

TARTU ÜLIKOOL
Loodus- ja täppisteaduste valdkond
Ökoloogia ja maateaduste instituut
Botaanika osakond

Kaisa Triin Tomak
Surnud säilikpuud torikseente elupaigana:
kui kauaks ja millised on alternatiivid noortes metsades?
Magistritöö
Bioloogia ja ökoinnovatsioon
30 EAP

Juhendaja: PhD Kadri Runnel
Kaasjuhendaja: MsC Anna-Liisa Šavrak

Tartu 2025

Surnud säilikpuud torikseente elupaigana: kui kauaks ja millised on alternatiivid noortes metsades?

Laialdane metsamajandus on viinud boreaalsetes metsades kõdupuidu ja sellega seotud elustiku vähenemiseni. Üks meetod olukorra leevendamiseks on säilikpuud: raiel püsti jäetud eluspuud, mis peale surma pakuvad elupaika kõdupuiduelustikule. Varasemad tööd on näidanud, et hiljuti surnud säilikpuud pakuvad elupaika liigirikkale puiduseenekooslusele. Kuid pole teada kas piisavalt kauaks, et aidata puiduseentel üle elada kõige elupaigavaesem periood raiejärgses noores metsas. Käesolev töö uuriti torikseente liigirikkuse ja substraadi muutusi ajas 127 surnud säilikpuul, mis paiknesid 42 noores metsas Eestis. Torikseenekooslusi vaadeldi samadel surnud säilikpuudel kõigepealt aastatel 2010-2011 (9-10 aastat raiest) ja nüüd aastatel 2020 ja 2023 (19-22 aastat raiest). Enamik tüvesid olid jõudnud 3. või 4. kõduastmesse ja liigirikkus oli märkimisväärselt langenud – algselt registreeritud 68 liigist esines vaid 24. Kõige rohkem liike leiti kaselt ja haavalt, kõige vähem mändidel. Haavadel vähenes liigirikkus vanusega kõige kiiremini, viidates varasele, ent lühiajalisele elupaigaväärtusele. Võrreldes esmaste vaatluste andmetega selgus, et lehtpuud sobivad torikseentele elupaigaks 3.–4. eluaastast, saavutavad haripunkti 6. aastal ning elupaigaväärtus langeb pärast 18. eluaastat, samas kui mändide puhul jäi liigirikkus kogu perioodi vältel madalamaks ja ei näidanud selget kasvutrendi. Seega kestab lehtpuude aktiivne elupaigafaas torikseentele ligikaudu 12 aastat, kuid mändide puhul oli elupaigaväärtus stabiilselt tagasihoidlik kogu uuritud ajavahemiku jooksul. Lisaks liigikoosluste uuriti ka säilikpuid ümbritsevat kõdupuidumahtu, et selgitada, kas noortes metsades oli möödunud aja jooksul lisandunud elupaigaks sobivat uut kõdupuitu. Kuigi mõnel alal esines lamapuitu, olid kõdupuidu mahud enamasti madalad (keskmine 4,05 m³/ha; mediaan 0,65 m³/ha) või puudusid täielikult. Tulemused näitavad, et säilikpuud pakuvad torikseentele sobivat elupaika suhteliselt lühikest aega ning kuna enamik tüvedest sureb varsti pärast raiet, võib elupaigaväärtus kaduda enne, kui ümbruskonda jõuab looduslikult tekkida uusi sobivaid substraate.

Märksõnad: majandatud mets, lageraie, säilikpuud, kõdupuit, elupaigaväärtus, torikseened

CERCS: Mikrobioloogia, bakterioloogia, viroloogia, mükoloogia (B230)

Dead Retention Trees as Habitat for Polypores: How Long Do They Last and What Are the Alternatives in Young Forests?

Widespread forest management has led to a reduction in dead wood and in biodiversity associated with dead wood in boreal forests. One method to mitigate this loss is the use of retention trees—living trees left standing during harvest that, upon death, provide habitat for deadwood-associated organisms. Previous studies have shown that recently dead retention trees can support species-rich fungal communities. However, it is not known whether they persist long enough to bridge the poorest habitat phase in post-harvest young forests. This study examined the temporal changes in polypore diversity and substrate condition on 127 dead retention trees located in 42 young forest stands across Estonia. Polypore assemblages were surveyed on the same trees first in 2010–2011 (9–10 years post-harvest) and again in 2020 and 2023 (19–22 years post-harvest). Most of the trunks had reached decay class 3 or 4, and species richness had declined significantly—from 68 initially recorded species, only 24 remained. The highest species richness was observed on birch and aspen, and the lowest on pine. Aspen showed the fastest decline in species richness with age, suggesting an early but short-lived habitat value. Compared to the initial survey data, it was found that broadleaved trees become suitable habitats for polypores from around 3–4 years of age, reach a peak around year 6, and their habitat value declines after year 18, while pine showed consistently lower richness throughout and no clear increasing trend. Thus, the active habitat phase for Polypores on broadleaved trees lasts approximately 12 years, whereas pine maintained a consistently modest habitat value throughout the study period. In addition to species composition, the study also assessed the surrounding deadwood volume to determine whether new substrates had accumulated in the young forests over time. Although some areas contained fallen logs, deadwood volumes were generally low (mean 4.05 m³/ha; median 0.65 m³/ha) or entirely absent. The results show that retention trees provide suitable habitats for Polypores only for a relatively short time. Since most trunks die shortly after harvest, their habitat value may disappear before naturally regenerating deadwood becomes available in the surrounding landscape.

Key words: managed forests, clear-cut, retention trees, Polypores, dead wood, habitat value

CERCS: Microbiology, bacteriology, virology, mycology (B230)

Sisukord

1. Sissejuhatus	5
1.1 Metsade majandamine ja elurikkuse vähenemine	5
1.2 Säilikpuude olulisus kõdupuiduliikidele	5
1.3 Olulised säilikpuu tunnused	6
1.4 Muud säilikpuude asustamist mõjutavad asjaolud	7
1.5 Senised uuringud torikseente ja säilikpuude seosest	8
1.6 Magistritöö eesmärk	8
2. Metoodika ja materjalid	9
2.1 Uurimisalad	9
2.2 Välitööd	9
2.3 Torikseente määramine	11
2.3.1 Molekulaarne analüüs	11
2.4 Statistilised analüüsid	12
2.5 Magistrandi osa töö valmimises	13
3. Tulemused	14
3.1 Muutused substraadis	14
3.3 Torikseente liikide arv surnud säilikpuudel ja muutused ajas	16
3.4 Liikide arv teistel noore metsa kasvusubstraatidel	17
3.5 Liikide arvu seos tüve omadustega	18
3.6 Koosluse analüüs	20
3.7 Looduskaitseliselt huvipakkud liigid	21
4. Arutelu	22
4.1 Säilikpuude lagunemise mõju torikseente liigirikkusele	22
4.2 Puuliigi olulisus	23
4.3 Looduskaitseliselt huvipakkuvate liikide esinemine ja võimalikud piirangud	25
4.4 Elupaikade piisavus ja dispersioonipiirangud pärast lageraiet	25
Kokkuvõte	27
Summary	29
Tänuavaldused	31
Kasutatud materjal	32
Lisa 1	36
Lisa 2	38

1. Sissejuhatus

1.1 Metsade majandamine ja elurikkuse vähenemine

Puitu peetakse üheks olulisemaks ressursiks taastuvale ja säästvale majandusele üleminekul (Bouget et al., 2012; FAO, 2022). Maailma ümarpuidu toodang on viimase kahekümne aasta jooksul kasvanud 12 protsenti ning nõudlus puidu järgi on suurenemise trendis (Allen, 2001; FAO, 2022). Metsade majandamisega väheneb aga liigirikkus. Bioloogiline mitmekesisus on väga oluline metsade produktiivsuse, jätkusuutlikkuse ja kliimamuutustele vastupanuvõime tagamisel, mistõttu muutub bioloogilise mitmekesisuse kaasamine metsamajandamise kavandamise üha olulisemaks (Kapos & Iremonger, 1998; Liang et al., 2016; Čosović et al., 2020). Euroopa metsade jätkusuutlikkuse saavutamiseks tuleks metsi majandada meetoditega, mis arvestavad nii keskkonna, elustiku mitmekesisuse kui ka puidutagavara vajadustega (Niemele, 1997). Tuleviku metsanduspraktikad peaksid olema loodussõbralikumad ning järgima looduslike häiringute dünaamikat (Esseen et al., 1996; Fries et al., 1997; Bengtsson et al., 2000).

Mitmed teadustööd on näidanud, et metsade majandamise tulemusena väheneb metsas kõdupuidu hulk ja kaob sellega seotud elustik, nt seemed (Siitonen, 2001; Juutilainen, et al., 2014). Kõdupuitu asustavatel seentel (nn puiduseentel) on lagundajatena oluline roll metsade aineringes (Küffer et al., 2008; Siitonen, 2001). Peamiselt elupaikade rohkuse tõttu on puiduseente mitmekesisus kõrgem metsades, mida ei majandata. Majandatavates metsades on kõdupuidu elustiku, sh puiduseente mitmekesisuse toetamiseks erinevaid võimalusi. Üheks neist on lageraiel alles jätta säilikpuud (Rolstad et al., 2001, Siitonen, 2001), millest suur osa sureb peatselt peale raiet (Rosenvald et al., 2008; Hämäläinen et al., 2016; Rosenvald et al., 2019).

1.2 Säilikpuude olulisus kõdupuiduliikidele

Üheks oluliseks elupaiganäitajaks saprotroofsetele organismidele, sh torikseentele, on lamava surnud puidu (kõdupuidu) hulk ja kvaliteet. Üldiselt noortes metsades kõdupuitu napib. Kõige vähem on kõdupuiduelupaiku umbes 20 aasta vanustes metsades, kus raiel tekkinud puit on juba lagunenu ja uusi kõdupuiduelupaiku veel pole tekkinud (Nirhamo et al., 2023, Asplund et al., 2024). Surnud säilikpuud võivad aidata kõdupuidu elustikul, sh puiduseentel, noores metsas see faas üle elada (Franklin et al., 1997).

Säilikpuude suremisel tekkinud kõdupuit kujutab endast väärtuslikku elupaika mitmetele torikseentele. Mitmed uuringud on näidanud, et surnud säilikpuud, eriti haavad, tammed või kuused pakuvad elupaika haruldastele ja ohustatud torikseentele (Junninen et al., 2007; Runnel et al., 2013; Penttilä et al., 2013).

Samas jääb suurel määral teadmata, kui pikaajaliselt toimivad säilikpuud sobiva elupaigana torikseentele – kas need suudavad hoida elurikkust piisavalt kaua, kuni uued kõdupuiduallikad noores metsas tekivad. Kuigi mitmed tööd (nt Junninen et al., 2007; Runnel et al., 2021) on näidanud säilikpuudel kuni 10 aasta jooksul säilivat liigirikkust, puudub meil selge teadmine selle kohta, millal see elupaik torikseente jaoks enam ei toimi. Samuti on halvasti mõistetud, millised säilikpuid iseloomustavad tunnused (nt puuliik, suurus, lagunemisprotsessi kiirus) ennustavad elupaiga pikaajalisust. Elupaiga kvaliteedi ja kestvuse mõju liikide säilimisele on seni hinnatud peamiselt üksikvaatluste põhjal, süsteemne teave elupaiga dünaamikast – eriti säilikpuude rollist elustiku "vahepeatustena" – on puudu.

1.3 Olulised säilikpuu tunnused

Oluline tegur kõdupuidu liikide mitmekesisuse tagamisel on säilikpuude varieeruvus. Puiduseente hulgas on erinevad liigid kohastunud erinevatele kõdupuidu tunnustele (nt puuliik, kõduaste, aga ka mikrokliima ja tüve jämedus), mistõttu soovitatakse liigirikkuse tagamiseks jätta raiesmikele erineva puuliigi ning diameetriga säilikpuid (Heilmann-Clausen & Christensen, 2003; Küffer et al., 2008, Runnel et al., 2013).

Puiduseente hulgas on liike, mis on spetsialiseerunud kindlale puuliigile, kui ka generaliste, mis asustavad erinevaid puuliike. Valdavalt on liigid siiski spetsialiseerunud vähemalt okas- või lehtpuudele (Junninen, 2007; Runnel et al., 2021). Seega puiduseentele sobiva keskkonna säilitamiseks tuleks säilikpuudena kasvama jätta erinevaid kohalikke puuliike.

Osa puiduseentest on spetsialiseerunud konkreetsetele kõdupuidu omadustele, näiteks diameeter ja kõduaste. Leidub liike, mis eelistavad ainult jämedaid tüvesid (nt >10 cm), kus seeneniidistik võib püsida aastaid enne viljakehade moodustumist (Ovaskainen et al., 2013). Mitmed uuringud on näidanud, et erineva läbimõõduga lamapuidul kujunevad erinevad seenekooslused. Tüve läbimõõduga avaldab positiivset mõju seente üldisele liigirikkusele, sest jämedamad tüved toetavad pigem suuremat liigilist mitmekesisust. Samas, kui säilikpuudeks jäetakse ainult jämedad puud, võivad kaduda liigid, kes eelistavad peenemat substraati (Siitonen, 2001; Heilmann-Claussen & Christensen, 2004; Runnel et al., 2015).

Puiduseente, sh torikseente, esinemine on tugevalt seotud ka puidu kõduastmega. Lagupuidu füüsikalised ja keemilised omadused muutuvad lagunemise käigus oluliselt – sealhulgas niiskus, tihedus ja puidu keemilised omadused (Renvall, 1995). Mitmed seeneliigid on spetsialiseerunud kindlale kõduastmele ning nende levik on järjestuslik: teatud liigid koloniseerivad värskelt surnud puitu, teised aga ilmuvad alles pärast mitmeaastast lagunemist. Nii moodustub ajas kulgev suksessiooniline muster, kus iga lagunemisfaas toetab erinevat liikide kooslust (Renvall, 1995; Heilmann-Clausen et al., 2005; Runnel et al., 2013, Ruokolainen et al., 2018). Seejuures on ohustatud ja kitsaste elupaiganõudlustega liigid sageli seotud keskmise või hilise kõdunemisastmega puiduga, kuid kaovad, kui substraat ületab nende ökoloogilise taluvuse (Junninen, 2007; Ruokolainen et al., 2018).

Seega, kui raiesmikelt kaob sobiva kõduastmega kõdupuit – näiteks siis, kui säilikpuud on kõik lagunened ning uut kõdupuitu ei ole peale tekkinud – võivad spetsiifilised liigid lihtsalt kaduda, kuna neile sobivat substraati enam ei esine. Selline järjepidevuse katkemine võib kahjustada eriti neid liike, kelle levikuvõime on piiratud (Heilmann-Clausen & Christensen, 2004; Siitonen, 2001).

1.4 Muud säilikpuude asustamist mõjutavad asjaolud

Säilikpuude roll puiduseente elupaigana sõltub lisaks substraadi sobivusele ka sellest, kas seeneliigid on võimelised neid struktuure asustama. Enamik puiduseeni, sh torikseened, levivad eoste abil, kuid üksikutel eostel on väga väike tõenäosus edukalt sobivasse substraati jõuda ja see asustada.

Levimispiiranguid on käsitletud ka mitmetes empiirilistes uuringutes. Empiirilised uuringud on näidanud, et torikseente edukas koloniseerimine sõltub substraadi kaugusest olemasolevatest viljakehadest (Edman et al., 2004). Junnineni (2007) doktoritöös ilmnes, et säilikpuudel kujunes mitmekesine seenekooslus vaid siis, kui nende läheduses esines loodusmetsa laike, kus säilisid elujõulised lähtepopulatsioonid. Lisaks substraadi kaugusele võib levikut mõjutada ka viljakehade vähesus, mis piirab eoste leviku sagedust, ja viljakehade moodustamise sagedus, mis liigiti on varieeruv (Heilmann-Clausen et al., 2005, Ovaskainen et al., 2013). Kuigi tulemused viitavad selgelt levimisega seotud riskidele surnud säilikpuude asustamisel, mõistetakse nende protsesside olulisust selles kontekstis endiselt halvasti (Junninen, 2007).

1.5 Senised uuringud torikseente ja säilikpuude seosest

Puiduseente elupaigaseoseid on uuritud palju kuid säilikpuude mõjust torikseente on uuritud vähe (Renvall, 1995; Norstedt et al., 2001; Junninen et al., 2007; Küffer et al., 2008; Rajala et al., 2011; Peltoniemi et al., 2013, Ruokolainen et al., 2018; Yang et al., 2021). Seni on peamiselt uuritud millised puiduseene liigid suudavad asustada raiesmike säilikipuid (Junninen et al., 2007; Runnel et al 2013, Suominen et al., 2015). Siiski puuduvad uuringud, mis käsitleksid torikseente koosluste pikaajalist dünaamikat kõdupuidul lageraiealade tingimustes, näiteks 20-aastase perioodi vältel.

Samuti ei ole uuritud kas lageraiealad suudavad 20 aasta jooksul hakata tootma piisavalt kõdupuitu, mis pakuksid puiduseente kooslusele edasist elupaika.

1.6 Magistritöö eesmärk

Käesolev magistritöö keskendub torikseentele, ühele kõdupuitu, sh surnud säilikipuid asustavale elustikurühmale. Töö on jätk TÜ looduskaitsebioloogia töörühma säilikipuude ökoloogiat uurivate tööde seeriale (Rosenvald et al., 2008; Runnel et al., 2013). Uuringu uudsus seisneb kordusvaatlustes pika ajaperioodi vältel. Torikseenekooslusi vaadeldi samadel surnud säilikipuudel kõigepealt aastatel 2010-2011 ja nüüd aastatel 2020 ja 2023. Esimesel vaatlusringil oli nende säilikipuude surmast möödunud 0-8 aastat (Runnel et al., 2013). Teisel, käesoleva töö raames sooritatud vaatlusringil oli surmast möödunud juba 10-21 aastat.

Töös keskenduti järgmistele küsimusele:

1. Milline on torikseenekoosluste dünaamika surnud säilikipuudel ajas? Uuriti, kuidas torikseenekooslused surnud säilikipuudel kümne aasta jooksul muutunud on.
2. Millised muutused on toimunud vaatlusaluste surnud säilikipuudega kümne aasta jooksul? Uuriti muutusi puude kõduastmes ning hinnati, milline osa puudest on oma elupaigaväärtuse kaotanud ning milline säilitanud või parandanud.
3. Kas säilikipuude ümber on tekkinud torikseentele sobilikku elupaika?

Eeltoodud küsimustele vastamine aitab hinnata, kui kauaks pakuvad surnud säilikipuud raiesmikel puiduseentele sobivat elupaika.

2. Metoodika ja materjalid

2.1 Uurimisalad

Välitöö viidi läbi Rosenvaldi ja kaasautorite (2008) säilikpuude elumuse uurimise proovialadel, mida kasutas Runnel et al., (2013) teadustöö koostamiseks. Alad asusid neljas maakonnas, Tartu, Viljandi, Järva ja Pärnu maakonnas, endises Kabala, Kõpu, Laeva ja Alatskivi metskonnas. Rosenvaldi ja kaasautorite (2008) uurimus hõlmas eelnimetatud metskondades 102 ala, kus toimus raie aastatel 2001–2002. Raie järgselt kaardistati uuringualadel igal aastal kõigi säilikpuude ellujäämine või surm. Vastavalt põhineb Runnel et al. (2013) töö valim 94 tüügas- ja 132 lamapuul, mis on tekkinud teadaoleva surmaajaga säilikpuudest ning paiknesid 48 uuringualal (Joonis 1). Käesolevas töös vaadeldi uuesti Runnel et al (2013) valimi lamatüvesid (kuid mitte toonaseid tüügaspuid) kokku 42. uuringualal noores metsas (Joonis 1).

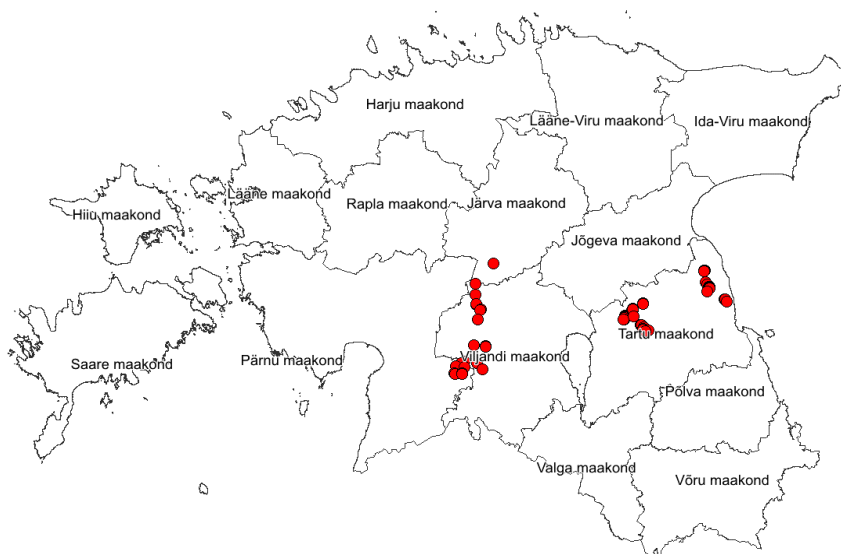
2.2 Välitööd

Käesoleva magistritöö välitööd toimusid kahel aastal: 2020 ja 2023. Aastal 2020 teostas välitööd Anna Liisa Šavrak, aastal 2023 käesoleva töö autor. Uuringuid korrati kahe erineva aasta vältel, sest torikseentel ei moodusta kõik liigid viljakehi samadel aegadel ja nende püsivus on erinev (Halme & Kotiaho, 2012). Seega aitas välitööde kordamine kahe hooaja vältel maksimeerida leitud liikide arvu. Välitööde käigus otsiti üles kõik varasemad surnud säilikpuud, mõõdeti säilikpuudelt andmed (Tabel 1), et võrrelda lamapuidu seisundit varasemalt teadaolevate andmetega ja kirjeldati / koguti kaasa kõik torikseened. Välitööde käigus ei leitud viite tüve, seega kuulus lõppvalimisse 122 tüve.

Et selgitada elupaiga hulka surnud säilikpuude vahetus läheduses ja selle võimalikku asustamist torikseente poolt, uuriti lamapuid lisaks iga surnud säilikpuu langemise vastassuunas joondatud 20 m pikkusel transektil (Tabel 1). Selleks määrasin säilikpuu langemise suunas ning mõõtsin 20 m transektile langenud kõdupuidu diameetrid 2,5 meetri kaugusel kummalegi poole transekti. Nende andmete põhjal arvutati kõdupuidu maht (m³/ha), mis näitab torikseente elupaikade hulka uuringualadel. Selleks kasutati van Wagneri (1964) joontransekti meetodit

$$\left(V = \frac{\pi^2 * d^2}{8 * L}\right)^1.$$

¹ V- kõdupuidu maht (m³/ha), d – diameeter (m), L- transekti pikkus (m)



Joonis 1. Uuritud raiesmike (42) paiknemine Järva, Pärnu, Tartu ja Viljandi maakonnas.

Tabel 1. Uuringu tüvesid ja kooslusi kirjeldavad tunnused

Tunnus	Selgitus
Lamatüvesid kirjeldavad tunnused	
Tüve pikkus (m)	Lamatüve pikkus*
Lamapuidu kõduaste „noameetodil“	Nuga torgati puitu 5 erinevast kohast ja leiti keskmine. 1 - nuga pole tüve puitu sisse surutav; 2 - nuga on puitu sisse surutav 1 cm ulatuses; 3 - nuga on puitu kergesti sisse surutav 3–5 cm ulatuses; 4 - nuga on puitu üleni sisse surutav; 5 – täielikult lagunenu puit, pudeneb käte vahel laiali
Koore %	Koorega kaetud pind kogu tüve ulatuses
Lamapuidu diameeter (cm)	Liigi leiukohal tüve laius**
Taksonite arv tüvel	Liik, määramisraskuste puhul perekond
20x2,5 meetrist transekti kooslust kirjeldavad tunnused	
Ilmakaare suund	Vastupidine säilikpuu langemise suunale.
Kõdupuidu tüüp	Lamapuit või tüügas
Puu liik	Liik, määramisraskuste puhul, kas tegemist on leht- või okaspuuga.
Kaugus (m)	Lamatüve kaugus säilikpuust, kuni 20 m
Diameeter (cm)	Transekti joonele jääva koha laius
Kõduaste	1 - nuga pole tüve puitu sisse surutav; 2 - nuga on puitu sisse surutav 1 cm ulatuses; 3 - nuga on puitu kergesti sisse surutav 3–5

	cm ulatuses; 4 - nuga on puitu üleni sisse surutav; 5 – täielikult lagunenuid puit, pudeneb käte vahel laiali
Taksonite arv tüvel	Liik, määramisraskuste puhul perekond

*Okste olemasolul kuni tüve esimese hargnemiseni

**liikide puudumisel kõige laiem koht tüvel

2.3 Torikseente määramine

Kogutud viljakehad kuivatati koheselt pärast korjamist laboris. Liigivaatlused määrati Kadri Runneli juhendamisel laboris, vajadusel valgusmikroskoobi abil. Preparaatide valmistamiseks kasutati sõltuvalt liigist 5% kaaliumhüdroksiidi (KOH) lahust, 50% joodilahust (Meltzeri lahus, IKI) või 5% puuvillasinise (Cotton Blue, CB) lahust. Kasutati kahte määrajat: Niemelä 2008 ja 2016.

Kuuest liigivaatlusest ei olnud võimalik liike täpselt määrata, jäi ka perekonna määrang andmata (selts „Polyporales“). Kuigi need määramata liigid ei suurenda liigirikkuse näitajat, viitavad nad siiski torikseente esinemisele uuritud tüvedel ja need registreeriti viljakeha leidudena.

2.3.1 Molekulaarne analüüs

Määramat liigivaatlustest eraldati laboritingimustes tükk hümeeniumist ning proovid valmistati ette sekveneerimiseks. Igast viljakehast võeti steriilsete tangidega ligikaudu 2–3 mm suurune fragment ja asetati puhverlahusesse, mis sisaldas 0,015 U/μl proteinaas K-d (Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA), 0,8 M Tris-HCl, 0,2 M (NH₄)₂SO₄ ja 0,2% (m/v) Tween-20 (Solis BioDyne, Tartu, Eesti), ning inkubeeriti 24 tundi 56 °C juures. Proteinaas K inaktiveeriti 15 minutiga 98°C juures. Seejärel lahust tsentrifugeeriti 8000 p/min 2 minuti jooksul, et võimaldada rakkude lagunemist ja DNA vabanemist. Saadud lahust kasutati seejärel molekulaarsetes analüüsides.

Proovidest eraldatud DNA-dega viidi läbi polümeraasi ahelreaktsioonid (PCR), mille eesmärk oli amplifitseerida seente määramiseks vajalik ribosomaalse DNA piirkond (ITS-regioon). PCR läbiviimiseks kasutati valmisegu (Solis BioDyne, Tartu, Eesti), mis sisaldas 10 mM MgCl₂. Iga reaktsiooni kogumaht oli 25 μl, millest 3 μl moodustas DNA proov. Reaktsioon koosnes 38 tsüklist, millest igaüks sisaldas järgmisi etappe: denaturatsioon 95 °C juures 30

sekundit, praimerite seostumine 55 °C juures 30 sekundit ja ahela pikendus 72 °C juures 60 sekundit. PCR tulemusena saadud amplikonid puhastati Thermo Scientific Exo I ja FastAP ensüümidega (Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA) vastavalt tootja juhistele ning sekveneeriti Sangeri meetodil. Sekveneerimine viidi läbi firmas Macrogen Europe B.V. (Holland, Amsterdam). DNA järjestused toimetati kasutades programmi Sequencher 5.4.6 (Gene Codes, Ann Arbor, MI, USA)

Autori poolt kogutud seente eksemplare säilitatakse Tartu Ülikooli Loodusmuuseumi seente herbaariumis.

2.4 Statistilised analüüsid

Statistilised analüüsid viidi läbi programmides Excel, versioon 2505, ja R Studio versioon 4.5.0. R'i scriptide kirjutamisel kasutati *ChatGPT*, versioon 4.0, abi.

Substraadis toimunud muutuseid analüüsiti tunnuse kõduaste kaudu. Kõduaste on järjestustunus, kus väärtused 1 kuni 4 tähistavad lagunemise astet, kuid ei näita täpset kaugust astmete vahel. Näiteks ei saa eeldada, et vahe 1. ja 2. kõduastme vahel on võrdne vahega 3. ja 4. vahel. Selliste andmete analüüsimiseks ei sobi tavapärased parameetrilised testid (nt ANOVA), mis eeldavad mõõteskaala pidevust ja normaaljaotust. Seetõttu kasutati puuliikide vaheliste erinevuste hindamiseks Kruskal–Wallise testi, mis on mittelineaarne meetod ja sobib hästi järjestuslike andmete võrdlemiseks rohkem kui kahe sõltumatu rühma vahel.

Torikseente liigirikkuse seoseid 10–21-aastaste surnud säilikpuude omadustega analüüsiti üldistatud lineaarsete mudelite (GLM) abil, rakendades Poissoni jaotust ja log-link funktsiooni. Kuna sõltuvaks muutujaks oli igal surnud puul registreeritud torikseente liikide koguarv, kujutas see endast diskreetset loendusandmestikku, mis ei vasta klassikalise lineaarse regressiooni eeldustele. Seetõttu oli Poissoni jaotusega GLM sobiv statistiline lähenemine, võimaldades hinnata mitte-negatiivsete täisarvuliste sõltuvate andmete seoseid mitme pideva ja kategoorilise seletava teguriga.

Esimeses mudelis hinnati liigirikkuse sõltuvust viiest puuomadusest: puu vanusest, tüve diameetrist, kõduastet, koore püsimise määrast tüvel ning puuliigist. Kõik seletavad muutujad kaasati mudelisse korraga, et hinnata nende kombineeritud mõju sõltumatult üksteisest. Kuna eesmärk oli uurida torikseente liigiarvu muutumist puude struktuursete tunnuste suhtes, võimaldas GLM ühtlasi kontrollida potentsiaalseid segavaid tegureid ning testida, millised muutujad on statistiliselt oluliselt seotud liigirikkusega.

Mudeli sobivust hinnati null- ja jääkvarieeruvus võrdluse ning dispersioonisuhtarvu abil. Nullmudeli varieeruvus (191.39, df = 131) vähenes täismudelis oluliselt (jääkvarieeruvus= 114.05, df = 125), viidates sellele, et kaasatud seletajad selgitasid olulise osa torikseente liigi arvu varieeruvusest. Pearsoni jääkide põhjal arvatud dispersioonisuhtarv oli 0.97, mis on lähedane ideaalväärtusele 1, osutades sellele, et andmetes ei esine üledispersiooni ning Poissoni jaotus on statistiliselt asjakohane.

Kuna esimeses mudelis ilmnes puu vanuse mõju, koostati teine mudel, kuhu lisati ka interaktsioonitermin puu vanus \times puuliik, et testida vanuse mõju erinevust puuliikide lõikes. Surmast möödunud aeg mõjutas torikseente liigirikkust eri puuliikidel erineval moel.

Koosluste struktuuri hindamiseks viidi läbi juhitud ordinatsioon Canonical Correspondence Analysis (CCA), et hinnata keskkonnamuutujate (puu diameeter, kõduaste ja puu vanus) mõju liigikooslustele. CCA võimaldab selgitada, millisel määral erinevad keskkonnategurid seletavad koosluste varieeruvust proovide vahel. Analüüs viidi läbi vegan paketi funktsiooniga `cca()`, kasutades liigikooslusmaatriksit sõltuva muutujana ning keskkonnamuutujaid selgitavate teguritena. Mudeli olulisust hinnati permutatsioonipõhise ANOVA-ga (999 permutatsiooni). Lisaks testiti eraldi ka iga muutuja panust, kasutades valikut `by = "term"`. Tulemused esitati ordinatsioonigraafikul, kus kujutati proovid, liigivektorid ning keskkonnamuutujate suunad.

Looduskaitsele huvipakkuvaid liike võrreldi Runnel et al. (2013) eksemplaride hulgas olnud 15 looduskaitsele huvipakkuvat torikseene liigiga. Kõige sagedamini leiti *Funalia trogii* (17 viljakeha), *Ceriporiopsis aneirina* (15 viljakeha) ja *Ceriporia excelsa* (9 viljakeha). Puutüved, millel leidis looduskaitsele huvitavaid liike erinesid n-ö arvukatest liikidest puu vanuse poolest – tüved olid keskmiselt kauem surnud.

2.5 Magistrandi osa töö valmimises

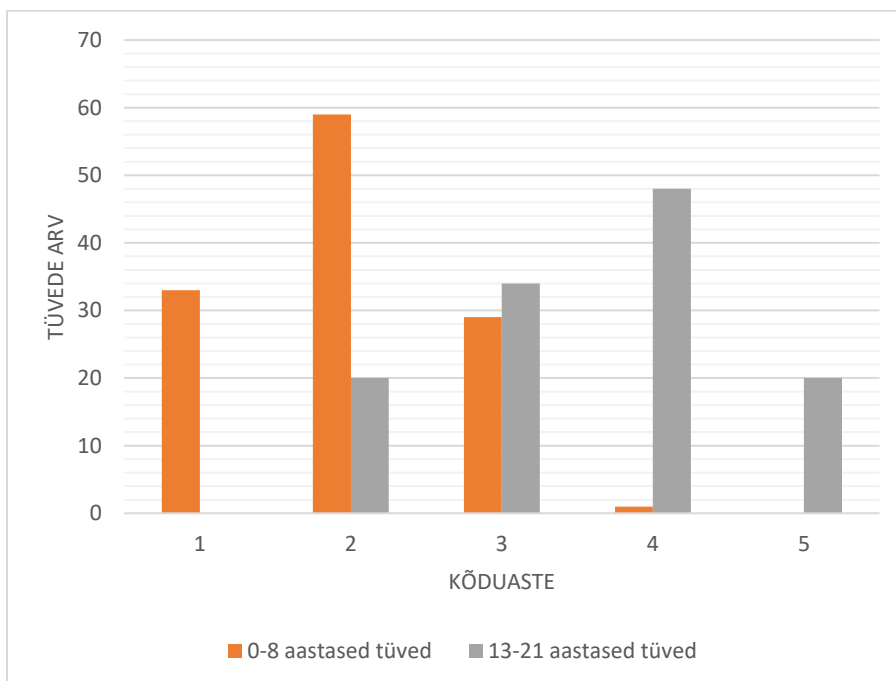
Töö autori viis läbi kõik 2023. aasta välitööd külastades 42 ala ja 127 säilikpuud ja määras juhendaja Kadri Runneli abil 2020. ja 2023. aasta välitööde proovid liigini, määramisraskuste puhul perekonnani. Heidi Tamme juhendamisel viis autor läbi laboratoorsed tööd (DNA eraldamine) proovidega, mida ei olnud võimalik ilma DNA eraldamiseta tuvastada. Viimaseks töö etapiks olid andmeanalüüs ja tulemuste interpreteerimine, mille töö autor viis läbi Kadri Runneli juhendamisel.

3. Tulemused

Tulemuste analüüsiks kasutati 42 alalt 127 säilikpuult ja nende transektidelt saadud 143 liigivaatuse andmeid.

3.1 Muutused substraadis

Tüvede jaotus kõduastmete lõikes muutus 13 aasta jooksul selgelt – 2010. aastaga võrreldes kadus kõduaste 1, vähenes nooremate (2. ja 3.) kõduastmete osakaal ning suurenes vanemate (4. ja 5) astmete osakaal (Joonis 2). Eriti silmapaistev oli 4. kõduastme kasv, mis osutus keskseks siirdetasemeks, kuhu suur osa tüvedest selle aja jooksul jõudis. Kui aga vaadelda tüvesid individuaalselt, ilmneb, et paljud neist ei muutunud kõduastmelt märkimisväärselt. Kuigi enamiku puhul muutus kõduaste kahe või rohkema astme võrra (N=59), siis märkimisväärselt esines ka kõduastme muutust ühe võrra (N = 45). Kõduastme ei muutunud alla 20 tüvel (N=18). Kõduastme kasv oli sagedasem lehtpuudel, mille puhul oli rohkem tüvesid 4. ja 5. astmes. Männid (*Pinus sylvestris*) paiknesid peamiselt 3. ja 4. astmel, kuid suurem osa tüvesid jäi muutumatuks (tasemel 3). Ehkki liikidevahelised erinevused olid nähtavad, ei olnud need statistiliselt olulised ($H = 1,32$; $p = 0,518$), mistõttu ei saa neid käesoleva valimi põhjal üldistada.



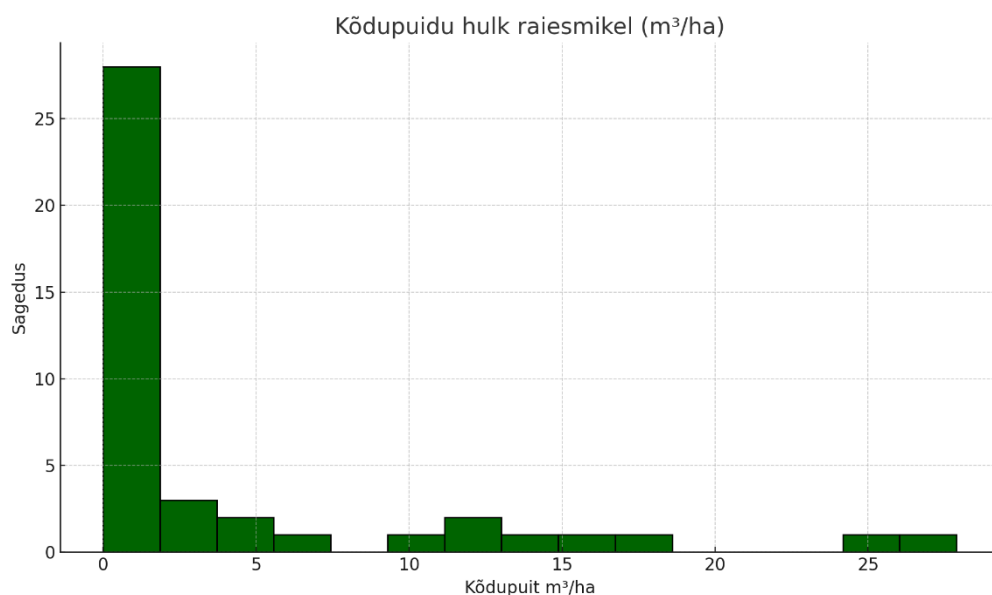
Joonis 2. Surnud säilikpuu lamatüvede jaotus kõduastmete lõikes: võrreldud on 0–8-aastaseid tüvesid (2010. aasta andmestiku alusel) ja 13–21-aastaseid tüvesid (2023. aasta andmestiku alusel).

Kõige kauem surnud olnud lamatüved (21 aastat surmast) olid üldiselt jõudnud 4. ja 5. kõduastmesse (58,8%), vähem aega surnud olnud lamatüved (13. aastased) olid jõudnud 3 ja 4 kõduastmesse. Analüüs vanuserühmade lõikes (13–21 aastat puu surmast) näitas selgeid liigilisi erinevusi lamapuidu lagunemisdünaamikas. Kase tüvede hulgas oli 5. kõduastet juba 14. aastastest tüvedest alates. 17-16. aastastest tüvedest oli üle pooled 4 ja 5. kõduastmetes (54%). Haavad lagunesid natuke aeglasemalt. Haavad jõudsid 5. kõduastmesse 16 aastat pärast säilikpuu surma. Edasises vanusevahemikus (17–21 aastat) tugevneb trend, kus üha rohkem tüvesid paikneb 4. ja 5. kõduastmes. 21-aastaste haabade seas olid pooled tüved juba 5. kõduastmes. Männi tüved ei jõudnud 21 aastaga 5. kõduastmesse. Ka 18 aastaste männitüvede hulgas olid enamused 2. kõduastmes. 20. aastastest männitüvedest olid aga pooled jõudnud 4. kõduastmesse.

3.2 Substraadi lisandumine raiesmikele

Lamapuitu kaardistati kõigil leitud säilikpuu transektil, kuid lamatüvesid ja -tüügastega puid leiti neist alla poolel – kokku 62 säilikpuu transektil. Neilt transektidelt loendati 266 lamatüve ja 22 tüügast. Uuringus käsitleti lamapuiduna kõiki tüvesid (2 cm – 100 cm), mis jäid transektile (20x2,5m). Kokku hõlmas valim 42 ala, millest 29 alal esines säilikpuude vahetus läheduses (transektil) lamapuitu. Kõdupuidu keskmine diameeter oli 6,1 cm (\pm 8,1 cm), mis viitab väga suurele varieeruvusele. Keskmine kõduaste oli 2,4. Kõige sagedasemad olid 2. ja 3. kõduaste – vastavalt 272 ja 102 tüve, kuid esines ka varasemaid ja hilisemaid lagunemisetappe: näiteks 69 tüve kuulusid 4. kõduastmesse. See näitab, et valim hõlmas eri kõdunemisetappides lamapuid, pakkudes mitmekesist lagunemiskeskkonda.

Analüüs hõlmas 42 raiesmikku. Arvutatud kõdupuidu mahud varieerusid 0,00 kuni 27,89 m³/ha (Lisa 2), mille keskmine väärtus oli 4,05 m³/ha ja mediaan 0,65 m³/ha. Tulemuste kõrge standardhälve (6,98 m³/ha) ning variatsioonikordaja (1,72) viitab väga suurele hajuvusele. Kvartiilide alusel paiknes 75% raiesmikest alla 4,34 m³/ha taseme, 25% alla 0,00 m³/ha taseme, mis tähendab, et ainult väike osa noortest metsadest sisaldas märkimisväärses koguses kõdupuitu (Joonis 3).



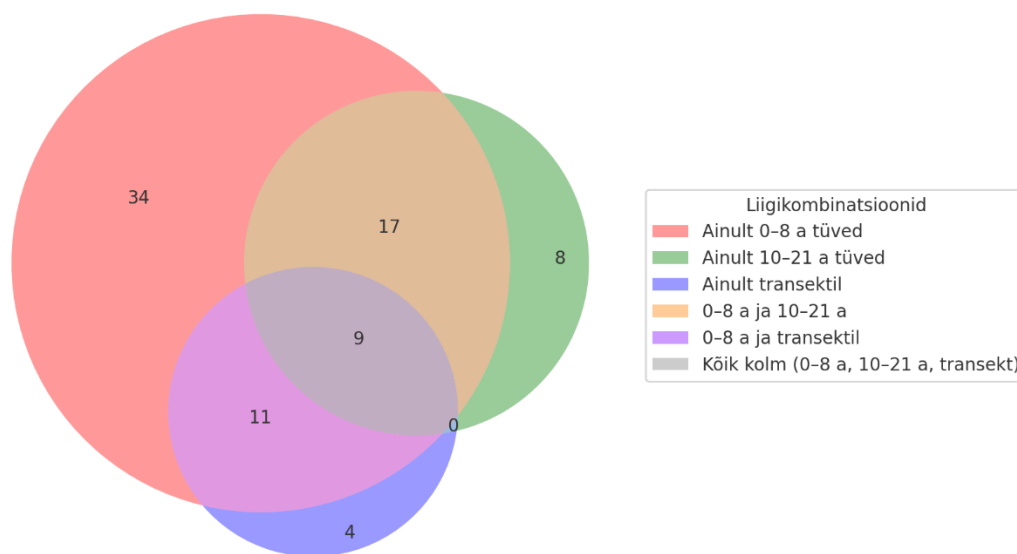
Joonis 3. Kõdupuidu jaotumine raiesmikel (m^3/ha).

3.3 Torikseente liikide arv surnud säilikpuudel ja muutused ajas

Kokku tehti 2020 ja 2023 inventuuridel 142 torikseene liigivaatlust, säilikpuudelt tehti 102 vaatlust ning tuvastati 33 liiki (Lisa 1). Kõige sagedamad liigid olid *Fomitopsis pinicola* ($N=20$) ja *Fomes fomentarius* ($N=16$). Kõiki teisi liike leiti alla 10 korra. Kõige rohkem liigileide oli kaskedel (27 tüvel kokku 63 liigileidu ja 19 liiki), aga haabadelt leiti kõige enam liike (14 tüvelt 35 leidu 21 liiki). Mändidel (4 tüvel 4 leidu ja 4 liiki) leiti vähem torikseeni.

Uuritud 122 surnud säilikpuust tuvastati torikseeni 45 puul. Kõige sagedamini olid viljakehadeta männid (32 tüve) ja haavad (25 tüve). Kuigi kaskedel oli kõige rohkem liigileide, ei leitud torikseeni 20 kase säilikpuu lamatüvelt. Varem leiti valimi lamatüvedelt torikseene viljakehi kõigilt 127 puult, kuid kordusuuringu käigus leiti, et asustatud oli vaid 35,4% esialgsetest tüvedest.

Kolmteist aastat tagasi teostatud inventuuril leiti samadelt surnud säilikpuudelt 68 torikseeneliiki. Seega olid võrdluses seekordsete inventuuridega torikseene liigirikkus kahanenud. Seekordsetel inventuuridel tuvastati 24 sellist liiki, mis esinesid surnud säilikpuudel ka 13 aastat tagasi. Lisaks oli 45 sellist liiki, mida leiti vaid 13 aastat tagasi ja 8 sellist liiki, mis uuritud surnud säilikpuudel varem ei esinenud (Joonis 4).



Joonis 4. Torikseente liikide kattuvused 0-8. aastastel tüvedel, 10-21. aastastel tüvedel ja transektil tüvedel.

3.4 Liikide arv teistel noore metsa kasvusubstraatidel

Torikseente viljakehi leiti kokku 31 säilikuudest eemalduvate transektidega ristuvalt lamatüvelt ja kahelt tüügaspuult, kokku 40 korral. Enamus liigileide leiti lehtpuudelt – kaselt 14, haavalt 11 ja liigini määramata lehtpuult 5 viljakeha. Okaspuudelt leiti 10 liigileidu, kuuselt 7 ja männilt 3. Säilikuude valimis oli okaspuudest ainult mänd, kuid transektidel oli ka kuuske. Kuuselt leiti 7 torikseent, millest oli võimalik määrata liigini 6 viljakeha ning üks viljakeha, mille määrang ei tulnud DNA eraldamise käigus välja.

Kokku leiti transektidelt 40 torikseene viljakeha 22 erinevast liigist (Joonis 4). 3 viljakeha jäi liigini määramata. Kõige liigirikkam substraat oli kask, mille pealt määrati 9 liiki. Haavalt määrati 8 liiki ja määramata lehtpuu 4 liiki. Okaspuudelt määrati 5 liiki, 2 liiki männil ja 3 kuuselt. Peegelduselt leiti 4 liiki torikseeni, mida ei määratud kordagi säiliku puu tüvedelt: *Postia caesia*, *Antrodia mellita*, *Heterobasidion annosum*, *Steccherinum fimbriatellum*.

Kuuskedel kasvas 3 liiki torikseeni (*Postia caesia*, *Trichaptum abietinum* ja *Skeletocutis carneogrisea*). *Postia caesia* leiti vaid peegeldusel olnud tüvedelt. *Trichaptum abietinum* ja *Skeletocutis carneogrisea* viljakehasid leiti ka 0-8. aastastelt säiliku puudelt.

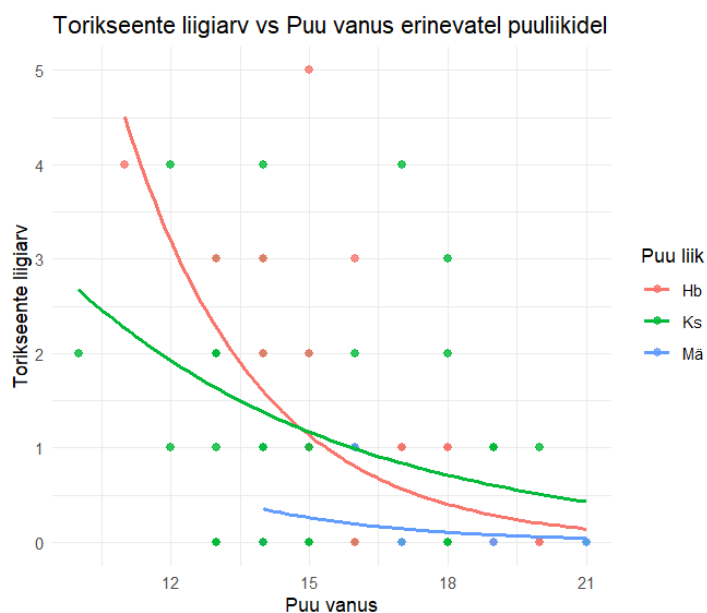
3.5 Liikide arvu seos tüve omadustega

Generaliseeritud lineaarne mudel näitas, et torikseente liigirikkus surnud säilikpuudel oli statistiliselt oluliselt seotud puu vanuse, diameetri ja puuliigiga (Tabel 2). Mudeli kohaselt vähenes torikseente liikide arv puu vanuse suurenedes ($Estimate = -0.21$, $SE = 0.04$, $z = -4.86$, $p < 0.001$) ning ka diameetri suurenedes ($Estimate = -0.03$, $SE = 0.01$, $z = -2.25$, $p = 0.025$). Puuliikide võrdluses ilmnes, et mändidel oluliselt madalam torikseente liigirikkus kui haaval ($Estimate = -1.67$, $SE = 0.53$, $z = -3.13$, $p = 0.0018$). Kask teistest puuliikidest oluliselt ei erinenud. Kõduaste ja tüve kaetus koorega ei omanud statistiliselt olulist mõju torikseente liigirikkusele (vastavalt $p = 0.27$ ja $p = 0.19$).

Tabel 2. GLM mudeli tulemused.

Muutuja	Hinnang	Std. viga (SE)	z-väärtus	p-väärtus	vabadusastmed
(Intercept)	4.514	0.847	5.327	<0.001 ***	125
Kõduaste	-0.171	0.139	-1.231	0.218	125
Diameeter	-0.028	0.012	-2.238	0.025 *	125
Koore kattuvuse %	0.005	0.004	1.275	0.202	125
Puu vanus	-0.211	0.043	-4.889	<0.001 ***	125
Kask (vs haab)	-0.184	0.257	-0.716	0.474	125
Mänd (vs haab)	-1.683	0.536	-3.142	0.002 **	125

Torikseente liigirikkuse ja puude omaduste vahelise seose analüüs näitas lisaks, et puu vanuse mõju liigirikkusele sõltus puuliigist. Haabadel vähenes liigirikkus vanuse suurenedes rohkem kui kaskedel ($\beta = 0.21$, $p = 0.018$; Joonis 5). Mänd võrdlusrühmast (haab) ei erinenud ($p = 0.68$). Liikide jaotus puuliikide lõikes näitas, et mitmed torikseente liigid esinesid vaid ühel puuliigil. Kokku tuvastati 13 liiki, mis esinesid ainult haaval (nt *Phellinus tremulae*, *Postia alni*, *Fomitopsis serialis*), 9 liiki ainult kaskel (nt *Antrodiella faginea*, *Rigidoporus crocatus*, *Ganoderma lucidum*) ning 1 liik ainult männil (*Antrodia xantha*). Kõige rohkem torikseente liike registreeriti haabadel, kus maksimaalne liigi arv ühe puu kohta ulatus seitsmeni. Keskmiselt oli liikide arv haabadel $2,1 \pm 0,5$, kaskedel $1,5 \pm 0,6$ ja mändidel $1,0 \pm 0,0$ liiki (95% usaldusvahemikud). Kõduaste, diameeter ja koore protsent ei osutunud selles mudelis statistiliselt oluliseks (kõik $p > 0,1$).



Joonis 5. Torikseente liikide arvu sõltuvus puu vanusest erinevate puuliikide lõikes. GLM Poissoni mudeli alusel prognoositud trendijooned (log-link) näitavad torikseente liigirikkuse muutust surnud säilikpuu vanuse kasvades. Värvidega on eristatud kolm puuliiki: haab (Hb), kask (Ks) ja mänd (Mä).

Kaskedel esines kõige rohkem seeneliike 13-18 aastastel tüvedel (Tabel 3). Haabadel oli suurim liikide arv 14-16 aastastel tüvedel. Mändidel oli liigirikkus madal, liike leiti ainult kolmes vanuseklassis, enamuse maksimaalselt 2 liiki 16-aastastel tüvedel, enamikus vanuserühmades oli liikide arv 0.

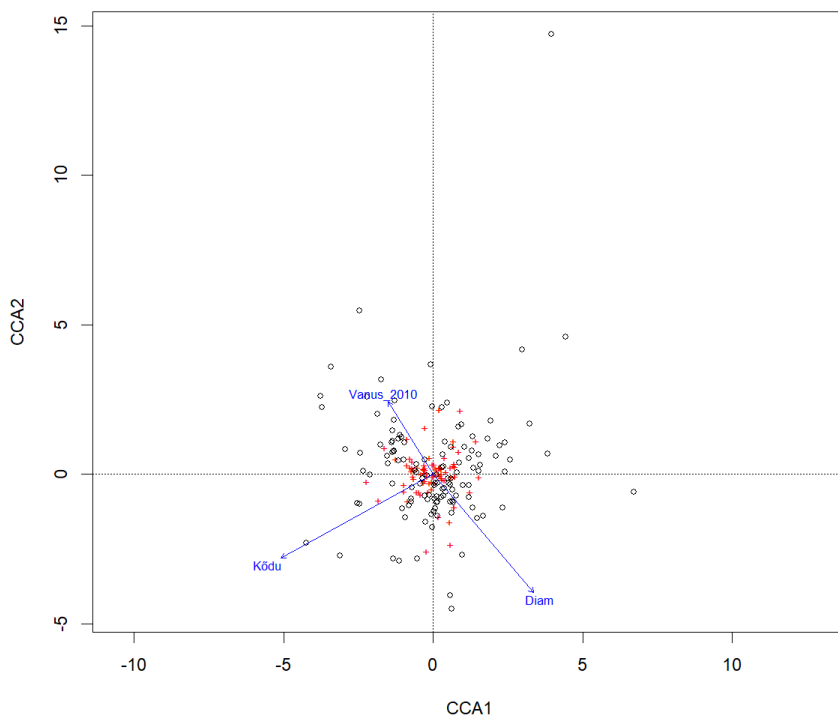
Tabel 3. Torikseenevaatlused ja liikide arv eri lagunemisajaga surnud säilikpuudel.

Surmast möödunud aeg (a)	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Valimi suurus (puude arv)	1	1	2	9	12	10	18	14	21	15	16	14
Liigileidude arv	2	4	6	14	18	14	12	12	15	5	1	0
Liikide arv	2	4	4	10	13	12	9	9	8	4	1	0
Kask	2	0	4	7	10	4	5	7	6	2	1	0
Haab	0	4	0	3	5	9	3	2	4	1	0	0
Mänd	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	0	0

3.6 Koosluse analüüs

Koosluse analüüsi eesmärk oli hinnata, millised keskkonnategurid kujundavad torikseente kooslusi säilikpuudel.

CCA analüüsi tulemused näitasid, et kogu mudel oli statistiliselt oluline ($p = 0.007$), viidates sellele, et keskkonnamuutujad tervikuna selgitavad olulisel määral koosluste varieeruvust. Muutujate lõikes osutus **kõduaste** tugevaimaks teguriks ($p = 0.001$), mille mõju selgitab ligikaudu 40% CCA esimese telje varieeruvusest (Joonis 6). Puu diameeter avaldas mõõdukat mõju ($p = 0.066$), jäädes statistilise olulisuse piiri lähedale, samas kui puu vanus ei näidanud olulist seost seenekooslustega ($p = 0.440$). CCA analüüsis ilmnis, et keskkonnamuutujad selgitasid osaliselt torikseente koosluste varieeruvust, suurima mõjuga oli kõduaste.



Joonis 6. Kanooniline korrespondentsanalüüs (CCA), mis näitab liigikoosluste ja keskkonnamuutujate vahelisi seoseid. Graafikul on kujutatud proovid (tühjad ringid), liigid (punased ristid) ning keskkonnamuutujate (kõduaste, diameeter, surmast möödunud aeg) mõju suund ja tugevus (sinised vektorid). Keskkonnamuutujad on lisatud graafikule, et näidata, millises suunas ja kui tugevalt need mõjutavad liikide jaotumist.

3.7 Looduskaitseliselt huvipakkuvad liigid

Kolmteist aastat tagasi tehtud inventuuridel leiti siinses töös uuritud surnud säilikpuudelt 15 looduskaitseliselt huvipakkuvat torikseeneliiki. Seekordse inventuuri käigus oli looduskaitseliselt huvipakkuvaid liike vähem. Täpsemalt leiti 7 liiki torikseeni, mis on kas haruldased või vääriselupaiga indikaatorliigid. *Ceriporia excelsa* (5 leidu), *Physisporinus sanguinolentus* (5 leidu), *Rigidiporus crocatus* (4 leidu) ja *Trametes versicolor* (1 leid) on neli liiki, mida leiti 0-8 aastastelt lamatüvedelt ja 10-21 aastastelt lamatüvedelt. Käesoleva töö välitööde käigus leiti säilikpuudelt ka *Ganoderma lucidum* (1 leid). Transekti tüvedelt leiti *Antrodia mellita* (1 leid), *Steccherinum fimbriatellum* (uus nimi *Junghuhnia fimbriatella*; 1 leid) ja *Trametes versicolor* viljakehasid. 5 liiki leiti kaselt ja kolme haava tüvelt.

Antrodia mellita ja *Junghuhnia fimbriatella* leiud olid väga tähelepanuväärsed, sest tegemist on väga haruldaste liikidega.

4. Arutelu

Käesoleva töö eesmärk oli võrrelda säilikpuude muutust ajas ja selle muutuse mõju torikseente kooslusele ning hinnata potentsiaalsete elupaikade olemasolu. Tulemuste analüüs näitas, et substraat ja liigiline koosseis muutusid ajas märgatavalt.

4.1 Säilikpuude lagunemise mõju torikseente liigirikkusele

Torikseente elupaigaväärtus surnud puidus on tugevalt seotud puidu kõduastmega, kusjuures suurim liigirikkus esineb üldjuhul keskmise kuni hilise kõduastmega tüvedel (nt 3.–4. kõduaste). Need lagunemisetapid pakuvad optimaalset niiskust, mõõdukat kõvadust ja sageli veel osaliselt säilinud koort, mis loovad mitmekesise ja stabiilse elupaiga erinevatele liikidele (Heilmann-Clausen et al., 2005; Runnel et al., 2013; Junninen, 2007). See muster kehtib nii leht- kui okaspuude puhul, kuid liigilise koosseisu, lagunemiskiiruse ning elupaigaväärtuse kestuse osas ilmnevad olulised erinevused puuliigiti. Lehtpuud lagunevad kiiremini ning saavutavad seentele sobiva kõduastme varem, kuid nende substraat võib kiire lagunemise tõttu muutuda kiiresti ebasobivaks, põhjustades elupaiga kiiret kadumist (Lasota et al., 2018; Junninen, 2007; Runnel et al., 2021). Okaspuud, eriti mänd, lagunevad aeglasemalt ning jäävad pikemaks ajaks madalamatesse kõduastmetesse, kuid võivad säilitada torikseentele sobiva struktuuri pikema aja jooksul (Kipping et al., 2022; Penttilä et al., 2013; Ovaskainen et al., 2013). Samas on mitmete eriti ohustatud liikide puhul on täheldatud, et nad ilmuvad alles hilisemas lagunemisfaasis (Penttilä et al., 2013; Junninen, 2007).

Siinse uuringu tulemused toetasid seisukohta, et säilikpuude roll torikseente mitmekesisuses sõltub nii nende lagunemiskäigust kui ka puuliigi vanusest. Leiti, et 13–21 aastat tagasi surnud säilikpuud olid valdavalt jõudnud 3. või 4. kõduastmesse. Samas oli seente liigirikkus nende tüvede puhul juba märkimisväärselt langenud (68 liigilt 32 liigile). See võib tähendada, et elupaigaväärtus võib kaduda ka enne, kui substraat füüsiliselt kaob. See on huvitav vastuolu tavapärasele ootusele, mille kohaselt just sellises lagunemisstaadiumis tüved (3. ja 4. kõduaste) on elupaigaks liigirikastele kooslustele. Väike liigirikkus varasemalt sobinud kõduastmetes võib ka viidata poolikule metoodikale.

Kuigi käesolevas uuringus registreeriti 10–21-aastat surnud tüvedel viljakehade põhjal suhteliselt madal torikseente liigirikkus, tuleb arvestada, et viljakehade seire annab vaid osalise ülevaate puidus tegelikult eksisteerivatest seeneliikidest. Viljakeha kujunemine sõltub paljudest teguritest – toitainete kättesaadavusest, mikrokliimast, niiskusest, konkurentsiolekorrast ning seeneliigi elutsükli faasist – ning paljud liigid võivad eksisteerida substraadis pikemat aega

vegetatiivselt, ilma viljakeha moodustamata (Dix & Webster, 1995; Kües & Liu, 2000; Gange et al., 2007; Kauserud et al., 2007; Moore et al., 2008; Ovaskainen et al., 2013).

Molekulaarsed uuringud, eelkõige DNA-põhised meetodid, on korduvalt näidanud, et surnud puidus esinevate seente tegelik liigiline mitmekesisus võib olla mitu korda kõrgem kui see, mida on võimalik tuvastada viljakehade kaudu (Halme & Kotiaho, 2012; Rajala et al., 2013; Ottosson et al., 2015). Näiteks Ovaskainen et al. (2013) näitasid, et mitmed liigid, keda ei ole viljakehade kaudu kunagi tuvastatud või kes on äärmiselt haruldased, esinevad puidus hoopis laialdaselt mütseelina. Eriti kehtib see liikide kohta, kelle viljakehad on suured ja püsivad ning mille tootmine nõuab ulatuslikku substraadi valdamist – sellised liigid moodustavad viljakeha sageli alles pärast teatud biomassiläve saavutamist või konkurentsiolekorra muutust. Seega ei viita viljakehade vähesus ilmingimata elupaiga sobimatusle ega liigirikkuse langusele, vaid peegeldab pigem seeneliikide viljakeha-strateegiate ja elutsüklite eripära. Sellest lähtuvalt võib oletada, et ka käesolevas uuringus alahindab viljakehadel põhinev inventuur tegeliku seenekoosluse ulatust, eriti just vanemates lagunemisfaasides, kus viljakehade moodustumine võib olla harvem, juhuslikum või pikaajalise mütseeli arengu tulemus.

4.2 Puuliigi olulisus ja eri liiki lamapuude kestvus elupaigana

Tulemused näitasid selgelt, et surnud säilikpuude puuliigil oli oluline mõju torikseente liigirikkusele. Valimi peale kokku registreeriti haabadelt ja kaskedelt umbes sama palju liike, mändidelt aga palju vähem. Ka tüve kohta oli keskmiselt oli haavatüvedel torikseeneliike võrreldes mändidega oluliselt vähem, samas kui kaskede ja haabade vahel olulist erinevust ei tuvastatud. Samas ka liikide arv vähenes vanusega kõige enam haabadel, mis viitab kiirele elupaigaväärtuse saavutamisele ja kaotamisele.

Sarnasele järeltulele jõudsid ka Runnel et al. (2013), kelle uuring käsitles samu surnud säilikipuid vahetult pärast puude suremist (0–8 aasta jooksul). Kõige rohkem liike esines haava tüvedel, järgnesid kased ja kõige vähem liike esines mändidel. Autorid järeltasid, et haava kiire lagunemine ja toitainerikkam puit loovad kiiresti sobiva mikrokeskkonna paljudele torikseentele. Võrreldes varasema säilikipuude seenekooslusega oleks pidanud olemasoleva teadmiste põhjal eeldada, et 21 aastases noores metsas on männi tüved jõudnud hilisemasse lagunemise staadiumi ja toetavad nüüd rohkem liike kui lehtpuud (Penttilä et al., 2012; Runnel et al., 2013). Käesoleva töö andmete põhjal oli näha, et sellist muutust ei toimunud.

Kuna mõlemad uuringud põhinevad samadel säilikpuudel, võimaldab see ainulaadset võimalust hinnata elupaigaväärtuse kestvust ajas. Runnel et al. (2013) uuringus hakkasid surnud säilikpuud torikseentele elupaika pakkuma juba varakult (3–4 aastat peale surma) ja saavutasid haripunkti umbes 6. eluaastaks. Käesolevas töös ilmnes, et liigirikkus hakkas langema alates 18. eluaastast. See tähendab, et lehtpuud pakuvad torikseentele parimat elupaika keskmiselt 12 aasta jooksul, ajavahemikus 6.–18. eluaasta vahel.

Kuigi vaadeldud tüved olid jõudnud 3.–4. kõduastmesse, mis kirjanduse põhjal peaks olema torikseente liigirikkuse haripunkt, näitasid andmed siiski liikide arvu vähenemist (Renvall, 1995; Heilmann-Clausen & Christensen, 2003; Junninen et al., 2007; Siitonen, 2001). See viitab, et seenekoosluse dünaamika võib olla arenenud etappi, kus viljakehi enam ei moodustu või on paljud liigid esindatud ainult hüüfivõrgustikuna puidu sees. Seetõttu võib ainult viljakehade loendamisel põhinev meetodika anda osaliselt eksitava pildi tegelikust liigirikkusest (Halme & Kotiaho, 2012; Runnel et al., 2021; Ovaskainen et al., 2013). Töö tulemused viitavad vajadusele täiendada tulevase uuringuid molekulaarsete meetoditega (DNA-põhised analüüsid), et tuvastada ka see pool seenekooslusest, mis jäävad visuaalsel vaatlusel märkamata.

Okaspuud, eriti mänd, lagunevad aeglasemalt ja sisaldavad ühendeid (nt vaigud, ligniin), mis pärsivad mikroobide ja seente tegevust (Kipping et al., 2022). See tähendab, et kuigi mänd võib säilitada sobivat füüsilist struktuuri kauem, on see vähem atraktiivne substraat paljudele torikseentele. Mänd on ka Eesti metsade ainus okaspuu, mida säilikpuuna saab raiealadele jätta. Kuused on tormihellad ning sureksid kiiremini kui männid. Sellepärast ongi männid olulised säilikpuud, et püsiksid elusad puud kauem, et oleks ka pikemalt lamatüvede teket. Käesoleva töö tulemused toetavad varasemat teadmist, et mänd üksikuna ei taga liigirikaste seenekoosluste püsimist, kuid mändide puudumisega kaoks oluline osa puiduseente kooslusest.

Säilikpuud täidavad noores metsas olulist rolli, pakkudes elupaika liikidele, kes vajavad lagunevat puitu, mida mujal noores metsas veel napib. Kuid see roll ei ole püsiv – tegemist on ajutise, ajas piiratud elupaigaga, mis toetab elurikkust üleminekuperioodil, kuni uus kõdupuit metsas taastub. Selline „päästerõngas“ aitab mõista säilikpuude tegelikku ökoloogilist tähtsust: need ei asenda looduslikku puude suremise protsessi, vaid leevendavad selle puudumist teatud ajaks. Seetõttu on oluline, et säilikpuude valikul ei lähtutaks ainult nende olemasolust, vaid arvestataks ka nende lagunemise dünaamikat. Eelistades erineva eluea ja lagunemiskiirusega puuliike, saab tagada, et metsaelupaigad säiliks järjestikku ja katkematult, toetades ökosüsteemide struktuurset ja ajalist järjepidevust.

4.3 Looduskaitiselt huvipakkuvate liikide esinemine ja võimalikud piirangud

Käesoleva uuringu tulemused näitasid, et looduskaitiselt huvipakkuvate torikseente arv on võrreldes varasema inventuuriga vähenenud. Huvipakkuv muutus nende liikide juures on, et suurem osa neist esines just kase tüvedel, mitte haaval – kuigi varasemad uuringud (nt Renvall, 1995; Junninen et al., 2007; Runnel et al., 2013; Runnel et al., 2021) on korduvalt rõhutanud haava keskset rolli haruldaste liikide elupaigana.

Täpsem liikide jaotus kinnitab, et näiteks *Ceriporia excelsa*, *Ganoderma lucidum* ja *Rigidoporus crocatus* esinesid ainult kase säilikpuudel, samas kui *Physisporinus sanguinolentus* esines nii haaval kui ka kasel. Varem on neid liike seostatud pigem loodusmetsade haavatüvedega (Runnel et al., 2013).

Selline kõrvalekalle kirjanduse üldmustrist võib viidata mitmele võimalusele. Esiteks võib põhjuseks olla haavatüvede sobimatuks muutumine – paljud haavad olid jõudnud kõduastmesse, mis võis olla ületanud mitmete spetsialistliikide taluvusläve (Ruokolainen et al., 2018). Teiseks ei saa välistada, et kaskedel oli säilinud sobivam mikrokeskkond viljakehade tekkeks, või et mõni liik, mis tavaliselt esineb haaval, oli asustanud kaskesid kui alternatiivset substraati. Samuti on võimalik, et mitmed haruldased liigid olid küll olemas mütseelina, kuid ei olnud moodustanud viljakeha – seda eriti vanemates tüvedes, kus viljakehade moodustumine võib olla juhuslik ja harv (Ovaskainen et al., 2013; Halme & Kotiaho, 2012).

Tulemused osutavad, et haruldaste liikide püsimine ei ole tagatud pelgalt säilikpuude olemasoluga, vaid sõltub substraadi kvaliteedist, lagunemisfaasist ja levikuoludest. Kaitsealuste liikide kadumine või asendumine võib olla signaal, et elupaikade võrgustik on muutunud killustatumaks või et sobiv substraat on vananenud viisil, mis ei võimalda nende liikide elutsükli jätkumist.

4.4 Elupaikade piisavus ja dispersioonipiirangud pärast lageraiet

Käesoleva uuringu tulemused näitasid, et torikseentele sobivate mikroelupaikade esinemine raiesmikel oli väga ebaühtlane. Kõdupuidu maht varieerus oluliselt – enamik alasid sisaldas väga vähe lamapuitu (alla 1 m³/ha), samas kui mõnel üksikul alal ulatus see 20–30 m³/ha-ni. Selline suur varieeruvus osutab, et kõdupuidu ruumiline jaotus noores metsamaastikus on killustunud ning elupaigad ei ole torikseente jaoks ühtlaselt kättesaadavad. Kuigi üksikud alad

pakuvad suure potentsiaaliga substraadibaasi, on enamikul juhtudel olemasolev kõdupuit vähene ja sageli varajases lagunemisfaasis, mis ei pruugi toetada liigirikkaid või haruldasi seenekooslusi.

Need tulemused on kooskõlas varasemate uuringutega, mis on näidanud, et elupaikade killustatus, vähene substraadihulk ja struktuurne homogeensus piiravad oluliselt puidul elavate seente koosluste püsivust (Ferenčík et al., 2022; Baldrian et al., 2016). Paljud puiduseened vajavad pikaajalisi ja mitmekesise kõdunemisastmega substraate. Suur osa säilikuudest hukub nelja aasta jooksul pärast lageraiet, mille tulemusel tekib üksik suur surnud puidu sisend, kuid puudub pikaajaline, hajutatud lisandumine (Nirhamo et al., 2023). Selle tagajärjel väheneb elupaikade järjepidevus ning väheneb ka võimalus seenekoosluste püsimiseks. Lageraiejärgses noores metsas võib kuluda aastaid kuni aastakümneid, enne kui uued puud kasvavad suureks ja seejärel surevad ning tekib kõdupuitu, mis toetaks seeneliikide elutsükli (Peltoniemi et al., 2013).

Torikseente levikut piirab sageli eoste lühike levikuraadius ning tugev elupaigaspetsiifilisus. Kui sobivad elupaigad paiknevad üksteisest isoleeritult – nagu see on tüüpiline noortes metsades –, võivad liigid jääda levikuliselt lõksu. Ferenčík jt (2022) rõhutavad, et killustunud ja väikese pindalaga metsamaastikel, kus puudub vanemate metsade järjepidevus, väheneb liikide taastuleku tõenäosus märgatavalt ka juhul, kui sobiv substraat esmapilgul olemas on.

Seetõttu soovitatakse kavandada säilikuuid nii, et need sisaldaksid erineva elueaga puuliike ja erineva vastupidavusega isendeid – näiteks kiiremini surevaid haabu ning aeglasemalt lagunevaid mände või grupiti säilinud puid, mis püsivad kauem elus. Selline lähenemine võimaldab luua ajaliselt hajutatud surnud puidu sisendi, mis sildab ökoloogiliselt kriitilise aja enne, kui uus mets suudab iseseisvalt taastoota vajalikku struktuurilist mitmekesisust.

Kokkuvõte

Torikseened on surnud puidul elavad seened, kellel on võtmeroll metsaökosüsteemide aineringes ning kelle elupaik sõltub otseselt kõdupuidu olemasolust ja kvaliteedist. Noortes metsades, eriti pärast lageraiet, on kõdupuidu hulk väike, mis seab piirangud torikseente püsimisele ja levikule. Säilikpuud – puud, mis jäetakse raiel alles – võivad toimida ajutiste elupaikadena, kuni uus mets suudab looduslikult hakata tootma uut kõdupuitu. Käesoleva magistritöö eesmärk oli uurida, kui kaua pakuvad surnud säilikpuud sobivat elupaika torikseentele ning kas nende ümber on aja jooksul tekkinud täiendavaid sobivaid mikroelupaiku.

Töö keskendus 127 säilikpuule, mis olid surnud 0–8 aastat enne esimest vaatlusringi (2010–2011) ja 10–21 aastat enne kordusuuringut (2020–2023). Analüüsiti puude lagunemisseisundit, torikseente liigirikkuse ja koosluste muutusi ning põhjuseid ja hinnati kõdupuidu hulka säilikpuude vahetus läheduses. Tulemustest selgus, et enamik tüvesid oli 13 aastaga jõudnud 3. või 4. kõduastmesse, mis on üldiselt seeneliikide seisukohalt soodne. Samas oli torikseente liigirikkus nendel tüvedel võrreldes varasemaga märgatavalt vähenenud: rohkem kui 60% liikidest, kes esinesid noorematel tüvedel, ei esinenud enam vanematel. Kooslused olid muutunud ja liigilist kattuvust kahe vaatlusringi vahel oli vähe.

Uuring kinnitas, et torikseente liigirikkus on tihedalt seotud kõduastmega ning puuliik mängib olulist rolli elupaigakvaliteedi määramisel. Haabadel ja kaskedel leidis rohkem liike kui mändidel, ent vanemates tüvedes täheldati liigirikkuse langust kõigil puuliikidel. Huvitaval kombel olid käesolevas uuringus enamik haruldasi või looduskaitsealiselt olulisi liike seotud just kaskede, mitte haabadega, mis erineb varasematest teadustulemustest. Selle põhjuseks võib olla haavatüvede lagunemine sobimatuks või muutused torikseente liikidevahelises konkurentsis.

Kõdupuidu maht säilikpuude ümbruses oli väga varieeruv: enamikul aladel esines vähem kui 1 m³/ha, vaid vähestel raiesmikel oli kõdupuitu rohkem kui 20 m³/ha. Paljudes kohtades ei olnud säilikpuude ümber üldse sobivat lisandunud kõdupuitu. Seetõttu ei ole võimalik eeldada, et säilikpuudele oleks tekkinud toetavat mikroelupaikade võrgustikku. Tulemused osutavad võimalusele, et säilikpuud ei pruugi tagada piisavat elupaigajätkuvust, kuna torikseente jaoks sobiv substraat võib kaduda enne, kui uus mets jõuab pakkuda uusi elupaiku.

Tulemustest hoolimata tuleb arvestada ka mitmete meetodiliste ja tõlgenduslike piirangutega. Esiteks põhines liigirikkuse hinnang üksnes viljakehade visuaalsel registreerimisel, mis ei kajasta täielikult puidus esinevat seeneelustikku. Seetõttu võib osa liigirikkuse langusest olla

näiline ja tuleneda metoodilisest piiratusest. Koosluste muutused ja liigikadu võivad seega olla osaliselt aluseks, aga mitte ainus võimalik seletus nähtud mustritele. Tulemusi tuleks käsitleda kui osa pikaajalisest ja keerulisest ökosüsteemide taastumise protsessist, mille täpsem mõistmine eeldaks molekulaarseid meetodeid ja pikemaajalist jälgimist.

Summary

Polypore fungi are wood-inhabiting decomposers that play a key role in nutrient cycling in forest ecosystems. Their habitat is directly dependent on the availability and quality of dead wood. In young forests, especially after clearcutting, the amount of coarse woody debris is typically low, which limits the persistence and dispersal of polypore communities. Retention trees—trees left standing during harvest—can serve as temporary habitats until the regenerating forest begins to produce new dead wood naturally. The aim of this master's thesis was to examine how long dead retention trees can provide suitable habitats for polypores and whether additional suitable microhabitats have formed around them over time.

The study focused on 127 retention trees that had died 0–8 years prior to the initial survey (2010–2011) and 10–21 years prior to the resurvey (2020–2023). Tree decay stages, changes in species richness and community composition of polypores, and surrounding deadwood volume were analyzed. Results showed that most trunks had reached decay stage 3 or 4 after 13 years, which is generally considered suitable for many polypore species. However, species richness had declined significantly compared to the initial survey: more than 60% of the species found on younger trunks were no longer present on older ones. Fungal communities had shifted, with low overlap in species composition between the two time periods.

The findings suggest that polypore diversity is closely linked to the decay stage of the wood, and that tree species plays a significant role in determining habitat quality. Aspen and birch supported more species than pine, though species richness declined in older trunks across all tree species. Interestingly, most rare or conservation-relevant species were found on birch rather than aspen in this study, contrary to previous research. This may be due to advanced decay in aspen trunks rendering them unsuitable or shifts in competitive dynamics.

The volume of dead wood surrounding retention trees was highly variable: most sites had less than 1 m³/ha, and only a few exceeded 20 m³/ha. In many cases, no additional suitable dead wood was present near the retention trees. Thus, it was not possible to assume that a supporting network of microhabitats had formed around them. The results suggest that retention trees alone may not ensure sufficient habitat continuity for polypores, as suitable substrates may disappear before the new forest can provide replacements.

Despite these findings, several methodological and interpretative limitations must be acknowledged. Firstly, species richness was assessed solely through visual surveys of fruiting bodies, which do not reflect the full fungal community present in the wood. Therefore, some of

the observed decline in richness may be an artifact of the method used. Community changes and species losses may reflect real trends, but alternative explanations cannot be ruled out. These results should be viewed as part of a long-term and complex forest recovery process, the full understanding of which would require molecular methods and extended monitoring.

Tänuavaldused

Minu suurimad tänuavaldused lähevad juhendaja Kadri Runnelile, eks toetas nii nõu kui jõuga kogu töö vältel, välitööde planeerimisel ja määramistel töö lõpliku valmimiseni. Lisaks soovin ma tänada oma teist juhendajat Anna-Liisa Šavrak, kes oli suureks abiks välitööde planeerimisel ning juhendamisel.

Suured tänud ka Heidi Tammele, kes aitas ja nõustas töö laboratoorse osaga, ja Maret Hobolainenile, kes oli suureks abiks exceli ja Rstudio kasutamisel.

Tänan ka kõiki, kes mulle välitöödel tuge ja seltsi pakkusid.

Kasutatud materjal

- Allen, H. 2001. Silvicultural treatments to enhance productivity. *The forests handbook: Applying forest science for sustainable management*, 2:129–139.
- Asplund, J., Nordén, J., Kjønås, O.J., Madsen, R.L., Lunde, L.F., Birkemoe, T., Ronold, E.K., Norkute, M., Jansson, K.U., Karlsen, D.P., Sverdrup-Thygeson, A., Skrede, I., Methlie, I.-S.H., Maurice, S., Botten, U.G., Krok, R.J., Kauserud, H., Nybakken, L. 2024. Long term effects of forest management on forest structure and dead wood in mature boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 572.
- Baldrian, P. 2021. Forest microbiome: diversity, complexity and dynamics. *FEMS Microbiology Reviews*, 45.
- Bengtsson, J., Nilsson, S. G., Franc, A., Menozzi, P. 2000. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest ecology and management*, 132: 39-50.
- Bouget, C., Lassauce, A., Jonsell, M. 2012. Effects of fuelwood harvesting on biodiversity — a review focused on the situation in Europe. *Canadian journal of forest research*, 42:1421–432.
- Ćosović, M., Bugalho, M.N., Thom, D., Borges, J.G. 2020. Stand structural characteristics are the most practical biodiversity indicators for forest management planning in Europe. *Forests*, 11.
- Dix, N.J. & Webster, J. 1995. Life strategies of fungi. *Fungal Ecology* (ed. by N.J. Dix). *Springer Netherlands*.
- Edman, M., Gustafsson, M., Stenlid, J., Jonsson, B.G., Ericson, L. 2004. Spore deposition of wood-decaying fungi: importance of landscape composition. *Ecography*, 27:03–111.
- Esseen, P.-A., Renhorn, K.-E., Pettersson, R. B. 1996. Epiphytic lichen biomass in managed and old growth boreal forests: effect of branch quality. *Ecological applications*, 6:228-238.
- FAO. The state of the World's Forests 2022. Forest pathways for green recovery and building inclusive, resilient and sustainable economies. FAO (2022)
- Ferenčík, M., Svitok, M., Mikoláš, M., Hofmeister, J., Majdanová, L., Vostarek, O., Kozák, D., Bače, R., Begović, K., Běřák, J., Čada, V., Dušátko, M., Dvořák, D., Frankovič, M., Gloor, R., Janda, P., Kameniar, O., Kříž, M., Kunca, V., Markuljaková, K., Ralhan, D., Rodrigo, R., Rydval, M., Pavlin, J., Pouska, V., Synek, M., Zemlerová, V., Svoboda, M. 2022. Spatial and temporal extents of natural disturbances differentiate deadwood-inhabiting fungal communities in spruce primary forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 517, 120272.
- Franklin, J.F., Berg, D.R., Thornburgh, D.A., Tappeiner, J.C. 1997 Alternative silvicultural approaches to timber harvesting: variable retention systems. *Creating a Forestry for the 21st Century. The Science of Forest Management*: 111–139. Island Press, Washington, DC.

- Fries, C., Johansson, O., Pettersson, B., Simonsson, P. 1997. Silvicultural models to maintain and restore natural stand structures in Swedish boreal forests. *Forest ecology and management*, 94: 89–103.
- Gange, A.C., Gange, E.G., Sparks, T.H., Boddy, L. 2007. Rapid and Recent Changes in Fungal Fruiting Patterns. *Science*. 316:71.
- Halme, P. & Kotiaho, J.S. 2012. The importance of timing and number of surveys in fungal biodiversity research. *Biodiversity and Conservation*, 21: 205–219.
- Heilmann-Clausen, J., Aude, E., Christensen, M. 2005. Cryptogam communities on decaying deciduous wood – does tree species diversity matter? *Biodiversity and Conservation*, 14: 2061–2078.
- Heilmann-Clausen, J. & Christensen, M. 2003. Fungal diversity on decaying beech logs – implications for sustainable forestry. *Biodiversity and Conservation*, 12: 953–973.
- Heilmann-Clausen, J. & Christensen, M. 2004. Does size matter? On the importance of dead wood volume for fungal diversity in managed Danish beech forests. *Biodiversity & Conservation*, 13: 749–764.
- Hämäläinen, A., Hujo, M., Heikkala, O., Junninen, K., Kouki, J. 2016. Retention tree characteristics have major influence on the post-harvest tree mortality and availability of coarse woody debris in clear-cut areas. *Forest Ecology and Management*, 369: 66–73.
- Junninen, K., 2007. Conservation of polypore diversity in managed forests of boreal Fennoscandia. *Dissertationes Forestales 39*. Joensuu: University of Joensuu, Faculty of Forest Sciences. Available at: <https://dissertationesforestales.fi/pdf/article1925.pdf> .
- Junninen, K., Penttilä, R., Martikainen, P. 2007. Fallen retention aspen trees on clear-cuts can be important habitats for red-listed polypores: a case study in Finland. *Biodiversity and Conservation*, 16: 475–490.
- Juutilainen, K., Mönkkönen, M., Kotiranta, H., Halme, P. 2014. The effects of forest management on wood-inhabiting fungi occupying dead wood of different diameter fractions. *Forest Ecology and Management*, 313: 283-291.
- Kapos, V. & Iremonger, S. F. 1998. Achieving global and regional perspectives on forest biodiversity and conservation. *Springer Netherlands*: 3–13.
- Kauserud, H., Stige, L.C., Vik, J.O., Økland, R. H., Høiland, K., Nils Chr. Stenseth, N.C. 2007. Mushroom fruiting and climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105: 3811-3814.
- Kipping, L., Maurer, F., Gossner, M. M., Muszynski, S., Kahl, T., Kellner, H., Weiser, W. W., Jehmlich, N., Noll, M. 2022. Drivers of deadwood decay of 13 temperate tree species are similar between forest and grassland habitats. *Frontiers in Forests and Global Change*, 5:1020737.
- Kües, U. & Liu, Y. 2000. Fruiting body production in basidiomycetes. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 54: 141-152.

- Küffer, N., Gillet, F., Senn-Irlet B., Job, D., Aragno, M. 2008 Ecological determinants of fungal diversity on dead wood in European forests. *Fungal Diversity*, 30: 83-95.
- Lasota, J., Błońska, E., Piaszczyk, W., Wiecheć, M. 2018. How the deadwood of different tree species in various stages of decomposition affected nutrient dynamics. *Journal of Soils and Sediments*, 18: 2759–2769.
- Liang, J., Crowther, T.W., Picard, N., Wiser, S., Zhou, M., Alberti, G., Schulze, E.D., McGuire, A.D., Bozzato, F., Pretzsch, H., De-Miguel, S. 2016. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, 354.
- Moore, D., Gange, A.C., Gange, E.G., Boddy, L. 2008. Fruit Bodies: Their Production and Development in Relation to Environment. *British Mycological Society Symposia Series*, 18: 79-102.
- Niemelä, J. 1997. Invertebrates and boreal forest management. *Conservation Biology*, 11: 601–610.
- Niemelä T. 2008. Torikseened Soomes ja Eestis. Tartu, Estonia: Eesti Loodusfoto.
- Niemelä T. 2016. Suomen käävät – The Polypores of Finland. Helsinki, Finnish Museum of Natural History.
- Nirhamo, A., Hämäläinen, K., Junninen, K., Kouki, J., 2023. Deadwood on clearcut sites during 20 years after harvests: The effects of tree retention level and prescribed burning. *Forest Ecology and Management*, 545.
- Norstedt, G., Nilsson, S.G., Högberg, N. 2001. Forest composition, structure and wood-inhabiting fungi in boreal old-growth forests in northern Sweden. *Biological Conservation*, 98: 265–276.
- OpenAI. *ChatGPT*, version 4.0, OpenAI, 2024, <https://chat.openai.com>.
- Ottosson, E., Kubartová, A., Edman, M., Jönsson, M., Lindhe, A., Stenlid, J., Dahlberg, A. 2015. Diverse ecological roles within fungal communities in decomposing logs of *Picea abies*. *FEMS Microbiology Ecology*, 91.
- Ovaskainen, O., Schigel, D., Ali-Kovero, H., Auvinen, P., Paulin, L., Nordén, B., Nordén, J. 2013. Combining high-throughput sequencing with fruit body surveys reveals contrasting life-history strategies in fungi. *The ISME journal*. 7: 1696 – 1709.
- Peltoniemi, M., Penttilä, R., Mäkipää, R. 2013. Temporal variation of polypore diversity based on modelled dead wood dynamics in managed and natural Norway spruce forests. *Forest Ecology and Management*, 310: 523–530.
- Penttilä, R., Lindgren, M., Miettinen, O., Rita, H., Hanski, I. 2013. Effects of forest restoration by fire on polypores depend strongly on time since disturbance – A case study from Finland based on a 23-year monitoring period. *Forest Ecology and Management*, 289: 10–20.
- Rajala, T., Peltoniemi, M., Pennanen, T., Mäkipää, R. 2012. Fungal community dynamics in relation to substrate properties in decaying Norway spruce logs. *Environmental Microbiology*, 14: 2826–2839.

- Renvall, P. 1995. Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks. *Karstenia*, 35: 1–51.
- Rolstad, J., Sætersdal, M., Gjerde, I., Storaunet, K.O. 2004. Wood-decaying fungi in boreal forest: Are species richness and abundances influenced by small-scale spatiotemporal distribution of dead wood? *Biological Conservation*, 117: 539–555.
- Rosenvald R, Lõhmus A, Kiviste A. 2008. Preadaptation and spatial effects on retention survival in cut areas in Estonia. *Canadian Journal of Forest Research*, 38: 2616–2625.
- Rosenvald, R., Lõhmus, A., Kraut, A. 2019. Assessing long-term effectiveness of green-tree retention. *Forest Ecology and Management*, 448: 543–548.
- Runnel, K, Rosevald, R ja Lõhmus, A. 2013. The dying legacy of green-tree retention: Different habitat values for polypores and wood-inhabiting lichens. *Biological Conservation*, 159: 187-196.
- Runnel, K., Miettinen, O., Lõhmus, A. 2021. Polypore fungi as a flagship group to indicate changes in biodiversity – a test case from Estonia. *IMA Fungus*, 12.
- Runnel, K., Tamm, H., Lõhmus, A. 2015. Surveying wood-inhabiting fungi: Most molecularly detected polypore species form fruit-bodies within short distances. *Fungal Ecology*, 18: 93–99.
- Ruokolainen, L., Mönkkönen, M., Norden, B., Kotiaho, J. S. 2018. Fungal community structure does not differ between anthropogenic and natural boreal forests. *Fungal Ecology*, 34: 1–10.
- Siitonen, J. 2001. Forest Management, Coarse Woody Debris and Saprophytic Organisms: Fennoscandian Boreal Forests as an Example. *Ecological Bulletins*, 49: 11-41.
- 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.
- Van Wagner, C.E. 1968. The Line Intersect Method in Forest Fuel Sampling. *Forest Science* 14, no. 1.
- Yang, F., Li, Y., Zhou, G., Wenigmann, K.O., Zhang, D., Wenigmann, M., Liu, S., Zhang, Q. 2010. Dynamics of coarse woody debris and decomposition rates in an old-growth forest in lower tropical China. *Forest Ecology and Management*, 259: 1666–1672.

Lisa 1

Tabel 1. Välitöödelt kogutud liigid. Tabelis on näidatud, mitu korda torikseene liike leiti 0-8 aastat surnud tüvedelt, 10-21 aastat surnud tüvedelt ja transektidelt.

Liik	SUM	8-10 aastase kõdupuidu liigileiud	10-21 aastase kõdupuidu liigileiud	peegelduse liigid
Liigini määramata torikseen (0)	8	2	3	3
<i>Antrodia macra</i>	1	1	0	0
<i>Antrodia mellita</i>	1	0	0	1
<i>Antrodia sinuosa</i>	15	14	1	0
<i>Antrodia xantha</i>	3	2	1	0
<i>Antrodiella faginea</i>	3	0	3	0
<i>Antrodiella pallescens</i>	16	12	4	0
<i>Antrodiella romellii</i>	3	3	0	0
<i>Aporpium canescens</i>	3	2	1	0
<i>Aporpium macroporum</i>	1	1	0	0
<i>Bjerkandera adusta</i>	37	29	0	8
<i>Ceriporia aurantiocarnescens</i>	1	0	1	0
<i>Ceriporia excelsa</i>	13	9	4	0
<i>Ceriporia reticulata</i>	2	1	0	1
<i>Ceriporia viridans</i>	2	1	1	0
<i>Ceriporiopsis aneirina</i>	15	15	0	0
<i>Ceriporiopsis pseudogilvescens</i>	3	3	0	0
<i>Cerrena unicolor</i>	10	9	0	1
<i>Cinereomyces lindbladii</i>	4	1	3	0
<i>Datronia mollis</i>	12	12	0	0
<i>Dichomitus campestris</i>	2	2	0	0
<i>Diplomitoporus flavescens</i>	4	4	0	0
<i>Dratonia mollis</i>	1	0	0	1
<i>Fibroporia gossypium</i>	1	1	0	0
<i>Fomes fomentarius</i>	76	46	21	9
<i>Fomitopsis betulina</i>	6	6	0	0
<i>Fomitopsis pinicola</i>	72	43	28	1
<i>Fomitopsis serialis</i>	9	3	6	0
<i>Funalia trogii</i>	17	17	0	0
<i>Ganoderma applanatum</i>	14	5	8	1
<i>Ganoderma lucidum</i>	1	0	1	0
<i>Gloeophyllum sepiarium</i>	14	14	0	0
<i>Gloeophyllum trabeum</i>	2	2	0	0
<i>Hapalopilus rutilans</i>	2	0	2	0
<i>Heterobasidion annosum</i>	1	0	0	1
<i>Hyphodontia paradoxa</i>	1	0	1	0
<i>Inonotus obliquus</i>	2	2	0	0
<i>Inonotus radiatus</i>	1	1	0	0
<i>Inonotus rheades</i>	1	1	0	0
<i>Ischnoderma benzoinum</i>	5	5	0	0

<i>Junghuhnia luteoalba</i>	2	2	0	0
<i>Lentzites betulinus</i>	8	8	0	0
<i>Lenzites betulina</i>	1	0	0	1
<i>Oxyporus corticola</i>	10	9	1	0
<i>Oxyporus populinus</i>	2	1	1	0
<i>Phellinus alni</i>	1	1	0	0
<i>Phellinus nigricans</i>	4	2	2	0
<i>Phellinus populicola</i>	1	1	0	0
<i>Phellinus tremulae</i>	33	28	5	0
<i>Physisporinus crocatus</i>	1	0	1	0
<i>Physisporinus sanguinolentus</i>	5	3	2	0
<i>Physisporinus</i> sp.	3	0	2	1
<i>Physisporinus vitreus</i>	1	1	0	0
<i>Polyporus badius</i>	1	1	0	0
<i>Polyporus ciliatus</i>	1	1	0	0
<i>Polyporus varius</i>	6	6	0	0
<i>Porotheleum fimbriatum</i>	9	5	1	3
<i>Postia alni</i>	19	16	3	0
<i>Postia caesia</i>	2	0	0	2
<i>Postia floriformis</i>	1	0	1	0
<i>Postia leucomallella</i>	4	3	0	1
<i>Postia</i> sp	1	1	0	0
<i>Postia stiptica</i>	1	1	0	0
<i>Postia tephroleuca</i>	19	18	1	0
<i>Pycnoporus cinnabarinus</i>	7	7	0	0
<i>Rhodonia placenta</i>	1	1	0	0
<i>Rigidoporus crocatus</i>	5	2	3	0
<i>Sidera vulgaris</i>	1	0	1	0
<i>Skeletocutis amorpha</i>	10	10	0	0
<i>Skeletocutis biguttulata</i>	1	1	0	0
<i>Skeletocutis carneogrisea</i>	17	16	0	1
<i>Skeletocutis nivea</i>	10	6	0	4
<i>Spongipellis fissilis</i>	1	1	0	0
<i>Spongiporus undosus</i>	3	1	2	0
<i>Steccherinum fimbriatellum</i>	1	0	0	1
<i>Steccherinum nitidum</i>	15	8	6	1
<i>Trametes hirsuta</i>	20	20	0	0
<i>Trametes ochracea</i>	36	36	0	0
<i>Trametes velutina</i>	5	4	0	1
<i>Trametes versicolor</i>	2	1	0	1
<i>Trechispora hymenocystis</i>	10	4	3	3
<i>Trechispora mollusca</i>	4	2	2	0
<i>Trichaptum abietinum</i>	32	27	0	5
<i>Trichaptum fuscoviolaceum</i>	9	9	0	0
<i>Tyromyces chioneus</i>	8	8	0	0
<i>hyphodontia radula</i>	1	0	1	0
<i>Protheleum fimbriatum</i>	2	0	2	0

Lisa 2.

Tabel kõdupuidu mahutudest (m³/ha) valimi raiesmikel.

raiesmik	kõdupuit m ³ /ha
1	14.1332735
2	0
3	1.468103655
6	0.120902654
15	11.4388715
16	0
18	1.811072408
19	0.957351627
30	0
32	0.15791367
34	3.715906057
39	2.751152227
40	24.92075111
41	0.249207511
42	0
43	0.569969654
44	0.113500451
47	6.168502751
48	4.55235503
51	0.861122984
52	16.21576003
53	0
61	27.89150204
62	0.735285528
64	1.657501363
66	10.36308462
92	12.91190996
98	0
99	0
100	0
102	0.927742814
105	0
107	0.150511467
108	0
109	0
113	2.452596694
114	0.231935703
115	17.13116584
117	0.177652879

118	5.221020728	
119		0
120		0
