteltavissa myös puuston uudistumisedellytysten parantamisella.

Kiitokset

Kiitämme aineiston mittaamiseen, näytteiden keräämiseen ja analysointiin osallistuneita Luonnonvarakeskuksen (ent. Metsäntutkimuslaitos) lukuisia työntekijöitä. Tutkimusaineisto kerättiin Suomen Akatemian rahoituksella. Niemi-säätiö ja Hämäläisten ylioppilassäätiö ovat tukeneet Katariina Alaspään työskentelyä.

Lähteet

- Eichrodt, R. 1969. Ueber die Bedeutung von Moderholz für die natürliche Verjüngung im subalpinen Fichtenwald. Diss. Eidgenössischen Technischen Hochschule Zürich, Zürich. 122 s.
- Finér, L., Mannerkoski, H., Piirainen, S. & Starr, M. 2003. Carbon and nitrogen pools in an old-growth, Norway spruce mixed forest in eastern Finland and changes associated with clear-cutting. *Forest Ecology and Management* 174(1): 51–63.
- Grenfell, R., Aakala, T. & Kuuluvainen, T. 2011. Microsite occupancy and the spatial structure of understorey regeneration in three late-successional Norway spruce forests in northern Europe. *Silva Fennica* 45(5): 1093–1110.
- Hanssen, K.H. 2003. Natural regeneration of *Picea abies* on small clear-cuts in SE Norway. *Forest Ecology and Management* 180(1): 199–213.
- Hofgaard, A. 1993. 50 years of change in a boreal Swedish old-growth *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science* 4(6):773–782.
- Hytteborn, H. & Packham, J.R. 1987. Decay rate of *Picea abies* logs and the storm gap theory: a re-examination of Sernander plot III, Fiby urskog, central Sweden. *Arboricultural Journal* 11(4): 299–311.
- Hörnberg, G., Ohlson, M. & Zackrisson, O. 1997. Influence of bryophytes and microrelief conditions on *Picea abies* seed regeneration patterns in boreal old-growth swamp forests. *Canadian Journal of Forest Research* 27(7): 1015–1023.
- Ihalainen, A. & Mäkelä, H. 2009. Kuolleen puuston määrä Etelä- ja Pohjois-Suomessa 2004–2007. *Metsätieteen aikakauskirja* 1/2009: 35–56.
- Kuuluvainen, T. & Juntunen, P. 1998. Seedling establishment in relation to microhabitat variation in a windthrow gap in a boreal *Pinus sylvestris* forest. *Journal of Vegetation Science* 9(4): 551–562.
- & Kalmari, R. 2003. Regeneration microsites of *Picea abies* seedlings in a windthrow area of a boreal old-growth forest in Southern Finland. *Annales Botanici Fennici* 40(6): 401–413.
- Lambert, R.L., Lang, G.E. & Reiners, W.A. 1980. Loss of mass and chemical change in decaying boles of a subalpine balsam fir forest. *Ecology* 61(6): 1460–1473.
- Lang, G.E. & Forman, R.T.T. 1978. Detrital dynamics in a mature oak forest: Hutcheson Memorial Forest, New

- Jersey. *Ecology* 59(3): 580–595.
- Larsen, M.J., Jurgensen, M.F. & Harvey, A.E. 1978. N₂ fixation associated with wood decayed by some common fungi in western Montana. *Canadian Journal of Forest Research* 8(3): 341–345.
- Leemans, R. 1991. Canopy gaps and establishment patterns of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in two old-growth coniferous forests in central Sweden. *Vegetatio* 93(2): 157–165.
- Lorenz, K., Preston, C.M., Raspe, S., Morrison, I.K. & Feger, K.H. 2000. Litter decomposition and humus characteristics in Canadian and German spruce ecosystems: information from tannin analysis and ¹³C CPMAS NMR. *Soil Biology & Biochemistry* 32(6): 779–792.
- Motta, R., Berretti, R., Lingua, E. & Piussi, P. 2006. Coarse woody debris, forest structure and regeneration in the Valbona Forest Reserve, Paneveggio, Italian Alps. *Forest Ecology and Management* 235(1): 155–163.
- 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.
- Mäkipää, R. 1994. Effects of nitrogen fertilization on the humus layer and ground vegetation under closed canopy in boreal coniferous stands. *Silva Fennica* 28(2): 81–94.
- Niemistö, P., Lappalainen, E. & Isomäki, A. 1993. Mäntysiemenpuuston kasvu ja taimikon kehitys pitkitetyn luontaisen uudistamisen aikana. *Folia Forestalia* 826. 26 s.
- Paletto, A. & Tosi, V. 2010. Deadwood density variation with decay class in seven tree species of the Italian Alps. *Scandinavian Journal of Forest Research* 25(2): 164–173.
- Rajala, T., Peltoniemi, M., Pennanen, T. & Mäkipää, R. 2012. Fungal community dynamics in relation to substrate quality of decaying Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) logs in boreal forests. *FEMS Microbiology Ecology* 81(2): 494–505.
- , Tuomivirta, T., Pennanen, T. & Mäkipää, R. 2015. Habitat models of wood-inhabiting fungi along a decay gradient of Norway spruce logs. *Fungal Ecology* 18: 48–55.
- Rassi, P., Hyvärinen, E., Juslén, A. & Mannerkoski, I. (toim.). 2010. Suomen lajien uhanalaisuus – Punainen kirja 2010. Ympäristöministeriö ja Suomen ympäristökeskus, Helsinki. 685 s.
- Rose, A. K. & Nicholas, N.S. 2008. Coarse woody debris in a southern Appalachian spruce-fir forest of the Great Smoky Mountains National Park. *Natural Areas Journal* 28(4): 342–355.
- Siitonen, J. 2001. Forest Management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological bulletins* 49: 11–41.
- Stöckli, B. 1995. Moderholz für die Naturverjüngung im Bergwald. *Wald und Holz* 76(16): 8–14.
- Ulanova, N.G. 2000. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review. *Forest Ecology and Management* 135(1): 155–167.
- Valkonen, S. & Maguire, D. A. 2005. Relationship between seedbed properties and the emergence of spruce germinants in recently cut Norway spruce selection stands in Southern Finland. *Forest Ecology and Management* 210(1): 255–266.
- , Ruuska, J. & Siipilehto, J. 2001. Mäntysäästöpuut mäntyntaimikossa – aukkoisuutta, kasvutappiota vai laatua? *Metsätieteen aikakauskirja* 1/2001: 55–59.
- , Sirén, M. & Piri, T. 2010. Poiminta- ja pienaukko-hakkuut – vaihtoehtoja avohakkuulle. *Metsäkustannus Oy, Helsinki*. 125 s.
- Zielonka, T. 2006. When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement? *Journal of Vegetation Science* 17(6): 739–746.

31 viitettä