

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
LOODUSRESSURSSIDE ÕPPETOOL

Leif-August Kirs

MARDIKAKOOSLUSTE AJALINE DÜNAAMIKA
METSA HÄIRINGUJÄRGSES SUKTSESSIOONIS

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Ann Kraut, PhD

TARTU 2016

Mardikakoosluste ajaline dünaamika metsa häiringujärgses suktsessioonis

Metsades esinevad häiringud, nagu põlengud ja tuulemurrud, tekitavad muutusi selle struktuuris ja tingimustes ning põhjustavad eriilmeliste metsa arengustaadiumite vaheldumist. Liigid reageerivad tekkinud muutustele erinevalt, tulenevalt nende kohastumustest erisuguste omadustega elupaikadele ning toitumis- ja paljunemissubstraatidele. Tänapäeval on uueks oluliseks metsaökosüsteemide muutjaks saanud metsaraie. Raiesmikel ja sellest arenenud metsades puuduvad paljud looduslikele metsadele iseloomuslikud jooned, nagu surnud puude rohkus ja selle omaduste varieeruvus. Selles töös on antud ülevaade nii surnud puudest sõltuvate mardikate kui ka maapinnal elavate mardikate koosluste muutumisest häiringujärgses metsa arengus. Looduslike häiringute järgsetele varajastele staadiumitele on iseloomulik värsket surnud puitu eelistavate saproksüülide ja avatud maastikele kohastunud maapinnal elavate mardikate suur mitmekesisus. Puidu edasise kõdunemise ja võrastiku sulgumise tõttu muutuvad liigid mardikakooslustes. Raiesmikel ja sellest arenevas metsas on saproksüülide mitmekesisus väiksem ning mitmed kitsamalt kohastunud liigid puuduvad. Sarnaselt on intensiivselt raiest ohustatud ka vanadele metsadele spetsialiseerunud maapinnal elavad liigid. Sellest tulenevalt on vajadus välja töötada ja kasutusele võtta looduslikke häiringuid jäljendavaid metsamajandamismeetodeid.

Changes in beetle assemblages during post-disturbance forest succession

Disturbances are a driving force of forest ecosystems. Post-disturbance succession creates variability of habitats and species assemblages. This paper describes the response of dead wood dependent saproxylic beetles and ground-dwelling beetles to different forest disturbances such as fire, windthrow and insect outbreaks. Early-successional stages that develop after natural disturbances are diverse in species. However, forest habitats have been greatly changed during the last century. Due to intensive forest management, the volume of dead wood has decreased and its quality is less diverse in managed than in naturally disturbed forests, which affects many saproxylic beetles negatively. Furthermore, many ground-dwelling beetles adapted to old natural forests are threatened by intensive forest management. Consequently, there is an urgent need to develop and apply guidelines that mimic the natural dynamics of forests.

SISUKORD

Sissejuhatus	4
1. Põlengud	6
1.1 Mõju saproksüülsetele mardikatele	7
1.1.1 Koloniseerimine	7
1.1.2 Suktsessiooni mõjutavad tegurid.....	10
1.2 Mõju epigeilistele mardikatele	11
1.2.1 Koloniseerimine	11
1.2.2 Suktsessiooni mõjutavad tegurid.....	13
1.3 Põlengute looduskaitserelised aspektid	14
2. Tuulemurd ja -heide	16
2.1 Koloniseerimine	16
2.2 Suktsessiooni mõjutavad tegurid	18
3. Putukahäiringud	20
4. Metsaraie	23
4.1 Mõju saproksüülsetele mardikatele	24
4.1.1 Koloniseerimine	25
4.1.2 Suktsessiooni mõjutavad tegurid.....	27
4.2 Mõju epigeilistele mardikatele	29
4.2.2 Suktsessiooni mõjutavad tegurid.....	32
4.3 Raiete looduskaitserelised aspektid	33
5. Häiringujärgne inimõju	36
5.1 Sanitaarraie	37
5.2 Looduslike häiringurežiimide jäljendamine	38
5.2.1 Puude jätmise raiesmikele	38
5.2.1 Põletamine looduskaitsevõttena.....	39
Arutelu	42
Kokkuvõte	46
Kasutatud kirjandus	48

Sissejuhatus

Häiringud on põhiliseks jõuks, mis hoiavad metsaökosüsteeme pidevas muutumises. Need mitmekesisivad keskkonda, muutes selle struktuuri ning seal elavaid kooslusi (Kuuluvainen 2009). Looduslikud häiringud varieeruvad tuule poolt üksikute puude langetamisest kuni laiaulatuslike põlengute ja tuulemurdudeni (Esseen et al. 1997). Viimase sajandi jooksul on aga metsamajandamise intensiivistumise ja metsapõlengute tõhusa ennetamise ja kustutamise tõttu põhiliseks ökosüsteemi muutjaks saanud antropogeenne häiring (Saint-Germain et al. 2005)

Metsade looduskaitstes pannakse peamine rõhk vanade looduslike metsade säilitamisele ning noorte häiringujärgsete suktsessioonifaaside mõju uurimine liigilisele mitmekesisusele on jäänud suuresti tahaplaanile (Similä et al. 2002). Ometi on varajased metsade arengustaadiumid alati parasvöötme metsade oluliseks osaks olnud (Syrjänen et al. 1994, ref. Similä et al. 2002) ja mitmed uurimused näidanud, et neid iseloomustab sageli suur liigirikkus ja omapärased liigilised koosseisud (Swanson et al. 2010). Samuti on paljud tööd juhtinud tähelepanu selliste elupaikade olulisusele ohustatud liikide säilimiseks (Kaila et al. 1997; Jonsell et al. 1998).

Metsa majandamine on märgatavalt muutnud metsades olevaid tingimusi, nagu surnud puude rohkust ja metsade vanuselist struktuuri. See on põhjustanud mitmete taksonite populatsioonide vähenemist või väljasuremist (Esseen et al. 1997). Näiteks on intensiivselt majandatud Skandinaavia metsades lagupuidu osakaal ja varieeruvus tugevalt vähenenud, põhjustades ligikaudu 60% surnud puidust sõltuvate liikide sattumist punasesse nimestikku (Jonsell et al. 1998). Hoidmaks liikide kadumist ära, on hakatud vaatama metsamajandamisvõtete poole, mis võimalikult täpselt jäljendaksid looduslikke häiringuid (Koivula et al. 2002). Et muuta taolised meetodid efektiivselt toimivaks, on esmalt vaja võrrelda, millist mõju inimtegevus ja looduslikud häiringud elusloodusele täpsemalt avaldavad ning mis on nende erinevus (Toivanen et al. 2014). Enamik praeguseks avaldatud töid hindavad vaid häiringute lühiajalist mõju, kuid selgema pildi saamiseks on vaja uurida ka nende pikemaajalist efekti (Buddle et al. 2006).

Liigid reageerivad häiringujärgsele metsa taastumisele, sõltuvalt nende ökoloogilistest niššidest, erinevalt. Liigilise mitmekesisuse ja suktsessiooni suhe on erinevate funktsionaalsete rühmade puhul varieeruv, sest liikide elutegevuseks oluliste keskkonnatingimuste ja ressursside esinemiste kõrghetked leiavad aset erinevatel suktsessiooniperioodidel. Teadmised, kuidas erinevalt spetsialiseerunud ja kohastunud rühmad vastavad muutuvatele tingimustele, on olulised, hindamaks mitmesuguste häiringurežiimide mõju elusloodusele (Gibb et al. 2013).

Käeosoleva töö eesmärk on anda teaduskirjanduse põhjal ülevaade kahe erineva ökoloogilise nišiga mardikarühma koosluste struktuuri muutumisest häiringutest tingitud metsa suktsessiooni esimese paarikümne aasta jooksul. Võrreldavateks funktsionaalseteks rühmadeks on saproksüülsed ehk vähemalt ühel elutsükli etapil surnud või surevast puidust sõltuvad liigid, ning epigeilised ehk maapinnal elavad liigid. Need teadusele võrdlemisi hästi tuntud rühmad on väga tundlikud keskkonnatingimuste muutustele, olles seetõttu head indikaatororganismid, kirjeldamaks häiringurežiimide mõju mardikatele. Töös kirjeldatakse, kuidas erinevad funktsionaalsete rühmade reaktsioonid looduslike ja antropogeensete häiringute järel ning mis mõju on erinevatel metsamajandamismeetoditel mardikate mitmekesisusele.

1. Põlengud

Borealse vööndi metsades on põlengud tähtsaimaks looduslikuks häiringuks, mis põhjustab järske muutusi keskkonnatingimustes ja sellest tulenevat koosluste suktsessiooni (Granström 2001). Metsatulekahjud tekitavad väga lühikese ajaga palju surnud ja vigastatud puid, mis on, erinevalt vanades metsades surevatest puudest, päikesevalgusele rohkem avatud (Jonsell et al. 1998) ning palju kuivemad (Boulanger & Sirois 2006).

Boreaalsetes metsades leiavad metsatulekahjud aset umbes 50-200 aastaste intervallidena (Bergeron et al. 2001; Frelich 2002). Põlenguintervallide ja tule intensiivsuse varieerumised tekitavad mosaiikse, eri suktsessioonifaasides aladest moodustuva keskkonna, mis pakub elupaikasad paljudele eri kohastumustega liikidele (Cobb et al. 2007). Tihemini esinevate väiksemate põlengute vahel tekib põua ja tugeva tuule koosmõjul ka harvaesinevaid laiaulatuslikke tulekahjusid (Fryer & Johnson 1988; Larsen 1996). Erineva intensiivsusega põlengud põhjustavad erinevaid taimestiku, eriti puude, kahjustusi, mis omakorda mõjutavad tugevalt putukate levikut (Ryan & Amman 1996). Heterogeenne taimestikustruktuur tingib väga eripalgelist põlengukäitumist ja seetõttu on heterogeenne ka häiringujärgselt moodustuma hakkav taimkate (Rowe 1983; Turner & Romme 1994). Homogeenne keskkond, näiteks majandatud metsades, on kergemini süttiv, sealne tuli on enamasti intensiivsem, ühtlasem ja laiaulatuslikum (Granström 2001).

Tänapäeval on Euroopas põlengud edukate ennetus- ja kustutuspraktikate kasutamise tõttu üsna harvaesinevaks sündmuseks. Nii põleb näiteks Rootsis (pindalaga 411 000 km²) aastas vaid mõnikümmend ruutkilomeetrit metsa (Esseen et al. 1997). Sellest tulenevalt on paljud sealsed põlengutest sõltuvad liigid muutunud haruldaseks või välja surnud (Jonsell et al. 1998). Põhja-Ameerikas on põlengud aga endiselt sagedasteks sündmusteks (Bergeron et al. 2001). Näiteks Kanadas, Alberta provintsis (642 000 km²) põleb iga-aastaselt tuhandeid ruutkilomeetreid metsa, mis loob ideaalsed võimalused uurimaks häiringujärgset metsasuktsessiooni ning tingimusi, millesarnased esinesid Fennoskandia metsades rohkem kui 100 aastat tagasi (Koivula & Spence 2006). Põlengutest sõltuvate liikide ja ökosüsteemide käekäigu parandamiseks on hakatud looduskaitselikse praktikana kasutama looduslike põlengute imiteerimist (Gongalsky et al. 2006; Toivanen et al. 2014)

1.1 Mõju saproksüülsetele mardikatele

Hiljuti põlenud aladel on sageli vähenenud nii liikidevaheline kui ka liigisisene konkurents (Wikars 1997). See tuleneb põlengute hävitavast mõjust enamikule sealses keskkonnas varem elanud putukapopulatsioonidele (McCullough et al. 1998), andes sellega võimaluse põlenud elupaiku asustada mardikatele, kes on kohastunud kiiresti ja efektiivselt uusi konkurentsivabasid põlendikke koloniseerima (Wikars 1997; Schütz et al. 1999). Paljud sellised mardikaliigid on saproksüülised ehk vähemalt ühe perioodi oma elutsükli surnud või surevast puidust sõltuvad kas otseselt, sellest toitudes või kaudselt, toitudes sellist puitu asustavatest seentest või teistest liikidest (Speight 1989). Saproksüülised liigid täidavad tähtsat rolli surnud biomassi lagundamises ja toitaineteringluses, olles oluliseks lüliks metsaökosüsteemides (Samuelsson et al. 1994, ref. Svedrup-Thygeson & Ims 2002).

1.1.1 Koloniseerimine

Kolm olulisemat põlendike omadust, mis tingivad saproksüülsete mardikakoosluste ja nende funktsionaalsete rühmade häiringujärgset suksessiooni on a) põlengute tekitatud elupaigad ja põlengujärgsed keskkonnatingimused on atraktiivsed põlenguspetsialistele ja teistele pioneerliikidele, näiteks liikidele kelle vastsestaadiumid arenevad erinevas kõdunemisastmes olevas koorealuses kihis; b) muutunud mikrokliimaatilised tingimused soosivad liike, kellel on kohastumused kitsastele mikrokliimaatilistele tingimustele nagu sooja- ja kuivalembesed avatud maastike liigid; c) muutunud tingimused suurendavad toiduvalikut ning paljunemissubstraate erinevates kõduastmes olevatel taimedel, andes pinda rohkematele eri toitumis- ja paljunemisnišsidega liikidele (Moretti et al. 2010).

Muona & Rutanen (1994) ning Boulanger & Sirois (2007) on täheldanud kahte märgatavalt eristuvat põlengutejärgset koloniseerimislainet. Esimese lainena saabuvad juba häiringu toimumise aastal põlendikest sõltuvad liigid ja generalistid, kelle arvukus hakkab järk-järgult mõne aasta vältel vähenema. Teise koloniseerimislaine algatab koorealuse elukeskkonna kadumine ja surnud puude mahalangemine, mis tekitavad sobivaid tingimusi fungivooridele ja saprofaagidele.

Enamik esmastest koloniseerijatest on põlendikest sõltuvad liigid, kes spetsialiseeruvad põlengu läbi elanud keskkondadele (Muona & Rutanen 1994; Saint-Germain et al. 2004). Leidmaks põlevaid või äsja põlenud alasid, on nendel liikidel välja arenenud kohastumused nagu tundlatel olevad retseptorid suitsus lenduvate orgaaniliste ühendite avastamiseks ning rindmikul olevad infrapunakiirguse retseptorid (Schütz et al. 1999). Sellised kohastumusi on täheldatud eriti siklaste (*Cerambycidae*) ja hundlaste (*Buprestidae*) liikidel (Schütz et al. 1999). Põlendikespetsialistid ei moodusta süstemaatiliselt ega funktsionaalselt ühtset gruppi, vaid nende hulka kuulub nii koore all ning varises elavaid röövtoidulisi kui ka mitteröövtoidulisi liike, surevas või surnud puidus vastsetena arenevaid liike või põlenud puitu koloniseerivatest seentest toituvaid liike (Muona & Rutanen 1994).

Pärast puu surma on esimeste saabujate seas ksülofaagid, kes koloniseerivad puu toitaineterikkad floemi- ja kambiumiosad. Ksülofaagide seas on kõige arvukamalt ja liigirikkamalt tavaliselt esindatud üraseklaste (*Scolytinae*) ja siklaste sugukonnad, kelle vastsejärgud on koorealuse puidu peamisteks tarbijateks. Seega, lisaks kiirele kõdunemisele, surnud puitu ka tarbitakse kiiresti ja sageli on see ressurss juba kuni kahe aasta möödudes ammendunud (Victorsson 2015). Sellest tulenevalt on mitmetes uurimustes (Saint-Germain et al. 2004; Toivanen & Kotiaho 2010; Boucher et al. 2012) täheldatud, et teisel põlengujärgsel aastal on mardikate arvukus madalam kui esimesel ja kolmandal aastal. See tähendab, et enamikul varajastest ksülofaagidest on kiire elutsükkel ja ainult üks põlengujärgne generatsioon (Hanks 1999). Selline muster on kirjeldatud üraseklastel (Toivanen & Kotiaho 2010) ja naksurlastel (*Elateridae*) (Saint-Germain et al. 2004), kelle vastsestaadium kestab tavaliselt aasta, ning kelle arvukuses toimub teisel häiringujärgsel aastal järsk langus. Suurema kehasuurusega siklastel on vastsestaadium sõltuvalt liigist väga varieeruva pikkusega, ulatudes ühest kuni viie aastani (Hanks 1999), mistõttu ei ole teisel põlengujärgsel aastal nende arvukuses alati nii järsku langustrendi täheldatud (Saint-Germain et al. 2004).

Röövtoiduliste saproksüülsete mardikate arvukuse dünaamika on samasugune nende saakloomade arvukuse tõusude ja langustega (Muona & Rutanen 1994; Moretti et al. 2004). Need liigid elavad enamasti surnud puude koore all (Muona & Rutanen 1994) ning nende arvukus ja liigirikkus on enamasti tugevas positiivses sõltuvuses

ürasklaste või väikeste fungivooride (*Latridiidae*, *Cryptophagidae*) arvukusega (Muona & Rutanen 1994; Nappi et al. 2010). Tüüpilisteks varajase suktsessioonistaadiumi kiskjateks on põlenguspetsialistid erinevatest jooksiklaste (nt perekond *Cleridae*), sipelgmardikaliste (nt perekond *Thanasimus*), süsiklaste (nt perekond *Sphaeristes*), lühitiiblaste (nt perekonnad *Phloeonomus*, *Quedius*) perekondadest (Boulanger & Sirois 2007; Nappi et al. 2010).

Põlenud puud on tavaliselt heaks kasvukeskkonnaks kottseentele (*Ascomycota*) (Wikars 2002), meelitades rohkelt ligi ka neist toituvaid mardikaid (Muona & Rutanen 1994). Paljude fungivooride (nt *Cryptophagidae*, *Lathrididae*, *Nitidulidae*, *Staphylinidae*) arvukus saavutab oma kõrgpunkti kiiresti pärast põlengu toimumist. Samal ajal näiteks sugukond *Leiodidae* saab arvukamaks mõni aasta pärast häiringut (Muona & Rutanen 2004). Victorsson (2015) leidis oma uurimustes, et mõni nädal pärast põlengut moodustab fungivooride arvukus mardikakooslusest koguni 15-27% (võrdluseks, et vanades metsades oli see näitaja alla 1%) ning mõned liigid (*Atomaria pulchra*, *Corticaria rubripes*) olid isendite arvult domineerivad.

Enamik varajastest koloniseerijatest, kes elavad koorealuses puidus, tarvivad toitaineterikkaid kambiumi- ja floemiosasid. Aja jooksul langeb surnud puu maha ning maapinnaga kontakti sattudes muutub seal olev mikrokliima, suureneb niiskusesisaldus ja muutub substraadi temperatuur (Jonsell & Weslien 2003). Suurenenud niiskustase mõjub positiivselt ka seente mitmekesisusele (Lindblad 1998). Muutuvad keskkonnatingimused põhjustavad ka saproksüülsete mardikate suktsessiooni, soodustades eriti just kõdunenud puidust toituvate saprofaagide ja arvukamaks muutunud seeni tarvivate fungivooride arvukuse ja liigirikkuse tõusu. Maapinnale langenud puid asustavad ka maa peal liikuvad liigid, mistõttu saproksüülne mardikafauna muutub sarnasemaks pinnases ja kõdus elutsevate mardikakooslustega (Boulanger & Sirois 2007).

1.1.2 Suktsessiooni mõjutavad tegurid

Peamine tegur, millest sõltub aeg, mis kulub põlenud puude suremiseni ja mahalangemiseni, on põlengu intensiivsus. Suure intensiivsusega tule tagajärjel surevad puud kiiresti ning teise laine koloniseerijad vahetavad esimese laine omad välja juba pärast mõne aasta möödumist. Madala intensiivsusega põlengute järel on puude suremusaeg pikem, mis omakorda pikendab ka põlenguspetsialistide ja teiste varajaste saabujate koloniseerimisaega. Ksülofaagide (siklaste, üraskite) arvukus ja asustustihedus on seda suurem, mida madalama intensiivsusega oli põleng (Nappi et al. 2010).

Boulanger & Sirois (2007) on oma töös aga leidnud, et tugevalt söestunud puude koor eemaldub tüve küljest kiiremini, mistõttu hoiavad nad vähem söestunud puudest halvemini niiskust. See omakorda pärsib puidu kõdunemist ja koloniseerimist seente poolt, lükates edasi ka mardikakoosluste vahetumise. Märkimisväärset liikide ega koosluste vahetumist ei täheldatud esimese 13 põlengujärgse aastaga ning 16 aastat pärast häiringut seisis 50% põlenud puudest endiselt püsti.

Erinevad puuliigid on elupaigaks erinevatele saproksüülsetele mardikakooslustele, eriti okas- ja lehtpuude võrdluses (Wikars 2002). Samas töös leiti, et põlenud puudes see seaduspära ei kehti – sealne mardikafauna ei ole puuliigispetsiifiline. Sellele toob autor välja kaks põhjendust. Esiteks on põlenud puudel nõrgenenud enesekaitsemehhanismid, mis vähendavad mardikate puuliigispetsiifilisust. Teiseks sõltub paljude mardikaliikide puuvalik seda asustavatest seentest, mitte nii väga puuliigist.

On täheldatud, et saproksüülide erinevate funktsionaalsetele rühmade liigirikkus ja arvukus põlendikel on erinevad, sõltuvalt hiljuti põlenud ja mittepõlenud metsade lähedusest alale. Seentest sõltuvate liikide arvukus on seda suurem, mida lähemal on metsad põlendikule. See tuleneb fungivooride halvast levimis- ja põlengute detekteerimise võimetest (Saint-Germain et al. 2004). Sama pole täheldatud ksülofaagide ega röövtoiduliste mardikate juures, kellel need kohastumused on hästi arenenud (Boulanger et al. 2010).

1.2 Mõju epigeilistele mardikatele

Epigeilised ehk maapinnal elutsevad mardikad moodustavad nii ökoloogiliselt kui ka taksonoomiliselt väga mitmekesise funktsionaalse rühma. Nende seas on palju erinevate toitumiskohastumustega, lennu- ja levimisvõimetega liike (Spence et al. 1996) sugukondadest jooksiklased (*Carabidae*), kärsaklased (*Curculionidae*), põrniklased (*Scarabaeidae*), naksurlased (*Elateridae*), lühitiiblaste (*Staphylinidae*), süsiklased (*Tenebrionidae*) jne (Rodrigo et al. 2008).

Ülekaalukalt kõige rohkem on tehtud uurimusi laialdaselt levinud jooksiklaste ja lühitiiblaste kohta. Nende hulgas on palju kitsastele nišsidele kohastunud häiringutundlikke ja põlendikele spetsialiseerunud liike, kes on samas ka taksonoomiliselt hästi uuritud (Buddle et al. 2006) ning lihtsasti püütavad (Koivula et al. 2002). Paljudel sama probleemi käsitlevatel töodel on tihipeale väga erinevad, isegi üksteisele vasturääkivad tulemused. Eriti tuleb see välja Põhja-Ameerikas ja Euroopas tehtud tööde võrdlusel. Põhja-Ameerikas on tavaline, et põlenud aladel on vähem mardikaid kui mittepõlenud metsades ja raiesmikel (Gandhi et al. 2001; Saint-Germain et al. 2005; Buddle et al. 2006). Euroopas seevastu on leitud, et põlengujärgne liigirikkus ja üldine rohkus pigem kasvab (Muona & Rutanen 1994; Martikainen et al. 2006). Üldjoones on põlengujärgset arvukuse ja liigirikkuse suurenemist kirjeldavaid töid siiski rohkem.

1.2.1 Koloniseerimine

Sarnaselt saproksüülide suksessiooni algusega, on ka epigeiliste seas esimesteks põlendike asustajateks põlengutele kohastunud liigid, näiteks mõned jooksiklased *Sericoda* ja süsijooksikute (*Pterostichus*) perekondadest. Neid liike meelitab põlendikele ilmselt soe mikrokliima (Toivonen et al. 2014). On veel ebaselge, millised faktorid aitavad neil äsja põlenud alasid leida (Cobb et al. 2007). Koivula jt (2006) on leidnud positiivseid seoseid pürofiilsete jooksikute esinemise ja tule intensiivsuse vahel. Mõned liigid kasutavad vigastatud või surnud puid ka munemissubstraadina või talvitumiseks (Wikars 1995, ref. Toivanen et al. 2014).

Pürofiilsed liigid kasutavad põlendikke elupaigana lühikest aega, enamasti 2-4 aastat (Holliday 1991; Wikars 1995, ref. Cobb et al. 2007; Cobb et al. 2007). Saint-Germain jt (2005) ei leidnud pürofiile ka 2-aastasest põlendikust, mille põhjuseks oli ilmselt väga intensiivne tuli. Gongalsky jt (2006) arvasid, et oluline põlenguspetsialistide esinemise mõjutaja on põlenud ala pindala. Liiga väikse pindalaga põlendikud ei mõju pürofiilsetele jooksikutele ligimeelitavalt.

Lisaks põlendikele spetsialiseerunud liikidele mõjub varajane metsa suktessioonifaas ligitõmbavalt ka generalistidele ja liikidele, kes eelistavad avatud kuiva maastikku (Spence et al. 1996; Martikainen et al. 2006). Martikainen jt (2006) leidsid jooksiklasi uurides, et varajaste koloniseerijate seas on ülekaalus väiksemad ja paremini arenenud tiibadega liigid. See tuleneb häiringueelseid metsi asustanud kogukama kehaehituse ja halvema lennuvõimega liikide suuremast suremusest põlengu ajal ning aeglasemast põlengujärgsest levimiskiirusest. Lisaks vähendab tuli suuremate liikide peamiste saakloomade tigu ja nälkjate arvukust (Martikainen et al. 2006).

Avatud maastikke eelistavate liikide koloniseerimisaeg sõltub taimestiku taastumiskiirusest, mis aga varieerub erinevate metsatüüpide vahel. Salumetsades taastub alustaimestik kiiresti, kuid vähemviljakama mullaga nõmme- või palumetsade maapind jääb pikemaks ajaks päikesele avatuks (Toivanen et al. 2014). Buddle jt (2006) täheldasid põlengujärgses elupaigas ka tavaliselt niisketes biotoopides elutsevaid liike (nt harjasjooksik *Loricera pilicornis*). Need liigid koloniseerisid noori põlendikke märjematest põlengu üle elanud metsalapikestest. Taolised tulest pääsenud alad on refuugiumiks paljudele epigeilistele mardikaliikidele, sealhulgas ka metsaliikidele. Seetõttu on selliste niiskemate, säilinud taimkattega alade esinemisel suur roll põlengujärgsete mardikakoosluste koosseisu kujunemises. Seega on kooslus, mis asendab selgelt eristuvate liikidega varajast põlengujärgset kooslust, suhteliselt mitmekesine, moodustudes paljudest erinevate elupaiganiššidega liikidest (Paquin 2008), sõltuvalt alustaimestiku arenemise ja võrastiku liitumise aegadest.

1.2.2 Suktsessiooni mõjutavad tegurid

Peamiseks epigeilisi mardikakooslusi kujundavaks teguriks põlendikes on sealse maapinna omadused, eriti taimestiku olemasolu ja tihedus. Varajastel suktsessioonietappidel on mardikate arvukus ja liigirikkus negatiivses seoses taimestiku katvusega, aga positiivses korrelatsioonis varise hulgaga. Korrelatsiooni liigirikkuse ja taimestumata maapinna vahel ei esine (Phillips et al. 2006). Metsa hilisemate arengufaaside liikidel on taimestiku protsendi ja mardikate rohkuse ja liigirikkuse vahel positiivne seos.

Taimestiku esinemist ja tihedust enim mõjutavaks teguriks on põlengu intensiivsus. Suure intensiivsusega põlengud tekitavad taimestikuta söestunud tumeda maapinna, mis on päikesele avatud ning muutub seetõttu soojemaks ja kuivemaks (Koivula & Spence 2006). Sellised elupaigad sobivad hästi põlenguspetsialistidele ja avatud maastiku liikidele. On ka liike, kes eelistavad küll intensiivsema põlenguga alasid, kuid vajavad sigimiseks, toitumiseks või talvitumiseks ka veel püsti seisvaid põlenud puid. Negatiivselt mõjub suure intensiivsusega tuli liikidele, kes eelistavad varjulisi tingimusi ning, kelle toiduobjektid vähenevad sellise põlengu tagajärjel (Phillips et al. 2006). Paiguti varieeruva intensiivsusega põleng suurendab mardikakoosluse liigirikkust, sest erineva ulatusega põlenud alad sobivad erinevate niššidega mardikaliikidele.

Maapinnal elutsevate mardikate levik sõltub suuresti keskkonna niiskustasemest. Niiskete alade kooslused erinevad selgelt vähemniiskete ja kuivade alade kooslustest. Selliseid elupaiku kujutavad endast näiteks sood või lodud. Põlengu intensiivsus ja taimestiku suremus on seal enamasti madalam, mis tõmbab ligi metsaliike, kuid mitte avatud maastike liike. Seetõttu võib neid käsitleda põlengurefuugiumitena (Toivanen et al. 2014), millest oli juttu eespool.

Metsa arenedes vahetuvad kooslused üha aeglasemalt. Kui esimene kooslus püsib vaid mõned aastad, siis noorele metsale iseloomulikud kooslused võivad püsida kuni 50 aastat. Noore metsa muutumist küpseks metsaks loetakse enamasti alates puuvõrastiku liitumisest, mis loob tingimused metsaliikidele (Niemelä et al. 1996; Paquin 2008). Vana mets erineb küpsest metsast peamiselt kõduneva puidu rohkuse poolest ning, kuigi vanas metsas elab palju sellele elupaigale spetsialiseerunud liike,

ei ole pärast metsaliikide saabumist edasine liikide ja koosluste suksessioon nii järsk ja märgatav, kui see oli metsa arenemise algstaadiumitel (Paquin 2008).

1.3 Põlengute looduskaitselikud aspektid

Varajasi põlengujärgseid suksessioonietappe iseloomustavad liigirikkad ja omanäolised mardikakooslused, mis küpsetes ja vanades metsades puuduvad. Sellised elupaigad on hädavajalikud põlenguspetsialistidele ja olulised paljudele teistele põlengutest kasu saavatele liikidele (Similä et al. 2002; Martikainen et al. 2006). Viimasel sajandil intensiivistunud metsamajandamise tulemusel on Euroopas paljud sellised liigid muutunud ohustatuks (Toivanen & Kotiaho 2010). Näiteks 20% Rootsi liigi viiesajast ohustatud metsamardikaliigist on põlengutest sõltuvad (Berg et al. 1994, ref. Victorsson et al. 2015).

Metsapõlengute kustutamine on muutunud väga efektiivseks, mille tulemusel põleb aastas keskmiselt vaid 0,01% Fennoskandia metsadest (Granström 2001). Gongalsky jt (2006) ei leidnud Norras, kus metsapõlengute asemel on peamiseks häiringutüübiks saanud metsaraied, uuritud põlendikelt üldse pürofiilseid liike, millest nad järeldasid, et liiga harva esinevate põlengute tõttu on need liigid Norrast välja surnud või nende levik on nii hajutatud, et nad ei suuda enam efektiivselt põlendikke asustada.

Teiseks põlengukooslusi ohustavaks teguriks on häiringujärgne sanitaarraie, mille käigus eemaldatakse vigastatud puud, minimaliseerimaks majanduslikku kahju (Phillips et al. 2006; Koivula & Spence 2006). Ainult vähesed saproksüülsetest mardikaliikidest on pürofiilsed, kuid põlemise tagajärjel tekkinud suurest hulgast surnud puudest saavad kasu ka väga paljud teised liigid (Similä et al. 2002). Põlenud metsades põhjustab kõduneva puidu ajaline pidevus populatsioonide suksessiooni (Similä et al. 2002), seega seab sanitaarraie lisaks varajastele koloniseerijatele ohtu ka edasiste suksessioonietappide liigid (Boucher et al. 2012).

Põlenguspetsialistide kadumise peatamiseks on mitmel pool kasutusele võetud metsade ja raiesmike sihipäraseid põletamisi. Paljudes töödes (Gandhi et al. 2001; Martikainen et al. 2006; Gongalsky et al. 2006) on kirjeldatud selle praktika positiivset mõju haruldastele liikidele ja üldisele liigirikkusele. Metsaahoolekogu (Forest Stewardship Council, lühendatult FSC) nõuab Rootsi suurmetsaomanikelt

vähemalt 5% raiesmike põletamist (Gongalsky et al. 2006), mille tulemusel põletatakse Rootsis nüüd iga-aastaselt 2000-3000 ha metsa (Wikars 2006, ref. Victorsson et al. 2015).

Saint-Germain jt (2008) on avaldanud hüpoteesi, et põlengute esinemine ei ole põlenguspetsialistidele kriitilise tähtsusega, vaid nad saavad edukalt hakkama ka vanades metsades. Vastsena surnud või surevas puidus arenevate mardikate valmikute eluiga on tavaliselt väga lühike, sageli vaid nädal, nii et uus generatsioon peab kiiresti levima ja leidma uue sobiva munemissubstraadi. Pürofiilsete mardikate leidmine aladelt, kus metsa põlemistsükliid on metsamajandamise tõttu väga pikad, annab alust arvata, et peamiseks nende arvukust limiteerivaks faktoriks on hoopis vanades metsades oleva surnud puu kvaliteet.

2. Tuulemurd ja -heide

Tuulemurrud on teine boreaalsetes metsades tihti esinev häiringuliik (Bouget & Duelli 2004; Korobov 2015) ja parasvöötme lehtmetsades on see kõige sagedasem ja tähtsam häiringuliik (Emborg et al. 2000). Tuulehäiringud erinevad oma intensiivsusest. Üksikud tugevamad iilid põhjustavad üksikute puude langemist, tugevad tormid tekitavad aga ulatuslikke tuulemurrualasid. Tuulemurru ökoloogiline efekt oleneb tekkinud ala suurusest, kujust, struktuurist, piirnevusest metsaalaga (serveefekt), häiringu toimumise aastaajast, isolatsioonist jne (Bouget & Duelli 2004). Tuulemurdudes on metsale iseloomulikud mikrokliimaatilised tingimused muutunud avatud maastikele omasteks (Wermelinger et al. 2002). Tugev tuul purustab puuvõrasid ja tüvesid, mille tagajärjel on tuulemurd päikesele avatud ning seal on suurem õhuliikumine. See põhjustab pinnase ja langenud puude soojenemist ja kuivamist. Suletud metsadega võrreldes on tuulemurdudes niiskustase enamasti vähenenud (Ishizuka et al. 2002, ref Bouget & Duelli 2004).

Võrreldes suletud metsadega, leidub ulatusliku tuulekahjustusega metsaaladel mitmekesisemat surnud puitu. Tuulemurrualad sisaldavad nii püsti seisvaid vigastatud kui ka murtud tüvedega või tuuleheite tagajärjel ülesjuuritud ja maapinnale langenud kõdunevaid puid. Lisaks on suurenenud ka maapinnalähedase elukeskkonna heterogeensus. Suurenenud valgushulk suurendab taimestiku tihedust ja mitmekesisust, soosides ka putukatele toiduks olevate õite ja viljade arengut (Bouget & Duelli 2004).

2.1 Koloniseerimine

Esimesteks tuulemurru koloniseerijateks mardikate seas on enamasti saproksüülid. Neid meelitavad kohale värskelt surnud või vigastatud puudest erituvad lenduvad ühendid nagu etanool ja terpeenid (Schroeder 1992). Esimeste saabujate seas moodustavad suure enamuse kolm ksülofaagide sugukonda: ürasklased, siklased ja hundlased. Nende kolme sugukonna mardikate arvukuse ja liigilise mitmekesisuse tippaeg on tavaliselt teisel (Wermelinger et al. 2002) või koguni esimesel (Gutowski & Kubisz 1995, ref. Bouget 2005) aastal pärast häiringut. See tuleneb peamiselt üraskite suurest arvukusest ja liigirikkusest esimestel aastatel, sest igal sugukonnal on

erinev suktsessiooni dünaamika (Wermelinger et al. 2002).

Kõige varasemad mardikakooslused on seotud vigastatud või äsja surnud värskete puudega. Ülekaalukalt kõige rohkem on selliste mardikate hulgas üraseklasi, kelle esinemist ei mõjuta taimkatte tihedus, sest nende puhul toituvad nii vastsed kui ka valmikud samast substraadist – surnud puidust. Lisaks on ürasekite vastestaadium väga lühike, paljudel liikidel esineb aastas kaks generatsiooni (Wermelinger et al. 2002). Seega on need kooslused lühiajalised, kestes vaid mõne aasta. Haavikus tehtud uurimuses hinnati, et esimesel ja teisel häiringujärgsel aastal erinevad mardikakooslused 65% (Hammond et al. 2001). Kuusikus läbiviidud uurimuses täheldati ürasekite arvukuse ja liigirikkuse kõrgaega kolmandal aastal pärast tormi, pärast mida need näitajad vähenesid järsult, langedes nelja aasta möödudes väga madalale. Kümne aasta möödudes näitas liigirikkus taas aeglast tõusutrendi. Ka hundlaste ja siklaste seas leidub liike, kes eelistavad värsket surnud puitu, kuid nende arvukus ei ole ürasekite omaga võrreldav (Wermelinger et al. 2002).

Enamik hundlaste ja siklaste liikidest eelistab suuremas kõduastmes surnud puid. Lisaks toituvad paljud nende liikide valmikud nektarist või õietolmust, sõltudes õitsevate taimede rohkusest. Seega põhjustab liikide ja koosluste suktsessiooni puidu edasine kõdunemine ja taimkatte tiheduse suurenemine. Kümme tormijärgset aastat kestnud vaatluse vältel olid nende kahe sugukonna liigirikkus ja isendite arvukus kuusemurrus vastavalt 2-4 korda ja 30-500 korda suuremad, kui ümbritsevas häiringuta metsas. Hundlaste madal liigirikkus püsis terve perioodi samasugusena, aga nende arvukus oli suurim viis aastat pärast murdu. Siklaste arvukus tõusis aga järk-järgult terve kümne aastase vaatlusperioodi vältel. Nende liikide arv saavutas maksimumi, sarnaselt ürasekitega teisel aastal, millele järgnes ajutine langus ja hilisem tõus (Wermelinger et al. 2002). Bouget (2005) leidis, et sekundaarsete ksülofaagide arvukus oli tuulemurrus ja suletud metsas sarnane. Varjulisemat elupaika vajavate sugukondade nagu toonesepelased (*Anobiidae*), kääviklased (*Eucnemidae*), redulased (*Melandryidae*) jne arvukused vähenesid häiringualal, kuid valmikutena õitel toituvate sugukondade nagu verevjätklaste (*Melyridae*), küürakmardiklaste (*Mordellidae*), põderpõrniklaste (*Lucanidae*) jt arvukusele mõjus häiring positiivselt.

Peamisteks sugukondadeks, kelle põhjal kirjeldatakse tuulemuru mõju epigeilistele

mardikatele, on jooksiklased ja lühitiiblasted. Tuulemurrualadel on võrreldes liitunud võrastikuga metsadega suurenenud maastiku heterogeensus, mistõttu on suurem ka sealne jooksiklaste liigirikkus (Duelli et al. 2002). Mikroelupaikade mitmekesisusest tulenevalt kaob suletud metsale omane üksikute liikide dominantsus (Korobov 2015). Tuulemurrus suureneb maapealse eluviisiga mardikate seas avatud maastike liikide arvukus ja liigirikkus, samas kui samad näitajad metsaliikide puhul vähenevad. Metsaspetsialistide kadumise peamiseks põhjusteks jooksiklaste puhul on varise ja sambla osakaalu vähenemine tuulemurrus, mis mõjub negatiivselt ka jooksiklaste saakloomade arvukusele. Lisaks sõltuvad paljud liigid metsasisestest niiskematest elupaikadest, mis tuulemurrus tavaliselt kuivavad. Tormikahjustusega mets mõjub eriti hästi seemnetest toituvate liikide arvukusele ja mitmekesisusele (Bouget & Duelli 2004). Tuuleheitejuurestikud tekitavad liigirikkust suurendavaid mikroelupaiku. Tuuleheitelohud on talvitumispaikadeks paljudele jooksiklastele ja lühitiiblastele (Schulz 1998, ref. Bouget & Duelli 2004).

2.2 Suktsessiooni mõjutavad tegurid

Paljud uurimused (nt Martikainen et al. 1999; Similä et al. 2002) on näidanud, kuidas surnud puude rohkus on positiivses korrelatsioonis saproksüülide liigirikkusega. Surnud puidul võib olla aga suur varieeruvus, erinedes liigilt, kõdunemisastmelt, tüve diameetrilt, keskkonna suhtes asetusest, mikroelupaikade olemasolult jne (Bouget & Duelli 2004). Erinevate bioloogiliste nišsidega mardikataksonid eelistavad erinevate omadustega surnud puid. Näiteks suurema diameetriga tüved on teistsuguste ja mitmekesisemate mardikakooslustega, kui peenemad tüved (Grove 2002). Lisaks on püstiseisvates surnud puudes suurem mitmekesisus ja haruldaste mardikaliikide arv, kui lamatüvedes (Jonsell et al. 1998; Svedrup-Thygeson & Ims 2002). Seega on lisaks tuule poolt murtud puude rohkusele oluline ka liikide mitmekesisust ja eriti haruldaste liikide esinemist suurendav surnud puude omaduste varieeruvus (Similä et al. 2002).

Mikroelupaikade ja mikrokliima varieeruvub sõltuvalt tuulemurruala suuruselt. Mida suuremad on häiringualad, seda rohkem leidub erinevaid toitumis- ja paljunemissubstraate. Suurematel aladel on rohkem varajastele suktsessioonistaadiumitele omaseid pioneerliike, samas kui väiksematel on rohkem konkurentsivõimelisemaid metsaliike (Bouget & Duelli 2004). Bouget (2005) leidis,

et kuigi saproksüülide liigirikkus erineva pindalaga tuulemurdues oluliselt ei varieeru, siis koosluste koosseisud olid erinevad. Mida suurem oli ala, seda rohkem oli varajaste suksessioonistaadiumite liike, eriti üraskeid. Sekundaarsete ksülofaagide arvukus suurematel aladel ei olnud madalam, kuigi mikroklimaatilised tingimused neis peaksid hilisema metsaarenemisstaadiumite liikidele eeldatavasti ebasoodsamad olema. Röövtoiduliste ja fungivoorsete mardikate arvukus ei sõltunud ala suuruselt, aga õitel toituvaid mardikaid oli arvukamalt suurema pindalaga tuulemurdues. Mida väiksem oli häiringuala, seda rohkem sarnanes sealne saproksüülide kooslus suletud metsa kooslustega.

3. Putukahäiringud

Põlengute ja tuulekahjustuste kõrval on ka putukate poolt tekitatud häiringutel arvestatav mõju metsa ökosüsteemide ümberkujundamises (Müller et al. 2008; Winter et al. 2015). Peamised laiaulatuslikke metsahäiringuid põhjustavad putukad on üraskid (Müller et al. 2008), aga on kirjeldatud ka vaksiklaste (*Geometridae*) (Vindstad et al. 2014) poolt tekitatud metsakahjustusi. Hinnatakse, et aastatel 1950-2000 kahjustasid üraskid kogu Euroopas kokku umbes 2,9 miljonit m³ puitu. Enamasti on häiringute põhjustajateks kuuse-kooreürask (*Ips typographus*) ja harilik võraürask (*Pityogenes chalcographus*) (Schelhaas et al. 2003). Viimastel aastakümnetel on nii Euroopas kui ka Põhja-Ameerikas täheldatud, et laiaulatuslikud putukahäiringud esinevad üha tihemini. See on tingitud antropogeensetest tegevustest nagu metsa homogeensust suurendavate metsamajandamisvõtete kasutamine, ning lisaks ka kliima soojenemisest, mis soosib üraskite populatsioonide suurenemist (Raffa et al. 2008).

Väga tihti on putukahäiringud seotud teiste häiringute, eriti tuulekahjustuste, esinemisega, mis tekitavad suurel hulgal koloniseerimiseks sobivaid värskelt surnud või vigastatud puid, mille kaitsemehhanismid ei tööta enam nii efektiivselt. Üraskid vajavad selliseid puid paljunemiseks. Nende vastsed arenevad nõrgestatud puude floemis ja ksüleemis, alustades või kiirendades sellega kõdunemisprotsessi. Tuulemurrus või põlendikel leiduv rohke paljunemissubstraat põhjustab üraskipopulatsiooni plahvatuslikku kasvu ning suur hulk noori mardikaid on võimelised üheskoos ületama ka tervete puude kaitsemehhanisme, levides lähedastesse elujõulistesse metsamassiividesse (Bouget & Duelli 2004).

Laiaulatuslik üraskikahjustus põhjustab puude suremist, mis toob ökosüsteemis kaasa olulisi muutusi. Suktsessiooni algetappidel on putukahäiringu läbi elanud mets struktuurilt väga heterogeenne. Avanenud võrastik tekitab soojemad mikrokliimaatilised tingimused ja suurendab alusmetsale langevat valgushulka, mis suurendab maapinnal taimestiku tihedust ja liigirikkust (Lehnert et al. 2013; Winter et al. 2015). Sarnaselt tuulehäiringutega toimub surnud puidu akumulatsioon, kuid erinevalt tuulemurrualades olevast rohkest lamapuidust, jäävad putukate poolt surmatud puud suktsessiooni algetappidel püsti (Müller et al. 2008). Võrastiku

sulgumine võib sellistes heterogeensetes ökosüsteemides võtta aega aastakümneid või rohkemgi, tulenevalt tihedast ja kõrgeast alustaimestikust ja sealsest suurest konkurentsist. Seega võib püsida suur liigiline ja struktuuriline mitmekesisus väga kaua (Swanson et al. 2010; Winter et al. 2015).

Üraskid on tähtsad metsaökosüsteemide ümberkujundajad ja mitmekesisuse suurendajad, mängides võtmerolli paljude liikide käekäigus. Sellest hoolimata on tehtud väga vähe uuringuid, mis uuriksid putukakoosluste suksessiooni pärast häiringu toimumist. Saksamaa lõunaosa Baieri metsa rahvuspargis toimunud suureulatuslik putukahäiring on peamine uurimisobjekt, mille põhjal on tehtud järeldusi putukate, peamiselt saproksüülide, vastusest üraskihäiringutele. Ka olemasolevate tööde autorid toovad välja tehtud uuringute vähesuse ja juhivad tähelepanu teema uurimise vajadusele (Müller et al. 2010; Vindstad et al. 2014).

Suur hulk värskelt surnuid puid ja valgusrohkus mõjuvad saproksüülsetele mardikatele ligitõmbavalt, mistõttu tõuseb nende arvukus ja liigirikkus suksessiooni algetappidel märgatavalt Müller et al. 2008; Müller 2010; Winter et al. 2015). See kehtib generalistide ja okaspuuspetsialistide kohta, kuna lehtpuude spetsialistid, kellest paljud on fungivoorid, eelistavad rohkem suletud võrastikuga elupaiku, kus on soodsamad tingimused seente kasvuks (Müller et al. 2010). Paljud liigid on valmikuna õitel toitujad (Müller et al. 2008). Edasistes suksessioonifaasides (17-25 aastased) on puit juba rohkem kõdunenud ning värsket surnud puitu eelistavad liigid on asendunud suuremat kõdunemisastet eelistavatega (Winter et al. 2015). Põhja-Norras läbiviidud uuring saproksüülide arvukuse muutuse kohta kedrikute poolt põhjustatud häiringu järel ei täheldanud suuri muutusi vana ja surnud metsa vahel. Obligatoorsete saproksüülide arvukus tõusis vaid 10%, mis on vähe, arvestades surnud puude hulga pea sajakordset suurenemist. Et arvukus kasvas peamiselt vaid kahe värsket surnud puud tarbivate liigi arvukuse tõttu, siis oletasid autorid, et sealse piirkonna saproksüülid ei ole kohastunud koloniseerima väga suurt hulka värsket surnud puitu korraga, vaid on kitsalt spetsialiseerunud kindlas kõdunemisastmes puitu tarbima. Lisaks on paljud saproksüülid antud regioonis oma levila põhjapiiril, mis ei võimalda neil häiringutele arvukalt reageerida (Vindstad et al. 2014).

Epigeiliste liikide koosluste putukahäiringujärgseid muutusi ei ole peaaegu üldse uuritud. Winter jt (2015) ei täheldanud erinevusi maapealse eluviisiga mardikate mitmekesisuses eri suktsessioonietappides alade vahel. Varajases häiringujärgses metsas oli nende liigiline mitmekesisus küll suurem, kuid erinevus oli väga väike. See tulemus ei olnud vastavuses autorite hüpoteesiga, mis eeldas, et heterogeenne maastik, sarnaselt tuulemurruga, peaks epigeiliste putukate mitmekesisust tõstma. Täpsemate järduste tegemiseks on vaja läbi viia rohkem uuringuid.

Üraskite pool avatud maastikus tõuseb oluliselt haruldaste saproksüülide liigirikkus ja arvukus (Müller et al. 2008; Müller et al. 2010). Näiteks Müller jt (2010) leidsid uuringu käigus häiringualalt >100 punakoore (*Ostoma ferruginea*) isendit. Nii suurt arvukust ei ole üheski Saksamaa uuringus leitud juba viimased 100 aastat. Samamoodi püüti ka >300 naksurlast *Ampedus auropes*'t, kes on Kesk-Euroopas peamiselt kaitsealadel esinev vähearvukas liik. Plahvatusliku üraskipopulatsioonide kasvu üle elanud metsa käsitletakse sageli nn surnud metsana, kus on vaja läbi viia sanitaarraie. Sellega vähendatakse surnud puidu mahtu oluliselt, mis viib mittetäielike mardikakoosluste tekkimiseni. Seega võib sanitaarraie putukahäiringujärgsetes metsades mõjuda negatiivselt paljudele ohustatud või haruldastele saproksüülsetele mardikaliikidele, mistõttu on kaitsealadel soovituslik sellest hoiduda (Müller et al. 2010).

4 . Metsaraie

Alates 20. sajandi algusest on inimesed metsapõlengute eduka kustutamise tulemusena muutnud looduslike häiringu mõju ja esinemissagedust ning metsamajandamine on saanud kõige levinumaks häiringuliigiks (Heikkala, Seibold, et al. 2016), mistõttu enamik tänapäevastest varajastest metsade arengufaasidest on tugevate inimtegevuse mõjudega (Similä et al. 2002). Kõige paremini on seda näha Fennoskandia metsade puhul, kuid ka Venemaal ja Kanadas (Syrjönen et al. 1994; Imbeau et al. 1999, ref. Similä 2003; Bryant et al. 1997). Näiteks Rootsis on 22% mittekaitstud metsadest nooremad kui 20 aastat ning 37% 20-60-aastased (Institutionen för skoglig resurshushallning 2009, ref. Stenbacka et al. 2010) ja vanade metsade osakaal langes 1910 ja 1990 aastate vahel 44%-lt 7%-le (Linder & Östlund 1992, ref. Niemelä et al. 2007). Lõuna-Soomes moodustavad alla 100 aastased metsad kõikidest metsadest 80-90% ja vaid 2% on vähemalt 150-aastased (Sevola 1999, ref. Koivula et al. 2002). Metsamajandamise alguses kasutati peamise raiemeetodina valikraiet, mis ei avaldanud metsa struktuurile ega kooslustele väga suurt mõju. Selliselt väiksema intensiivsusega majandatud metsad on tänapäeval raieküpsed ning neid majandatakse intensiivsete lageraietega, mis on viimased 50-60 aastat olnud peamiseks raieviisiks (Stenbacka et al. 2010). Lageraietest arenenud metsasid raiutakse taas 80-100 aastaste intervallidena, mis on, võrreldes looduslike häiringute esinemise sagedusega, lühike rotatsiooniperiood (Johansson et al. 2016).

Lageraielank on päikesepaistele avatud sooja ja kuiva mikrokliimaga keskkond, mis annab võimaluse kasvada mitmekesisel rohttaimekooslusel ja uuel puugeneratsioonil. Selle poolest sarnaneb antropogeenne häire mõnevõrra looduslike häiringutega. Kõdupuidu vähesus ja homogeensus majandatud metsades, võrreldes looduslike häiringutega, millele järgnevad varajased suktsessioonifaasid on ilmestatud rohke ja mitmekesise surnud puiduga, on oluline tunnus, mille poolest majandatud metsad näiteks põlengutest või tuulemurdudest erinevad (Siitonen 2001). Soome majandatud metsades on surnud puitu keskmiselt vaid 3 m³/ha (Tomppo et al. 1999, ref. Similä et al. 2003), samas kui inim mõjudeta metsades on see näitaja, olenevalt metsatüübist, 50-120 m³/ha (Siitonen 2001). Samas jääb raiesmikele maha palju väiksediameetrilist raiejäätmek, mille mõju organismidele pole piisavalt uuritud (Jonsell et al. 2007).

Samuti on majandatud metsades muutunud puude liigiline ja vanuseline koosseis. Lageraietest arenenud mets on tihti istutatud, monokultuurne ja väga homogeenne, sisaldades vaid ühevanuselisi puid (Johansson et al. 2016). Näiteks Kesk-Euroopas on põõgid asendatud suures ulatuses majanduslikult väärtuslikumate okaspuudega ning varasem mitmekesise struktuuriga mets on muudetud ühevanuselistest puudest koosnevaks (Lange et al. 2014).

Metsamajandamisel on märgatav negatiivne mõju paljudele liikidele ja ökoloogilistele gruppidele. Eriti ilmselge on see saproksüülsetele mardikate puhul, kes vajavad elutegevuseks kindlate omadustega surnud puitu. Isegi kui mõnes majandatud metsa arengufaasis leidub sobivat substraati, ei ole seda tavaliselt piisavas koguses ning see ei ole ajaliselt pidev (Similä et al. 2002). Selle tulemusena on näiteks 30% Rootsi saproksüülsetest liikidest kantud ohustatud liikide nimekirja (Jonsell et al. 1998). Lisaks on kahanemas ka vanadele metsadele spetsialiseerunud liikide populatsioonid. Vanade metsade pindala on intensiivse metsamajandamise tõttu tugevalt vähenenud ja väljaspool kaitsealasid esinevad need isoleeritud fragmentidena, mis ei ole piisav, et säilitada elujõulisi populatsioone (Koivula et al. 2002).

4.1 Mõju saproksüülsetele mardikatele

Saproksüülsete mardikate kooslused on majandatud metsade erinevates suktsessioonifaasides erinevate liigiliste koosseisudega (Johansson et al. 2007; Stenbacka et al. 2010; Gibb et al. 2013). Enamasti suureneb saproksüülide üldine arvukus ja liigirikkus metsa vananedes. Eriti märgatav on erinevus lageraiete (<7-aastased) ja sellest arenenud noorte metsade (30-aastased) ning vanemates arengufaasides olevate metsade koosluste liikide arvu ja nende arvukuse vahel. Sama saab öelda ka koosluste liigiliste koosseisude kohta. Alates majandatud metsade keskeast (50-aastased) hakkab nendes olevate saproksüülide arvukus, liigirikkus ja liigiline koosseis sarnanema üha enam vanade looduslikult arenenud metsade näitajatega (Stenbacka et al. 2010). Peamised põhjused, mis tingivad märgatava lahknevuse liigilistes koosseisudes erivanustes metsades, on liikide spetsialiseerumine kas varjulistele tingimustele suletud võrastikuga metsas või päikeselistele tingimustele avatud võrastikuga metsas, ning mitmekesisemad mikroelupaigad

vanemates metsades. Samuti avaldab suksessioon saproksüülsetele mardikatele erinevat mõju olenevalt nende toitumisniššidest (Gibb et al. 2013).

4.1.1 Koloniseerimine

Liigid, kes asustavad päikesele avatud raielanke, on termofiilsed ning kohastunud toitumis- ja paljunemissubstraadina kasutama värsket hiljuti surnud puid. Selliste mardikate seas on palju kambiumist toituvaid liike (Stenbacka et al. 2010), kes on kohastunud kiirelt ja efektiivselt häiringualasid asustama (Wermelinger et al. 2002). Raiutud aladel on ka liike, kes valmikuna toituvad seal rikkalikult õitsevatel taimedel, kuid nad ei ole tavaliselt arvukad (Légaré et al. 2011). Palju on sellised mardikaid siklaste, küürakmardiklaste ja redulaste seas (Arnett et al. 2002, ref. Légaré et al. 2011). Raiesmikel on vähem röövtoidulisi liike kui vanemates suksessioonifaasides, mis tuleneb saakloomade madalamast arvukusest noortel raiesmikel (Gibb et al. 2006; Johansson et al. 2007). Lisaks on täheldatud, et röövtoidulised liigid, kes toituvad varajaste suksessioonifaaside liikidest, reageerivad keskkonnamuutustele aeglasemalt, kui nende saakloomad (Weslien & Schroeder 1999), mistõttu ei jõua nad ilmselt nii väikse ajaga raiesmikel suuri populatsioon moodustada (Johansson et al. 2007). Samuti on äsja raiutud metsaaladel vähe fungivoore ja detritivoore vajalike substraatide puudumise tõttu (Gibb et al. 2006; Johansson et al. 2007). Raiutud aladelt on leitud ka pürofiilseid liikde, mis näitab, et põlengute puudumisel on neile atraktiivsed ka inimtekkelised sooja mikrokliimaga elupaigad (Gibb et al. 2006; Kaila et al. 1997). Kuna lageraietel moodustavad kändude kõrval peamise surnud puidu väiksediametriselised raiejäägid, ning raiete vahepeal tekib surnud puitu väga vähe juurde (Siitonen et al. 2001; Sippola et al. 2002), siis liigirikkus saavutab oma tipu kohe esimestel raiejärgsetel aastatel ning väheneb aja möödudes (Gibb et al. 2006).

Mikrokliimatiliste tingimuste poolest on raiesmikud sarnased looduslike häiringutele järgneva varajase suksessioonifaasidega. Bouget (2005) võrdles oma töös saproksüülide koosluste erinevust raiesmikul ning tuulemurrus ja leidis, et tuulemurrus on liike 20% rohkem, kui inimtekkelisel häiringualal ning nende alade saproksüülide koosseisud olid erinevad. Pioneerksülofaagid, kes koloniseerivad häiringuala varakult pärast häiringu toimumist, olid tuulemurrus palju arvukamad, seda peamiselt üraskite kaks korda suurema arvukuse tõttu. Teiste varajaste

ksülofaagide, fungivoorsete saproksüülide, sekundaarsete ksülofaagide ja valmikuna õitel toituvate liikide arvukuses nii märkimisväärset erinevust ei leitud. Röövtoidulisi saproksüüle oli tuulemurrus koguni 5 korda arvukamalt, kui raiesmikel. Kiskjate arvukus on korrelatsioonis nende peamiste saakloomade, varajaste ksülofaagide arvukusega. Need tulemused näitavad, et surnud puidu rohkus ja selle kvaliteedi varieeruvus on tähtsad tegurid, mis kujundavad saproksüülsete mardikate kooslusi. Tuulemurrus on suur varieeruvus surnud puidu jämeduses ja selle asetuses maapinna suhtes, mis raiesmikel puudub. Seetõttu võiks eeldada sarnaseid tulemusi võrdluses teiste looduslike häiringutega.

Raiesmikest arenenud noortes mõnekümneaastastes metsades on surnud puitu veel vähem, kui raiesmikel, sest osa raiejäägist on juba kõdunenud ning värskelt surnud jämedatüvelisi puid kuskilt juurde ei tule. Stenbacka et al. (2010) märkisid, et 5-7-aastastel raiesmikel oli $11 \text{ m}^3/\text{ha}$, mis 20 aasta pärast oli vähenenud $4 \text{ m}^3/\text{ha}$ peale. Hoolimata suuremas kõdunemisastmes oleva puidu olemasolust, on seda liiga vähe ning mikroklimaatilised tingimused on liiga ebasoodsad, et noori majandatud metsasid asustaksid suletud võrastikuga elupaikadele kohastunud metsaliigid (Gibb et al. 2006; Johansson et al. 2007). Samamoodi ei ole vajalikku värsket surnud puitu ka muidu avatud metsadele kohastunud varajaste suktsessioonifaaside liikidele, mis omakorda on põhjuseks ka nendest toituvate röövloomade vähesusele (Stenbacka et al. 2010).

50-aastastes majandatud metsades on võrastik juba rohkem arenenud ning neis võib leida juba liike, kuigi vähearvukalt, kes on tavaliselt kohastunud vanade suletud metsade elupaikadele. Siiski, ohustatud metsaliike on nendes metsades vähe. Stenbacka et al. (2010) leidsid oma töös, et nii saproksüülide üldine arvukus, liigirikkus kui ka liigiline koosseis olid 50-aastastes harvendatud metsades üllatavalt sarnased vanemate metsade omadega. Üllatav on see leid seetõttu, et neis 50-aastastes harvendatud metsades oli väga vähe ja väikse kvaliteediga surnud puid (vaid $3 \text{ m}^3/\text{ha}$). See tähendab, et nende metsade üsna varjulised ja niisked mikroklimaatilised tingimused on põhjuseks, miks see arengufaas on atraktiivne ka vanemate metsade liikidele. Vajalik koguses ja kvaliteedis surnud puude pidevuse puudumise tõttu on nende koosluste püsijäämine väga kaheldav.

Palju on tehtud uurimusi, mis võrdlevad küpsetes majandatud metsades (95-120-aastased) olevaid saproksüülsete mardikate kooslusi täielikult inimõjudeta vanade metsade (>160) saproksüülide kooslustega. Neis, erinevalt raiesmikest ja noortest majandatud metsadest, on suur fungivooride, detritivooride ja röövtoiduliste mitmekesisus (Gibb et al. 2006; Johansson et al. 2007; Stenbacka et al. 2010). Enamik seeni vajab kasvamiseks niisket keskkonda, (Lindblad 1998), mis intensiivselt majandatud metsades puudub, kuid on olemas varjulistes suletud võrastikuga küpsetes ja vanades metsades. On leitud, et vanades inimõjudeta metsades on rohkem kambiumit substraadina kasutavaid mardikaid (Johansson et al. 2007). Martikainen et al. (1999) leidsid oma töös, et ürasekite ja nendest toituvate saproksüülide liigirikkus ja arvukus on inimõjudeta vanades metsades suurem kui majandatud küpsetes metsades. Töös püütud ürasekiteliikidest moodustasid primaarsed ürasekid vaid 1%, mis näitab, et hilisemates suktsessioonifaasides mitteepideemilistes tingimustes hoiab konkurents ja kisklus nende arvukust väga madalana. Majandatud metsades oli lehtpuudele kohastunud ürasekiliikide arvukus märkimisväärselt väiksem ning neljast liigist kaks esinesid ainult inimõjudeta metsades. Martikainen et al. (2000) leidsid, et saproksüülide liigirikkus oli majandatud metsades kolmandiku võrra väiksem. Teiste saproksüülide (kui ürasekid ja nendega seotud liigid välja jätta) liikide arv oli inimõjudeta metsades koguni 80% suurem, kui ajalooliselt raiutud metsades. Erinevused koosluste üldises arvukuses, liigirikkuses ja liigilises koosseisus on tingitud surnud puidu, eriti just suuremas kõdunemisastmes oleva lagupuidu ning surnud lehtpuude, suuremast rohkusest (kuni 10-kordne vahe) ja mitmekesisusest inimõjudeta metsades (Martikainen et al. 1999; Martikainen et al. 2000). Eriti suur on kontrast suure diameetriga surnud puude osas, mida leidub vanades täielikult looduslikes metsades koguni 25-35 korda rohkem, kui küpsetes inimõjudega metsades (Siitonen 1999, ref. Martikainen et al. 2000).

4.1.2 Suktsessiooni mõjutavad tegurid

Paljud uurijad on leidnud, et kuigi liikide arv ja nende arvukus on üsna sarnane päikesele erinevalt avatud metsades olevates surnud puudes, siis koosluste koosseisud on neis erineva võrastikutihedusega metsades väga eriilmelised. Raiesmikel olevad päikesele avatud surnud puud, eriti lehtpuud, on elupaigaks paljudele termofiilsetele spetsialistidele, sh mitmete ohustatud liikidele, kes on muidu kohastunud

laiaulatuslikele looduslikele häiringutele. Eriti on kirjeldatud selliseid liike surnud kaskedel (*Betula* spp.) (Kaila et al. 1997) ja haaval (*Populus tremula*) (Siitonen & Martikainen 1994, ref. Svedrup-Thygeson & Ims 2002; Martikainen 2001; Svedrup-Thygeson & Ims 2002). Sellistes surnud puudes olevad mardikakooslused varieeruvad ka sõltuvalt puu asetusest maapinna suhtes. Püsti seisvas surnud puus, mis on soe ja kuiv keskkond, on suurem liigirikkus, kui lamapuus, olles elupaigaks ka paljudele spetsialistidele, sh ohustatud liikidele (Jonsell et al. 1998). Eriti olulised on sellised puud lendavate saproksüülide eksisteerimiseks (Légaré et al. 2011; Gibb et al. 2006). Kokkupuude maapinnaga vähendab variatsioone niiskustasemes, mis selgitab päikesele avatud püstistes puudes mardikakoosluste suuremat struktureeritust. Lisaks on püstistes kuivades puudes vähem peamisi kõdundajaid - seeni. Kuna paljud mardikaliigid on tihedalt seentega seotud, siis võivad erinevused seentekooslustes põhjustada erinevusi ka mardikakooslustes (Svedrup-Thygeson & Ims 2002).

Raiesmikele maha jäänud väiksediametriselised (<15 cm) raiejäätmed, mille moodustavad oksad ja ladvaosad, on elupaigaks mitmekesisele mardikafaunale. Vanemates, 5-aastastes raiejääkides, on leitud olevat suurem liigirikkus, kui 1-aastastes, milles on aga tihti suurem üldine arvukus, peamiselt üraskiliikide tõttu. On näidatud, et raiejäätmed moodustavad olulisi elupaikaseid ohustatud mardikaliikidele nii värsketes kui ka veidi vanemates raiesmikes. Liigirikkuse varieeruvus eri diameetriga puidus ei ole märkimisväärne, kuid oksa jämedus on siiski enamikule liikidest oluline. Enamiku puuliikide puhul on jämedamad (<15 cm) raiejäätmed seotud rohkemate liikidega, kui peenemad (1-4 cm). Samuti on liigilised koosseisud eri jämedusega okste vahel erinevad. Ohustatud liigid on diameetriklasside vahel jaotunud võrdselt. Samas puuliigiti varieerub liigirikkus ja liigiline koosseis tugevamalt. Vastupidiselt lehtpuudele, on okaspuud värketes raiesmikes liigirikkamad, kui 5-aastastes. Keskmiselt on okaspuud lehtpuudest liigivaesemad ning ka ohustatud liike on neis vähem. Liigirikkus on madal ka haavas, kuid ohustatud liikide arv on seal omakorda suur. Kõige liigirikkamad puuliigid on kask ja tamm, olles seotud ka paljude ohustatud liikidega (Jonsell et al. 2007; Nittérus et al. 2004).

Viimastel aastakümnetel aset leidnud intensiivne metsamajandamine on tekitanud metsast mosaiikse maastiku, kus metsaalad on katkestatud raielankidega. Raiesmike

vahele jäävate metsalaikude suurus mõjutab saproksüülsete mardikate arvukust ja liigirikkust, sõltuvalt nende ökoloogilistest niššidest ja kohastumustest, erinevalt. Fungivoorid muutusid arvukamaks ja liigirikkamaks metsaala suurenedes, moodustades u 65% kõikidest mardikatest üle 2,5 ha metsaalades, kuid vaid 33% väikestes puudegruppides suuruses kuni 0,05 ha (Bouchard & Hébert 2016). See erinevus tuleneb seentega asustatud surnud puude rohkuse variatsioonidest, mida on suurematel metsaaladel rohkem ja mitmekesisemalt (Jonsell & Weslien 2003). Väiksemates metsatukkades on arvukamalt ksülofaage nagu ürasklasi ja siklasi. Neid liike tõmbab raiesmike poole värske, hiljuti surnud puit, mis eritab lenduvaid atraktante ja on päiksele avatud. Röövtoiduliste saproksüülide arvukus on positiivses korrelatsioonis ksülofaagide arvukusega. Liikide koosseisud erineva suurusega metsafragmentides ei ole määratud ainult toitumisniššide poolt, vaid ka kohastumustest erineva mikrokliimaga tingimustele ning liikide erinevast levimisvõimest. Kitsaste elupaiganõudmistega ja halvasti levivad liigid on ohustatud, kui säilikuudega alad on liiga väikse pindalaga (Bouchard & Hébert 2016).

4.2 Mõju epigeilistele mardikatele

Enamik uurimusi metsamajandamise mõjust maapinnal elavatele mardikatele on tehtud jooksiklaste kohta, kes on tundlikud ja reageerivad väga kiiresti mikrokliimaatiliste tingimuste muutustele (Niemelä et al. 1993; Heliölä et al. 2001; Koivula et al. 2002; Niemelä et al. 2007). Vähem on tehtud töid lühitiiblaste kohta (Buddle et al. 2006; Pohl et al. 2007; Lange et al. 2014). Üldiselt võib liigid jaotada vastavalt nende arvukusele erinevates metsa arengufaasides kolmeks: suletud võrastikega metsadele spetsialiseerunud liigid, päikesepaistele avatud varajasi suktsessioonifaase eelistavad liigid ning generalistid, kes on võrdselt arvukad kogu suktsessiooni vältel (Niemelä et al. 1993; Koivula et al. 2002). On näidatud, et metsamajandamisel on selge mõju epigeilistele mardikate koosluste koosseisule, arvukusele ja liigirikkusele (Niemelä et al. 1993; Koivula et al. 2002; Johansson et al. 2016).

4.2.1 Koloniseerimine

Raiesmikke iseloomustab epigeiliste mardikate suur arvukus ja liigirikkus. Ka liigiline koosseis on avatud võrastikuga metsafaasides tunduvalt erinev vanemate metsade liigilistest koosseisudest (Niemelä et al. 1993; Spence et al. 1996; Koivula et al. 2002; Magura et al. 2015). Magura et al. (2015) leidsid, et jooksiklaste üldine arvukus oli keskmiselt peaaegu kuus korda ja liigirikkus poolteist korda suurem kuni 5-aastastel raielankidel, kui vanemates arengufaasides metsades. Arvukalt koloniseerivad raielanke termofiilsed liigid, kes on spetsialiseerunud päikesepaistele avatud maastikele. Jooksiklaste hulgas on palju selliseid liike ehmesjooksikute (*Harpalus*), pisijooksikute (*Bembidion*) ja kuivajooksikute (*Amara*) perekondades. Samuti leidavad raiesmikel elupaiga generalistliigid, kes hakkavad asustama värskelt raiutud ala juba esimesel aastal, kuid enamasti hakkab mardikakoosluste suktessioon kiirenema mõne aasta möödudes. Seetõttu võivad esimestel raiejärgsetel aastatel mardikakooslused sarnaneda rohkem vanade metsade kooslustega, kui uuenevate mõnekümne aastaste metsade kooslustega. Suletud metsadele omane üksikute liikide tugev domineerimine kaob varajastes suktessioonifaasides, kus erinevate liikide arvukus muutub ühtlasemaks (Niemelä et al. 1993).

Lisaks on ka mõned päikesevalgusele rohkem tolerantsemad metsaspetsialistid võimelised mõnda aega raiesmikel vastu pidama, panustades liigilise mitmekesisuse suurenemisse (Niemelä et al. 1993; Butterfield 1997; Koivula et al. 2002; Magura et al. 2015). Niemelä et al. (1993) tõid välja, et 10 metsaliigist kadusid 3 keskkonnamuutustele tundlikut liiki juba esimesel aastal pärast raiet, kuid 7 liigi populatsioonid kuivasid kokku aeglasemas tempos, kadudes täielikult 9 aasta möödudes. Kui pärast raiet veel pinnast töödelda, näiteks juurimisega või üles kündmisega, kaovad nendelt aladelt kõik metsaliigid kiirelt. Pinnase töötlemisega kaovad neile olulised varjulistemad mikroelupaigad, mis vähendab, olenevalt piirkonna liigifondi suurusest, raiesmikel olevat mardikate arvukust ja liigirikkust suuremal või väiksemal määral (Magura et al. 2015). Uurides Ungari stepitammikuid, leiti, et töödeldud pinnasega raiesmikel langes jooksiklaste arvukus 5- kuni 10-kordselt ning liigirikkus isegi kuni 60% ulatuses, võrreldes pinnasetöötluseta raiesmikega (Magura et al. 2003; Yu et al. 2006).

Raiest uuenevate 10-30-aastaste metsade liigirikkus püsib suurena, jäädes sarnaseks raiesmike liigirikkusega või vähenedes mõne liigi võrra, kuid üldine mardikate arvukus langeb märkimisväärselt järk-järgult avatud maastikele kohastunud liikide populatsioonide kahanemise tõttu (Niemelä et al. 1993). Võrastiku sulgumine on oluline pöördepunkt, millest alates koosluste liigiline koosseis muutub märgatavalt. Samal ajal, kui termofiilsete liikide arvukus ja liigirikkus väheneb, hakkavad alates võrastiku väljakujunemisest metsaliikide populatsioonid taastuma. Kui võrastik on kord juba sulgunud ja metsaliikide arvukus taastunud, siis edasise suksessiooni käigus suuri muutusi liigilises mitmekesisuses ja liigilises koosseisus ei toimu, sest eri vanuses suletud metsades on tingimused, nagu varise hulk, alustaimestiku tihedus, niiskus ja temperatuur, üsna sarnased (Niemelä et al. 1993; Koivula et al. 2002). Mõndadel suletud metsa spetsialistidel kulub taastumiseks sadu aastaid ning mõned liigid ei taastu lageraiest kunagi. Sellised liigid on halvad levijad ja kitsalt spetsialiseerunud kindlatele elupaigatingimustele ja toidusubstraatidele, mis raiesmikel puuduvad. Kuna halva levimisvõime tõttu ei suuda nad ebasoodsatest tingimustest põgeneda, siis surevad nende populatsioonid välja (Pohl et al. 2007; Niemelä et al. 1993).

Suletud metsades kujuneb välja üksikute liikide dominantsus, kus vähesed liigid on väga arvukad, samas kui enamik liikidest on vähearvukad. Niemelä et al. (1993) leidsid, et üle suletud metsades moodustasid viie kõige arvukama liigi esindajad 85%-96% kõikidest mardikatest, sõltuvalt arengufaasist. Koivula et al. (2002) täheldasid tugevat domineerimist 30-aastastes metsades, kus *Calathus micropterus* moodustas üksi 74,3% kooslusest. 60-aastastes metsades moodustasid kolme kõige arvukama liigi esindajat 71,3% kõikidest mardikatest. Selline üksikute liikide suur domineerimine vähendab suletud võrastikuga metsa maapinnal elavate mardikate mitmekesisust.

Oluline tegur, mis mõjutab erinevate elupaigakohastumustega mardikate levikut majandatud metsades on raiesmike ja suletud metsade kokkupuutealade rohkus ja struktuur. Nendes kokkupuutealades muutuvaid abiootilisi tingimusi nimetatakse servaepektiks (Heliölä et al. 2001; Niemelä et al. 2007). Taimestikustruktuuri erinevused servades omavad sealsetele kooslustele erinevat mõju. Nii ei leidnud Heliölä et al. (2001) ja Spence et al. (1996) järskude taimestikuvaeste servade

tingimuses ühtegi täielikult kokkupuutealadele spetsialiseerunud liiki. Magura & Tothmeresz (1997), ref. Heliölä et al (2001) leidsid aga sujuvas rohkete põõsastega servades mitmeid liike, keda nii suletud metsas ega raiesmikel ei esinenud. Avatud maastiku spetsialistid enamasti ei sisene läbi servade suletud metsadesse (Heliölä et al. 2001), ja kui nad sisenevad, siis ainult kuni paarkümmend meetrit (Spence et al. 1996; Koivula & Hyyrylä 2004). Järskude servadega alal tehtud töös leidsid Heliölä et al. (2001), et servaala liigiline koosseis sarnanes rohkem metsasisese koosluse koosseisuga (73% ulatuses) ja raiesmike liigid ei tunginud servaalale peaaegu üldse.

4.2.2 Suktsessiooni mõjutavad tegurid

Raiesmikke iseloomustab avatus päikesevalgusele, mistõttu on seal ka tihe ja mitmekesine alustaimestik. Varieeruv taimestik tõstab raiesmike struktuurset mitmekesisust, tekitades erinevaid mikroelupaiku, mis tõstab omakorda epigeiliste mardikate mitmekesisust. Lisaks jooksiklastele ja lühitiiblastele on täheldatud positiivset korrelatsiooni ka teiste putukarühmade, nagu kahetiiblaste (*Diptera*), liblikaliste (*Lepidoptera*) ja nokaliste (*Hemiptera*) arvukuse ja rohttaimestiku tiheduse vahel (Butterfield et al. 1997). Et suur enamus jooksiklaste ja ka paljud lühitiiblaste liikidest on röövtoidulised (Buddle et al. 2006), siis nende suur arvukus noortel raiesmikel on kindlasti seotud ka saakloomade rohkusega (Butterfield et al. 1997)

Lageraiejärgsete esimeste aastate suure liigirikkuse ja mardikate üldise suure arvukuse taga on suuresti varajaste koloniseerijate väga hea levimisvõime. Intensiivne metsamajandamine on sellistele liikidele rikkalikult lähteelupaiku, kust levida uutele raiesmikele (Koivula et al. 2002) Lisaks on tihedamaks muutunud metsateedevõrgustik, mida mardikad kasutavad hõlpsamaks levimiseks (Koivula, avaldamata, ref. Koivula et al. (2002). Butterfield et al. (1997) leidsid, et võrreldes lennuvõimeliste liikide osakaalu kooslustes, siis on see suurem mõne aasta vanustes raiesmikes, kui vanemates 40-60-aastastes metsades (vastavalt 58% ja 48%). Pidades silmas erinevat mardikate arvukust antud metsade arengustaadiumites, siis oli märgata selget negatiivset seost lennuvõimeliste mardikate arvu ja arengustaadiumi vanuse vahel. Hea lennuvõimega avamaastiku liik *Pterostichus adstrictus*, moodustas raiesmikel püütud isenditest 50%, asendades lennuvõimetut suletud metsades dominantset *Calathus micropterus* 't, kelle arvukus langes pärast raiet 52%-lt 7%-le.

Pärast viie aasta möödumist raiest, hakkas lennuvõimeliste isendite osakaal selgelt langema.

Metsamaastiku mosaiiksusel on suur roll maapinnal elavate mardikate koosluste kujundamisel. Enamike metsaliikide populatsioonid taastuvad pärast võrastiku kujunemist edukalt, tänu heale levimisvõimele ja paindlikele kohastumustele, kuid on tundlikumaid liike, kes vajavad püsijäämiseks raiesmikele lähedalasuvaid suletud võrastikuga metsasid. Need pakuvad varjupaika pärast raiet ebasoodsasse tingimustesse jäänud liikidele ning samamoodi on olulisteks lähteelupaikadeks, kust saab metsastunud raiesmikke taasasustada (Koivula et al. 2002; Magura et al. 2015). Metsafragmentide suurus raiesmike vahel peab olema aga piisavalt suur, et neil oleks metsaspetsialistidele positiivne efekt. Koivula et al. (2002) leidsid, et mõnekümne ruutmeetri suurustes fragmentides sarnanevad kooslused raiesmike omadega.

Nittérus et al. (2007) uuris raiejäätmete eemaldamise mõju jooksiklastele. Jäätmed eemaldati mõni kuu pärast raiet ning 5-7 aastat hiljem võrreldi eemaldatud jäätmetega raiesmikke eemaldamata jäätmetega raiesmikega. Leiti, et selliste raiesmike liigilised koosseisud erinesid teineteisest keskmiselt 42% ulatuselt. Raiejäätmete koristamise tulemusel suletud metsade liikide arvukus vähenes, generalistide arvukus kasvas ning avatud maastike liigid näitasid varieeruvaid tulemusi. Raiejäätmed tekitavaid varjulisemaid ja niiskemaid mikroelupaikasid, mille kadudes, satuvad metsaspetsialistid ebasoodsatesse tingimustesse. Nendest tulemustest võib järeldada, et raiest maha jäänud oksad ja ladvaosad mängivad suurt rolli metsaliikide püsijäämises raiesmike tingimustes. Liigiline mitmekesisus oli suurem koristatud raiesmikel, sest iga kaduva liigi kohta oli täheldati keskmiselt 3-4 uut liiki ning dominantsete liikide arvukuse ülekaal vähenes. Rootsisis on raiejäätmete väljavedu tavaline metsamajandusvõte, mille jätkudes võib ennustada generalistide arvukuse tõusu ja metsaliikide arvukuse vähenemist.

4.3 Raiete looduskaitseaspektid

Metsamajandamine kujutab kõige suuremat ohtu vanadele suletud võrastikuga metsadele spetsialiseerunud liikidele. Suur osa sellistest metsadest on kaotanud oma loomuliku struktuuri ja tingimused, mille tulemusel ei leia spetsialisti enam piisavalt

sobivaid elupaiku ja nende populatsioonid kahanevad (Esseen et al. 1997; Ehnström 2001). Inimtegevusele tundlike liikide kaitse võiks toetuda metsareservaatidele, kus looduslikud tingimused on veel säilinud, kuid paljudes piirkondades on selliseid alasid juba liiga väheks jäänud (Similä et al. 2002). Ainult alla 5% Fennoskandia metsadest on loodulikku päritolu, ülejäänud on suuremal või väiksemal määral majandatud (Bryant et al. 1997). Hulk parasvöötme metsaliike on jäänud väljasuremisvõlga (Johansson et al. 2007), mis tähistab ajavahemikku eluks vajalike elupaikade kadumise ja väljasuremise vahel (Hanski et al. 1996, ref. Johansson et al. 2007).

Mardikatest on metsamajandamisele kõige tundlikum saproksüülsed liigid. Ligi 60% Skandinaavia metsade saproksüülsetest mardikatest on metsaraietest negatiivselt mõjutatud (Jonsell et al. 1998). Kõikidest Soomes ohustatud mardikaliikidest moodustavad lagupuiduga seotud liigid 73% (Anon. 2000, ref. Similä et al. 2002). Majandatud metsades on surnud puitu väga vähe ning selle kvalitatiivne varieeruvus on väga väike (Grove 2002). Eriti suur, kuni mitmekümne kordne, erinevus on suurediameetrilise lagupuidu rohkuses majandatud ja majandamata metsades. Suurte tüvedega surnud puude olemasolu on tähtis saproksüülide suure mitmekesisuse moodustumiseks (Siitonen et al. 1999, ref. Martikainen et al. 2000). Jonsell et al (1998) tõid välja, et Rootsi punase listi saproksüülidest eelistavad 24% päiksele avatud surnud puid ja vaid 9% varjulisi tingimusi. See näitab avatud võrsatikuga metsas oleva surnud puidu tähtsust, mis intensiivse metsamajandamisvõtete ja looduslike häiringute supressiooni tulemusel on metsadeks üha kiiremini kaduvaks substraadiks (Svedrup-Thygeson & Ims 2002).

Metsaraie on mitmel pool boreaalses vööndis tekitanud vanadest inim mõjuteta metsadest raielankide vahele jäävad jäänukid, mis on teistest omasugustest metsaaladest isolatsioonis (Esseen et al. 1997). Metsafragmentide isolatsioon ohustab varjuliste tingimustega metsadele spetsialiseerunud liike, eriti neid, kes ei suuda kiiresti ja kaugemale levida (Koivula et al. 2002). Üheks selliseks tundlikuks grupiks on lennuvõimetud metsajooksikud, näiteks pargijooksik (*Carabus hortensis*) ja teojooksik (*Cychrus caraboides*), kes katsetel raiesmikke ületada võivad hukkuda (Heliölä et al. 2001). Koivula et al (2002) arvasid, et raiesmiku suurus kahe metsastunud ala vahel ei tohiks ületada paarisadat meetrit. Tihti võib aga ka see liiga

väikseks jääda, sest on liike, kes ei välju metsapiiridest ega võta raiesmiku ületamist ette (Riecken & Raths 1996). Lisaks on metsadele spetsialiseerunud liigid ohustatud ka juhul, kui fragmendid on liiga väiksed. Soomes tehtud uurimuses leiti, et alla 3-hektarilistes metsajäänukites puudusid paljud jooksikliigid, kes suuremates fragmentides olid olemas. Väikestesse paremini valgustatud metsafragmentidesse tungivad arvukalt invasiivsed avatud maastike liigid, kes hakkavad metsaliikidega konkureerima (Halme & Niemelä 1993, ref. Heliölä 2001). Kaitsmaks elujõulisi metsaspetsialistide populatsioone, on vajalik piisavalt suurte ja terviklike metsaalade säilitamine majandatavatele aladele.

5. Häiringujärgne inimõju

Paljud vähearvukad ohustatud liigid on spetsialiseerunud häiringualadel olevale päiksepaistele avatud surnud puidule (Kaila et al. 1997). Taolist substraati on palju pärast looduslikke häiringuid. Põlengute edukas kustutamine ning sanitaarraie, eriti sanitaar-lageraie teostamine tuulemurdukes, putukahäiringutega alal ja põlendikel on muutunud päiksepaistele avatud lagupuidu muutnud parasvöötme metsades kaduvaks nähtuseks. Ka intensiivsest lageraiest jäävad maha raiesmikud, kus surnud puitu on väga vähe (Toivanen & Kotiaho 2010). See on vähendanud oluliselt kitsate ja jäikade ökoloogiliste kohastumustega saproksüülsete mardikate populatsioone ning nad arvatakse olevat väljasuremisvõlas (Jonsell et al. 2008).

Viimastel kümnenditel on hakatud otsima lageraie alternatiivseid raiemeetodeid, mille efekt elusloodusele sarnaneks looduslike häiringute poolt tekitatud mõjuga. Üheks levinumaks selliseks praktikaks on surnud puude ja üksikute elusate puude või puugruppide jätmine raiesmikele (Koivula et al. 2002). Selliselt raiest säästetud puud vähendavad raielankidel olevat keskkonna homogeensust ning tihti murtakse säilikpuud aja jooksul tuule poolt, tekitades erinevas vanuses ja kvaliteedis ajaliselt pidevat surnud puitu (Gibb et al. 2006). Samuti on võetud kasutusele metsaalade kavandatud põletamine, et säilitada üha haruldasemaks jäävaid pürofiilseid liike (Ehnström 2001). Hoolimata erinevate meetodite laialdasest kasutamisest, on nende pikaajalised efektid mitmekesisusele endiselt uurimata (Heikkala, Martikainen, et al. 2016).

Oluliseks küsimuseks ei ole ainult kvaliteetse surnud puidu juurde tekitamine erinevate metsamajandamisvõtete abil, vaid ka looduslikult tekkinud lagupuidu säilitamine, tagades looduslikele häiringutele omased loomulikud struktuurid ja mikroklimaatilised tingimused. Pärast looduslikke häiringuid on väga tavaline sanitaarraie läbiviimine, mille käigus eemaldatakse majanduslikku väärtust omavad puud, et vältida kahjurputukate plahvatuslikku arvukuse suurenemist. Sanitaarraie, eriti teostamine on aga väga vastuoluline, sest see muudab häiringujärgsete suktsessioonifaaside loomulikku taimestikustruktuuri ja mikroklimaatilisi tingimusi (Lindenmayer et al. 2008, ref. Norvez et al. 2013; Thorn et al. 2014). Metsa varajaste arengufaasidega käib kaasas aga suur liigiline mitmekesisus ning paljud ohustatud

liigid sõltuvad seal esinevatest keskkonnatingimustest ja ressurssidest, nagu näiteks päikesepaistele avatud surnud puudest (Bouget & Duelli 2004; Boulanger et al. 2010).

5.1 Sanitaarraie

Sanitaar-lageraie, mille käigus eemaldatakse kõik hukkunud puud, vähendab saproksüülide, kaasa arvatud ohustatud liikide, liigirikkust ja arvukust ning muudab koosluste liigilist koosseisu (Wermelinger et al. 2002; Bouget & Duelli 2004; Thorn et al. 2014). Wermelinger et. al (2002) leidsid, et 5 aastat pärast häiringut oli koristatud raies väiksem saproksüülide arvukus ja liigirikkus, mis tulenes peamiselt üraskite suurest arvukusest ja liigirikkusest puhastamata aladel. Siklaste ja hundlaste liikide arv ja nende arvukus olid mõlemas tuulemurrus sarnased. 10 aasta möödudes olid näitajad majandatud ja majandamata tuulemurdudes juba samasugused, kuigi liigiline koosseis jäi erinevaks. Hoolimata väiksest lagupuidu kogusest, suureneb aastate möödudes majandatud alade liigirikkus tänu sealsele tihedamale ja liigirikkamale taimestikule, mis meelitab valmikuna õitel toituvaid siklasi ja hundlasi. Ka jooksiklaste arvukus ja mitmekesisus tõuseb varieeruvama ja struktureerituma alustaimestiku tõttu majandatud tuulemurrus (Duelli et al. 2002).

Sanitaar-lageraie käigus eemaldatakse värskelt surnud puude tüved ja häiringualale jäänud väiksemad oksad kõdunevad kiirelt. Selle tulemusel väheneb ka värsket surnud puitu eelistavate häiringualade varjaste koloniseerijate liigirikkus ja arvukus majandatud tuulemurrus (Wermelinger et al. 2002; Thorn et al. 2014). Kuigi Thorn jt (2014) leidsid, et erinevad üraskid olid kolmeks kõige sagedasemaks liigiks nii majandatud kui ka majandamata tuulemurdudes, siis sanitaar-lageraiega alal oli nende arvukas tunduvalt väiksem. Üldise liigirikkuse vähenemine raiutud alal võiski olla osaliselt tingitud majandamata tuuleheiteala kõige arvukama liigi kuusekooreüraskiga (*Ips typographus*) seotud liikide vähesusega koristatud alal. Sellisteks liikideks on näiteks üraskitest toituva perekonna sipelgmardikas (*Thanasimus*) liigid ja nende uuristatud käikusid kasutavad liigid.

Vastupidiselt ennustustele, leidsid Thorn et al. (2014) rohkem varjulist keskkonda eelistavaid saproksüüle tuulemurrust, kust surnud puud olid eemaldatud, ning rohkem avatud maastike liike raiumata tuulemurrust. See võib tuleneda niiskest ja varjulisest

keskkonnast tiheda taimekattega kaetud maapinnal lebavatel raiejäätmetel, mis sanitaar-lageraiest häiringualale kõdunema jäävad. Majandamata aladel on surnud puud enamasti alustaimestikurindest kõrgemal ja päikesepaistele avatud – substraat, mida eelistavad avatud maastikele spetsialiseerunud saproksüülid. Jooksikute puhul on täheldatud vastupidiseid tulemusi, metsaliigid on arvukamad puhastamata ja avatud maastike liigid puhastatud tuulemurdues (Otte 1989, ref. Bouget & Duelli 2004). Niiskemate elupaikade jooksiklased on arvukamad raiutud tuulemurru sealse niiskema pinnase tõttu (Bouget, avaldamata, ref. Bouget & Duelli 2004).

Sanitaar-lageraie läbiviimisel oleks hea tuule poolt murtud puid ka alles jätta, aitamaks säilitada avatud maastike liikide ja varajaste koloniseerijate arvukust ning liigirikkust (Thorn et al. 2014). Tuleks vältida suuremate kändudude eemaldamist, sest need ei ole eelistatud substraat kahjurliikidele, kuid on oluliseks elupaigaks paljudele teistele saproksüülidele (Göthlin et al. 2010). Wermelinger et al. (2002) soovivad viia sanitaar-lageraie läbi poolel tuulemurru alal ja jätta teine osa majandamata. Raiutud alal esinev suurem lagupuidu ja raiumata alal esinev suurem taimeistiku tihedus tõstab selliselt majandatud tuulemurdues liigilist mitmekesisust.

5.2 Looduslike häiringurežiimide jäljendamine

5.2.1 Puude jätmise raiesmikele

Surnud puude jätmise raielankidele suurendab mikroelupaikade variatsiooni muidu homogeensetes raiesmikes (Siitonen 2001). Tulemuseks on suur liigirikkus sellistel raiesmikel esimestel aastatel pärast häiringut. Samas on säilitatud surnud puud kiiresti kaduv ressurss, millest hilisemad koloniseerijad ei pruugi kasu saada (Toivanen & Kotiaho 2010). Pikemaajalised uuringud on vajalikud, et välja selgitada raiesmikele jäetud surnud puude mõju saproksüülsete mardikate liigirikkuse säilitamisele. Jonsell et al. (2003) eeldavad, et elusate puude jätmise raiesmikule tekitab looduslikele häiringutele sarnasema mustri, kui kunstlikult surnud puude tekitamine. Säilitatud elusad puud surevad erinevatel ajaetappidel, põhjustel ja viisidel, mis tekitab suurema variatsiooni tekkivate surnud puude suuruses, kõdunemisastmes, avatuses päikesepaistele jne.

Asetus maapinna suhtes määrab surnud puu niiskustaseme ja mikrokliimaatilised tingimused, mis mõjutavad ka seda koloniseerivate seente liigilist kooslust (Jonsell & Weslien 2003). Sellest tulenevalt on ka mardikakooslused püsti seisvates ja maapinnal lelavates surnud puuds erinevad (Svedrup-Thygeson & Ims 2002). Liigilise mitmekesisuse kasvu soodustab raiesmikele maapinna suhtes erinevalt asetuvate surnud puude jätmine (Jonsell et al. 1998; Gibb et al. 2006).

Enamik saproksüülidest on spetsialiseerunud ühele või mitmele kindlale puuliigile, mistõttu on oluline majandatud metsades säilitada liigiliselt mitmekesist lagupuitu (Jonsell et al. 1998). Eriti suurel määral on liigilised koosseisud erinevad leht- ja okaspuuliikidel (Toivanen & Kotiaho 2010). Paljud lehtpuud on seotud kitsalt neile spetsialiseerunud saproksüülide kooslustega kes enamasti eelistavad päiksevalgusrohket keskkonda (Kaila et al. 1997). Sellised kooslused on boreaalses vööndis metsamajandamise poolt eriti ohustatud, sest enamasti on nad just varajaste suktessioonifaaside liigid ja suletud metsades okaspuudega ei konkureeri (Linder et al. 1997, ref. Svedrup-Thygeson & Ims 2002). Seega on näiteks haabade säilitamine raiesmikul temale spetsialiseerunud liikide püsijäämiseks hädavajalik (Martikainen et al. 2001; Svedrup-Thygeson & Ims 2002). Toivanen & Kotiaho (2010) aga leidsid, et põletatud kuuse ja kase liigilised koosseisud on palju sarnasemad, kui koosseisud samades mittepõletatud puuliikides. Põlenud puude olemasolu vähendab muidu monofaagsete liikide puuliigispetsiifilisust (Wikars 2002).

5.2.1 Põletamine looduskaitsevõttena

Põlendikes esineb suur saproksüülsete mardikate liigirikkus, kellest paljud liigid on just põlenud puidule spetsialiseerunud. Suurte metsapõlengute eduka kustutamise tulemusel on paljud pürofiilsed liigid sobiva paljunemissubstraadi puudumise tõttu ohustatud (Similä et al. 2002). Seetõttu on raiesmike ülepõletamine saanud oluliseks looduskaitseks metsamajandamismeetodiks. Põletamine on otstarbekas aga ainult juhul, kui raiesmikele on jäetud elusaid säilikipuid või surnud puid. Vastasel juhul saavad raiesmikest ökoloogilised lõksud, kuhu mardikad lendavad suitsu ja soojuse peale kohale, kuid ei leia sealt paljunemissubstraati (Hyvärinen et al. 2006).

Hyvärinen et al. (2006) kombineerisid raie käigus erineval arvul säilikpuude jätmist ja sellele järgnevat alade põletamist, et uurida nende praktikate mõju ohustatud saproksüülsetele mardikatele. Ilma säilikpuudeta lageraiel suurenenud ohustatud liikide liigirikkus esimesel aastal pärast raie, on tingitud rohkete kändude ja raiejäätmete ligitõmbava mõjust. Teisel raiejärgsel aastal nende arvukus langes drastiliselt sobiva paljunemissubstraadi puudumise tõttu. Liigirikkus jäi aga samasse suurusjärku. Kui aga põletati alasid, kus oli jäetud säilikpuid $10 \text{ m}^3/\text{ha}$ ja $50 \text{ m}^3/\text{ha}$, tekkis saproksüülidele suur hulk uusi ressursse põlenud surnud puidu näol. See tõstis esimesel raiejärgsel aastal liigirikkust ja arvukust märgatavalt. Teisel raiejärgel aastal tõusis liigirikkus veelgi, kuid arvukus jäi esimese aastaga võrreldes samale tasemele. Mida rohkem säilikpuid raiesmikule jäeti, seda suurem oli liigirikkuse tõus teisel raiejärgsel aastal. Arvukus jäi aga samale tasemele, mille järgi võib eeldada, et hoolimata rohkest paljunemissubstraadist, ei olnud sigimine edukas. Selle järelduse kinnitamiseks või ümberlukkamiseks oleks vaja pikemaajalisi uuringuid, sest mitmete liikide vastestaadium kestab rohkem kui aasta. On ka teada, et paljunemisedukus sõltub tule intensiivsusest, milles puu on põlenud (Saint-Germain et al. 2004).

10 aastat hiljem viisid Heikkala et al. (2016) samadel aladel kordusuuringud läbi. Aladel, kuhu jäeti säilikpuid, oli liigirikkus taas samal tasemel, mis raie- ja põletamiseelses metsas. Lageraie alade liigirikkus oli sellest isegi madalamale kukkunud. Peaaegu kõik pürofiilsed liigid olid selle ajaga kooslusest kadunud. Enamik värsket lagupuitu vajavad liigid suudavad surnud puid kasutada vaid mõni aasta, vajades pidevalt uue värskelt surnud puidu olemasolu (Jonsell et al. 1998). See näitab, et lagupuidu kvaliteet on saproksüülide mitmekesisuse tagamiseks olulisem, kui selle rohkus. Seda toetab ka leid, kus hoolimata algselt jäetud säilikpuude mahu 5-kordsest erinevusest erinevatel aladel ($10 \text{ m}^3/\text{ha}$ ja $50 \text{ m}^3/\text{ha}$), oli kümne aasta pärast liigirikkus mõlemas alas sama madalale langenud. Kui kombineerida säilikpuude jätmist ja põletamist, peaks säilitatud puid olema suures hulgas ning osa neist võiksid põlengust ellu jääda. See tagaks ajaliselt pideva kvaliteetse surnud puidu juurde tekkimise.

Toivanen & Kotiaho (2010) uurisid saproksüülide suksessiooni raiesmikel, kuhu oli jäetud maapinnale lagupuitu ning osasid uuringualasid raiejärgselt põletatud. Nad leidsid, et põlenud surnud puudel on suurem liigirikkus, kui mittepõlenud surnud

puudel. Üldine arvukus oli esimesel raie- ja põletamisjärgsel aastal väiksem põlenud alal, sest esmased koloniseerijad, kes olid domineerivateks liikideks, eelistavad mittepõlenud puitu põlenud puidule. Teisel aastal, kui primaarsete üraskite arvukus langes, oli ka arvukus põlenud puudel suurem. Suur liigirikkus põlenud puidus võib olla tingitud muidu domineerivate esmaste koloniseerijate väiksest arvukusest, mis vähendab liikidevahelist konkurentsi.

Arutelu

Häiringutele järgneb metsa arengustaadiumite vaheldumine, kus igäihes on eelmisega võrreldes erinevad mikrokliimaatilised tingimused ja muutunud kvaliteediga ressursid. Erinevate ökoloogiliste niššidega mardikad leiavad vajalikke tingimusi ja substraate erinevatest suksessioonifaasidest. Kohastumused erinevatele toitumisallikatele on põhiline aspekt, mis määrab mardikakoosluste varieeruvuse metsade arengustaadiumite vahel ja eriti saproksüülsete mardikate puhul. Nii on näiteks esimestele suksessioonistaadiumitele omane suur värsket surnud puitu eelistavate ksülofaagide mitmekesisus, kuid aja möödudes saavad arvukaks rohkem suuremas kõduastmes olevat puitu tarbivad ksülofaagid. Maapinnal elavate jooksiklaste hulgas ei varieeru toitumissubstraadid nii märkimisväärselt, et selle abil kirjeldada nende esinemist erinevates suksessioonifaasides.

Sõltuvus kindlatest valgustingimustest määrab samuti paljude liikide elupaiga eelistust. Väga selgelt on see näha jooksiklaste puhul. Metsa varajastes arengustaadiumistes domineerivad sooja- ja valguslembesed liigid, samas kui suletud metsade liike on väga madala arvukusega või puuduvad üldse. Samamoodi väldivad avatud maastike jooksikud ka suletud võrastikega metsasid. Ka saproksüülised mardikad jaotuvad väga selgelt kahte leeri oma eelistustelt erinevalt valgustatud surnud puidu osas. Väga suur roll suure mardikate mitmekesisuse tekitamisel on surnud päikeselepaistele avatud lehtpuude, näiteks haabade, rohkus ja varieeruvus, mis juhib tähelepanu lehtpuude kriitilisele tähtsusele paljude spetsialistide püsijäämiseks majandatud aladel.

Mitmes Kanada põlendikel tehtud töös on kirjeldatud mardikate väiksemast liigirikkusest ja arvukust põlenud aladel, võrreldes põlemata metsadega. Euroopas aga avaldatakse vastupidiseid tulemusi. Teadmine, et Euroopas on metsapõlenguid pikemat aega ja edukamalt kustutatud, eeldaks vastupidiseid tulemusi, sest väga pikad põlemisintervallid on Euroopas paljudele liikidele negatiivselt mõjunud. Põhja-Ameerikas on suured metsapõlengud aga endiselt raie kõrval üheks domineerivaks häiringuliigiks. Ilmselt on tulemuste üksteisele vastukäivus põhjustatud geograafilistest erinevustest. Ma eeldan, et Põhja-Ameerikas olev kontinentaalsem kliima ja väiksema efektiivsusega kustutamine soodustab suure intensiivsusega

põlemist. On teada, et isegi paljud tavalised põlenguid asustavatest liikidest väldivad tugevalt söestunud puid.

Kui pürofiilsete saproksüülide puhul on teada, et nad leiavad põlendikud üles keemiliste signaalide abil, siis mõjutaja, mis tõmbab sinna pürofiilseid jooksiklasi, on siiani täpselt kindlaks tegemata. Kuna on leitud seoseid pürofiilsete liikide (nt perekord *Sericoda*) esinemise ja tule intensiivsuse vahel, on alust arvata, et ka neil on soojuskiirgustundlikud retseptorid. Lisaks tunduvad põlendikud neist sõltuvatele jooksiklastele olevat kiiresti väärtust kaotavaks elupaigaks. Seletamaks seda, on vaja detailsemalt kindlaks teha nende liikide mikroklimaatilised ja mikroelupaikade eelistused. Teades pürofiilsete jooksiklaste põlendike lühiajalist kasutamist, jääb küsimuseks Rootsisis FSC poolt nõutud 5% raiesmike põletamise mõttekus. Sel viisil põletamise efektiivsuse välja selgitamiseks, on neil aladel vaja läbi viia uurimusi.

Tihti on erinevaid häiringuid üle elanud metsades sarnane liigirikkus. Kindlasti on oluline vältida selle põhjal koosluste käekäigu hindamist, sest see ei anna ülevaadet häiringute mõjust üksikutele liikidele. Nii võib põlenud ja raiutud aladel olla sama palju liike, kuid liikide kattuvus täielikult puududa. Koosluste seisundite hindamiseks on vajalik uurida kindlate liikide esinemist ja kadumist vastanduvate tingimustega häiringualadel ning samuti kirjeldada liigilist mitmekesisust, mis võtab lisaks liikide arvule arvesse ka nende arvukust. Hoolimata headest teadmistest paljude mardikate, eriti saproksüülide, ökoloogia kohta, ei ole teada enamike liikide mikrokeskkonna eelistused (Kaila et al. 1997), mille põhjal saaks teha järeldusi, miks uuritav häiring liigile üht- või teistmoodi mõjub.

Viimase sajandi jooksul on suurenenud inimõju, mis on jätnud paljud häiringutele ja vanadele suletud võrastikuga metsadele spetsialiseerunud mardikaliigid raskesse seisusse. Laiaulatuslike metsapõlengute vältimine ja surnud puidu eemaldamine tuulemurru- ja heitealadelt on muutnud looduslike häiringute esinemisintervalle ja nende loomulikku dünaamikat. Põhiliseks metsade noorte arengufaaside tekitajaks on saanud raie. Lageraiejärgselt taastuvas metsas on vähe surnud puid ja olemasolev on oma kvaliteedilt väga vähe varieeruv. See on nähtavasti peamiseks põhjuseks, miks paljud saproksüülised liigid on intensiivselt majandatud metsadest kadunud või esinevad väga väikeste populatsioonidena. Seda eeldust kinnitavad tööd (Siitonen et

al. 1995; Martikainen et al. 1996, ref. Siitonen 2001), mis on võrrelnud intensiivselt majandatud riigipiiriäärseid Ida-Soome metsasid kohe teisel pool piiri asuvate Venemaa Karjala vähemajandatud metsadega. Erinevus keskmises lagupuidu hulgas ($3,7 \text{ m}^3/\text{ha}$ Soomes ja $28,7 \text{ m}^3/\text{ha}$ Karjalas) peegeldub ka saproksüülsetes mardikafaunades. Karjalas on arvukad paljud lehtpuudele ja suletud kuusemetsadele spetsialiseerunud liikide populatsioonid, mis Ida-Soomes on drastiliselt kokku kuivanud.

Metsamajandamise negatiivse mõju vähendamiseks on kasutusele võetud erinevaid looduslike häiringute dünaamikat jälgendavaid meetodeid. Levinumateks praktikateks on surnud ja elusate säilikpuude jätmine raiesmikule ning raielankide looduskaitseline põletamine. On täheldatud nende meetodite positiivset mõju mitmetele punases nimestikus olevatele liikidele. Lagupuidu jätmine raielankidele tekitab seal mitu korda suurema saproksüülsete mardikate liigirikkuse, võrreldes puhastatud raiesmikega. Samas on enamik sellealaseid teadustöid läbi viidud lühikese aja jooksul peale raiet ja nende praktikate pikaajaline mõju mardikate mitmekesisusele on teadmata. Surnud puudu jätmine ei saa olla piisav, sest see on mardikate jaoks ainult ajutine ressurss. Tuleb tagada ajaliselt pidev suures variatsioonis surnud puudu tekkimine raiesmikel. Seda annab ellu viia säilitades suuremal hulgal elusaid säilikipuid, mis erinevatel ajahetkedel, põhjustel ja viisidel surevad ja maha langevad. Maapinnal elavate mardikate käekäik ei sõltu nii palju surnud puudu olemasolust, kuid sellegipoolest on ka nende seas liike, kellele mõjub intensiivne metsamajandamine negatiivselt. Neid, aga ka halvema lennuvõimega saproksüüle, ohustab pigem inimõjudeta metsafragmentide isolatsiooni jäämine. Oluliseks küsimuseks on fragmenti lõksu jäänud populatsioonide pikemaajalisem püsijäämise tõenäosus. Eeldatavasti on see tõenäosus väike, sest piiratud levimisvõimetega liike ähvardab geneetilise mitmekesisuse vähenemine geenitriivi tõttu. Selle tagamiseks on oluline võtta kasutusele raiemeetodid, mis säilitavad sulgunud võrastikuga metsade ruumilise pidevuse. Selliseid alasid tagab kitsaste lageraieribade tekitamine ulatuslike raielankide asemel. Sellisel juhul on mõlemale poole raiutud ala jäävad metsaservad teineteisele piisavalt lähedal ning raiesmiku ületamine ei saa mardikate ja mitmete teiste liigirühmade levimisele takistavaks teguriks. Teades, et erinevatel liikidel on väga varieeruvad nõudmised, on minimaalse raietundlike liikide püsijäämiseks

vajalike metsafragmentide suuruse kindlaks tegemine oluline uurimist vajav teadmistelünk.

Paljudes uurimustes (Johansson et al. 2007) on leitud, et küpsetes (<100-aastased) majandatud metsades ja looduslikes vanades metsades (<140-aastased) on üsna sarnased mardikakooslused. See tuleneb aga asjaolust, et paljudes praegustes küpsetes majandatud metsades pole kunagi läbi viidud lageraiet, vaid on majandatud kasutades vähemintensiivset valikraiemetodit. Kui neis metsades teostada lageraiet, ootab sealseid metsamardikakooslusi suure tõenäosusega samasugune arvukuse langus, nagu on näha praegustes lageraiest taastunud metsades. Looduskaitse seisukohalt hästi toimivate metsamajandamisviiside välja uurimine ja kasutuselevõtt on hädavajalik, vältimaks ähvardavat suurt metsamardikate väljasuremislainet.

Kokkuvõte

Häiringute esinemine on metsa ökosüsteemide loomulik osa, mis muudab metsa struktuuri ja mikrokliimaatilisi tingimusi. Häiringutele järgneb metsa taastumine, mida saadab erinevate arengustaadiumite vahetumine. Keskkonnatingimuste pidevatele muutustele reageerivad ka mardikad, kelle kooslustes toimub ümberkorraldusi ühtede liikide saabumisega ja teiste liikide kadumisega. Tulenevalt paljudest erinevatest toitumis-, paljunemis-, ja elupaiganiššidest saavutavad eri liigid oma arvukuse kõrgpunkti ajaliselt erinevates hetkedes. Surnud puidust sõltuvatele saproksüülsetele mardikatele on olulisteks koloniseerimist ja edasist suksessiooni määravateks teguriteks kindlas kōduastmes lagupuidu olemasolu ja sellele langeva päiksevalguse hulk. Maapinnal liikuvate liikide valgustingimuste tundlikkus määrab nende varieeruvuse erinevate metsade arengustaadiumite vahel. Parasvöötmes kõige levinumad looduslikud häiringuliigid on põlengud, tuulemurrud ja putukahäiringud. Nende tekitatud varajaste metsa arenguetappide ühisteks tunnusjoonteks on võrastiku avanemisest tulenev avatus päiksekiirgusele, tiheda alustaimestiku kasv ning surnud puude rohkus. Uusi tekkinud ressursse ja soodsaid tingimusi kasutavad häiringutele spetsialiseerunud mardikaliigid, kes koloniseerivad arvukalt noori suksessioonifaase. Nii on näiteks esimesed põlendikele saabuval mardikal põlenud puid munemissubstraadina kasutavad põlengutest sõltuvad liigid ning tuulemurdusid asustavad värskeid surnud puid tarbivad liigid. Kuigi alati leidub liike, kes uusi tekkinud tingimusi ei talu ja kaovad, siis enamasti iseloomustab noori looduslikke häiringualasid liigilise mitmekesisuse tõus, millele järgneb aastate jooksul järsem või sujuvam liigirikkuse langus. Teise laine koloniseerijad ei ole häiringutest sõltuvad, kuid lõikavad uutest ressurssidest ja tingimustest siiski kasu.

Metsamajandamise intensiivistumise tõttu on raied üha enam asendamas looduslike häiringute rolli. Kuigi lageraie laialdaselt kasutuseloleva raiemeetodina tekitab mitmestki küljest looduslikele häiringutele sarnaseid keskkonnatingimusi, siis paljudele mardikatele olulise nüansina puudub raielankidel ja sellest arenevas metsas tihti piisavas koguses ja kvaliteedis lagupuitu. Selle tulemusena on paljud kitsalt spetsialiseerunud tundlikud liigid raiete poolt ohustatud. Liikide väljasuremise vältimiseks on kasutusele võetud looduslikke häiringuid imiteerivad metsamajandamisvõtted.

Summary

Changes in beetle assemblages during post-disturbance forest succession

Disturbances are characteristic of forest ecosystems that alter forest structure and microclimatic conditions. Disturbance events are followed by forest recovery, which happens through the changing of different development stages. Different functional beetle groups exhibit variable responses to disturbances reaching their abundance peak at different succession stages. The decomposition rate of dead wood and its exposure to the sun are factors that affect dead wood dependent saproxylic beetle colonization and further succession. Ground-dwelling beetles are sensitive to light conditions, which contributes to their distinct species assemblages in different forest development stages. The most common natural forest disturbances in the temperate climate zone are forest fires, windthrows and insect outbreaks. Opening of the forest canopy during these disturbances alters the site's microclimate, including light regimes. These changes lead to increased sun exposure and dense understory vegetation. Enormous amount of fresh dead wood provides habitat for survivors and colonists. New resources and conditions attract different beetle species, which are specialized on disturbances. For example, freshly burnt dead wood is colonized by fire-favoured species, which use it as a laying substrate, and the species, which colonize the young windthrow areas consume fresh dead trees. Although there are always some species who are not able to maintain their populations in new conditions and disappear, most early-successional stages show increased species diversity, which is followed by more or less abrupt or smooth fall in diversity. Second wave colonizers are not disturbance dependent, but still benefit from new resources and conditions.

Due to increasing forest management intensification and eliminating of natural disturbance dynamics, disturbance events have been largely replaced by forest management, such as clear-cutting. Although clear-cutting creates similar environmental conditions to natural disturbances, most clearings lack the sufficient amount and quality of dead wood. As a result, many species with narrow specializations are endangered by forest management. Therefore, some forest management methods that mimic natural disturbance dynamics, such as prescribed burning and retention of living or dead trees have been applied to avoid extinction of vulnerable species.

Kasutatud kirjandus

- Bergeron, Y. et al., 2001. Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest : consequences for sustainable forestry 1. , 391, pp.384–391.
- Bouchard, M. & Hébert, C., 2016. Forest Ecology and Management Beetle community response to residual forest patch size in managed boreal forest landscapes : Feeding habits matter. *Forest Ecology and Management*, 368, pp.63–70.
- Boucher, J. et al., 2012. Saproxylic beetles in disturbed boreal forests: Temporal dynamics, habitat associations, and community structure. *Ecoscience*, 19(4), pp.328–343.
- Bouget, C., 2005. Short-term effect of windstorm disturbance on saproxylic beetles in broadleaved temperate forests Part II . Effects of gap size and gap isolation. , 216, pp.15–27.
- Bouget, C. & Duelli, P., 2004. The effects of windthrow on forest insect communities : a literature review. , 118, pp.281–299.
- Boulanger, Y. & Sirois, L., 2006. Postfire dynamics of black spruce coarse woody debris in northern boreal forest of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(7), pp.1770–1780.
- Boulanger, Y. & Sirois, L., 2007. Postfire succession of saproxylic arthropods, with emphasis on coleoptera, in the north boreal forest of Quebec. *Environmental entomology*, 36(1), pp.128–141.
- Boulanger, Y., Sirois, L. & Hébert Christian, C., 2010. Distribution of saproxylic beetles in a recently burnt landscape of the northern boreal forest of Québec. *Forest Ecology and Management*, 260(7), pp.1114–1123.
- Bryant, D., Nielsen, D. & Tangle, L., 1997. *The last frontier forests: Ecosystems & economies on the edge*,
- Buddle, C.M. et al., 2006. Arthropod responses to harvesting and wildfire: Implications for emulation of natural disturbance in forest management. *Biological Conservation*, 128(3), pp.346–357.
- Butterfield, J., 1997. Carabid community succession during the forestry cycle in conifer plantations. , pp.614–625.
- Cobb, T.P., Langor, D.W. & Spence, J.R., 2007. Biodiversity and multiple disturbances: boreal forest ground beetle (Coleoptera: Carabidae) responses to wildfire, harvesting, and herbicide. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(8), pp.1310–1323.
- Duelli, P., Obrist, M.K. & Wermelinger, B., 2002. Windthrow-induced changes in faunistic biodiversity in alpine spruce forests. , 131, pp.117–131.
- Ehnström, B., 2001. Leaving Dead Wood for Insects in Boreal Forests - Suggestions for the Future Leaving Dead Wood for Insects in Boreal Forests — Suggestions. , 7581(April).
- Emborg, J., Christensen, M. & Heilmann-clausen, J., 2000. The structural dynamics of Suserup Skov , a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. , 126.
- Esseen, P.-A. et al., 1997. Boreal Forests. , (46), pp.16–47.
- Fryer, G.I. & Johnson, E.A., 1988. Reconstructing Fire Behaviour and Effects in a Subalpine Forest. , 25(3), pp.1063–1072.
- Gandhi, K.J.K. et al., 2001. Fire residuals as habitat reserves for epigeic beetles (Coleoptera: Carabidae and Staphylinidae). *Biological Conservation*, 102(2), pp.131–141.
- Gibb, H. et al., 2013. Functional Roles Affect Diversity-Succession Relationships for Boreal Beetles. , 8(8), pp.1–14.

- Gibb, H., Pettersson, R. & Hjältén, J., 2006. Conservation-oriented forestry and early successional saproxylic beetles : Responses of functional groups to manipulated dead wood substrates. , 9.
- Gongalsky, K.B., Midtgaard, F. & Overgaard, H.J., 2006. Effects of prescribed forest burning on carabid beetles (Coleoptera : Carabidae): a case study in south-eastern Norway. *Entomologica Fennica*, 17(October), pp.325–333.
- Göthlin, E. et al., 2010. Attacks by *Ips typographus* and *Pityogenes chalcographus* on Windthrown Spruces (*Picea abies*) During the Two Years Following a Storm Felling Attacks by *Ips typographus* and *Pityogenes chalcographus* on Windthrown Spruces (*Picea abies*) During the Two Years Following a Storm Felling. , 7581(May 2016).
- Granström, A., 2001. Fire Management for Biodiversity in the European Boreal Forest Fire Management for Biodiversity in the European Boreal. , 7581(March).
- Grove, S.J., 2002. Sustainable management of forests. , pp.1–23.
- Hammond, H.E.J., Langor, D.W. & Spence, J.R., 2001. Early colonization of *Populus* wood by saproxylic beetles (Coleoptera). , 1183, pp.1175–1183.
- Hanks, L.M., 1999. Influence of the larval host plant on reproductive strategies of cerambycid beetles. , pp.483–505.
- Heikkala, O., Seibold, S., et al., 2016. Retention forestry and prescribed burning result in functionally different saproxylic beetle assemblages than clear-cutting. *Forest Ecology and Management*, 359, pp.51–58.
- Heikkala, O., Martikainen, P. & Kouki, J., 2016. Decadal effects of emulating natural disturbances in forest management on saproxylic beetle assemblages. *BIOC*, 194, pp.39–47.
- Heliölä, J., Koivula, M. & Niemelä, J., 2001. Distribution of Carabid Beetles (Coleoptera , Carabidae) across a Boreal Forest – Clearcut Ecotone. , 15(2), pp.370–377.
- Hyvärinen, E., Kouki, J. & Martikainen, P., 2006. Fire and Green-Tree Retention in Conservation of Red-Listed and Rare Deadwood-Dependent Beetles in Finnish Boreal Forests. , 20(6), pp.1711–1719.
- Johansson, T. et al., 2016. Forest Ecology and Management Long-term effects of clear-cutting on epigeic beetle assemblages in boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 359, pp.65–73.
- Johansson, T. et al., 2007. Variable response of different functional groups of saproxylic beetles to substrate manipulation and forest management: Implications for conservation strategies. *Forest Ecology and Management*, 242(2-3), pp.496–510.
- Jonsell, M., Hansson, J. & Wedmo, L., 2007. Diversity of saproxylic beetle species in logging residues in Sweden – Comparisons between tree species and diameters. , 8.
- Jonsell, M. & Weslien, J., 2003. Felled or standing retained wood: It makes a difference for saproxylic beetles. , 175.
- Jonsell, M., Weslien, J. & Ehnström, B., 1998. Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. , 764.
- Kaila, L., Martikainen, P. & Punttila, P., 1997. Dead trees left in clear-cuts benefit saproxylic Coleoptera adapted to natural disturbances in boreal forest. , 18.
- Koivula, M. & Hyyrylä, V., 2004. Carabid beetles (Coleoptera : Carabidae) at forest-farmland edges in southern Finland. , pp.297–309.
- Koivula, M., Kukkonen, J. & Niemelä, J., 2002. Boreal carabid-beetle (Coleoptera , Carabidae) assemblages along the clear-cut originated succession gradient.

- Koivula, M. & Spence, J.R., 2006. Effects of post-fire salvage logging on boreal mixed-wood ground beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae). *Forest Ecology and Management*, 236(1), pp.102–112.
- Korobov, E.D., 2015. The Influence of Windfall Disturbances on the Structure and Dynamics of Ground Beetle Populations (Coleoptera , Carabidae) in the Spruce Forests of the Central Forest Nature Reserve. , 46(6), pp.595–599.
- Kuuluvainen, T., 2009. Forest Management and Biodiversity Conservation Based on Natural Ecosystem Dynamics in Northern Europe : The Complexity Challenge. , 38(6), pp.309–315.
- Lange, M. et al., 2014. Forest Ecology and Management Effects of forest management on ground-dwelling beetles (Coleoptera ; Carabidae , Staphylinidae) in Central Europe are mainly mediated by changes in forest structure. , 329, pp.166–176.
- Larsen, C.P.S., 1996. Fire and climate dynamics in the boreal forest of northern Alberta , Canada , from ad 1850 to 1989.
- Légaré, J., Hébert, C. & Ruel, J., 2011. Alternative Silvicultural Practices in Irregular Boreal Forests : Response of Beetle Assemblages. , 45(July).
- Lehnert, L.W. et al., 2013. Conservation value of forests attacked by bark beetles : Highest number of indicator species is found in early successional stages. *Journal for Nature Conservation*, 21(2), pp.97–104.
- Lindblad, I., 1998. Wood-inhabiting fungi on fallen logs of Norway spruce : relations to forest management and substrate quality. , 18(2).
- Magura, T. et al., 2015. Forest Ecology and Management Recovery of ground-dwelling assemblages during reforestation with native oak depends on the mobility and feeding habits of the species. *Forest Ecology and Management*, 339, pp.117–126.
- Magura, T., Tóthmérész, B. & Elek, Z., 2003. Diversity and composition of carabids during a. , (Samways 1994), pp.73–85.
- Martikainen, P., 2001. Conservation of threatened saproxylic beetles : significance of retained aspen *Populus tremula* on clearcut areas. , (49).
- Martikainen, P., Kouki, J. & Heikkala, O., 2006. The effects of green tree retention and subsequent prescribed burning on ground beetles (Coleoptera : Carabidae) in boreal pine-dominated forests. , 29(5), pp.659–670.
- Martikainen, P., Siitonen, J. & Kaila, L., 1999. Bark beetles (Coleoptera , Scolytidae) and associated beetle species in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. , 116, pp.233–245.
- Mccullough, D.G., Werner, R.A. & Neumann, D., 1998. Fire and insects in northern and boreal forest ecosystems of Nort America 1.
- Moretti, M. et al., 2010. Fire-induced taxonomic and functional changes in saproxylic beetle communities in fire sensitive regions. *Ecography*, 33(4), pp.760–771.
- Müller, J. et al., 2008. The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park : from pest to keystone species. , pp.2979–3001.
- Muona, J. & Rutanen, I., 1994. The short-term impact of fire on the beetle fauna in boreal coniferous forest.
- Nappi, A. et al., 2010. Effect of fire severity on long-term occupancy of burned boreal conifer forests by saproxylic insects and wood-foraging birds. *International Journal of Wildland Fire*, 19(4), pp.500–511.
- Niemelä, J., Koivula, M. & Kotze, D.J., 2007. The effects of forestry on carabid beetles (Coleoptera : Carabidae) in boreal forests. , pp.5–18.
- Niemelä, J., Langor, D. & Spence, J.R., 1993. Effects Harvesting of Clear-Cut on Boreal Assemblages (Coleoptera : Carabidae) in Western. , 7(3), pp.551–561.

- Nittérus, K., Gunnarsson, B. & Axelsson, E., 2004. Insects reared from logging residue on clear-cuts. , (April), pp.53–61.
- Norvez, O., Hébert, C. & Bélanger, L., 2013. Impact of salvage logging on stand structure and beetle diversity in boreal balsam fir forest, 20 years after a spruce budworm outbreak.
- Paquin, P., 2008. Carabid beetle (Coleoptera: Carabidae) diversity in the black spruce succession of eastern Canada. *Biological Conservation*, 141(1), pp.261–275.
- Payette, S. et al., 1989. Recent Fire History of the Northern Québec Biomes Stable. , 70(3), pp.656–673.
- Phillips, I.D. et al., 2006. Salvage Logging, Edge Effects, and Carabid Beetles: Connections to Conservation and Sustainable Forest Management. *Environmental Entomology*, 35(4), pp.950–957.
- Pohl, G.R., Langor, D.W. & Spence, J.R., 2007. Rove beetles and ground beetles (Coleoptera : Staphylinidae , Carabidae) as indicators of harvest and regeneration practices in western Canadian foothills forests. , 7.
- Raffa, K.F. et al., 2008. Cross-scale Drivers of Natural Disturbances Prone to Anthropogenic Amplification : The Dynamics of Bark Beetle Eruptions. , 58(6), pp.501–517.
- Riecken, U. & Raths, U., 1996. Use of radio telemetry for studying dispersal and habitat use of *Carabus coriaceus* L. , 33.
- Rodrigo, A. et al., 2008. Changes of dominant ground beetles in black pine forests with fire severity and successional age. *Ecoscience*, 15(4), pp.442–452.
- Rowe, J.S., 1983. Concepts of Fire Effects on Plant Individuals and Species.
- Ryan, K.C. & Amman, G.D., 1996. Bark Beetle Activity and Delayed Tree Mortality in the Greater Yellowstone Area Following the 1988 Fires. , pp.151–158.
- Saint-Germain, M. et al., 2005. Short-term response of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) to fire and logging in a spruce-dominated boreal landscape. *Forest Ecology and Management*, 212(1-3), pp.118–126.
- Saint-Germain, M., Drapeau, P. & Hébert, C., 2004. Comparison of Coleoptera assemblages from a recently burned and unburned black spruce forests of northeastern North America. *Biological Conservation*, 118(5), pp.583–592.
- Saint-Germain, M., Drapeau, P., Buddle, C.M. 2008. Persistence of pyrophilous insects in fire-driven boreal forests: population dynamics in burned and unburned habitats. *Diversity and Distributions* 14, 713-720
- Schelhaas, M.-J., Nabuurs, G.-J. & Schuck, A., 2003. Natural disturbances in the European forests in the 19th and 20th centuries. , pp.1620–1633.
- Schroeder, L.M., 1992. Olfactory recognition of nohosts aspen. , 18(9), pp.1583–1593.
- Schütz, S. et al., 1999. Insect antenna as a smoke detector Rings of single-walled carbon nanotubes Taxon sampling revisited. , pp.3–4.
- Siitonen, J., 2001. Forest management , coarse woody debris and saproxylic organisms : Fennoscandian boreal forests as an example. , (49), pp.10–41.
- Similä, M. et al., 2002. Conservation of beetles in boreal pine forests: The effects of forest age and naturalness on species assemblages. *Biological Conservation*, 106(1), pp.19–27.
- Similä, M., Kouki, J. & Martikainen, P., 2003. Saproxylic beetles in managed and seminatural Scots pine forests : quality of dead wood matters. , 174, pp.365–381.
- Sippola, A., Siitonen, J. & Punttila, P., 2002. Beetle diversity in timberline forests : a comparison between old-growth and regeneration areas in Finnish Lapland. , (March), pp.69–86.
- Speight, M.C., 1989. Saproxylic invertebrates and their conservation.

- Spence, J.R. et al., 1996. Northern forestry and carabids : the case for concern about old-growth species. , 33.
- Stenbacka, F. et al., 2010. Saproxylic and non-saproxylic beetle assemblages in boreal spruce forests of different age and forestry intensity. , 20(8), pp.2310–2321.
- Svedrup-Thygeson, A. & Ims, R., 2002. The effect of forest clearcutting in Norway on the community of saproxylic beetles on aspen. , 106, pp.347–357.
- Swanson, M.E. et al., 2010. The forgotten stage of forest succession : early-successional ecosystems on forest sites In a nutshell :
- Thorn, S. et al., 2014. New Insights into the Consequences of Post-Windthrow Salvage Logging Revealed by Functional Structure of Saproxylic Beetles Assemblages. , 9(7).
- Toivanen, T., Heikkilä, T. & Koivula, M.J., 2014. Emulating natural disturbances in boreal Norway spruce forests: Effects on ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *Forest Ecology and Management*, 314, pp.64–74.
- Toivanen, T. & Kotiaho, J.S., 2010. The preferences of saproxylic beetle species for different dead wood types created in forest restoration treatments. *Canadian Journal of Forest Research*, 40(3), pp.445–464.
- Turner, M.G. & Romme, W.H., 1994. Landscape dynamics in crown fire ecosystems. , 9(1), pp.59–77.
- Victorsson, J., 2015. Community assembly of saproxylic beetles in old-growth forest and recently burnt forest.
- Victorsson, J., Wikars, L. & Ås, S., 2015. The positive effects of prescribed burning of clear-cuts on saproxylic beetle diversity are short-lived and depend on forest-fire continuity.
- Vindstad, O.P.L. et al., 2014. Numerical Responses of Saproxylic Beetles to Rapid Increases in Dead Wood Availability following Geometrid Moth Outbreaks in.
- Wermelinger, B., Duelli, P. & Obrist, M.K., 2002. Dynamics of saproxylic beetles (Coleoptera) in windthrow areas in alpine spruce forests. , 148, pp.133–148.
- Weslien, J. & Schroeder, L.M., 1999. Population levels of bark beetles and associated insects in managed and unmanaged spruce stands. , 115.
- Wikars, L., 1997. Effects of Fire and Ecology of Effects of Forest Fire and the Ecology of Fire-Adapted Insects. , (April 1997).
- Wikars, L.O., 2002. Dependence on fire in wood-living insects: An experiment with burned and unburned spruce and birch logs. *Journal of Insect Conservation*, 6(1), pp.1–12.
- Winter, M. et al., 2015. Forest Ecology and Management Multi-taxon alpha diversity following bark beetle disturbance : Evaluating multi-decade persistence of a diverse early-seral phase. *Forest Ecology and Management*, 338, pp.32–45.
- Yu, X., Luo, T. & Zhou, H., 2006. Distribution of carabid beetles among regenerating and natural forest types in Southwestern China. , 231, pp.169–177.

Kirjandus:

Frelich, L.E 2002. Forest dynamics and disturbance regimes – Studies from temperate evergreen-deciduous forests. Cambridge University Press

Kaudsed viited:

Anon., 2000. Metsien suojelun tarve Etelä-Suomessa ja Pohjanmaalla. Etelä-Suomen ja Pohjanmaan metsien suojelun tarve—työryhmän mietintö Suomenympäristö

437. Ympäristöministeriö

- Arnett, R.H., Thomas, M.C., Skelley, P.E. & Frank, J.H. 2002. American beetles: Vol 2. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea. CRC Press LLC, Boca Raton, Florida. 861 p.
- Berg, A., Ehnström, B., Gustafsson, L., Hallingback, T., Jonsell, M. & Weslien, J. (1994). Threatened plant, animal, and fungus species in Swedish forests - distribution and habitat associations. *Conservation Biology*, 8, 718-731.
- Bouget, C., in press. Short-term effect of windthrow disturbance on ground beetle communities: gap and gap size effects. In: Lövei, G., Toft, S. (Eds.), *European Carabidology 2003: Proceedings of the 11th European Carabidologists Meeting*. Danish Institute of Agriculture Science Reports.
- Gutowski, J.M., Kubisz, D., 1995. Entomofauna of windfall stands in the Bialowieza Primeval Forest. *Prace Instytutu Badawczego Lesnictwa* 91-129.
- Halme, E., and J. Niemelä. 1993. Carabid beetles in fragments of coniferous forest. *Annales Zoologici Fennici* 30:17-30.
- Hanski, I., Moilanen, A., Gyllenberg, M., 1996. Minimum viable population size. *Am. Nat.* 147, 527-541.
- Holliday, N.J., 1991. Species responses of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) during post-fire regeneration of boreal forest. *Can. Entomol.* 123, 1369-1389.
- Imbeau, L., Savard, J.-P.L., Gagnon, R., 1999. Comparing bird assemblages in successional black spruce stands originating from fire and logging. *Can. J. Zool.* 77, 1850-1860.
- Institutionen för skoglig resurshushållning. 2009. Skogsdata 2008. Aktuella uppgifter om de svenska skogarna från Riksskogstaxeringen. Tema: Skogens roll för klimatet. Institutionen för skoglig resurshushållning, SLU, Umeå, Sweden. [In Swedish.]
- Ishizuka, M., Ochiai, Y., Utsugi, H., 2002. Microenvironments and growth in gaps. In: Nakashizuka, M. (Ed.), *Diversity and Interaction in a Temperate Forest Community: Ogawa Forest Reserve of Japan*. Springer-Verlag, Tokyo, pp. 229-244.
- Lindenmayer, D., Burton, P.J., Franlink, J.F. 2008. *Salvage logging and its ecological consequences*. Island Press, Washington, DC, USA (2008) p.246
- Linder, P., Elfving, B., Zackrisson, O., 1997. Stand structure and successional trends in virgin boreal forest reserves in Sweden. *Forest Ecology and Management* 98, 17-33.
- Magura, T., and B. Tothmeresz. 1997. Testing edge effect on carabid assemblages in an oak-hornbeam forest. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 43:303-312.
- Martikainen, P et al. 1996. Intensity of forest management and bark beetles in non-epidemic conditions: a comparison between Finnish and Russian Karelia. - *J. Appl. Entomol.* 120:257-264.
- Otte, J., 1989. Ecological investigations on the importance of windthrow areas for the insect fauna, Part II. *Waldhygiene* 18, 1-36.
- Samuelsson, J., Gustafsson, L., Ingelög, T., 1994. Dying and Dead Trees—a Review of their Importance for Biodiversity. Threatened Species Unit, Uppsala.
- Schulz, U., 1998. Ein Beitrag zur Biodiversität im Wald: Aufgeklappte Wurzelteller [A contribution to forest biodiversity: the root plates]. *AFZ Der Wald* 20, 1263-1264.
- Sevola Y. 1999. Forest resources. In: Sevola Y. (ed.), *Finnish Statistical Yearbook of Forestry*. Finnish Forest Research Institute, Helsinki, pp. 31-73.
- Siitonen, J., Martikainen, P., 1994. Occurrence of rare and threatened insects living on

- decaying *Populus tremula*—a comparison between Finnish and Russian Karelia. *Scandinavian Journal of Forest Research* 9, 185–191.
- Siitonen, J., Martikainen, P., Punttila, P., Rauh, J., 1999. Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland, *For. Ecol. Manage.*, submitted.
- Syrjänen, K., Kalliola, R., Puolasmaa, A., Mattsson, J., 1994. Landscape structure and forest dynamics in subcontinental Russian European taiga. *Annales Zoologici Fennici* 31, 19–34.
- Tuomainen, T., 1999. Pohjois-Savon metsäkeskuksen alueen metsävarat ja niiden kehitys 1967–96. *Metsätieteen aikakauskirja* 2B. Metsäntutkimuslaitos, Suomen Metsätieteellinen Seura
- Wikars, L.-O, 1995. Clear cutting before burning prevents establishment of the fire-adapted *Agonum quadripunctatum* (Coleoptera: Carabidae), *Ann. Zool. Fenn.* 32; 375-384.
- Wikars, L. O. (2006). Åtgärdsprogram för bevarande av brandinsekter i boreal skog. Naturvårdsverket, Stockholm.

Mina, Leif-August Kirs,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) end loodud teose “Mardikakoosluste ajaline dünaamika häiringujärgse metsasuktsessiooni vältel”, mille juhendaja on Ann Kraut.
 - 1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
 - 1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **19.05.2016**