

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
LOODUSRESSURSSIDE ÕPPETOOL

Leif-August Kirs

**MARDIKAKOOSLUSTE DÜNAAMIKA
RAIEJÄRGSES METSASUKTSESSIOONIS**

Magistritöö

Juhendaja: Ann Kraut

TARTU 2020

Mardikakoosluste dünaamika raiejärgses metsasuktsessioonis

Intensiivne metsamajandamine lihtsustab metsastruktuuri, põhjustades spetsialiseerunud metsaliikide, näiteks kõdupuiduseoseliste liikide, mitmekesisuse vähenemist. Säilikpuude raiesmikele jätmise praktika eesmärk on rikastada raiejärgset taastuvat metsa vanast metsast pärinevate stuktuurielementidega. Säilikpuude pikaajaline mõju elustikule on veel suuresti teadmata. Käesolevas magistritöös uuriti säilikpuude mõju metsastruktuurile, mardikakooslustele ning nende omavahelisele dünaamikale 10-aastalise suktsessiooni vältel raiejärgsetes noorendikes. Töö käigus avastati, et teise raiejärgse kümnendi jooksul on säilikpuude suremus madal ning üldine kõdupuidu maht ja mitmekesisus väheneb oluliselt. Sellest hoolimata üldine mardikate arvukus ja liigirikkus suurenes, samal ajal kui puidumardikate arv püsis samal tasemel. Hilisest valgustusraiest tekkinud värske kõdupuit võis tegelikku kõdupuidu kadu varjutada, mistõttu on oluline uurida raiejäätmete väljaveo mõju esimesest suktsessioonifaasist väljunud noorendikes. Mardikakoosluste liigiliste koosseisude ajalise märgatava muutuse põhjuseks olid nii kõdupuidu mahu vähenemine kui ka tekkinud võrastikust muutunud valgusolud.

Märksõnad: säilikpuud, mardikalised, metsa majandamine, bioloogiline mitmekesisus, kõdupuit

Dynamics of beetle communities along post-harvest forest succession

Forest management for wood alters ecosystem structures and processes and has led to habitat loss and decline of highly specialized forest species e.g. deadwood dependent species. Retention forestry is used to bring the biological legacies of forest harvesting closer to those of natural disturbances. Although widely used, the effects of the method on species communities in the longer term are still relatively poorly known. This thesis aims to investigate what effect do retained green trees have on forest structure, beetle communities and their mutual dynamics over ten years period of development of early-successional forests. The study demonstrated that during second post-harvesting decade the mortality of retained trees is low which results in significant drop in deadwood volume and diversity. However, overall beetle abundance and species richness increased while numbers of saproxylic beetles stayed unchanged. Slight fresh deadwood input from recent thinning operations may have shadowed the effects of actual decrease of deadwood and future studies on slash removal from over ten years old early-successional forests are needed. Species composition of beetle assemblages changed significantly along ten years period due to reduction of deadwood and change in canopy openness.

Keywords: retention trees, beetles, forest management, biodiversity, deadwood

Sisukord

1. Sissejuhatus	6
2. Kirjanduse ülevaade	8
2.1 Metsa suksessioon	8
2.2 Lageraie kui häiring	9
2.3 Säilikpuude mõiste ja olulisus	11
2.4 Säilikpuude ja saproksüülsete mardikate seos	12
3. Metoodika	14
3.1 Uurimisalad	14
3.2 Puistu struktuuri mõõtmine	15
3.3 Mardikate püüdmine ja määramine	16
3.4 Andmetöötlus	17
3.5 Autori roll	19
4. Tulemused	20
4.1 Muutused puistu struktuuris	20
4.2 Muutused mardikakooslustes	24
5. Arutelu	29
Kokkuvõte	33
Summary	34
Tänuavaldus	35
Kasutatud kirjandus	36
Lisa 1. Uuritud aladel esinenud Soome, Rootsi ja Läti punastesse nimestikesse (ohulähedane ja kõrgemad kategooriad) kuuluvad liigid	42
Lisa 2. Uuritud aladel esinenud puidukahjurid	43

1. Sissejuhatus

Kaasaegse säästliku metsamajandamise keskne eesmärk on tagada metsast pärinevate ökosüsteemiteenuste kättesaadavuse järjepidevus, säilitades samal ajal sealset looduslikku mitmekesisust (Kuuluvainen, 2009). Looduslikule metsamaastikule ja selle moodustavatele puistutele on iseloomulik struktuurne heterogeensus, mis tähendab erinevate elementide nagu elus-, tüügas- ja lamapuude kvalitatiivset ning ruumilist mitmekesisust. Lisaks vanale metsale iseloomustab kõrge struktuuriline kompleksus ka häiringutest – põlengutest ja tuulekahjustustest – taastuvat noort metsa, mida asustab omanäoline spetsialiseerunud elustikukooslus (Franklin *et al.*, 2002).

Eelmisest sajandist alguse saanud metsamajandamise intensiivistumise tulemusena on metsastruktuur muutunud homogeensemaks, mille tõttu kaotavad rangelt spetsialiseerunud liigirühmad elupaikasad ja ressursse (Siitonen *et al.*, 2000). Eriti tundlikuks on osutunud kõdupuiduga seotud elustik, kellest suur osa sõltub looduslike häiringudünaamikate esinemisest (Esseen, 1997; Jonsell, 1998). Seega on looduskaitsest seisukohast oluline küsida, kui suures ulatuses järgivad kasutatavad metsamajandamise praktikad looduslike dünaamikate olemust ja kas need tagavad elustiku säilimise ka pikas perspektiivis (Lindenmayer *et al.*, 2006)?

Eelmise sajandi 90ndatel aastatel võeti kasutusele säilikpuude raiesmikele jätmise praktika, mis tähendab üksikute elusate, eelistatult vanade ja ökoloogiliselt väärtuslike, puude raiest säästmist (Rosenvald *et al.*, 2008). Säilikpuude peamised eesmärgid on puhverdada raiejärgseid ebasobivaid tingimusi vanadele metsadele spetsialiseerunud liikidele ning tagada kõdupuidu pidevat olemasolu taastuvas metsas (Lindenmayer *et al.*, 2012). Paljud uuringud on näidanud säilikpuude positiivset mõju raiejärgsetele metsakooslustele (Koivula & Vanha-Majamaa, 2020).

Säilikpuude mõju elustikule on küll palju uuritud, kuid seniajani katavad teadmised suuresti vaid esimese raiejärgse kümnendi. Tulenevalt praktika suhteliselt hiljutisest kasutuselevõtust napib esimesest suktsessioonifaasist väljunud noorendikke käsitlevatest töödest (Johansson *et al.*, 2013). Lisaks on enamasti uuritud Põhja-Ameerika ja Fennoskandia boreaalseid metsi, kus eelnev majandamisintensiivsus ja säilikpuude jätmise praktika on erinev Eesti kontekstist (Lõhmus & Kraut, 2010; Rosenvald, 2019).

Käesoleva töö eesmärk oli uurida säilikpuude mõju mardikakoosluste (eriline tähelepanu puidumardikatele), metsa struktuuri ning nende omavaheliste dünaamikate muutusele kümneaastase suktsessiooni jooksul metsanoorendikes. Uuriti nimetatud näitajate sõltuvust

säilikpuude (mitte)olemasolust ning võrreldi dünaamikate varieerumist salu- ja palumetsas kahel kümneaastase vahega ajahetkel.

Töös on valitud säilikpuude elustikumõju hindamise indikaatoriteks saproksüülsed mardikad. Saproksüülseks nimetatakse organismi, kes vähemalt ühe perioodi oma elutsükli sõltub surnud puidust kas otseselt, sellest toitudes, või kaudselt, olles seotud teiste kõdupuidust sõltuvate organismidega. Saproksüülsed mardikad on üks kõige liigirikkamatest rühmadest, kes on ohustatud intensiivsest metsamajandamisest (Speight, 1989).

Mardikate efektiivsus indikaatorina tuleneb nende suurest isendite arvust ja lühikesest elutsüklist, mis muudab nad muutuvate keskkonnatingimuste suhtes väga reaktiivseks. Lisaks on mardikad nišside poolest väga mitmekesine rühm, olles osalised paljudes ökosüsteemifunktsioonides (Sola, 2016).

Töö hüpoteesid:

- 1) nii raiejärgselt kui ka noorendiku faasis on sama metsatüübi piires säilikpuudega noorendikes mardikate liigirikkus (nii üldine kui eriti puidumardikate) suurem, kui säilikpuudeta noorendikes;
- 2) teise mõõtmise ajaks on säilikpuudega aladel kõdupuidu maht esimese mõõtmisajaga võrreldes oluliselt vähenenud ja paralleelselt väheneb puidumardikate liigirikkuse erinevus säilikpuudega ja säilikpuudeta noorendike vahel;
- 3) mardikate arvukus sama metsatüübi piires ei erine säilikpuudega ja säilikpuudeta alade vahel;
- 4) salumetsas on mõlema majandusvõtte puhul liigirikkus ja arvukus kõrgem kui palumetsas, ning liigilised koosseisud kahe metsatüübi vahel erinevad.

2. Kirjanduse ülevaade

2.1 Metsa suksessioon

Mets on ökosüsteem, kus domineerivaks eluvormiks on puud, kes loovad seal valitsevad spetsiifilised ökoloogilised tingimused, mis väljenduvad puistu struktuurilistes, funktsionaalsetes ja elustikulistes omadustes. Need kolm metsa ökoloogilist seisundit kirjeldavat komponenti on omavahel tihedates vastastikustes seostes ning loovad üheskoos ökosüsteemi loodusliku mitmekesisuse. Nii määrab metsa struktuur esinevad mikroklimaatilised tingimused ja mikroelupaikade olemasolu; elustik koosneb liikidest, kes on kohastunud neile mikroelupaikadele; ning metsa funktsionaalsed eripärad väljenduvad elusa ja eluta komponentide vastastikmõjust tulenevate niššidena (Dieler *et al.*, 2017; Franklin *et al.*, 2002; Lindenmayer & Noss, 2006)

Metsa struktuur muutub ajas. Kindlasuunaline koosluste teisenemine ehk suksessioon on kirjeldatav eriilmeliste faaside vaheldumisega, mille põhilisteks indikaatoriteks on võrastiku liituvuse, rindelisuse ning surnud puidu mahu dünaamikad (Franklin, 2002). Loodusliku suksessioonidünaamika uurimine ja tundmine on oluline mitmel põhjusel: 1) mõistmaks mitmekesisust mõjutavaid faktoreid läbi erinevate elustikurühmadele vajaminevate tingimuste tundma õppimise; 2) eristamiseks loomulikke arenguteid välistest, näiteks kliimamuutuse mõjudest; 3) valimaks ökosüsteemi võimalikult vähe kahjustavaid majandamismeetmeid (Hilmers *et al.*, 2018).

Parasvõtme looduslikud metsad on mitmekesised eri suksessioonijärkudest moodustunud keskkonnad. Mosaiiksust põhjustavad väikseulatuslikud häiringud, nagu üksikute puude suremised ja murdumised, tekitades struktuurset heterogeensust. Loomuliku häiringurežiimi osaks, eriti boreaalses metsas, on ka ühe kuni kahe sajandi jooksul keskmiselt kord esinevad väga ulatuslikud häiringud – põlengud või tormid – milles sureb suur osa valitsevatest puudest. Sellise puistuvahetushäiringu järel arenev mets on valgusküllane ning rohke surnud puiduga (White, 1979). Noore metsa uurimine on pikka aega jäänud, võrreldes vana metsa uurimisega, tahaplaanile. Enamasti on keskendutud vaid varajaste faaside taimestiku, eriti puude järelkasvu, kirjeldamisele. Alles sel sajandil on laiemalt teadvustatud sellise arengujärgu ökoloogilist olulisust (Similä *et al.*, 2002; Swanson *et al.*, 2011; Donato *et al.*, 2012)

Looduslikust häiringust taastuvat metsa iseloomustab vanast metsast pärinevate elementide, näiteks üksikute ellujäänud vanade puude, jämedate lamapuude ja

tüügaspuude rohkus, mis koos valgusküllasusega tekitavad varajastest suktsessioonifaasidest mitmekesise ja omanäolise elustikukooslusega keskkonna (Lindenmayer *et al.*, 2000). Paljud metsaliigid, nende hulgas rohkelt kõdupuiduliike, on kohastunud eluks just sellistes häiringujärgsetes metsades, hakates tekkinud ressursirikast ala koos generalistidega kiirelt koloniseerima (Niemela, 1997). Valgusolude paranemisega suureneb alustaimestiku liigirikkuse, mille järel tõusevad herbivoorsete putukate ning neist toituvate teise taseme konsumentide, nii lüljalgsete kui ka lindude, liigirikkuse (Bouget & Duelli, 2004; Hilmers, 2018).

Vanade metsade liikide jaoks, kes ei talu suuri temperatuurikõikumisi ning vajavad niiskemat ja varjulisemat substraati, peetakse eriti oluliseks just häiringueelsest metsast pärinenud komponentide rolli. Taolised elemendid, niinimetatud päästepaadid ehk refuugiumid, mis pakuvad sobilike mikrokliimaatiliste tingimustega elupaikasad, aitavad muidu mitesobiliku faasi üle elada (Lindenmayer *et al.*, 2006) ning püsides läbi mitme järgneva suktsessioonifaasi, toetavad vanale metsale iseloomuliku koosluse taastumist

Suur osa varajasi suktsessioonifaase kirjeldavaid töösid keskendub vaid elustiku uurimisele. Mõistmaks organismide mitmekesisuse muutuste taga olevaid faktoreid, on vaja rohkem tähelepanu pöörata ka elupaikade struktuurielementidele (Lindenmayer *et al.*, 2000).

2.1 Lageraie kui häiring

Tänapäeval on põhiliseks metsa majandusvõtteks lageraie. See on saanud põlengute ja tormikahjustuste asemel levinuimaks puistuvahetusi põhjustavaks häiringuks, kuigi erineb viimastest märkimisväärselt oma intensiivsuse, ulatuse ning sageduse poolest (Esseen, 1997; Kuuluvainen, 2009). Lageraie mõju metsa struktuurile võrdluses looduslike häiringute mõjuga on palju uuritud.

Lageraiest taastuva metsa struktuur on loodusliku häiringu järgest palju homogeensem, erinedes viimastest vanast metsast pärinenud elementide, eriti suurediameetrilise ja kõrges kõduastmes lamapuidu vähesuse poolest (Siitonen, 2001; Stenbacka, 2010) Fennoskandias võib loodusliku ja majandusmetsa keskmine kõdupuidumahu erinevus küündida ligi 90%-ni. Noore suktsessioonifaasi puhul võib erinevus veelgi drastilisem olla, kui raiejärgsete pinnasetööde käigus eemaldatakse enamus kõdupuidust (Siitonen, 2001). Eesti raiesmikel oli olukord 2000ndatel parem: kõdupuidu maht ei erinenud oluliselt raie-eelse metsa omast, sest 90% ulatuses uuenes mets looduslikult ning surnud puitu ei koristatud

(Lõhmus *et al.*, 2013). Siiski on Eesti küpsetes majandusmetsades suurediametrilist kõdupuitu (>20 cm) ligi 2 korda vähem, kui looduslikes vanades metsades on (Lõhmus & Kraut, 2010).

Metsaelustiku liigid ei ole lageraiest ühte moodi mõjutatud. Generalistid ning avamaastikuliigid, olles enamasti ka väga head levijad, koloniseerivad lageraieljärgseid metsaalasid tihti arvukalt. Negatiivseim on mõju häiringutundlikele, vanadele metsadele kohastunud liikidele, kes vajavad elupaigaks vanu puid või suurediametrilist kõdupuitu (Niemela, 1997). Paljud majandamisest ohustatud kõdupuiduliigid on, vastupidiselt vana metsa liikidele, spetsialiseerunud kasutama päikesele avatud kuivanud surnud puitu (Kaila *et al.*, 1997). On leitud, et sellised liigid on arvukad ka lageraielankidel, kuhu on jäetud piisavas mahus ja mitmekesisuses surnud puitu (Gibb *et al.*, 2006).

Fennoskandias, kus lageraie on olnud levinud praktika juba vähemalt poolt sajandit ja 90% metsade struktuur inimõju tõttu tugevalt lihtsustunud, on täheldatud paljude spetsialistidest metsaliikide hääbumist ja väljasuremist (Esseen 1997, Siitonen 2001). Rootsi kõdupuiduga seotud selgrootute liikidest kuulub 30% punasesse nimestikku ning neist omakorda 80% on seotud vana metsaga (Jonsell, 1998; Gibb, 2006). Arvestades elupaiga kadumisest liigi väljasuremiseni kuluvat aega, võib arvata, et paljud liigid, kes tänapäeval veel arvukad, on väljasuremisvõlas. (Hanski, 2000) (Hanski, 2000) hinnangul võib Soome metsamaastikes juba toimunud muutuste tõttu väljasuremine ähvardada ligi tuhandet metsaliiki.

Maailma metsadest on bioloogilise mitmekesisuse säilitamiseks kaitse all 13% (FAO, 2015). Eestis on range kaitse all ligi 13% metsadest, millele lisandub 12,5% selliseid metsasid, kus majandamist on looduskaitse eesmärgil piiratud (Keskkonnaagentuur, 2017). Võttes arvesse suure osa metsade kaitse alla mitte kuulumise ja kasvava inimkonna üha suureneva surve metsadele, ollakse seisukohal, et ainuüksi kaitsealade moodustamine ei taga metsade tervisliku ökoloogilise seisundi säilimist (Lindenmayer, 2012; Dieler *et al.*, 2017). Eelmise sajandi lõpul hakati senist ainult puidule orienteeritud metsamajandamist ümber hindama ning võeti kasutusele multifunktsionaalse majandamise mudel, mille eesmärk on tagada üheaegselt metsade ökoloogiliste, majanduslike ja kultuuriliste väärtuste säilimine. Ökoloogiliste väärtuste kaitseks hakati majandusmetsades integreerima säästva metsanduse strateegiaid (Gustafsson *et al.*, 2012).

2.2 Säilikpuude mõiste ja olulisus

Loodushoidliku metsamajanduse läbivaks põhimõtteks on muuta raiest tulenevad mõjud võimalikult sarnaseks looduslike häiringute mõjudega. Selle saavutamiseks on üheks levinuimaks võtteks säilikpuude raiesmikele jätmine, mis võeti Euroopas ja Põhja-Ameerikas kasutusele 1990ndatel aastatel (Gustafsson *et al.*, 2012; Lindenmayer, 2012). Säilikpuude jätmise praktika varieerub piirkonniti. Metsaseaduse (2007) järgi on Eestis kohustus säilitada vähemalt 5 m³/ha kohta. Tegelikud jäetud mahud on tihipeale suuremad, riigimetsas keskmiselt 15 m³/ha kohta (<10% elusate puude mahust) (Rosenvald *et al.*, 2019). Eestis on tavaks jätta säilikpuud hajutatult ja üksikult. Fennoskandias on maht väiksem: keskmiselt säilitatakse ligi 3% elusate puude mahust ehk umbes 10 puud hektari kohta, ning enamasti agregeeritult (Koivula & Vanha-Majamaa, 2020).

Säilikpuude jätmisel nähakse kolme põhilist eesmärki: 1) refuugium vana metsa spetsialistidele, mis pakub sobiva mikrokliimaga elupaikasad, 2) raiejärgse metsa struktuuri ja funktsioonide mitmekesistamine, ressursid häiringuspetsialistidele; 3) metsa fragmenteerumise vähendamine halva levimisvõimega liikide levimise toetamiseks (Rosenvald & Lõhmus, 2008; Johansson, 2013).

Säilikpuu on ökoloogiliselt väärtuslikem, kui selleks valitakse võimalikult suure tüveläbimõõduga kõrgeima rinde puu, millel esineb erinevaid mikroelupaiku nagu näiteks suur võra, õõnsused, praod ja sambla- või samblikukate (Rosenvald & Lõhmus, 2008). Vana metsa liikide püsijäämise ja taaskoloniseerimise seisukohalt on oluline, et säilikpuude mõju kanduks läbi metsa arengu edasi. Sealjuures on oluline nii nende panus lamapuidu mahu suurenemisse kui ka säilimine elusate puudena (Lindenmayer, 2006; Gustafsson, 2012). Puudu on töödest, mis uuriksid jäetud säilikpuude efektiivsust elustiku säilitamisel, pidades silmas just nende ökoloogilise väärtuse ja suremuse suhet (Fedrowitz *et al.*, 2014). Rosenvald jt. (2019) leidsid Eestis uuringus, et ligi 40% uuritud säilikpuudest ei täitnud looduskaitse eesmärki.

Palju rohkem on uuritud säilikpuude mõju elustikule puude mahust ja ruumilisest paiknemisest lähtudes. On selge, et säilikpuude raiejärgne olemasolu, erinevalt täielikust lageraiest, avaldab positiivset mõju enamiku metsaliikide liigirikkusele (Rosenvald & Lõhmus, 2008). Samas on parimat säilikpuude mahukünnist ja eelistatud ruumilist paiknemist väga raske paika panna, sest erinevate funktsionaalsete rühmade vajadused on tugevalt varieeruvad (Johansson *et al.*, 2013; Koivula & Vanha-majamaa, 2020). Paljud liigirühmad – suur osa maapinnal elavatest lüljalgsetest (Koivula & Vanha-Majamaa,

2020), rohttaimedest (Vanha-Majamaa *et al.*, 2017), ektomükoriisaseentest (Varenius *et al.*, 2016), ksülofaagsetest puidumardikatest (Heikkala *et al.*, 2016) - tulevad standardite järgi majandatud metsades toime, näidates väikest tundlikkust säilikpuude mahule või ruumilisele paiknemisele. On aga fraktsioon spetsialistidest liike – vana metsa samblad, samblikud ja sõnajalgtaimed (Vanha-Majamaa *et al.*, 2017), torikseened (Suominen *et al.*, 2015), mütsetofaagsed puidumardikad (Heikkala *et al.*, 2016), maapinnal elavad halva levimisvõimega lüljalgsed (Koivula, 2002), kes on antud parameetritele väga tundlikud, vajades suuremaid mahtusid ning tihedamaid kogumikke. Säilikpuude jätmise praktika peaks lähtuma eelkõige selliste ohustatud liikide vajadustest (Rosensvald & Lõhmus, 2008; Koivula & Vanha-Majamaa, 2020).

Enamik tehtud töid hindab säilikpuude mõju väga lühikeses ajaskaalas – ühest viie aastani. Kuigi on tõestatud säilikpuude jätmise lühiajalist positiivset mõju elustikule, siis praegusel viisil ja mahus läbi viidud praktika efektiivsus pikas perspektiivis on endiselt hüpoteetiline (Hyvärinen *et al.*, 2005). Eesti andmetel surevad paljud säilikpuud esimestel dekaadidel – 35% kuue aastaga (Lõhmus ja Lõhmus), 55% kuueteist aastaga (Rosensvald *et al.*, 2019). Seega suur osa puudest ei jõua järgmisesse metsageneratsiooni, mis annab alust kahelda nende efektiivsuses vana metsa kooslusi pikas perspektiivis säilitada ja taastada (Rosensvald *et al.*, 2019). Lisaks on teadmata, kas säilikpuude jätmise praktika sellisel kujul tagab liikide säilimise ka maastiku tasemel (Rosensvald & Lõhmus, 2008).

2.3 Säilikpuude ja saproksüülsete mardikate seos

Uuringud on näidanud, et saproksüülsete mardikate liigirikkus tõuseb pärast raiet, saavutades maksimumi mõne aasta jooksul. Selline trend esineb sõltumatult säilikpuude olemasolust, sest värske surnud puidu maht ja mitmekesisus, raiejäätmete ja kändude näol, on vahetult pärast raiet suur. Samuti on liigiline koosseis selgelt eristuv raie-eelse metsa kooslusest (Hyvärinen, 2005; Kraut, 2016; Koivula & Vanha-Majamaa, 2020). Eriti arvukalt koloniseerivad värskest raiutud alasid päikesele avatud surnud puidule spetsialiseerunud ksülofaagid ning nendest toituvad röövmardikad. Selle kõrval on täheldatud aga seentega seotud puidumardikate liigirikkuse vähenemist (Heikkala *et al.*, 2016).

Ligi kümnendi möödumisel raiest saproksüülsete mardikate liigirikkus taas kahaneb, sest raiest jäänud surnud puit on selleks ajaks suurel määral kõdunenud. On kirjeldatud, kuidas säilikpuudega alal kahaneb liigirikkus ligikaudu raie-eelsele tasemele, samal ajal kui säilikpuudeta alal tundub madalamale. Samuti sarnaneb kümnendivanuse säilikpuudega

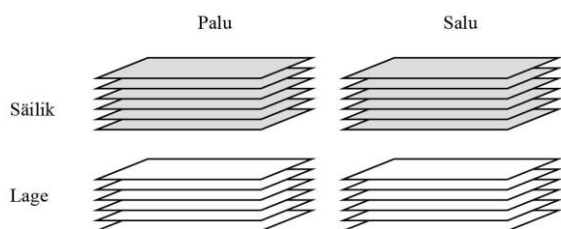
noorendike liigiline koosseis vana metsa omale rohkem, säilitades siiski selgeid erinevusi, kui säilikpuudeta noorendik (Heikkala *et al.*, 2016). See kinnitab säilikpuude võimet saproksüülide jaoks raiemõjusid leevendada, panustades pidevalt kõdupuidu juurdetekkimisele ja pakkudes refuugiumit vana metsa liikidele. Seda saab kindlalt väita aga üpris lühikese ajavahemiku kohta, ning arvestades suure osa säilikpuude suurt suremust juba varases faasis, on alust arvata, et praegused säilikpuude mahud pikemas ajalisel perspektiivis oma rolli ei täida (Rosenvald *et al.*, 2019).

On leitud, et esimese kümne aasta vältel ei mõjuta jäetud säilikpuude maht, isegi kui vahe on viiekordne (10 vs 50 m³/ha), saproksüülsete mardikate liigirikkust ega liigilist koosseisu oluliselt. Seda seletatakse puude kiirema suremusega, seega suurel mahul kõdupuidu juurde tekkimisega, väiksemal säilitatud tasemel (Heikkala, 2016; Koivula & Vanha-Majamaa, 2020). Säilitatud mahtude elustiku kaitsmise efektiivsus edasistel kümnenditel on täitmist vajav teadmistelünk.

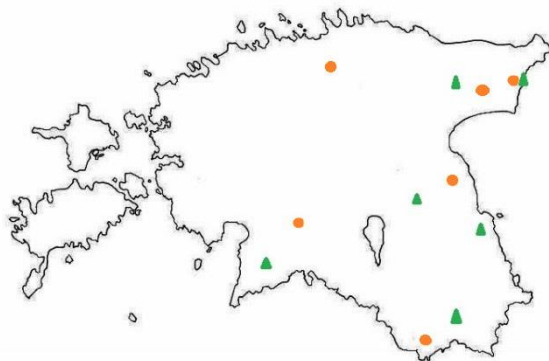
3. Metoodika

3.1 Uurimisalad

Uuring viidi läbi 24 raiesmikul, millest pooltel oli tehtud raie ilma säilikuud jätmata (edaspidi “lage”) ning teisel pooltel olid säilikuud jäetud (edaspidi “säilik”). Omakorda jagunesid mõlema majandustüübiga alad salu- ja palumetsadeks, moodustades 4 erinevat majandustüüp-kasvukohatüüp paari (joonis 1). Alad asusid peamiselt Lõuna- ja Ida-Eestis ning paiknesid sama metsatüübi kuid erineva majandustüübiga alade paaridena (joonis 2). Ühe paari alad olid valitud võimalikult lähestikku, et vähendada piirkonnast tulenevat mõju. Keskmine alade kaugus paaris oli 1,8 km. Prooviala suurus oli keskmiselt 2 ha. Majandus- ega kasvukohatüübi kaupa ei ole alade vahemaade ega suuruste erinevused statistiliselt olulised.



Joonis 1. Uuringus olid faktoriteks metsatüüp ja majandusvõte. Iga faktorkombinatsioon oli replitseeritud kuus korda.



Joonis 2. Uuringualade paiknemine. Iga punkt tähistab ühte alade paari. Kolmnurgad tähistavad salu alasid, ringid palu alasid.

Metsa struktuurielementide ja mardikakoosluste muutuse hindamiseks koguti proovialadelt andmeid kahel korral 10-aastase vahega. Esimesel korral püüti mardikaid 2006. aastal ning struktuurielemente mõõdeti aastatel 2006 ja 2007. Aastal 2006 olid proovialade keskmine raiejärgne vanus 7 aastat. Teist korda püüti mardikaid aastal 2016 ning struktuuri mõõdeti

aastal 2018. Nii palu kui ka lagedad alad on keskmiselt 2,5 aastat varem raiutud kui vastavalt salu ($t=-3,86$, $df=46$ $p<0,001$) ja säilikalad ($t=3$, $df=46$, $p=0,004$).

3.2 Puistu struktuuri mõõtmine

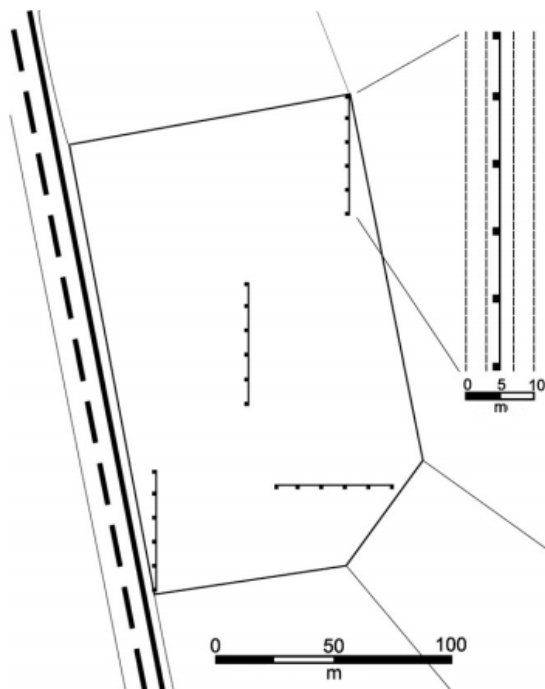
Metsa struktuurielemente mõõdeti igal alal viiel 50 m pikkusel transektil, millest neli paiknesid põhja-lõunasuunaliselt ning üks nendega risti (joonis 3). Lamapuiduvaestel aladel lisati üks risttransekt, et suurendada loendatud lamapuiduühikute valimit.

Terve 50 m ulatuses loendati:

- 1) elusad puud ≥ 10 cm rinnasdiameetriga – kuni 2 m ühele poole nõöri. Mõõdeti rinnasdiameeter, kõrgus, määrati liik;
- 2) lamapuit ≥ 10 cm diameetriga nõöri ristumiskohas. Mõõdeti diameeter, määrati liik, tekkeviis (looduslik või raiutud) ning kõduaste.

Iga kümne meetri tagant loendati meetrisel lõigul:

- 1) peen kõdupuit diameetriga 0,3-9,9 cm. Mõõdeti diameeter, määrati liik ning kõduaste.
2016. aastal loendati kõik $>2,3$ cm diameetriga kõdupuit kogu 50 m ulatuses.



Joonis 3. Transektide paiknemine proovialadel. Allikas: Lõhmus & Kraut, 2010

Säilikuude arv alal loendati loendusaegetelt ortofotodelt, kasutades ka maapinna kõrgusmudelit. Autor möönab, et täpset arvukust sellisel meetodil määrata ei ole võimalik, kuid suhteline muutus 10 aasta jooksul on näha. Meetodi kasutamist õigustab ka asjaolu, et mõõdetavate aastate vaheline hinnatud madal suremusprotsent peegeldab ka teise

struktuurimõõtmise ajal registreeritud väga madalat tuuleheitena või tormimurruna langenud säilikuude arvu (viis). Tüügaspuid sellisel kaugmeetodil loendada ei saa, neid andmestik ei peegelda.

3.3 Mardikate püüdmine ja määramine

Mardikaid püüti akenpüünistega (joonis 4), mis koosnesid lehtrist, kahest läbipaistvast risti asetuvast pleksiklaasist (25x40 cm) ning kaanest. Lendavad putukad kukkusid pleksiklaasi pihta põrgates lehtris olevasse soolalahusesse. Püünised kinnitati puutüvedele ligi 1,3 m kõrgusele ning võimalikult ala keskele, et vältida piirnevate alade mõju. Igale alale paigaldati 2 püünist (kokku 48), mis olid väljas mai keskpaigast septembri alguseni, ning mida tühjendati suve jooksul vähemalt 3 korda. Iga tühjenduskorra püünisesisu säilitati eraldi etanooli 70% vesilahuses ning sealt eraldati määramiseks kõik mardikalised.



Joonis 4. Akenpüünis

Mardikad määrati reeglina liigini, erandina määrati osa isendeid (alam)sugukonna või perekonna tasemeni. Sugukonna tasemeni jäeti lühitiiblased (*Staphylinidae*) ning alamsugukonna tasemeni isendid, keda oli kehaosade puudumise tõttu võimatu täpsemini määrata. Kui isend kuulus perekonda, kus on palju sarnaseid raskesti eristatavaid ning samal ajal püükides suurel arvul esinevaid liike, või kui kehaosade puudumine takistas liigini määramist, siis määrati ta perekonna tasemeni. Iga perekonnani ja (alam)sugukonnani määratud takson võrduvad analüüsis liigiga.

Nomenklatuuri aluseks võeti Silfverbergi (2010) kataloog. Põhilisteks kasutatud määrajateks olid Merivee & Remmi (1973) “Mardikate määraja”, Voolma jt (1997) “Eesti üraseklaste määraja”, Habermanni (1968) “Eesti jooksiklased” ning internetimääraja *Mike’s Insect Keys*¹. Määramisel kasutati ka andmebaasi *Beetlebase*² abi. Raskemini määratavaid liike aitas identifitseerida Uno Roosileht.

Määratud liikide seast eristati kõik saproksüülsed (Kraut 2020, avaldamata) ning puidukahjuriteks peetavad liigid (Laas jt, 2011). Lisaks eristati kõik Eesti, Läti, Soome ning Rootsi Punaste Raamatute mardikaliigid, kes kuuluvad kategooriatesse hävinud, kriitiliselt ohustatud, ohustatud, ohualtid ja ohulähedased.

3.4 Andmetöötlus

Andmeanalüüsis otsiti vastust küsimusele: kuidas muutuvad metsastruktuur ja mardikakooslused 10 aasta jooksul. Seda analüüsiti korduvmõõtmistega ANOVA abil, kus sõltumatute faktoritena oli aeg grupeeriv tunnus, ning majandustüüp ja kasvukohatüüp gruppidevahelisteks tunnusteks. Normaalkaotusele vastavust kontrolliti Shapiro-Wilk testiga ning dispersioonide võrdsust Levene testiga. Andmestiku teisendamise muudeti andmestik võimalusel testide eeldustele vastavaks. Eeldustele mittevastavaid andmeid analüüsiti mitteparameetriliste testidega: Mann-Whitney U testiga analüüsiti kasvukohatüübi ja majandustüübi mõju, Wilcoxon'i paarilise testiga analüüsiti muutusi ajas. Analüüsid tehti tarkvaraga STATISTICA 13 (StatSoft Inc, 2011).

Sõltuvate faktoritena iseloomustavad mardikakooslusi isendite arv, liigirikkus ning Shannoni liigilise mitmekesisuse indeks. Mõne püünise lekke ning purunemiste tõttu oli püügipäevade arv aladel erinev, mistõttu isendite arv standardiseeriti püügipäeva kohta. Liigirikkus ei sõltunud püügipäevade arvust, seega liikide arvu kasutati analüüsides standardiseerimata kujul.

Isendite arvust jäeti analüüsiks välja kaks raisamardikaliste liiki (*Nicrophorus vespilloides* ja *N. vespillo*), kes esinesid 2016. aasta proovides massiliselt (pooltel aladel 25% isenditest). Neid liike meelitas püünistesse kuhjunud liigikaaslaste spetsiifiline lõhn. Hüpotees, et raisamardikate massesinemise korral väheneb liikide arv ja ka üldine teiste liikide isendite arv, sest välditakse raisamardikatest tulenevat lõhna, kinnitust ei leidnud.

¹ <https://sites.google.com/site/mikesinsectkeys/Home>

² <http://beetlebase.com/>

Raisamardikate isendite osakaalu ja liikide arvu vahel ei ole sellise valimi puhul korrelatsiooni ($r_s=-0,002$; $N=24$; $p=1$). Samamoodi puudub seos raisamardikate isendite osakaalu ja teiste liikide isendite koguarvu vahel ($r_s=-0,09$; $N=24$; $p=0,65$).

Mõõdetud struktuuriandmete põhjal arvutati välja mitmed metsastruktuuri iseloomustavad suurused. Eluspuude arv hektari kohta (tk/ha) arvutati kahes suurusklassis (\varnothing 10-14,9 cm ja ≥ 15 cm); kõdupuidu mahud (m^3/ha) kolmes suurusklassis: lamapuidul diameetriga 10-19,9 cm, 20-29,9 cm ja >30 cm; varisel 0,3-1,9 cm, 2-4,9 cm ja 5-9,9 cm. Lamapuidu puhul eristati tekkeviisi järgi looduslik ja raiutud lamapuit. Nii lamapuidu kui ka varise kohta arvutati välja ka mahud erinevate kõduastmete kohta. Kõduastme tasemeid oli 1-5, alates toorest kuni tugevalt lagunenu, järgides Lõhmus & Kraut (2010) kirjeldatud meetodikat. Nii eluspuude kui lamapuude kohta arvutati välja ka Shannoni liigilise mitmekesisuse indeksid.

Mardikakoosluste analüüsiks kasutati programmi PC-ORD 6.07 (McCune, B. & Mefford M. J., 2011). Aja, kasvukohatüübi ja majandustüübi mõju uurimiseks mardikakoosluste liigilistele koosseisudele teostati NMS (*nonmetric multidimensional scaling*) analüüs. Andmestikust eemaldati vähem kui kolmel alal esinenud liigid, et vältida juhuslikult aladele sattunud liikide suurt osakaalu. Kogu mardikakoosluste analüüsis osales 176 liiki, puidumardikakoosluste puhul kasutati 91 liigi andmeid. NMS analüüs seadistati Sørenseni kaugusmõõdiku järgi ning andmetega teostati autopiloot režiimil 250 tsükli. MRPP (*multiresponse permutation procedure*) testiga kontrolliti, kas rühmitumine leitud mustri järgi on statistiliselt oluline. Lisaks tehti indikaatorliikide analüüs.

Ekslikult viidi teisel uuringuperioodil mardikapüük ning struktuurimõõtmine läbi ühel alal, mis valimisse ei kuulunud. Neid andmeid võrdlustesse sisse ei võetud. Seega on salu- ja lagealad muutusi hindavates analüüsides ühe ala võrra vähem esindatud, kui palu- ja säilikalad. Kõnealuse ala andmestik kaasati ordineerimisel.

3.5 Autori roll

Käesoleva töö autor osales mardikapüüniste ülespanekul, osaliselt tühjendamisel ning määras püütud mardikad. Samuti viis autor läbi metsastruktuuri mõõtmised, digitaliseeris saadud andmed ning arvutas nende põhjal välja vajalikud näitajad. Kõik kasutatud statistilised analüüsid, v.a. ordineerimine, ja tulemuste interpreteerimised tegi autor.

4. Tulemused

4.1 Muutused puistu struktuuris

Metsastruktuuri iseloomustavate tunnuste väärtused on välja toodud tabelis 2.

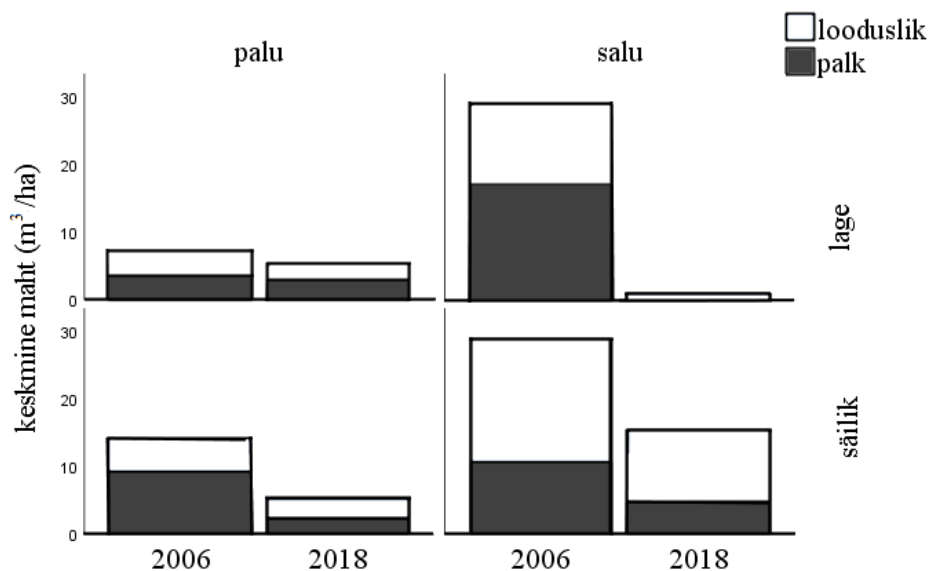
Säilikpuude arvu poolest eristus selgelt üks paluraiesmik, kus loendati ortofotode abil 2006. aasta seisuga olevat 40 säilikpuud hektari kohta. Ülejäänud 11 ala keskmine säilikpuude arv hektari kohta oli üheksa. Kui seda erandlikku ala mitte arvestada, siis salu- ja palumetsade vahel statistiliselt olulist erinevust säilikpuude arvus ei olnud. Säilikpuude suremus oli uuritava ajavahemiku jooksul keskmiselt kõigest 1% aastas, ning see ei erinenud kasvukohatüübiti. Säilikpuust heidetud lamapuid loendati teise uuringuetapi välitööde ajal viis ühikut kolmel erineval alal, mis kõik olid salumetsad.

Eluspuude ($DBH \geq 10$ cm) keskmine arv oli esimesel mõõtmisperioodil 15 ning teisel mõõtmisperioodil 271 puud hektari kohta. Eluspuude arv muutus ajas statistiliselt oluliselt mõlemas suurusklassis ($\varnothing 10-14,9$ cm $Z=4,2$, $p<0,001$; $\varnothing \geq 15$ cm $Z=2,9$; $p=0,003$). Saludes ja lagedates kasvas teise uurimispunkti ajal rohkem puid hektari kohta, kui vastavalt paludes ja säilikes, kuid need erinevused ei olnud statistiliselt olulised.

Lamapuude maht ($\varnothing \geq 10$ cm) vähenes mõõtmisperioodide vahel 2,6 korda ($F_{1,19}=33,8$, $p<0,001$) (joonis 5). Paludes oli oluliselt vähem lamapuitu ($F_{1,19}=7,1$, $p=0,015$), 2006. aastal oli see vahe 2,7-kordne. Aja jooksul vähenes see erinevus vaid 1,3-kordseks, mis näitab, et mahu muutuse erinevus ajas varieerub kasvukohatüübiti ($F_{1,19}=14,4$, $p=0,001$). Aeg-kasvukohatüüp koosmõju tuli esile salu lagedate alade väga madala teise mõõtmisperioodi lamapuidumahu tõttu (ligi 17-kordne erinevus võrreldes salu säilikutega). Esines ka aeg-kasvukohatüüp-majandustüüp koosmõju ($F_{1,19}=7,4$, $p=0,014$).

Lamapuude teise ($F_{1,19}=6,4$, $p=0,02$) ja kolmanda ($U=164,5$, $p=0,006$) suurusklassi mahule oli statistiliselt oluline kasvukohatüübi mõju – saludes on mõlemat suurusklassi rohkem. Erinevalt kolmandast suurusklassist, vähenesid esimese ($F_{1,19}=41,8$, $p<0,001$) ja teise ($F_{1,19}=20,1$, $p<0,001$) suurusklassi mahud ajaga statistiliselt oluliselt ning kasvukohatüübil oli sellele vähenemisele mõju ($F_{1,19}=18,3$, $p<0,001$; $F_{1,19}=6$, $p=0,024$ – vastavalt esimene ja teine suurusklass) – paludes, erinevalt saludest, ei olnud muutus oluline. Ainsana näitas tõusutrendi salu säiliku kolmanda suurusklassi lamapuude maht, kuid kasvukohatüüp-majandustüüp interaktsioon statistiliselt oluline ei olnud.

Varise (\varnothing 0,3-9,9 cm) mahumuutus ajas näitas sarnast trendi lamapuidu omaga. Varise maht vähenes mõõtmisperioodide vahel 4,5 korda ($F_{1,19}=68,6$, $p<0,001$) ja vähenesid kõik suurusklassid. Varise maht oli oluliselt suurem salumetsades ($F_{1,19}=5,4$, $p=0,03$), kuid mahumuutuses kasvukohatüübi mõju ei leitud, v.a. teise suurusklassi puhul, mille mahuvähendamise tempo oli salumetsades kiirem, kui palumetsades ($F_{1,19}=4,7$, $p=0,042$).

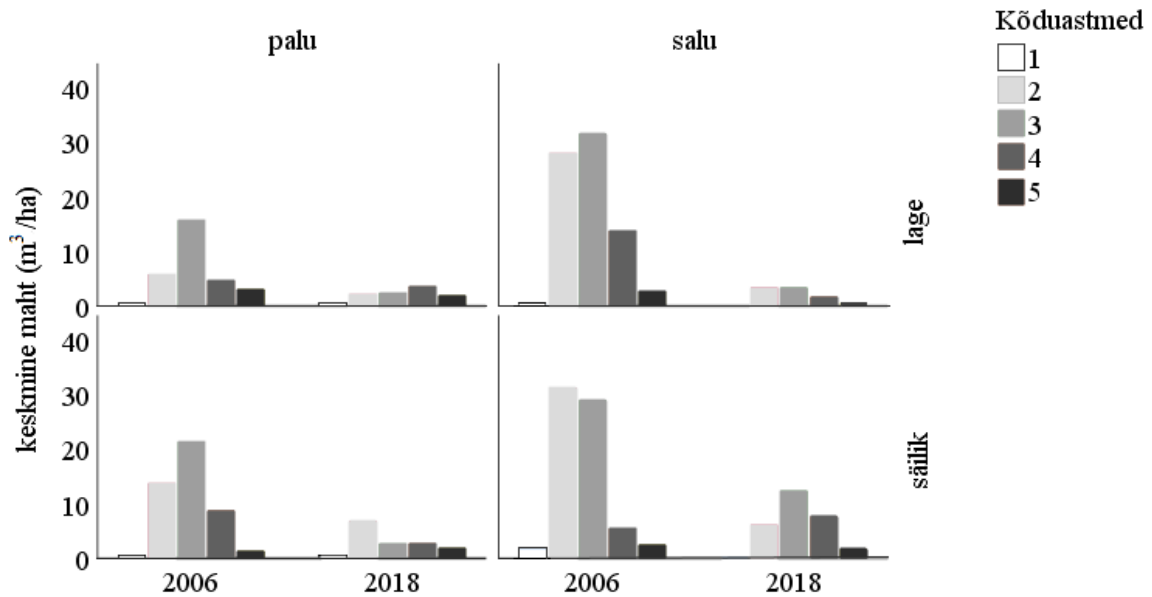


Joonis 5. Lamapuumahutude võrdlus aastate, majandus- ja kasvukohatüüpide vahel

Eluspuude ($U=155$, $p=0,011$) ja lamapuuude ($U=102$, $p<0,001$) liigiline mitmekesisus oli oluliselt suurem salumetsades. Lamapuuude mitmekesisusele avaldas mõju ka majandustüüp ($U=177$, $p=0,042$) – säilikes oli lamapuu oluliselt mitmekesisem. Ajas muutusid mitmekesisused oluliselt, kuid vastupidiselt. Lamapuuude mitmekesisus vähenes ($Z=2,19$, $p=0,028$), eluspuude mitmekesisus tõusis ($Z=3,5$, $p<0,001$).

2006. aastal oli kõdupuidu seas (lamapuu ja varis koos) esindatud rohkelt madalamate kõduastmete (1-3) klasse, moodustades tervelt 78% (ainult lamapuuud vaadates 73%) kõdupuidu mahust (joonis 6). 2018. aastaks väheneb nende kõduastmete osakaal märgatavalt. Teiseks mõõtmisaastaks oli madalamate ja kõrgemate (4-5) kõdunemisjärgus klasside suhe vastavalt 62% ja 38%, kuid ainult lamapuuud arvestades olid mahud ühtlustunud (vastavalt 49% ja 51%). Lamapuuude kõduastmeline mitmekesisus vähenes ajaga statistiliselt oluliselt ($F_{1,19}=15,6$, $p<0,001$). Esimese mõõtmise ajal oli salumetsas erinevas kõdunemisfaasis lamapuitu mitmekesisemalt, kui palumetsas, kuid teiseks mõõtmisajaks oli sealne mitmekesisus langenud palumetsast madalamale ($F_{1,19}=8$,

p=0,01). Palumetsas olulist muutust ei esinenud. Varise mitmekesisus kõduastmete kaupa ajaga ei muutunud.



Joonis 6. Kõdupuidu (lamapuu ja varis) mahud kõduastmete kaupa.

Tabel 1. Metsastruktuuri iseloomustavate tunnuste keskmiste väärtuste \pm SD võrdlus aastate, majandus- ja kasvukohatüüpide vahel. Eluspuude arv on tk/ha, kõdupuidu maht m^3/ha . DBH – rinnasdiameeter, H' – Shannoni liigilise mitmekesisuse indeks.

	lage		säilik	
	palu	salu	palu	salu
2006				
säilikpuude arv	0 \pm 0	0 \pm 0	15 \pm 13	8 \pm 3
kõigi eluspuude arv (DBH \geq 10 cm)	10 \pm 17	13 \pm 28	6 \pm 15	17 \pm 17
eluspuude arv (10-14,9 cm)	8 \pm 13	10 \pm 22	4 \pm 10	13 \pm 19
eluspuude arv (\geq 15 cm)	2 \pm 5	3 \pm 6	2 \pm 5	4 \pm 6
*eluspuude liigiline H'	0,1 \pm 0,3	0,1 \pm 0,3	0,1 \pm 0,3	0,3 \pm 0,5
\times *kogu lamapuuude maht ($\varnothing \geq$ 10 cm)	7,1 \pm 7,3	28,6 \pm 11	14 \pm 12,6	28,7 \pm 13,3
loodusliku lamapuuude maht	3,6 \pm 5,1	11,7 \pm 5,9	4,9 \pm 5,9	18 \pm 16,5
palgi maht	3,5 \pm 3,3	16,9 \pm 11,1	9,1 \pm 7,2	10,7 \pm 3,7
*lamapuuude maht (\varnothing 10-19,9 cm)	4 \pm 2,8	14,7 \pm 7,9	9 \pm 5,1	14,2 \pm 7,5
*lamapuuude maht (\varnothing 20-29,9 cm)	3,1 \pm 6	11 \pm 2,2	4 \pm 6,4	10,1 \pm 7,4
lamapuuude maht ($\varnothing \geq$ 30)	0 \pm 0	2,9 \pm 4,1	1 \pm 2,6	4,4 \pm 5,6
lamapuuude liigiline H'	0,1 \pm 0,2	0,8 \pm 0,5	0,4 \pm 0,3	1 \pm 0,4
*lamapuuude kõduastme H'	0,6 \pm 0,5	1 \pm 0,1	0,8 \pm 0,3	1 \pm 0,2
kogu varise maht (\varnothing 0,3 cm-9,9 cm)	26,9 \pm 19,6	53,8 \pm 13,5	37,5 \pm 21,6	47,7 \pm 21,6
varise maht (\varnothing 0,3 cm-1,9 cm)	6,2 \pm 4,3	12,7 \pm 6,4	10,3 \pm 7,6	12,6 \pm 5,1
*varise maht (\varnothing 2 cm-4,9 cm)	8,2 \pm 6	19 \pm 5	12,4 \pm 8,4	16,5 \pm 6,7

<i>varise maht (∅ 5 cm-9,9 cm)</i>	12,4 ± 10,8	22,1 ± 12,6	14,9 ± 12,4	18,7 ± 13,2
<i>varise kõduastme H'</i>	0,9 ± 0,2	1 ± 0,1	0,9 ± 0,2	0,9 ± 0,2
2018				
<i>säilikpuude arv</i>	<u>0 ± 0</u>	<u>0 ± 0</u>	<u>14 ± 12</u>	<u>7 ± 2</u>
<i>kõigi eluspuude arv (DBH ≥ 10 cm)</i>	276 ± 207	371 ± 339	207 ± 232	250 ± 115
<i>eluspuude arv (10-14,9 cm)</i>	263 ± 180	341 ± 329	191 ± 229	233 ± 115
<i>eluspuude arv (≥ 15 cm)</i>	13 ± 31	30 ± 33	16 ± 12	17 ± 13
<i>*eluspuude liigiline H'</i>	0,4 ± 0,3	0,8 ± 0,2	0,2 ± 0,3	1,1 ± 0,5
<i>×*kogu lamapuude maht (∅ ≥ 10 cm)</i>	5,1 ± 5,1	0,9 ± 1,9	5,3 ± 3,7	15,3 ± 12
<i>loodusliku lamapuude maht</i>	2,2 ± 3,2	0,9 ± 1,9	2,9 ± 1,5	10,6 ± 11,3
<i>palgi maht</i>	2,9 ± 3,9	0 ± 0	2,4 ± 2,8	4,7 ± 5,7
<i>*lamapuude maht (∅ 10-19,9 cm)</i>	4,1 ± 6	0,9 ± 1,9	4,5 ± 3,6	5,7 ± 6
<i>*lamapuude maht (∅ 20-29,9 cm)</i>	1 ± 2,7	0 ± 0	0,8 ± 1,3	3,3 ± 5,3
<i>lamapuude maht (∅ ≥ 30)</i>	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	6,3 ± 7,4
<i>lamapuude liigiline H'</i>	<u>0,1 ± 0,2</u>	<u>0,1 ± 0,3</u>	<u>0,1 ± 0,3</u>	<u>0,8 ± 0,4</u>
<i>*lamapuude kõduastme H'</i>	0,5 ± 0,4	0,1 ± 0,3	0,7 ± 0,6	0,6 ± 0,4
<i>kogu varise maht (∅ 0,3 cm-9,9 cm)</i>	5,4 ± 4,8	8,3 ± 5,2	9,1 ± 7,2	12,7 ± 7,8
<i>varise maht (∅ 0,3 cm-1,9 cm)</i>	1,7 ± 1,2	2,6 ± 1,2	1,6 ± 1,1	3,7 ± 2,2
<i>*varise maht (∅ 2 cm-4,9 cm)</i>	1,4 ± 1,2	2,5 ± 1,5	2,8 ± 2,1	4,3 ± 2,8
<i>varise maht (∅ 5 cm-9,9 cm)</i>	2,3 ± 2,7	3,2 ± 3,3	4,8 ± 4	4,8 ± 3,2
<i>varise kõduastme H'</i>	0,9 ± 0,5	1 ± 0,2	1 ± 0,4	0,8 ± 0,3

Ajas statistiliselt oluliselt muutunud tunnused on toodud *kaldkirjas*, * tähistab aja ja

kasvukohatüübi koosmõju, × tähistab aja, kasvukohatüübi ja majandustüübi koosmõju,

statistiliselt oluliselt kasvukohatüübi poolt mõjutatud tunnuste väärtused on **rasvaselt** ning

majandustüübi poolt mõjutatud tunnuste väärtused allajoonitult.

4.2 Muutused mardikakooslustes

Kokku püüti 13450 mardikat 53 sugukonnast ja 287 perekonnast. Liigi tasemele määrati 11752 isendit 468 liigist. Perekonna tasemeni määrati 1690 isendit 43 perekonnast, (alam)sugukonna tasemeni määrati 8 isendit 5 (alam)sugukonnast.

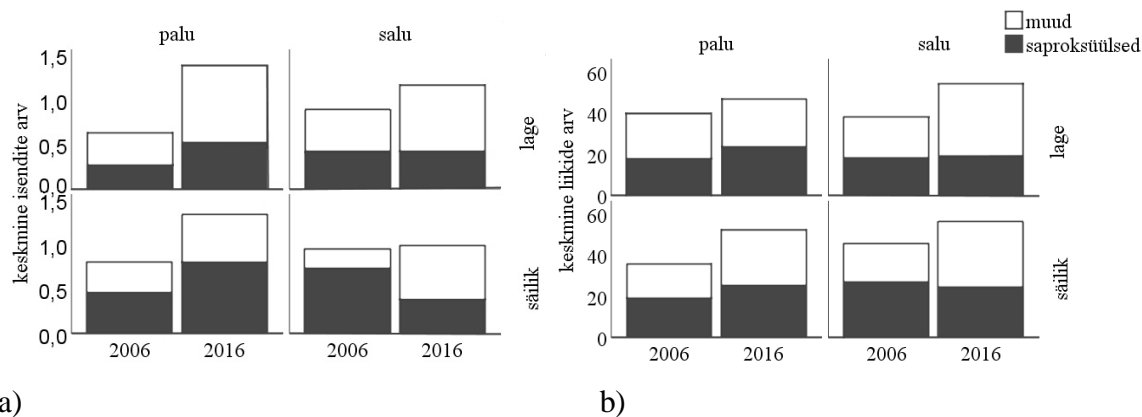
Tabel 2. Püütud mardikate aastatevaheline võrdlus

aasta	liike (isendeid)	saproksüülseid liike (isendeid)	punase raamatu liike (isendeid)	puidukahjuritest liike (isendeid)
2006	301 (3805)	149 (2199)	18 (190)	19 (84)
2016	372 (9645)	159 (2622)	19 (121)	8 (27)

Mardikakoosluste iseloomustavate tunnuste väärtused on välja toodud tabelis 3.

Isendite arv oli 2016. aastal keskmiselt 1,5 korda suurem, kui 2006. aastal, ning arvukuse tõus esines igas faktorpaaris, kuid siiski mitte statistiliselt oluliselt (joonis 7a). Arvukuse kasv oli palumetsades suurem, kui salumetsades. Salu säilikes isendite arv ajaga ei muutunud. Sarnane trend avaldus ka puidumardikate puhul: palumetsades nende arvukus 10 aasta jooksul pea kahekordistub, salumetsades langeb. Salu lagedates jäi puidumardikate isendite arv samale tasemele, säilikes aga kahanes ligi kahekordselt. Siiski, nii kõikide mardikate kui ka puidumardikate arvukuse muutus ajas ei erinenud kasvukohatüübiti statistiliselt oluliselt.

Mardikate liigirikkus oli teisel uuringuetapil statistiliselt oluliselt kõrgem ($F_{1,19}=6,1$, $p=0,02$) (joonis 7b). Esimesel püügiaastal oli keskmine liikide arv 40, teisel püügiaastal 52. Ühe püügiaasta piires oli samatüübiliste alade keskmine liigirikkus väga sarnane. Puidumardikate liikide arv muutus sarnaselt nende isendite arvule – saludes jäi liikide arv samale tasemele, paludes suurenes, kuid mitte statistiliselt oluliselt. Säilikaladel oli suurem puidumardikate liigirikkus, kuid mitte statistiliselt oluliselt. Suurenes mittepuidumardikate liigirikkus ($F_{1,19}=10,4$, $p=0,004$), seda salu aladel rohkem kui palualadel, kuid mitte statistiliselt oluliselt.



a)

b)

Joonis 7. Mardikate isendite (a) ja liikide (b) arvude võrdlus aastate, majandus- ja kasvukohatüüpide vahel. Isendite arv on standardiseeritud püügipäeva kohta.

Mardikate mitmekesisus ajaga suurenes, kuid statistiliselt ebaoluliselt. Mitmekesisuse muutus oli eri majandustüüpides vastassuunaline. Lagedates oli 2006. aastal mitmekesisus suurem kui säilikes, kuid ajaga see langes. Säilikaladel mitmekesisus ajaga tõusis ning 2016. aastaks oli säilikaladel liigiliselt mitmekesisem mardikakooslus, kuid lagealadel. Puidumardikate puhul jäi lagedatel aladel mitmekesisus ajas muutumatuks, küll aga tõusis mitmekesisus säilikaladel. Puidumardikate puhul oli näha mitmekesisuse suurenemist palumetsades ning vähenemist salumetsades. Ükski kirjeldatud erinevus ei osutunud siiski statistiliselt oluliseks.

Tabel 3. Mardikakooslusi iseloomustavate tunnuste võrdlus püügiaastate, majandus- ja kasvukohatüüpide vahel. (s) – püügipäevade kohta standardiseeritud arvukus. H' – Shannoni liigilise mitmekesisuse indeks.

	lage		säilik	
	palu	salu	palu	salu
2006				
kõikide isendite arv (s)	0,6 ± 0,2	0,9 ± 0,5	0,8 ± 0,4	1 ± 0,5
puidumardikate isendite arv (s)	0,3 ± 0,1	0,4 ± 0,2	0,5 ± 0,3	0,7 ± 0,5
kõikide liikide arv	40 ± 9	38 ± 18	36 ± 15	46 ± 14
puidumardikate liikide arv	18 ± 7	19 ± 9	19 ± 8	28 ± 8
kõikide mardikate H'	3,1 ± 0,4	3 ± 0,4	2,7 ± 0,4	3 ± 0,2
puidumardikate H'	2,3 ± 0,4	2,3 ± 0,4	2 ± 0,5	2,5 ± 0,3
puidukahjurite isendite arv	2,3 ± 1,7	3 ± 5,7	4,3 ± 4,2	4,8 ± 4,4
puidukahjurite liikide arv	1,5 ± 0,5	0,8 ± 1,1	2 ± 1,8	2,3 ± 2
punase nimestiku isendite arv	1,2 ± 1,2	4,2 ± 6,3	4,8 ± 6,8	21,5 ± 36,8
punase nimestiku liikide arv	0,8 ± 0,8	0,6 ± 0,5	1,5 ± 1,4	3,2 ± 2,3
2016				
kõikide isendite arv (s)	3,1 ± 0,4	3 ± 0,4	2,7 ± 0,4	3 ± 0,2
puidumardikate isendite arv (s)	1,4 ± 1	1,2 ± 0,6	1,3 ± 0,8	1 ± 0,6
puidumardikate isendite arv (s)	0,5 ± 0,3	0,4 ± 0,3	0,8 ± 0,6	0,4 ± 0,3
kõikide liikide arv	47 ± 14	54 ± 13	53 ± 13	57 ± 25

puidumardikate liikide arv	24 ± 9	19 ± 6	26 ± 10	25 ± 15
kõikide mardikate H'	3 ± 0,3	2,9 ± 0,4	3,2 ± 0,2	3,2 ± 0,4
puidumardikate H'	2,5 ± 0,4	2,1 ± 0,2	2,5 ± 0,4	2,5 ± 0,5
<i>puidukahjurite isendite arv</i>	0,7 ± 0,8	1,2 ± 0,8	2 ± 1,4	0,8 ± 1,3
<i>puidukahjurite liikide arv</i>	0,7 ± 0,8	1 ± 0,7	1,2 ± 0,8	0,5 ± 0,8
punase nimestiku isendite arv	2 ± 3,5	3 ± 1,2	2,8 ± 3	12,7 ± 17,2
punase nimestiku liikide arv	0,8 ± 1	1,6 ± 0,9	1,7 ± 1,5	3 ± 3,5

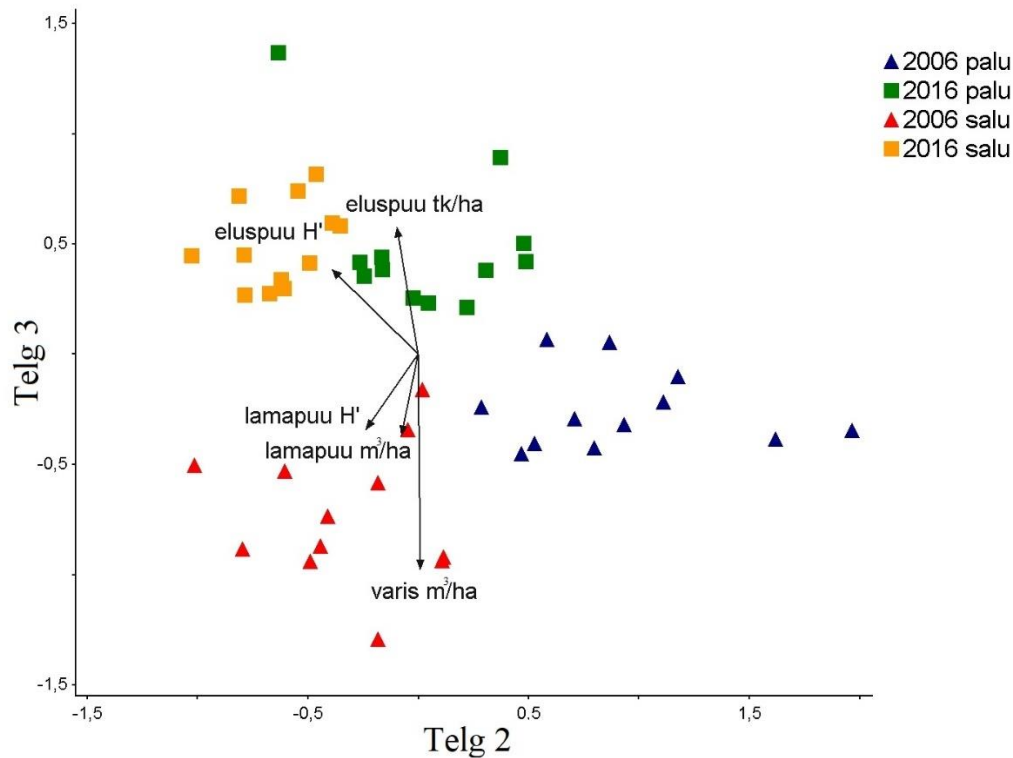
Ajas statistiliselt oluliselt muutunud tunnused on toodud *kaldkirjas*, statistiliselt oluliselt majandustüübi poolt mõjutatud tunnuste väärtused on **rasvaselt**.

Eesti Punase Raamatu liike püükides ei esinenud. Läti, Soome ja Rootsi punastesse nimestikesse kuuluvaid liike esines 30 ning isendeid 311 (lisa 1). Üksikisendina esines 14 liiki ning 48,5% kõikidest isenditest olid võöt-küürakmardikad (*Variimorda villosa*).

Säilikaladel esines punase nimestike liike statistiliselt oluliselt rohkem kui lagealadel (U=174,5, p=0,026) – ainult säilikaladel esines 19 liiki, ainult lagealadel 3. Kasvukohatüüp punase nimestiku liikide liigirikkusele ega arvukusele olulist mõju ei avaldanud - ainult saludes esines 14 liiki, ainult paludes 7 ning mõlemas 9. Ajas olulist muutust punase nimestiku isendite arvus ega liigirikkuses ei toimunud.

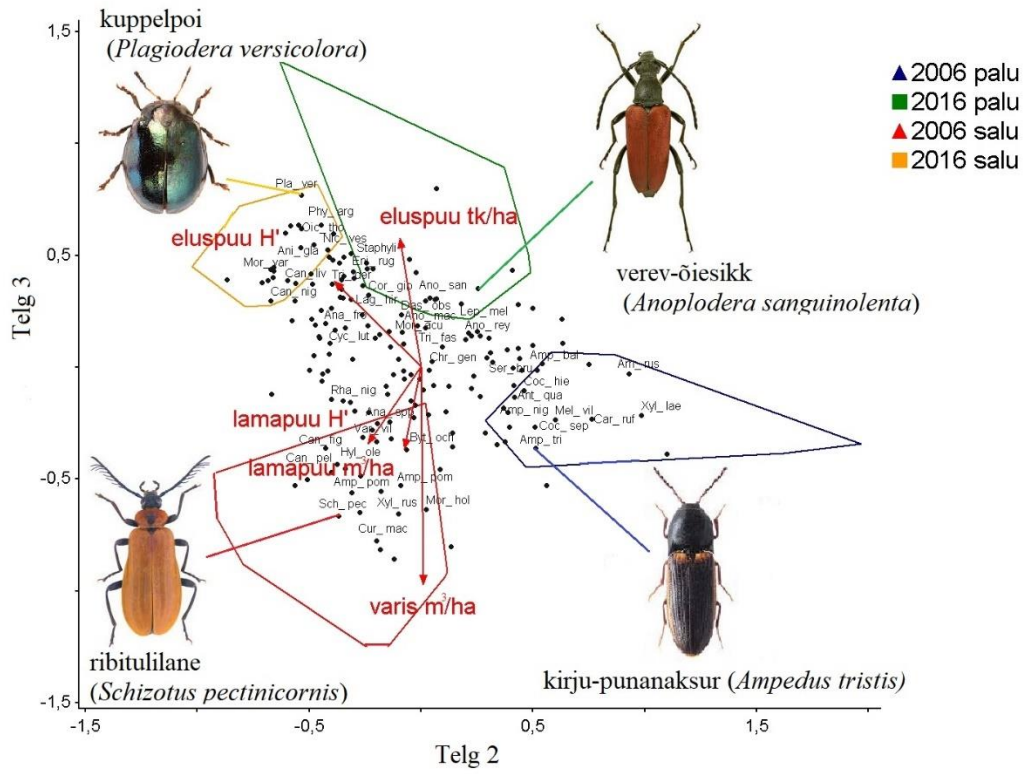
Puidukahjuriteks peetavate liikide massiliselt esinemist püükidega ei tuvastatud. Kokku püüti kahjurmardikaid 111 isendit 21 liigist (lisa 2). Nii isendite (Z=2,54, p=0,01) kui liikide (Z=2,32, p=0,02) arv vähenes aja möödudes statistiliselt oluliselt. Kasvukohatüüp ega majandusvõtte puidukahjurite arvukust ega liigirikkust ei mõjutanud.

Majandusvõtte koosluste koosseise ei mõjutanud, mistõttu ordineerimisel kasutati tunnusena kasvukohatüübi-püügiaasta kombinatsiooni (joonis 8). NMS näitab, et kooslused jaotuvad väga selgelt püügiaastate järgi. Samuti on püügiaastate sees näha selget eristumist palu- ja salumetsade mardikakoosluste vahel. Koosluste eristumist kinnitas ka MRPP test (p<0,001), kus kõik kasvukohatüüp-püügiaasta kombinatsioonid erinesid ka paaridevahelisel võrdlusel statistiliselt oluliselt (p<0,001). Puidumardikate kooslused muutusid samamoodi nagu kooslused kõikide mardikate puhul.



Joonis 8. Mardikakoosluste jaotus ruumis NMS analüüsi järgi. Joonisel on kuvatud teljed 2 ja 3, mis seletasid koosluste varieeruvusest kõige enam (vastavalt $r^2 = 0,44$ ja $r^2 = 0,32$). Vektoritena on kasutatud vähemalt ühe teljega korreleerunud ($r^2 > 0,2$) keskkonnatunnuseid: eluspuude arv (tk/ha), lamapuuude maht (m^3/ha), varise maht (m^3/ha), eluspuude ja lamapuuude Shannoni liigilise mitmekesisuse indeksid (H').

Indikaatorliikide analüüs (joonis 9) näitas, et igal aasta-kasvukohatüüp paaril on omad indikaatorliigid. 2006. aasta kooslusi defineerisid selgelt puidumardikad. Palumetsades näiteks kännusikk (*Arhopalus rusticus*; $p=0,02$) ja kirju-punanaksur (*Ampedus tristis*; $p=0,004$), salumetsades rooste-punanaksur (*Ampedus pomorum*; $p=0,001$) ja ribitulilane (*Schizotus pectinicornis*; $p=0,03$). 2016. aasta palumetsades olid endiselt indikaatoriteks valdavalt puidumardikad, näiteks verev-õiesikk (*Anoplodera sanguinolenta*; $p<0,001$) ja väike-kiitsaksikk (*Leptura melanura*; $p=0,001$). 2016. aasta salumetsades olid suurimateks indikaatoriteks aga herbivoorid, näiteks kuppelpoi (*Plagiodera versicolora*; $p=0,01$) ja punapea-pehmekoor (*Cantharis livida*; $p=0,001$).



Joonis 9. Mardikaliikide jaotumine ordinatsiooniruumis. Välja on toodud indikaatorliigid.

5. Arutelu

Magistritöö olulisemateks tulemusteks olid, et a) säilikpuudega noorendikes ei erinenud mardikakooslused säilikpuudeta noorendike omadest, b) 10-aastase suktsessiooni jooksul noorendike üldine mardikate isendite arv ja liigirikkus suurenes mittepuidumardikate arvelt, samas kui puidumardikate arv ei vähenenud, vaid püsis samal tasemel, c) 10-aastase suktsessiooni jooksul noorendikes muutub oluliselt mardikakoosluse liigiline koosseis, mille põhjuseks on peamiselt eluspuude ja kõdupuidu näitajate vastassuunalised muutused.

Arvestades, et teise uuringuetapi ajaks oli alade keskmine vanus 17 aastat, on säilikpuude madal suremus kooskõlas varasemalt tehtud tööde tulemustega, mille kohaselt on mõne raiejärgse aasta keskmine suremus kuni 10%, hakates seejärel langema kuni <3% peale (Rosensvald, 2008; Olson, 2015). Madal säilikpuude suremus kajastus ka selges lamapuude mahu vähenemises, kuigi salu säilikute ≥ 30 cm lamapuude mahu tõus tuleneb puhtalt säilikpuuheitest. Ilmselt on ka säilikpuudest tekkinud lamapuud nii harva esinevad struktuurielemendid, mille mahtu töös kasutatud metoodikaga ei ole võimalik adekvaatselt hinnata. Seda kinnitab vastandlik ≥ 30 cm lamapuude mahu muutuse trend palu ja salu säilikaladel, kuigi ortofotode järgi olid suremussuhted mõlemas kasvukohatüübis väga sarnased. Seega võib eeldada, et ka palumetsades esines siiski säilikpuuheidet, kuid struktuurimõõtmise käigus ei sattunud need lihtsalt transektidesse. Kõige kindlam on taolisi haruldasi elemente hinnata kohapealse absoluutloendusega.

Hoolimata säilikpuude vähesest suremusest, ei vähenenud, erinevalt püstitatud hüpoteesist, 10 aasta vältel puidumardikate isendite ega liikide arv. Samamoodi ei vähenenud puidumardikate arvud lagealadel. Palumetsades puidumardikate arv isegi tõuseb. Need on üllatuslikud tulemused, sest kõdupuidu maht väheneb samal ajal oluliselt. Varasemad tööd on kirjeldanud mardikate vähenemist kuni esimese kümne raiejärgse aasta möödumisel (Toivanen & Kotiaho, 2007; Heikkala, 2016). Teisele mardikapüügile eelnenud mõne aasta vältel oli pea kõikidel proovialadel tehtud valgustusraiet, millest tekkinud raidmed olid jäetud maapinnale. Raiutud puudest emiteeruvad lõhnaained meelitavad puidumardikaid ligi (Brattli *et al.*, 1998) ning koorealune värske puit pakub neile sobivat paljunemis- ja toitumissubstraati (Jonsell *et al.*, 2007). Et mardikapüük toimus vaid vaadeldava 10-aastase vahemiku alguses ja lõpus, aga mitte vahepealsel ajal, siis ei saa kindlalt väita, et puidumardikate arvukus ega liigirikkus vahepeal ei langenud ning hiljuti tehtud valgustusraie tõttu uuesti ei tõusnud. 2016. aasta puidumardikate numbrite

sõltuvusele hiljutisest valgustusraiest viitab ka nende mittevähene mine salu lagedates, kus teiseks mõõtmiskorraks oli lamapuidumaht märkimisväärselt palju vähenenud.

Üllatav on ka puidumardikate arvukuse ja liigirikkuse suurenemine palumetsas, samal ajal kui salumetsas jäid vastavad näitajad samale tasemele või isegi langesid. Palumetsades oli kõdupuidu liigiline mitmekesisus oluliselt väiksem, kui salumetsades. Sellest järeldub kõdupuidu liigilise diversiteedi väike mõju mardikate arvukusele teisel raiejärgsel kümnendil, kui suureneb kõrgemas kõduastmes lamapuidu osakaal. See toetab varasemat teadmist, et puidu kõdunemise edenedes väheneb mardikate spetsiifilisus selle suhtes (Jonsell *et al.*, 1998), millele viitab ka ordineerimispildil 2016. aasta koosluste mõnevõrra väiksem omavahelisem erinemine, võrreldes 2006. aasta kooslustega.

Suur osa puidumardikatest on spetsialiseerunud elama avatud maastikul (Siitonen, 2001). Mändide võrastik tekitab vähem varju, kui lehtpuude oma, mistõttu paremad valgusolud palumetsades võisid meelitada ligi suuremat hulka puidumardikaid, samal ajal kui varjulises salumetsas toimus arvukate avamaastiku spetsialistide kadumine varem. Väiksem varjulisus tähendab ka soojemat mikrokliimat, mistõttu võis palumetsade mardikatel olla kõrgem lennuaktiivsus (Kaila *et al.*, 1997), suurendades nende püümissesse sattumise tõenäosust. Samuti lühendab soojus vastse arengujärgu perioodi (Schowalter, 2006). Teise raiejärgse kümnendi salu- ja palunoorendike olude erinevust puidumardikate jaoks näitab ka indikaatorliikide test, kus palumetsade põhilisteks indikaatoriteks osutusid endiselt puidumardikad, samas kui salumetsades olid parimateks indikaatoriteks herbivoorid.

Mardikaliste üldine liigirikkus tõusis 10 aasta möödudes iga faktorpaari puhul ning sama püügiaasta sees olid arvud väga sarnased, olenemata majandus- ja kasvukohatüübist. Esimesel mõõtmisperioodil ei olnud võrastiku moodustumist veel alanud, mistõttu võib eeldada, et mardikate esinemist ja ruumikasutust neis noorendikes mõjutasid enim just maapinnal paiknevad struktuurielemendid. 2006. aastal oli lagealadel säilikaladega võrdväärses mahus lamapuitu, mille põhjus oli ilmselt peale säilikpuude madala suremuse ka kõdunemata raiejäätmete – peenema lamapuidu suurusklasside ja varise – rohkus, millest tulenevalt oli mardikate liigirikkus eri majandustüübiga metsades väga sarnane. Sarnasus püsis, erinevalt püstitatud hüpoteesist, ka teisel mõõtmisperioodil, hoolimata olulistest lamapuidumahtude erinevustest. 2016. aastal oli võrastik juba moodustunud, mis suurendas mittepuidumardikate liikide arvu.

Ordineerimise tulemused kinnitavad, et mardikakooslustele avaldavad suurt mõju elus- ja kõdupuidu olemasolu ja mitmekesisus. 2006. aasta kooslusi defineerib selgelt kõdupuidu

suur maht, salusid aga eriti kõdupuidu liigiline mitmekesisus. Puude kasvamine, võrastiku moodustumine ning puuliikide lisandumine muudab märgatavalt mardikakoosluse struktuuri. Võib eeldada, et avatud koosluse liigid asenduvad suures osas võrastiku olemasolu eelistavate liikidega. Avatud koosluste liikide kadumine ei pruugi olla täielik, sest noorendike võrastik ei olnud teiseks püügiajaks veel liitunud. Küll aga võivad tekkinud võrad muuta avakoosluste liikide liikumismustrit või varjata püüniste värvi, mis varem võis õisi küllastavaid liike ligi meelitada.

Ainult puidumardikaliikidega ordineerimisel ei toimunud koosluste jaotumisel muutusi, mis viitab ajalisele diferentseerumisele ka nende kooslustes. Varasemad uuringud on põhjalikult kirjeldanud saproksüülsete mardikate häiringujärgset suksessiooni: esimese koloniseerimislaine moodustavad floemi ja kambiumit tarbivad avakoosluse liigid ning neist toituvad röövmardikad, kes värske kõdupuidu kadumisel ja võrastiku sulgumisel asenduvad ksüleemist ja seentest toitujatega (Gibb *et al.*, 2006; Heikkala *et al.*, 2016). Võrastiku puudumise ning kõdupuidu rohkuse ja mitmekesisuse mõjusid mardikate esinemisele on keeruline eristada, sest need näitajad tihti korreleeruvad (Seibold, 2016). Et uuritavatel aladel oli valgustusraiest tekkinud värsket kõdupuitu ka teises uuringuetapis, millest hoolimata eristusid selleaegsed kooslused esimese etapi kooslustest, võib oletada, et kõdupuidu mitmekesisusest olulisem koosluse kujundaja on võrastiku esinemine. 2006. aasta palu- ja salumetsade mardikakoosluste selge erinevus on ootuspärane, sest kuigi vaid vähesed floemitoidulised liigid on monofaagsed, siis spetsialiseerumine kõrgemate taksonite tasemel on tavapärane. Nii eelistatakse selgelt kas okas- või lehtpuud (Grove, 2002). Palumetsades on lehtpuusid väga vähe ning laialehiseid pea olematult.

Struktuurielemendite, eriti kõdupuidu, maht ja varieeruvus muutub varase metsasuksessiooni vältel kiiresti. Jälgimaks täpsemat keskkonnatingimuste muutuse mõju elustikule, peaks seiret läbi viima tihemini kui iga kümne aasta tagant. Seda eriti liigirühmade puhul, kes on head levijad ja suudavad kiirelt asustada äsja tekkinud ressursi.

Käesolev töö näitab, et olenemata säilikpuude madalast suremusest ja jämeda lamapuidu juurdetekkimisest, ei vähenenud puidumardikate arvukus. Selle eelduseks võib aga pelgalt olla koristamata valgustusraiest tekkinud puit. Möödunud kümnendi teisel poolel on olnud Eesti metsamajandamises raiejäätmete kasutamise praktika muutumas. Üha rohkem tõuseb nõudlus energiapuidu kui taastuva energiaallika järele ning viimasel kümnendil on üha rohkem hakatud uurima raiejäätmete väljaveo mõju elustikule (Jong & Dahlberg, 2017). Zolotarjova jt (2016) ei leidnud Eesti uuringus raiejäätmete eemaldamise mõju

puidumardikate arvukusele. Kõnealune uuring viidi läbi aga 2-4 aastat peale raiet, mistõttu alles oli märkimisväärselt rohkem raiest pärinenud (värsket) kõdupuitu. Oluline on uurida raiējätmete eemaldamise mõju ka vanemates noorendikes, kus peen kõdupuit võib olla puiduseoselistele organismidele piirav ressurss.

Kindlasti tuleb monitoorida säilikpuude suremust suktsessiooni edenedes – piisava kõdupuidu juurdetekkimiseta võib osutada oluliseks hooldusraiate käigus kunstlikult lamapuidu juurde tekitamise praktika, mida on välja pakutud varemgi (Stenbacka *et al.*, 2010). Lisaks tuleb tähele panna lamapuidu kõduastmelise mitmekesisuse vähenemist, eriti salumetsades, kus kõdunemistempo on kiirem. Erinevas kõduastmes puit on ressurssiks erinevatele mardikakooslustele, mistõttu on mardikafauna mitmekesisuse säilitamiseks oluline tagada nii värsket kui ka juba laguneva kõdupuidu pidev olemasolu (Grove, 2002). Säilikpuuheide tekitab juurde värsket kõdupuitu, kuid selle lagunemine kõrgemaks kõduklassiks võib võtta aega, olenevalt puuliigist ja keskkonnast, kuni 50 aastat (Lee *et al.*, 2014). Seetõttu on raietööde käigus oluline säilitada võimalikult palju olemasolevat kõrges kõduastmes lamapuitu (Gibb *et al.*, 2018).

Peale kõdupuidu juurde tekitamise, oodatakse säilikpuudest ka nn päästepaadi funktsiooni halvasti levivatele vana metsa spetsialistidele (Rosenvald & Lõhmus, 2008). Tasub silmas pidada, et käesolevas töös uuriti säilikpuude mõju väga hästi levivale loomarühmale – püünistesse sattusid vaid enamasti aktiivselt ringi lendavad liigid. Nendele varasuktsessionilistele liikidele võib, käesoleva uuringu põhjal, töös vaadeldud metsa majandamise viisi soodsaks pidada, mida aga ei saa üheselt üle kanda kõikidele metsamardikatele. Eesti raielangid on pindalalt väiksed, tüüpiliselt <5 ha (Lõhmus *et al.*, 2013), ning headele lendajatele ei ole probleem endale sobimatuks muutunud keskkonnast levida ümbritsevasse metsamaastikku. Hilissuktsessionilised ja eriti vana metsa spetsialistid on aga kehvema levimisvõimega, mis teeb nad elupaiga muutustele tundlikumaks (Gibb *et al.*, 2006). Sellisteks metsamajandamise suhtes tundlikuteks liikideks on ka töös välja toodud punase nimestike liigid, keda püüti küll oluliselt rohkem säilikaladelt, kuid nende esinemise tõttu üksikute isenditena, ei saa eristada juhuslikku läbilendu tegelikust kohapealsest ressurssikasutamisest (Seibold, 2016). Uurimaks potentsiaalset säilikpuude kui refuugiumi mõju mardikalistele, peab: 1) indikaatoriteks valima halvemini levivad maapinnal ja metsakõdus elavad liigid või 2) kasutama ainult lokaalseid isendeid püüdvaid ja rohkem selekteerivamaid püügimeetodeid nagu kohapealne koorealuse uurimine, valmikute kõdupuidust välja kasvatamine või puude püünisvõrguga katmine.

Kokkuvõte

Intensiivne metsamajandamine lihtsustab metsastruktuuri, vähendades nii ka metsaelustiku mitmekesisust. Selle pidurdamiseks võeti 1990ndatel aastatel kasutusele säilikpuude raiesmikele jätmise praktika, mis rikastab raiest taastuvat noort metsa vanast metsast pärinenud struktuurielementidega. Säilikpuude kuni kümnendipikkust mõju metsaelustikule on põhjalikult uuritud, kuid vähene on ülevaade säilikpuude pikaajalisemast mõjust liigirikkuse säilitamisel.

Käesoleva magistritöö eesmärgiks oli uurida säilikpuude mõju mardikakooslustele, metsa struktuurile ning nende omavaheliste dünaamikate muutusele kümneaastase suktsessiooni jooksul metsanoorendikes ning võrrelda dünaamikate varieerumist salu- ja palumetsas. Selleks püüti mardikaid ja mõõdeti metsastruktuuri kahel korral 10-aastase vahega 24 noorendikus, millest pooled olid säilikpuudega. Omakorda jagunesid säilikpuudega- ja puudeta alad salu- ja palumetsadeks, moodustades neli majandustüüp-kasvukohatüüp paari, igaks replitseeritud kuus korda. Akenpüünistega püüti kokku 13450 mardikaisendit 468 liigist, kellest eristati kõik puidumardikad.

Säilikpuude suremus oli keskmiselt 1% aastas ning kõdupuidu maht vähenes oluliselt olenemata majandusviisist ja kasvukohatüübist. Sellest hoolimata tõusis mardikaliste arvukus ja liigirikkus ja seda põhiliselt mittepuidumardikate arvelt. Puidumardikate arv ei vähenenud, mille põhjus võib olla kõdupuidu juurdetekkimine hilisemast valgustusraiest. Mardikate arvukus ja liigirikkus faktorpaaride vahel oluliselt ei erinenud.

Mardikakooslused eristusid teineteisest oluliselt erinevatel mõõtmisaastatel ning kasvukohatüüpide vahel. Koosluste eristumiste põhjuseks olid kõdupuidu mahu ja mitmekesisuse ning valgusolude muutus suktsessiooni vältel.

Mõistmaks hilisemast valgustusraiest tekkinud kõdupuidu mõju suurust mardikalistele, on oluline uurida raiejäätmete eemaldamise mõju esimesest raiejärgsest kümnendist väljunud noorendikes. Säilikpuude edasist suremust ning panust kõdupuidu juurdetekkimisele on vajalik tihedamalt ja ka ajas edasi monitoorida ning piisava lamapuu juurde tekkimiseta suktsessiooni edenedes tuleb kõdupuitu juurde tekitada kunstlikult hooldusraiate käigus. Säilikpuude mõju on oluline uurida ka halvasti levivatele metsaliikidele. Selleks on vaja kasutada ainult lokaalseid isendeid püüdvaid ja rohkem selekteerivamaid püügimeetodeid.

Summary

Habitat heterogeneity is a principle driver of biodiversity, but industrial forestry typically leads to a simplified forest structure and altered species composition. Retention of green trees at harvest was introduced in 1990s to mitigate negative impacts from clearcutting providing structural legacies along succession of young forest. Despite numerous studies on short-term response of biodiversity to retention, there is shortage of knowledge covering longer than ten years effect from green-tree retention.

The aims of this thesis were to investigate the impact of green-tree retention on dynamics of forest structure and beetle communities along 10 years succession of post-harvest early successional forests and its potentially different effects between Scots pine dominated dry boreal and broadleaf species dominated eutrophic boreo-nemoral site types. The study was carried out in 24 stands, out of which half were with retained trees. Both harvesting types were divided between forementioned site types. Consequently, the study consisted of four treatment combinations with six replicates of each. A total of 13 450 beetle specimens of 468 species was collected by using flight-intercept traps. Deadwood dependent species were distinguished from other species.

Average annual mortality of retained trees was 1% and the volume of deadwood decreased significantly in all treatment combinations. However, overall beetle abundance and species richness increased, while numbers of saproxylic beetles remained unchanged. The reason for this may be slight input of deadwood from recent thinning operations. Beetle abundance and richness did not differ between treatment combinations. Species composition of beetle assemblages changed significantly along ten years period due to reduction of deadwood and change in canopy openness.

Future studies on slash removal from over ten years old early-successional forests are needed. Monitoring further mortality of retained trees is important to investigate future change in deadwood volume and diversity. In case of continuing decrease, artificial creation of deadwood during thinning operation may be urgent to maintain full range of continuously recruiting decay classes. This thesis did not investigate effects of retained trees on species with poor dispersal abilities. To do so, more selective trapping methods must be implemented.

Tänuavaldus

Täna südamest oma juhendajat Ann Krauti, kes ohverdas töö hüvanguks rohkelt oma aega nii välitöödel kui ka arvuti taga, andis põhjalikku nõu ja tagasisidet ning motiveeris, kui seda oli vaja. Määrangute kontrollimise ja keerukamate liikide määramise eest tänan Uno Roosilehte. Aitäh Urmas Lantole, Annely Eisenile, Deivid Jürgenile ja Erik Mikule abi ja seltskonna pakkumise eest pikkadel välitööpäevadel.

Uurimistööd toetas Eesti Teadusagentuur institutsionaalse uurimisteema IUT 34-7 "Uudsed ökosüsteemid ja ökoloogiline taastamine säästva looduskasutuse kontekstis" vahenditest. Töös kasutatud 2005.-2007. aasta materjal koguti Eesti Teadusfondi grandi ETF6457 "Säilikpuude mõju metsade bioloogilisele mitmekesisusele sõltuvalt looduslikust häiringurežiimist" raames.

Kasutatud kirjandus

- Bouget, C., & Duelli, P. (2004). The effects of windthrow on forest insect communities : a literature review. *Biological Conservation*, *118*, 281–299.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.09.009>
- Brattli, J. G., Andersen, J., & Nilssen, A. C. (1998). Primary attraction and host tree selection in deciduous and conifer living Coleoptera: Scolytidae, Curculionidae, Cerambycidae and Lymexylidae. *Journal of Applied Entomology*, *122*, 345–352.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1998.tb01511.x>
- Dieler, J., Uhl, E., & Biber, P. (2017). Effect of forest stand management on species composition, structural diversity, and productivity in the temperate zone of Europe. *European Journal of Forest Research*, 739–766. <https://doi.org/10.1007/s10342-017-1056-1>
- Donato, D. C., Campbell, J. L., & Franklin, J. F. (2012). Multiple successional pathways and precocity in forest development : can some forests be born complex ? *Journal of Vegetation Science*, *23*, 576–584. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01362.x>
- Esseen, P.-A., Ehnström, B., & Ericson, L. (1997). Boreal Forests. *Oikos*, *46*, 16–47.
- FAO. (2015). *Global Forest Resources Assessment 2015*.
- Fedrowitz, K., Koricheva, J., Baker, S. C., Lindenmayer, D. B., Palik, B., Rosenvald, R., Beese, W., Franklin, J. F., Kouki, J., & Macdonald, E. (2014). Can retention forestry help conserve biodiversity ? A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 1669–1679. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12289>
- Franklin, J. F., Spies, T. A., Pelt, R. Van, Carey, A. B., Thornburgh, D. A., Rae, D., Lindenmayer, D. B., Harmon, M. E., Keeton, W. S., Shaw, D. C., Bible, K., & Chen, J. (2002). Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management*, *155*, 399–423.
- Gibb, H., Hilszczan, J., Atlegrim, O., & Danell, K. (2006). Conservation-oriented forestry and early successional saproxylic beetles : Responses of functional groups to manipulated dead wood substrates. *Biological Conservation*, *129*, 437–450.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.11.010>
- Gibb, Heloise, Ball, J. P., Atlegrim, O., Pettersson, R. B., Hilszczan, J., Hja, J., Johansson,

- T., & Danell, K. (2006). Effects of landscape composition and substrate availability on saproxylic beetles in boreal forests : a study using experimental logs for monitoring assemblages. *Ecography*, *29*, 191–204.
- Gibb, Heloise, Joelsson, K., & Hja, J. (2018). Forest management strategy affects saproxylic beetle assemblages : A comparison of even and uneven-aged silviculture using direct and indirect sampling. *PLoS One*, *13*, 1–20.
- Grove, S. J. (2002). Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *33*, 1–23.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150507>
- Gustafsson, L., Baker, S. C., Bauhus, J., Beese, W. J., Brodie, A., Kouki, J., Lindenmayer, D. B., Löhmus, A., Pastur, G. M., Messier, C., Neyland, M., Palik, B., Sverdrup-Thygeson, A., Volney, W. J. A., Wayne, A., & Franklin, J. F. (2012). Retention Forestry to Maintain Multifunctional Forests: A World Perspective. *BioScience*, *62*, 633–645. <https://doi.org/10.1525/bio.2012.62.7.6>
- Habermann, H. 1968. Eesti jooksiklased. Tallinn
- Hanski, I. (2000). Extinction debt and species in forests : modelling the effects of different approaches to conservation. *Journal of Insect Conservation*, *37*, 271–280.
- Heikkala, O., Martikainen, P., & Kouki, J. (2016). Decadal effects of emulating natural disturbances in forest management on saproxylic beetle assemblages. *Biological Conservation*, *194*, 39–47. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.12.002>
- Hilmers, T., Friess, N., Bäessler, C., Heurich, M., Brandl, R., Pretzsch, H., Seidl, R., & Müller, J. (2018). Biodiversity along temperate forest succession. *Journal of Applied Ecology*, *55*, 2756–2766. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13238>
- Hyvärinen, E., Kouki, J., & Martikainen, P. (2005). Fire and Green-Tree Retention in Conservation of Red-Listed and Rare Deadwood-Dependent Beetles in Finnish Boreal Forests. *Conservation Biology*, *20*, 1711–1719. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00511.x>
- Johansson, T., Hjältén, J., Jong, J. De, & Stedingk, H. Von. (2013). Forest Ecology and Management Environmental considerations from legislation and certification in managed forest stands : A review of their importance for biodiversity. *Forest Ecology and Management*, *303*, 98–112. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.04.012>

- Jong, J. De, & Dahlberg, A. (2017). Forest Ecology and Management Impact on species of conservation interest of forest harvesting for bioenergy purposes q. *Forest Ecology and Management*, 383, 37–48. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.09.016>
- Jonsell, M., Hansson, J., & Wedmo, L. (2007). Diversity of saproxylic beetle species in logging residues in Sweden – Comparisons between tree species and diameters. *Biological Conservation*, 138, 89–99. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.04.003>
- Jonsell, M., Weslien, J., & Ehnström, B. (1998). Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodiversity and Conservation*, 7(6), 749–764. <https://doi.org/10.1023/A:1008888319031>
- Kaila, L., Martikainen, P., & Pekka Punttila. (1997). Dead trees left in clear-cuts benefit saproxylic Coleoptera adapted to natural disturbances in boreal forest. *Biodiversity and Conservation*, 6, 1–18.
- Keskkonnaagentuur. (2017). *Eesti metsad 2017*.
- Koivula, M. (2002). Alternative harvesting methods and boreal carabid beetles. *Forest Ecology and Management*, 167, 103–121.
- Koivula, M., & Vanha-Majamaa, I. (2020). Experimental evidence on biodiversity impacts of variable retention forestry , prescribed burning, and deadwood manipulation in Fennoscandia. *Ecological Processes*, 9, 1–22.
- Kraut, A., Liira, J., & Lõhmus, A. (2016). Forest Ecology and Management Beyond a minimum substrate supply : Sustaining saproxylic beetles in semi-natural forest management. *Forest Ecology and Management*, 360, 9–19. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.10.016>
- Kuuluvainen, T. (2009). Forest Management and Biodiversity Conservation Based on Natural Ecosystem Dynamics in Northern Europe : The Complexit Challenge. *A Journal of the Human Environment*, 38, 309–315.
- Laas, E., Uri, V., Valepea, M. 2011. Metsamajanduse alused. Tartu
- Lee, S., Spence, J. R., & Langor, D. W. (2014). Succession of saproxylic beetles associated with decomposition of boreal white spruce logs. *Agriculture and Forest Entomology*, 16, 391–405. <https://doi.org/10.1111/afe.12069>
- Lindenmayer, D. B. (2012). *A major shift to the retention approach for forestry can help resolve some global forest sustainability issues*. 5, 421–431.

<https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2012.00257.x>

- Lindenmayer, D. B., Franklin, J. F., & Fischer, J. (2006). General management principles and a checklist of strategies to guide forest biodiversity conservation. *Biological Conservation*, *131*, 433–445. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.02.019>
- Lindenmayer, D. B., Franklin, J. F., Löhmus, A., Baker, S. C., Bauhus, J., Beese, W., Brodie, A., Kiehl, B., Kouki, J., Pastur, G. M., Messier, C., Neyland, M., Palik, B., Sverdrup-Thygeson, A., Volney, J., Wayne, A., & Gustafsson, L. (2012). A major shift to the retention approach for forestry can help resolve some global forest sustainability issues. *Conservation Letters*, *5*, 421–431. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2012.00257.x>
- Lindenmayer, D. B., & Noss, R. F. (2006). *Salvage Logging, Ecosystem Processes, and*. *20*, 949–958. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00497.x>
- Lindenmayer, D., Perry, D. A., Waide, R. B., & Foster, D. (2000). Threads of continuity: Ecosystem disturbances, biological legacies and ecosystem recovery. *Conservation Biology*, *12*.
- Löhmus, A., & Kraut, A. (2010). Stand structure of hemiboreal old-growth forests: Characteristic features, variation among site types, and a comparison with FSC-certified mature stands in Estonia. *Forest Ecology and Management*, *260*, 155–165. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.04.018>
- Löhmus, A., Kraut, A., & Rosenvald, R. (2013). Dead wood in clearcuts of semi-natural forests in Estonia: Site-type variation, degradation, and the influences of tree retention and slash harvest. *European Journal of Forest Research*, *132*, 335–349. <https://doi.org/10.1007/s10342-012-0678-6>
- McCune, B. and M. J. Mefford. 2011. PC-ORD. Multivariate analysis of Ecological Data, Version 6.0 for Windows. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.
- Merivee, E., Remm, H. 1973. *Mardikate määraja*. Tallinn.
- Metsaseadus*. (2007). *1*, 1–29.
- Niemela, J. (1997). Invertebrates and boreal forest management. *Conservation Biology*, *11*, 601–610. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1997.06008.x>
- Olson, M. G., Gwaze, D., & Elliott, A. G. (2015). Fate of live trees retained in mixed bottomland hardwood stands during the first decade after harvest. *Forest Science*,

61(1), 190–196. <https://doi.org/10.5849/forsci.13-730>

- Rosenvald, R., & Lõhmus, A. (2008). For what, when, and where is green-tree retention better than clear-cutting? A review of the biodiversity aspects. *Forest Ecology and Management*, 255, 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.016>
- Rosenvald, R., Lõhmus, A., & Kiviste, A. (2008). Preadaptation and spatial effects on retention-tree survival in cut areas in Estonia. *Canadian Journal of Forest Research*, 38, 2616–2625. <https://doi.org/10.1139/X08-093>
- Rosenvald, R., Lõhmus, P., Rannap, R., Remm, L., & Rosenvald, K. (2019). Forest Ecology and Management Assessing long-term effectiveness of green-tree retention. *Forest Ecology and Management*, 448, 543–548. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.06.034>
- Schowalter, T. (2006) *Insect Ecology: An Ecosystem Approach*, Elsevier San Diego.
- Seibold, Sebastian Brandl, R., Boris, B., Szallies, A., Claus, B., Thorn, S., Ulyshen, M. D., Forest, B., Park, N., Str, F., & Ecology, T. (2016). Microclimate and habitat heterogeneity as the major drivers of beetle diversity in dead wood. *Journal of Applied Ecology*, 934–943. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12607>
- Siitonen, J. (2001). Forest Management, Coarse Woody Debris and Saproxyllic Organisms : Fennoscandian Boreal Forests as an Example Author (s): Juha Siitonen Source : Ecological Bulletins, No . 49 , Ecology of Woody Debris in Boreal Forests (2001),. *Ecological Bulletins*, 49, 10–41.
- Siitonen, J., Martikainen, P., Punttila, P., & Rauh, J. (2000). Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management*, 128, 211–225.
- Similä, M., Kouki, J., Martikainen, P., & Uotila, A. (2002). Conservation of beetles in boreal pine forests : the effects of forest age and naturalness on species assemblages. *Biodiversity and Conservation*, 106, 19–27.
- Sola, F. J. (2016). Above-ground arthropod community structure and influence of structural-retention management in southern Patagonian scrublands , Argentina. *Journal of Insect Conservation*, 12, 929–944. <https://doi.org/10.1007/s10841-016-9918-2>
- Speight, C. D. (1989). *Saproxyllic invertebrates and their conservation*.

- StatSoft, Inc. (2011). STATISTICA: data analysis software system, version 13. Tulsa.
- Stenbacka, F., Hjalten, J., & Hilszczanski, J. (2010). Saproxyllic and non-saproxyllic beetle assemblages in boreal spruce forests of different age and forestry intensity. *Ecological Applications*, *20*, 2310–2321.
- Suominen, M., Junninen, K., Heikkala, O., & Kouki, J. (2015). Combined effects of retention forestry and prescribed burning on polypore fungi. *Journal of Applied Ecology*, *52*, 1001–1008. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12447>
- Swanson, M. E., Franklin, J. F., Beschta, R. L., Crisafulli, C. M., Dellasala, D. A., Hutto, R. L., Lindenmayer, D. B., & Swanson, F. J. (2011). The forgotten stage of forest succession : early-successional ecosystems on forest sites In a nutshell : *Frontiers in Ecology and the Environment*, *9*, 117–125. <https://doi.org/10.1890/090157>
- Toivanen, T., & Kotiaho, J. S. (2007). Mimicking natural disturbances of boreal forests: The effects of controlled burning and creating dead wood on beetle diversity. *Biodiversity and Conservation*, *16*, 3193–3211. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9172-8>
- Vanha-majamaa, I., Shorohova, E., Kushnevskaya, H., & Jalonen, J. (2017). Forest Ecology and Management Resilience of understory vegetation after variable retention felling in boreal Norway spruce forests – A ten-year perspective. *Forest Ecology and Management*, *393*, 12–28. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.02.040>
- Varenus, K., Kårén, O., Lindahl, B., & Dahlberg, A. (2016). Forest Ecology and Management Long-term effects of tree harvesting on ectomycorrhizal fungal communities in boreal Scots pine forests. *Forest Ecology and Management*, *380*, 41–49. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.006>
- Voolma, K., Õunap, H., Süda, I. 1997. Eesti ürasklaste (Coleoptera, Scolytidae) määraja. Tartu.
- White, P. S. (1979). Pattern, Process, and Natural Disturbance in Vegetation *Botanical Review*, *45*, 229–299.
- Zolotarjova, V., Kraut, A., & Lo, A. (2016). Slash harvesting does not undermine beetle diversity on small clear-cuts containing sufficient legacies. *Journal of Insect Conservation*, *20*, 285–294. <https://doi.org/10.1007/s10841-016-9865-y>

Lisa 1. Uuritud aladel esinenud Soome, Rootsi ja Läti punastesse nimestikesse (ohulähedane ja kõrgemad kategooriad) kuuluvad liigid (isendite arv / alade arv)

Liigid	2006		2016	
	lage	säilik	lage	säilik
<i>Agrilus ater*</i>		2 / 1		
<i>Agrilus sulcicollis</i>	1 / 1	1 / 1		
<i>Ampedus erythrogonus</i>	3 / 1	4 / 3	3 / 2	4 / 2
<i>Ampedus praeustus*</i>		1 / 1		
<i>Ampedus sanguineus*</i>		23 / 3		
<i>Cerylon impressum</i>		2 / 1	5 / 3	5 / 2
<i>Cossonus cylindricus*</i>				1 / 1
<i>Dacne rufifrons*</i>				1 / 1
<i>Denticollis borealis*</i>		1 / 1		
<i>Dircaea quadriguttata</i>	2 / 2	2 / 2		
<i>Eucnemis capucina*</i>				44 / 2
<i>Lacon conspersus*</i>				1 / 1
<i>Leptura pubescens</i>	1 / 1			
<i>Mordellistena humeralis</i>	1 / 1	1 / 1	8 / 2	8 / 3
<i>Necydalis major*</i>				1 / 1
<i>Orchesia fasciata*</i>		1 / 1		
<i>Orchesia undulata</i>			3 / 1	
<i>Phytobaenus amabilis*</i>		1 / 1		1 / 1
<i>Platysoma deplanatum*</i>				1 / 1
<i>Platysoma lineare*</i>				1 / 1
<i>Platysoma minus*</i>		1 / 1		
<i>Platystomos albinus</i>		3 / 3	1 / 1	2 / 2
<i>Poecilonota variolosa*</i>		5 / 1		2 / 1
<i>Protaetia marmorata*</i>				1 / 1
<i>Stagetus borealis</i>			1 / 1	
<i>Stephostethus angusticollis*</i>				1 / 1
<i>Strangalia attenuata*</i>		2 / 1		
<i>Triplax rufipes</i>	1 / 1	2 / 2		1 / 1
<i>Variimorda villosa</i>	23 / 4	129 / 5	3 / 3	19 / 5
liikide arv	7	17	7	17
isendite arv	32	181	24	94

*liigid, kes esinesid ainult säilikaladel

Lisa 2. Uuritud aladel esinenud puidukahjurid (liigid / isendid)

liigid	2006		2016	
	lage	säilik	lage	säilik
<i>Hylastes angustatus</i>	1 / 1			
<i>Hylastes ater</i>				1 / 1
<i>Hylastes brunneus</i>		2 / 2		
<i>Hylastes cunicularius</i>		3 / 1		
<i>Hylastes opacus</i>		1 / 1	1 / 1	
<i>Hylobius abietis</i>	5 / 2	17 / 4	1 / 1	9 / 5
<i>Hylobius pinastri</i>	2 / 2		1 / 1	
<i>Ips typographus</i>	1 / 1			
<i>Monochamus galloprovincialis</i>	5 / 1			
<i>Monochamus sutor</i>		1 / 1		
<i>Pissodes piniphilus</i>	1 / 1	1 / 1		
<i>Pityogenes chalcographus</i>	11 / 3	7 / 3	2 / 2	
<i>Pityogenes quadridens</i>		1 / 1		2 / 1
<i>Polygraphus poligraphus</i>			1 / 1	1 / 1
<i>Rhagium inquisitor</i>		4 / 4		
<i>Rhagium mordax</i>	1 / 1	14 / 4	4 / 3	4 / 2
<i>Spondylis buprestoides</i>		2 / 2		
<i>Tetropium castaneum</i>		1 / 1		
<i>Tomicus minor</i>	1 / 1			
<i>Tomicus piniperda</i>	1 / 1			
<i>Trypodendron domesticum</i>		1 / 1		
liikide arv	10	13	6	5
isendite arv	29	55	10	17