

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
LOODUSRESSURSSIDE ÕPPETOOL

Maitrii Olesk

LISANDUVATE LAGERAIEKORDADE MÕJU METSAÖKOSÜSTEEMILE

Bakalaureusetöö

Juhendajad: Liina Remm, Anna-Liisa Šavrak

TARTU 2021

Lisanduvate lageraiekordade mõju metsaökosüsteemile

Lageraie mõjude uurimine on juba pikka aega aktuaalseks teemaks, kuid see millised mõjud ilmnevad peale mitmeid lageraieid on täpselt teadmata. Töö tulemusena selgus, et korduva lageraie mõjud metsaökosüsteemile on uurimata – sobivaid artikleid, millele toetuda leidub maailmas väga vähe. Paljud uuringud ei käsitle piisavalt uuritava metsa ajalugu. Ühekordse lageraie, troopika istanduste ja madalmetsade põhjal saab järeldada, et mitmekordse lageraie tulemusel vähenevad üha enam mulla toitainete kontsentratsioonid, pH ja bioloogiline aktiivsus. Mitmed lageraied võivad põhjustada jätkuvat muldade tihenemist ja see omakorda mesofauna ja mikroobide koosluste muutusi, vähendades nende arvukust ja liigirikkust. Korduv lageraiumine võib vähendada alustaimestiku liigirikkust, seemnepanga tihedust ja liigirikkust, puistu jämedaid struktuurielemente ja neid vajate liikide arvukust ning liigirikkust, pärssida geenisiiret, põhjustada lokaalselt korduvate populatsioonide arvukuste pudelikaelu ja pikaajalisi püsivaid liikide levikutõkkeid. Elupaikade killustumine võib võimendada korduvate lageraie mõju vanametsa liikidele levikutõkete kaudu. Korduvate lageraie mõju operatiivseks uurimiseks oleks otstarbekas kasutada simulatsioone, laboratoorseid mudelsüsteeme ja erinev arv kordi lageraiutud metsade võrdlusi.

Multiple clear-cutting effects to forest ecosystem

Investigating the effects of clear-cutting has been an pressing issue for a long time, however, the effects occurring after multiple clear-cutting are not fully known. This work showed that the impacts of the multiple clear-cutting events to the forest ecosystem have not been studied – there are very few suitable articles and supports in the world. Most studies do not address the important history of the forest under study. Based on single clear-cutting, tropical plantations and coppice forests, it can be concluded that multiple clear-cutting reduces new soil nutrient concentrations, pH and biological activity. Many clear-cuts can experience continued soil compaction and see significant changes in mesofauna and microbial communities, reducing abundance and species richness. Repeated clear-cutting can potentially cause undergrowth in species richness, seed bank density and species richness,

coarse structural elements of the stand and need for species abundance and species richness, inhibit gene transfer, while locally repetitive population linkage bottlenecks and permanent movement barriers. Habitat fragmentation may exacerbate the effects of repeated clear-cutting on scrap forest species through barriers to distribution. It would be useful to use simulations, laboratory model systems and comparisons of differently felled forests to investigate the impact of repeated clear-cutting.

SISUKORD

INFOLEHT.....	3	
1 SISSEJUHATUS.....	6	
2 KIRJANDUSE OTSING JA SELLE TULEMUSED.....	7	
3 MULLAMUUTUSED.....	11	
3.1 Mitme raiekorra mõju mullaviljakusele.....	11	
3.2 Mitme raiekorra mõju mikroobsele biomassile kui mullaviljakuse näitajale.....	14	
3.3 Bioloogilise aktiivsuse langus.....	15	
3.4 Mulla hapestumine.....	16	
3.5 Raietehnikast põhjustatud muutused mullas.....	16	
3.5.1 Toitainete leostumine.....	17	
3.5.2 Tihenemise mõju taimeliikidele, mullakooslustele, mulla produktiivsusele	18	
3.5.3 Tihenemise põhjustatud muutused mesofaunas.....	19	
3.5.4 Muutused mulla seente ja bakterikooslustes.....	19	
3.6 Mõju liigiliste koosseisude kujundamises.....	21	
4 MUUTUSED SEEMNEPANGAS.....	23	
4.1 Seemnepanga definitsioon.....	23	
4.2 Erinevate raiekordade mõju seemnepangale.....	23	
4.3 Raietehnikast põhjustatud tihenemise mõju seemnepangale.....	24	
4.4 Seemnepankade taastumatus.....	24	
5 PÕLISMETSA JÄÄNUKSTRUKTUURIDE DÜNAAMIKA.....	26	
5.1 Jäänukstruktuuride ja struktuurielementide definitsioon, struktuurielementide	aeglane teke.....	26
5.2 Jäänukstruktuuride tähtsus ja liigid, kes on enim ohustatud nende kadumisest.....	26	
5.3 Esimese ja järgnevate lageraiete jäänukstruktuuride erinevused– olenevus puistu	raiumise algseisust, küpsusdiameetrist, raietevahelisest ajast.....	27
5.4 Mitmete lageraiete mõju jäänukstruktuuridest sõltuvatele tundlikele liikidele.....	29	
6 POPULATSIOONIPROTSSESSIDE HÄIRUMINE.....	30	
7 HÄIRINGULIIKIDE SISSETUNG.....	31	
7.1 Häiringuliigid.....	31	
7.2 Võimalik erinevus erinevate raiekordade vahel.....	31	
8 ARUTELU.....	33	
KOKKUVÕTE.....	35	
KASUTATUD KIRJANDUS.....	37	

1 SISSEJUHATUS

Metsa seisukord sõltub selle ajaloost ja seal kasutusel olnud majandamise viisidest (Pretzsch, 2009). Seega on inimtekkeliste häiringute, sealhulgas ka lageraiete, mõju ennustamisel oluline ökosüsteemi ajaloo teadmine (García-Tejero *et al.*, 2018).

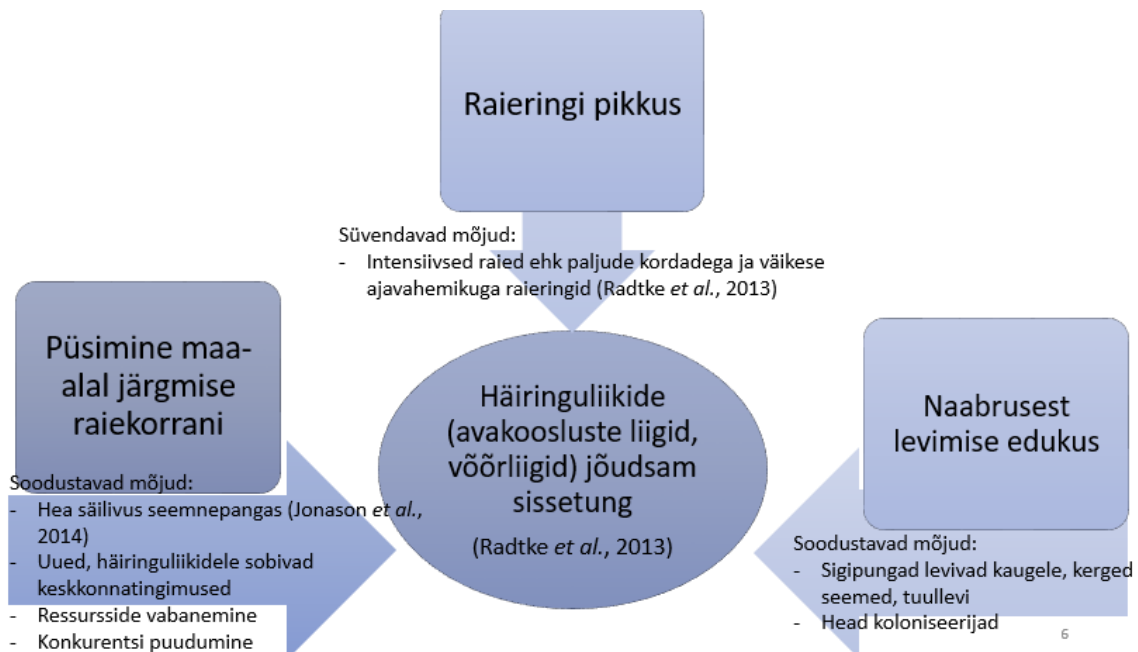
Loodus- ja inimtekkelised häiringud kujundavad metsade struktuuri ja kooslusi (Čada *et al.*, 2016). Mõiste „ökoloogilised häiringud” hõlmab enda alla sündmused, mis muudavad ala füüsilist keskkonda ja ressursside kättesaadavust, ajendades sellega muutusi ökosüsteemide, populatsioonide ning koosluste struktuuris (White & Pickett 1985). Metsade looduslikud häiringud erinevad inimtekkelistest häiringutest, sealhulgas lageraietest (nt Chazdon, 2003, Nováková & Edwards-Jonášová, 2015). Looduslikud häiringud säilitavad metsa heterogeensust ning ei eemalda metsa-alalt kõiki puud st pole puistut asendavad (Kuuluvainen, 2009). Näiteks Põhja-Euroopas esinevad häiringud loovad metsa häilusid putukate, tuule, patogeenide ning puude sisemiste protsesside toimel (Kuuluvainen & Aakala 2011). Häiringu käigus tekkinud häilud aitavad säilitada metsa enamjaolt pidevalt puistuga kaetuna ehk järjepidevana (Kuuluvainen & Aakala 2011). Seevastu inimtekkelised häiringud nagu lageraie erinevad looduslikest häiringurežiimidest eemaldades teatud maa-alalt peaaegu kõik puud (Kuuluvainen, Tahvonen & Aakala, 2012), soodustades sellega ala homogeensust. Seega eritekkelised häiringualad erinevad nii metsa struktuuri kui ka elupaikade poolest (Kuuluvainen, 2009).

Lageraie on eri maailma osades kasutusele võetud erinevatel aegadel. Alates 19. sajandi lõpust hakkas lageraie kasutamine laialdaselt levima Euroopast Põhja-Ameerikasse (Langston, 1995). Hiljem, alates 20. sajandist kasvas lageraie kasutamine ka troopikas (Evans, 1992). Seega kui Euroopas on ajalooliselt esinenud juba mitmeid lageraieringe, siis paljudes troopika metsapiirkondades toimuvad alles esimesed (viide). Lageraie üldisi mõjusid on uuritud laialdaselt kuid seda, kuidas mõjutavad korduvad lageraied metsaökosüsteemi on veel vähe uuritud. Selle töö eesmärgiks on vaadelda, mille poolest erinevad ühe korra lageraietud metsaökosüsteemid nendest, mis on läbinud korduvad lageraied.

2 KIRJANDUSE OTSING JA SELLE TULEMUSED

Kirjanduse otsingut alustasin kasutades andmebaasis SCOPUS mitmesuguseid teemakohaseid märksõnu, nt *repeated/former/multiple clear-cut**. Kuna asjakohast kirjandust leidis vähe, analüüsisin teemat ka teoreetiliselt.

Esmalt tõin välja võimalikud muutused, mis erinevad ühekordsel ja korduval lageraiel. Võtsin aluseks Eesti Maaülikooli ja Tartu Ülikooli koostatud dokumendis „Eesti metsanduse arengukava aastani 2030 alusuuringu aruanne“ peatükis „Lageraiepõhise metsamajanduse mõju ohustatud elustikule ja selle leevendamise võtted“ esitatud jaotuse lageraie ökoloogilistest probleemidest (MAK 2030). Sellest lähtuvalt selekteerisin välja lageraie elustikumõjud, mis võivad võimendada (või leevendada) korduval lageraiel ning seejärel otsisin kirjandust nende hüpoteeside kinnituseks või ümber lükkamiseks (Joonis 1). Käesolevas töös ei piiritletud vaadeldavat ala geograafiliselt ning lisaks tüüpilise lageraie uuringutele kaasati ka madalmetsanduse (ingl. k. *coppice*) ning lühikese raieringiga istandike artikleid. Lisaks uuringüküsimusse otseselt sobivatele artiklitele oletati ühekordse ja korduva lageraie võimalikke erinevusi artiklite põhjal, kus on võrreldud ühe korra lageraiutud metsa põlismetsa või ürgmetsaga või käsitletud asjakohaseid mõjumehhanisme üldiselt. Samuti kaasati artikleid, kus jälgiti, kas uuritud näitaja raieringi jooksul taastub või mitte ning selle põhjal järeldati, kas järgmine lageraie võib mõjuda elurikkusele tugevamalt kui eelmine. Kui esines töid, kus raieringe ei eristatud vaadeldi mitmekordse lageraie mõju üldist tulemit.



Joonis 1. Näide tööskemist analüüsima missugused mehhanismid võivad lageraiekordade lisandumisel põhjustada tugevamat või erisugust mõju.

Mitut lageraieringi puudutav teave on väga puudulik. Nii parasvöötme kui ka globaalses võtmes on sel teemal kirjandust raske leida, uuringuid on vähe (Tabel 1). Lisaks ei käsitle paljud tööd piisavalt uuritava metsa ajalugu ega seda, kui sageli on seda lagedaks raiutud. Paljudel puhkudel kombineeruvad ka eri põhjused lagedaks raiumisel, sh aletamine või poollagedaks karjatamine. Nii polegi uuringuteks täiesti sobivaid süsteeme palju. Troopika istandustest leidub rohkem artikleid, eriti erinevate raieringide mullaviljakuse erinevustest. Loomariiki käsitlevaid artikleid selle töö raames ei leitud.

Viide	Uuritav	Raieringid	1. Muld	Uuringu läbiviimise asukoht
Zhijun et al., (2018)	Küpressilise Hiina kunningaamia (<i>Cunninghamia lanceolata</i> (Lamb.) Hook.) istanduse mullaviljakus	1.- 4. raiering	1	Lõuna-Hiina

Selvaraj <i>et al.</i> , (2017)	Küpressilise Hiina kunningaamia istanduse mullaviljakus	1.- 4. raiering	1	Hiina
Wang & Wang, (2006)	Küpressilise Hiina kunningaamia istanduse mullaviljakus ja mikroobne biomass	1.- 2 raiering	1, 2	Lõuna-Hiina keskosa
He <i>et al.</i> , (2007)	Küpressilise Hiina kunningaamia istanduse mullaviljakus	1.- 2. raiering	1, 2	Lõuna-Hiina keskosa
Song <i>et al.</i> , (2015)	Võrreldi 20 aastat taastunud ühekordse lageraiega istanduse, 50 aastat taastunud ühekordse ja mitmekordse lageraie mõju (2 lageraie) hiljutise metsa mulla mikrobikooslustele (sh seente ning bakterite biomassile)	2 lageraie	2	Lõuna-Hiina
Mavimbela <i>et al.</i> , (2018)	Laiuva männi (<i>Pinus patula Schiede ex Schltld. et Cham.</i>) istandus. Puude tootlikuse maht	1.- 3. raiering * need istandikud ei olnud rajatud metsamaale, vaid rohumaale	3	Lõuna-Aafrika

		Eelnev majandusviis oli istandus.			
Zhou <i>et al.</i> , (2017)	Alustaimestiku liigirikkus eukalüpti istandustes	Järgnevalt esines 1.-3.raiering	3		Edela-Hiina
Igarashi <i>et al.</i> , (2016)	Jaapani krüptomeeria (<i>Cryptomeria japonica</i> D.Don) istanduse puittaimede liigirikkus	1.- 2. raiering	3		Jaapan. Parasvööde
Tian <i>et al.</i> , (2011)	Küpressilise Hiina kunningaamia istanduse puude biomass ja primaarproduktioon	1.- 2. raiering	3		Hiina

Tabel 1. Leitud teadusartiklid, mis võrdlevad ökoloogilisi tegureid erinev arv kordi lageraiutud puistutes.

3 MULLAMUUTUSED

3.1 Mitme raiekorra mõju mullaviljakusele

Mitmekordsed lageraied vähendavad mulla toitainesisaldust suuremal määral kui ühekordsed lageraied. See negatiivne muutus kuhjub juhul, kui muld raieringi jooksul oma häiringueelsele tasemele ei taastu ja uus lageraie teostatakse seetõttu vaesemal mullal.

Kuna uuringud mitme raiekorra mõjust lageraiega majandavatest metsadest puuduvad, saab võtta aluseks istandustest tehtud uuringud, sest sealgi kasutatakse lageraieid, kuigi tavaliselt tihemini.

Istandustes on täheldatud mulla mikroelementide kontsentratsiooni vähenemist raieringide lisandudes. Uuringutes, kus on vaadeldud istanduste 1. ja 2. raieringi on leitud, et peale 2. lageraie on vähenenud järgnevate toitainete kontsentratsioonid (Tabel 2): omastatav fosfor, üldfosfor, üldlämmastik, üldkaalium, omastatav kaalium, ammoonium–lämmastik (NH₄ + N), mulla orgaaniline süsinik, C:N suhe, lahustunud orgaaniline süsinik, vees lahustuvad süsivesikud ja aktiivne orgaaniline süsinik, lahustunud orgaaniline lämmastik, huumus C, humiinhapped, fluvohapped, mulla orgaanilise aine sisaldus, ammoonium NH₄-N-, nitraat–lämmastik NO₃-N, labiilne II lämmastikuvaru, vahetatavad katioonid.

Toitained	Viide
Omastatav fosfor	Selvalakshmi <i>et al.</i> , (2018); Zhijun <i>et al.</i> , (2018)
Üldfosfor	Selvalakshmi <i>et al.</i> , (2018); Zhijun <i>et al.</i> , (2018); Wang, Fan & Xu, (2009)
Üldlämmastik	He <i>et al.</i> , (2007); Selvalakshmi <i>et al.</i> , (2018); Wang, Fan & Xu, (2009); Wang & Wang, (2006)
Üldkaalium	He <i>et al.</i> , (2007); Selvalakshmi <i>et al.</i> , (2018); Wang, Fan & Xu, (2009)
Omastatav kaalium	He <i>et al.</i> , (2007); Selvalakshmi <i>et al.</i> , (2018); Zhijun <i>et al.</i> , (2018)
Vahetatavad katioonid	Zhijun <i>et al.</i> , (2018)

Labiilne II lämmastikuvaru	Zhijun <i>et al.</i> , (2018)
Nitraad–lämmastik (NO ₃ -N)	Zhijun <i>et al.</i> , (2018)
Ammoonium NH ₄ -N	Selvaraj <i>et al.</i> , (2017)
Ammoonium–lämmastik (NH ₄ + -N)	He <i>et al.</i> , (2007); Selvalakshmi <i>et al.</i> , (2018); Zhijun <i>et al.</i> , (2018); Wang & Wang, (2006)
Mulla orgaanilise aine sisaldus	Wang <i>et al.</i> , (2004)
Mulla aktiivne orgaaniline süsinik	Wang & Wang, (2005)
Mulla orgaaniline süsinik	Selvaraj <i>et al.</i> , (2017); Zhijun <i>et al.</i> , (2018); Wang, Fan & Xu, (2009); Wang & Wang, (2006)
C:N suhe	Selvaraj <i>et al.</i> , (2017); Wang & Wang, (2006)
Huumuse C, humiin- ja fluvohapped	Wang, Fan & Xu, (2009)
Lahustunud orgaaniline süsinik	Wang, Fan & Xu, (2009); Wang & Wang, (2005)
Lahustunud orgaaniline lämmastik	Wang, Fan & Xu, (2009)
Vees lahustuvad süsivesikud	Wang & Wang, (2005)
Mulla mikroobse lämmastiku vähenemine	He <i>et al.</i> , (2007); Wang, Fan & Xu, (2009)
Mulla mikroobse süsiniku vähenemine	He <i>et al.</i> , (2007); Wang, Fan & Xu, (2009); Wang & Wang, (2005); Wang & Wang, (2006)

Tabel 2. Vähenenud mulla mikroelementide kontsentratsioonid monokultuursetes istandustes peale teist raieringi (võrreldes esimesega).

Istanduste uuringutes, kus käsitleti puistuid vanuses 1 – 97 aastat ning vaadeldi nelja raieringi mõju, leiti, et toitainete vähenemise asemel võib teisel raieringil toimuda ka mikroelementide tõus ja seega taastumine, kuid järgnevate raieringide jooksul (peale kolmandat – neljandat raieringi) võivad need mikroelementide kontsentratsioonid

märkimisväärselt langeda. Selline esmane tõus ja taastumine teisel raieringil ja hilisem langus kolmandal - neljandal raieringil on toimunud üldkaaliumiga, üldlämmastikuga (Selvaraj *et al.*, 2017; Zhijun *et al.*, 2018), nitraatlämmastikuga NO₃-N (Selvaraj *et al.*, 2017; Zhijun *et al.*, 2018), ning labiilse süsiniku I varuga (kergemini lagunevad ühendid ehk liikuvam varu) (Zhijun *et al.*, 2018). Seetõttu, et näha tervikpilti on oluline just pikemat aega kestvate uuringute teostamine.

Samuti on leitud, et raieringide lisandudes võib mulla degradeerumine iga järgneva raiega süveneda. Sellist süvenemist on täheldatud näiteks Hiinas läbi viidud uuringutes, kus vaadeldi nelja raieringi 1 – 97 aasta vanustes istanduse puistutes (Selvalakshmi *et al.*, 2018; Zhijun *et al.*, 2018). Küpressilise hiina kunningaamia (*C. lanceolata*) istanduste mulla järgnevate mikroelementide: üldkaaliumi, üldfosfori, omastatava fosfori, üldlämmastiku, NH₄⁺-N (Selvalakshmi *et al.*, 2018; Zhijun *et al.*, 2018) ning orgaanilise süsiniku kontsentratsioonid vähenesid märkimisväärselt iga järgneva raiega (Selvaraj *et al.*, 2017; Zhijun *et al.*, 2018). Samuti vähenesid iga järgneva raiega (esimene - neljas raiering) olulisel määral vahetatavate kationide kogus (49,9%), labiilse süsiniku II varu (raskemini lagunevad ühendid) varu (48,8%), labiilse lämmastiku I varu (56,6%), labiilse lämmastik II (70,2%), nitraat-lämmastik (67,7%), omastatav fosfor (48,4%) (Zhijun *et al.*, 2018) ning omastatav kaalium (Selvalakshmi *et al.*, 2018). Näide, kuidas on mulla degradeerumine süvenenud iga järgneva lageraiega, on hästi nähtav istanduse uuringust, kus toodi välja iga raieringi erinevused, vaadeldes samuti nelja raieringi: mulla (0–100 cm) orgaanilise süsiniku varu vähenes 3% (esimene - teine raiering), 3,6% (teine – kolmas raiering) ja 14,3% (kolmas - neljas raiering), C:N suhe vähenes 4,5% (esimene - teine raiering), 0,44% (teine - kolmas raiering), 1,14% (kolmas – neljas raiering) (Selvaraj *et al.*, 2017). Sellised vähenenud toitainete kontsentratsioonide näited viitavad, et juhul kui muld enne uut raiet oma häiringueelsesesse seisusse ei taastu, teostatakse iga järgnev raie aina vaesemal mullal, sest jätkuva puidu väljaveo tõttu ei pruugi toitaineid ka järgmistel raieringidel piisavalt lisanduda.

Mulla toitainete kontsentratsioonide vähenemine tuleneb puistu järjepidevast harvendamisest ja raieküpse puidu äraveost, kui see viib puitu salvestunud toitaineid suurel määral metsaökosüsteemist välja (He *et al.*, 2007; Mavimbela *et al.*, 2018). Sama kaaluga probleemiks võib osutuda raiemasinatest tingitud tihenunud muld, mil toitained leostuvad raiejäätmetest ning mulla pindmisest kõige orgaanikarikkamast kihist metsaökosüsteemist välja (Cambi *et al.*, 2015). Veel üheks põhjuseks, mis võib lageraiealade väiksele toitainete kontsentratsioonile oma panuse anda tuleneb monokultuuride kasvatamisest. Võrreldes

laialehiste metsadega on monokultuursetes istandustes, kus kasvatatakse ainult okaspuid, mullas sisalduvaid toitaineid vähem (k.a omastatavaid toitaineid) (Selvalakshmi *et al.*, 2018). Põhjuseks see, et okasmetsades akumulereub alusataimestikust ja okaste kõdust mulda vähem biomassi kui laialehistes metsades lehtedest ja see kõduneb aeglasemalt (He *et al.*, 2007; Selvalakshmi *et al.*, 2018).

Aafrika lõunaosas läbi viidud uuringus vaadeldi teisel raieringil (ühe lageraie läbinud) laiuva männi (*P. patula*) põlismetsa alale rajatud istanduste mõju mulla füüsikalise-keemilistele omadustele ja seenekooslustele võrreldes seda põlise miombo metsaga istanduse kõrval (Jimu *et al.*, 2020). Kokku olid männid ilma väetisi kasutamata kasvanud puistus 30 aastat – istanduse 1. raiering kestis 25 aastat, uuringu toimumisajal olid männid puistus kasvanud 5 aastat. Lageraiesmikule jäeti kõdunema kändud, raie tööde käigus tekkinud puidujäätmed ja maha kukkunud okkad. Sellegipoolest võrreldes kõrvalasuva põlise miombo kontrollmetsaga esines ühe lageraie läbinud männiistanduse mullas oluliselt vähem toitaineid (mulla orgaaniline süsinik, P, N, K).

3.2 Mitme raiekorra mõju mikroobsele biomassile kui mullaviljakuse näitajale

Peale toitainete kontsentratsiooni on üheks võib-olla veel täpsemaks mulla viljakuse muutuse näitajaks mikroobse biomassi kogus. Mitmekordse lageraie korral on mulla mikroobne biomass väiksem kui ühekordse puhul.

Mulla mikroobne biomass on orgaanilise aine kõige aktiivsem osa, millel on tähtis roll lagundada orgaanilised ained omastatavateks toitaineteks ning säilitada anorgaanilisi toitaineid (Smith & Paul 1990). Mida suurem on mikroobne biomass, seda paremini säilitatakse mullaviljakust (He *et al.*, 2007). Isegi väiksed muutused mikroobse biomassi koguses võivad mõjutada toitainete ringlust ja kättesaadavust (Boy & Sigh 1994, viidatud He *et al.*, 2007 kaudu). Mulla mikroobne süsiniku- ja lämmastikusisaldus on näiteks positiivses korrelatsioonis $\text{NH}_4^+\text{-N}$, üldkaaliumi- ja lämmastikuga, ning omastatava kaaliumiga (He *et al.*, 2007). Mikroobse süsiniku kogus mullas on täpsem mullaviljakuse muutuste näidik kui orgaaniline süsinik (Chen *et al.*, 1998, viidatud He *et al.*, 2007 kaudu). Kolmes Hiina kahe raieringiga istandikes leiti, et korduv lageraie ja puude istutamine vähendasid mulla mikroobset biomassi (He *et al.*, 2007; Wang & Wang 2006; Wang, Fan & Xu, 2009). Lõuna-Hiina uuringu kogu mikroobikoosluste biomass olid sekundaarmetsades ja

istanduses märkimisväärselt madalamad, kui põlismetsas, kus polnud 100 aastat olulist inimõju olnud (Song *et al.*, 2015).

Hiina kunningaamia (*C. lanceolata*) istanduste kehv kõdu kvaliteet (nt okastel kõrge C:N suhe) selleaeglane lagunemine ja vähesus (He *et al.*, 2007) põhjustavad ka mikroobse biomassi vaesumist, sest nii tekib mikroorganismidel energia ja toitainete puudus (Wang & Wang, 2006).

3.3 Bioloogilise aktiivsuse langus

Puistu harvendamine ja raieküpse puidu äravedu takistavad lageraiete korral toitainete ringluse toimimist ning selle tõttu ala produktsioon iga järgneva raiega väheneb (Mavimbela *et al.*, 2018). Sama kaaluga probleemiks võib osutuda tihenend muldast tulenev toitainete leostumine, mis võib aeglustada märkimisväärselt metsa regeneratsiooni ja vähendada selle produktiivsust (Cambi *et al.*, 2015). USA lõunaosas teostatud ühekordse lageraie uuringus võrreldi istandustes domineerivate ja kodomineerivate Elliott- ja tõrvikmändide kahe raieringi kõrguseid (Rose & Shiver 2000). Leiti, et männid olid 2. raieringi lõpus (võrreldes eelmise raieringi lõpuga) märkimisväärselt kõrgust kaotanud: 2. raieringi lõpus olid männid keskmiselt 1,33m madalamad (8 aasta peale 1. lageraiet 1,31m; 11 aasta pärast 1,23m; 14 aasta möödudes 1,23m ja 17 aastast 1,33m väiksemad) ehk eelmise raieringi lõpul (pärast 1. lageraiet) vähenes ala produktsioon 8 aastaga 20% ning 17. aasta möödumisel 10%. Kusjuures näitamaks järgneva lageraie kuhjuvat mõju võimalikult täpselt, minimeeriti enne esimest lageraiet (1. raieringi lõpus) selle mõju. Domineerivate ja kodomineerivate mändide kasvu võis takistada toitainete puudus ja/või suurenenud konkurents (Rose & Shiver 2000). Produktiivsuse vähenemist on märgatud ka kolme raieringiga istandikus, mis ei olnud rajatud metsamaale, vaid rohumaale. Esimesest kuni viimase mõõdetud (kolmanda) raieringini toimus märkimisväärne puude mahu vähenemine, mis aja jooksul süvenes (Mavimbela *et al.*, 2018). Põhjuseks raietööde käigus tekkinud puidujäätmete eemaldamine, mille tõttu toitained mulda ei jõua. Metsastatud rohumaal esimesel raieringil oli puude maht 10 aastases puistus 19 m³ ha⁻¹ (9%). Raietööde käigus tekkinud puidujäätmete eemaldamine ja lageraiet olid vähendanud puistus tootlikkuse mahtu teisel raieringil (1 kord lageraiet) 13%, puistus vanusega 9 aastat oli puidu maht teisel raieringil vähenenud 21% ja 33% kolmandal raieringil.

3.4 Mulla hapestumine

Iga raieringiga toimuv puidu eemaldamine võib tuua endaga kaasa peale toitainete kontsentratsioonide vähenemise ka mulla hapestumise. Lageraie ja raie tööde käigus tekkinud puidujäätmete eemaldamine vähendab Ca ja Mg sisaldust pinnases põhjustades mulla pH langust (Olsson, Bengtsson & Lundkvist, 1996). Esimest kuni neljandat raieringi käsitletud uuringus märgati raieringide lisandudes mulla olulist happesuse tõusu ($P < 0,05$), kuid see jäi siiski hiina kunningaamia (*C. lanceolata*) istanduste optimaalsesse pH vahemikku (4,1–4,5) (Zhijun *et al.*, 2018). Samuti püsis ühe lageraie läbinud laiuva männi (*P. patula*) istandustes muld oluliselt happelisem kui looduslikus naabermetsas (Jimu *et al.*, 2020). Kolme lühikese raieringiga Lõuna-Aafrika laiuva männi istandustes oli mulla hapestumise põhjuseks puidu äraveost tingitud mulla madal vahetatavate katioonide Ca ja Mg kontsentratsioon ning mulla happesust põhjustava vahetatava Al suurem sisaldus (Mavimbela *et al.*, 2018). Aluselisi katioone polnud mullas piisavalt, et neutraliseerida alumiiniumi hüdrolüüsil tekkinud vesinikioone. Tõenäoliselt võib mulla hapestumine järgnevate raieringidega süveneda seetõttu, et jätkuva puidu väljaveoga viiakse aluselisi vahetatavaid katioone (Ca, Mg, K) jätkuvalt alalt välja, samuti kui alal kasvavad ainult okaspuud, siis nende okaste akumulatsiooni tõttu kõdu happelisuse tõus jätkub.

3.5 Raietehnikast põhjustatud muutused mullas

Mullastiku muutuste taga on ka rasked raie masinad, mis maapinna ettevalmistuste ning raie käigus põhjustavad mulla tugevat ja ulatuslikku tihenemist ning võivad avaldada mullastikule pikaajalist mõju (Corns *et al.*, 1988). Võrreldes ühekordse lageraiega võib mitmekordsete lageraie korral tihenemine tõenäoliselt jätkuda. Saab oletada, et selline jätkuv tihenemine võib juhtuda juhul, kui mulla taastumine tihenemisest võtab kaua aega ja/või lageraieid teostatakse lühikese ajavahemikuga, mille tõttu ei jõua muld enne uut raie oma häiringueelsele tasemele taastuda ja surutakse seetõttu järgmiste raie jooksul aina rohkem kokku.

Suurenenud mulla lasuvustihedus ja vähenenud poorsus näitavad tihenemise ulatust (Nawaz, Bourrié & Trolard, 2013). Võrreldes esimese raieringiga suurenes küpressilise Hiina

kunningaamia istanduses mulla lasuvustihedus vähesel määral teisel raieringil (1.19 ± 0.09 vs $1.24 \pm 0.07 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$) (Wang & Wang, 2006). Kahte raieringi läbinud männiistanduse võrdluses kõrvalasuva põlismetsaga selgus, et istanduste mulla lasuvustihedus püsib oluliselt madalam kui raiumata põlises kontrollmetsas (Jimu *et al.*, 2020).

See, kui kaua muld peale kokkusurumist taastub, sõltub mulla füüsikalistest kui ka bioloogilistest omadustest. Mulla taastumise kiirus oleneb selle paksusest, orgaanilise aine sisaldusest, tekstuurist, maastiku kaldest, mulla mikrokliimast (veesisaldusest, temperatuurist, õhustatusest), mulla elustiku aktiivsusest (Zenner *et al.*, 2007). Uuringud on näidanud, et näiteks California männimetsades võib pinnas püsida traktori mõjul tihenenua järgnevat 40 aastat (Vora 1988), Erinevatel sügavustel paiknevad mullakihid taastuvad oma esialgsele tasemele eri kiirusega (Thorud & Frissell 1976). Näiteks kulub sügavamatel mullakihtidel taastumisele rohkem aega kui pinnakihtidel (Thorud & Frissell 1976).

3.5.1 Toitainete leostumine

Muldade tihenemine koos metsa kõduhorisondi eemaldamisega võib põhjustada veesisalduse langust mullas (Tan *et al.*, 2005), tõenäoliselt on selle põhjuseks suurenenud vee äravool ning aeglustunud infiltratsioon (Greacen & Sands, 1980). Kuid peab märkima, et mõned uuringud on näidanud ka mulla tihenemise vastupidist mõju veesisaldusele. Näiteks on Gomez ja teised (2002) ning Li ja teised (2003) näidanud oma uuringutes, et mulla tihenemine on tõstnud selle veesisaldust. Kuna mulla tihenemine tõstab selle mikropooride suhtelist osakaalu, suureneb seeläbi ka küllastumata hüdrauliline juhtivus ja omakorda mulla veesisaldus (Sands *et al.*, 1979)

Veesisalduse langemine võib omakorda kahjustada mulla puhverdusvõimet, kuna lagunevatest raiejäätmetest vabanevad toitained põhjustavad eriti viljakamate kasvukohtade raiesmikel toitainete leostumist pinnapealsesse mullavette või ojadesse, liikudes seejärel veekogudesse ning põhjavette (Keenan & (Hamish) Kimmins, 1993). Kuna taimestiku arenedes kasutatakse tavaliselt enamus mullas sisalduvast lämmastikust ja fosforist ära (Keenan & (Hamish) Kimmins, 1993), siis tõenäoliselt lageraiealade vananedes leostumise määr väheneb. Kui muld ei jõua ajaliselt enne järgmist lageraie taastuda ja surutakse seetõttu rohkem kokku kui eelmise raie puhul, võib infiltratsioon veel enam aeglustuda, mille tulemusena toitained imuvad veel vähem maapinda kui eelmise raie järgselt.

3.5.2 Tihenemise mõju taimeliikidele, mullakooslustele, mulla produktiivsusele

Tihenemine muudab mulla struktuuri, mis põhjustab sealsete koosluste muutusi ning mõjutab mulla bioloogilist aktiivsust (Tan *et al.*, 2005). Seetõttu, kui mitmekordsete lageraiete korral muld ei taastu, võib see põhjustada jätkuvat mulla bioloogilise aktiivsuse langust.

Mulla tihenemise tagajärjel väheneb mulla poorsus, see võib vähendada mulla hapniku ja vee sisaldust, mõjudes mikroorganismidele ja taimedele negatiivselt (Cambi *et al.*, 2015). Tavaliselt põhjustab raske raietehnika kõige tugevamaid tagajärgi ülemises mullaprofiilis (sügavuseni kuni 30cm), kus esineb ka enamus taimejuurte massist (Wingate-Hill & Jakobson 1982). Selle tõttu on taimedel (Daddow & Warrington, 1983) ja ka puude juurtel (Eriksson jt. 1999: 28) sellises tihenend mullas vee ja toitainete omastamine ning kättesaadavus raskendatud (Daddow & Warrington, 1983), seda eriti nõrgema kandejõuga pinnasel (Eriksson jt. 1999: 28). Näiteks suurendas mineraalse mulla tihenemine lasuvustihedust keskmiselt 24% ja ulatus ka kriitilise väärtuseni 1.40 Mg m^{-3} (Tan *et al.*, 2005), alates millest ei suuda taimede juured isegi õhukese ja keskmise tekstuuriga muldi läbistada (Daddow & Warrington, 1983; Kozlowski, 1999). Sellised muutused mõjusid negatiivselt nii mulla niiskusežiimile, veeläbilaskevõimele kui ka mulla õhustatusele (Tan *et al.*, 2005). Seetõttu halvendab mulla lasuvustiheduse suurenemine omakorda mulla bioloogilisi omadusi ja protsesse ning mulla produktiivsus väheneb (Tan *et al.*, 2005), mis võib mitmekordsete lageraiete tõttu langeda madalamale kui esmakordse lageraie korral.

Muutes mulla mikro- ja makropoorsuste proportsioone, võib mulla tihenemine põhjustada ka hapnikupuudust ja takistada orgaanilise materjali lagundamist mikroorganismide ja mikrofauna poolt (Kaiser *et al.*, 1991). Kui hapnikuga täidetud mulla poorsus väheneb kogu mulla mahust alla 10%, võib mikroobide aktiivsus ja taimede kasv olla enamikes muldades tugevalt piiratud (Brady & Weil, 2002). Kui orgaanilise materjali lagunemine on halvenenud, pärsib see mikroobide arvukust ja vähendab lämmastiku mineraliseerumise määra (Kaiser *et al.*, 1991; Breland & Hansen, 1996). Kuna lämmastiku mineraliseerumine on tähtis osa mullaviljakuse tekkeprotsessist, mille käigus orgaaniline lämmastik muundatakse taimedele kättesaadavateks anorgaanilisteks vormideks (Pandey, 2020), ei mõju selline mullakeskkond taimestikule positiivselt (Brady & Weil, 2002).

3.5.3 Tihenemise põhjustatud muutused mesofaunas

Mitmekordsed lageraied võivad mulla kokkusurumise kaudu muuta mulla mesofaunat. Mitmed mulla tihenemised ilma vahepealse taastumiseta võivad vähendada mesofauna arvukust, muutes kooslusi algupärasest teistsugusteks. Mesofauna, kelle hulka kuuluvad nt lestad ja hooghännalised, reguleerib bakterite ja seente aktiivsust, arvukust ning seega ka toitaineringeid, mis on omakorda olulised taimedele (Ivask., 2019). Näiteks on leitud, et kogu puidu eemaldamine koos mulla tugeva kokkusurumise ja orgaanilise aine eemaldamisega vähendas 93% mulla mesofauna liigitihedust võrreldes raiumata metsaga (Battigelli *et al.*, 2004). Mõju ulatus olenes intensiivsusest – selle tugevnedes lestaliste alamklasside *Prostigmata* ja *Mesostigmata* suhteline arvukus suurenes. Mida intensiivsemalt häiringut põhjustati, seda enam vähenes ühtlus (ingl. k. *evenness*) ning lestaliikide arvukus ja liigirikkus seltsis *oribatida*. Seltsi *oribatida* haruldaste liikide liigirikkus vähenes 40% või rohkem kui raiumata metsas. Enamik metsamuldade lestalistest ja hooghännalistest toituvad seente biomassist (Battigelli *et al.*, 2004) – seetõttu on lestaliste *oribatida* mitmekesisuse ja tiheduse vähenemine seotud seente kadumise või nende hilise arenguga orgaanilises aines (Huhta *et al.*, 1967). Lageraied ja mulla tihenemine metsas võivad suurendada bakterite mitmekesisust ja biomassi (Marshall 2000), kes on iseloomulikud domineerijad põllumajanduslikes muldades (Wallwork 1970) ning on iseloomulikud ainult anaeroobsetes metsamuldades, domineerides seente üle. (Ivask, 2010; Laas, 2012). Bakterite biomassi kasv võib omakorda suurendada mikroobidest toituvate liikide tihedust, nagu näiteks lestaliste seltsi *oribatida* perekonna *Suctobelbidae* tihedust muutes mesofauna üldist struktuuri (Ryabinin & Pan'kov 1987). Ilmselt sellised mesofauna struktuurimuutused võivad mitmekordsete lageraiete järel jätkuda.

3.5.4 Muutused mulla seente ja bakterikooslustes

Mitmekordne lageraie võib põhjustada taimestiku ja metsamulla režiimi ümberkujunemisi, mis omakorda viib mullakoosluste muutusteni (Song *et al.*, 2015). Üheks mitmete lageraiete süvenevaks tagajärjeks võib olla mikroobikoosluste k.a seente ja bakterite biomassi vähenemine (Song *et al.*, 2015) või bakterite domineerimine seente üle (Marshall, 2000). Samuti võivad mikroobikooslustes peale lageraiete hakata domineerima liigid, kes enne ei domineerinud (Jimu *et al.*, 2020).

Seened ja bakterid on olulised, eraldades ensüümide abil orgaanilistest ainetest toitaineid (Marshall, 2000). Enamikes õhustatud metsamuldades domineerivad seened üle bakterite, sest lagundavad produktiivselt ligniini (Ivask, 2010; Laas, 2012). Kuna mikroobne biomass, mis asub eriti arvukalt pealmises mullakihi orgaanika ja taimejuurte vahetus läheduses (Ivask, 2010), on üheks kõige tundlikumaks mulla orgaanilise osa komponendiks (Jenkinson & Rayner, 1977). Seetõttu võivad mikroobid toimida majandamise põhjustatud muutuste indikaatoritena (Sparling, 1992, Bosatta & Agren, 1993).

Seente, bakterite ning kogu mikroobikoosluste biomass võivad istanduste tingimustes ja peale esimest lageraiet väheneda. Lõuna-Hiina uuringus vaadeldi 20 aastat tagasi rajatud istanduse mõju (ühekordse lageraiega) võrrelduna looduslikult taastunud (50 aastat) ühekordse ja kahekordse lageraie mõju hiljutise metsa mulla mikroobikooslustele (Song *et al.*, 2015). Leiti, et seente ning bakterite ja kogu mikroobikoosluste biomass olid sekundaarmetsades ja istanduses märkimisväärselt madalamad kui põlismetsas, kus polnud 100 aastat olulist inimõju esinenud (Song *et al.*, 2015). Biomassi vähenemised pärast lageraieid olid põhjustatud üldlämmastiku ning mulla orgaanilise aine kergete C ja N fraktsioonide koguste kahanemistest. Orgaanilise aine mulla kergemad fraktsioonid koosnevad peamiselt taimejäänuste tükkidest ja on tihedusega $<1,6\text{--}2\text{ g cm}^{-3}$ (von Lutzowa *et al.*, 2007). Nendele muutustele järgnesid metsastruktuuri muutused, mis suures ulatuses vähendasid orgaanilise aine tihedust ja labiilseid fraktsioone (Song *et al.*, 2015). Lageraiete põhjustatud taimestiku muutused näitasid seente ja bakterite erinevat tundlikkust – kogulämmastiku ning mulla orgaanilise aine kergete fraktsioonide vähenenud kogused piirasid bakterite kasvu tugevamalt kui seente oma, mis viis sekundaarsetes metsades ja istandustes seente suurenenud domineerimiseni (Song *et al.*, 2015). Kuna mikroobide biomassi vähenemised olid seotud orgaanilise aine ja toitainete vähenemisega ja iga järgneva lageraiega võib metsamuld vaesuda rohkem kui eelmisel korral, siis on tõenäoline, et mitme lageraie tagajärjel toimub ka seente, bakterite ning kogu mikroobikoosluste biomassi süvenenud vähenemine. Muidugi võib juhtuda, et raiete tagajärjel pressitakse muld tihedalt kokku ja tekivad anoksilised tingimused (Marshall, 2000). Sel juhul võivad metsamuldade tavapäraste domineerivate seente asemel hakata domineerima vastupidi bakterid, kes esinevadki tavaliselt anaeroobsetes metsamuldades (Ivask, 2010; Laas, 2012).

Ühekordne lageraie ja istanduse rajamine muudab läbi puistu muutmise mulla mikrokeskkonda (Jimu *et al.*, 2020). Kui põlises Miombo kontrollmetsas domineerisid saprofüülsed kottseened (11 478 järjestust; 66,1%), kes on tavapärast arvukamad ka teistes troopilistes ürgmetsades, siis kolmekümne aasta jooksul peale lageraiet võtsid laiuva männi

(*P. patula*) istandustes domineerimise üle hoopis kandseened (56 042 järjestust; 69,1%), sest on mändide ektomükoriisaalsed kaaslejad ning olulised nende edukaks rajamiseks ja arenguks (Jimu *et al.*, 2020).

3.6 Mõju liigiliste koosseisude kujundamises

Mitmekordsete kui ka ühekordsete lageraiete mõju mullale võib kujundada raiejärgse puistu liigilist koosseisu. Erinevus seisneb aga selles, et mitmekordsete lageraiete ja harvendamiste tulemusel tekivad kestev homogeenne maastik ja ebastabiilne keskkond ei soosi alustaimestiku liigirikkust (Takafumi & Hiura, 2009), mille tõttu võib iga uus raie tuua kaasa jätkuva keskkonnatingimuste halvenemise ning liigirikkuse vähenemise süvenemise juhul, kui need ei ole jõudnud raieringi jooksul taastuda.

Uue monokultuurse liigi kasvatamisest, mitmekordsest lageraiest ja harvendamisest võivad tuleneda kõdusisalduse muutused, mulla happesuse tõus ning kuiv muld (Takafumi & Hiura, 2009). Eelmainitud muutused lihtsustavad metsa struktuuri, vähendades alustaimestiku mitmekesisust (Takafumi & Hiura, 2009). Parasvöötme Jaapani metsa uuring, mis käsitles istanduste mitmekordse raie mõju leidis, et häiringuajalugu ja selle intensiivsus mõjutab alustaimestiku liigirikkust tugevamalt kui alal eksisteerivad keskkonnatingimused (Takafumi & Hiura, 2009). Mitmekordsed lageraied koos ala ettevalmistuse ja istutamisega seletasid 34,6% alustaimestiku liigirikkuse varieerumisest. Mida rohkem oli raieringe, seda enam vähenes alustaimestiku järelkasvu liigirikkus ning simpsoni indeks. Kõige ohtlikumaks osutusid mitmekordsed lageraied liikidele, kes on häiringutele tundlikud (vajavad metsa heterogeensust ning stabiilsust) ning kadusid seetõttu alalt. Alustaimestiku järelkasvu liigirikkuse vähenemine tulenes sellest, et istanduse rajamine on tugev häiring, mis koosneb lageraietest ja ala mehhaanilistest ettevalmistustest (Roberts & Zhu, 2002), mis tekitavad homogeense ja ebastabiilse keskkonna (Goodburn & Lorimer, 1998). Seetõttu on stabiilset ning heterogeenset metsaelupaika vajavate liikide populatsioonidel oht alalt täielikult hävida. Jaapani uuringus osutusid umbes pooled rohundi liikidest häiringutele eriti tundlikeks ja kadusid alalt (Takafumi & Hiura, 2009). Lisaks on istandused tavaliselt ühevanuselised, seal esineb ainult üks või mõni kindel domineeriv puu liik, tekitades ühekülgse võrastiku. Ühekülgse võrastiku tõttu muutusid metsakõdu ja mulla koostis homogeenseteks, muld hapestus ja kõdu lagunes aeglaselt, mis võis omakorda mõjutada alustaimestiku liigilist koosseisu (Takafumi & Hiura, 2009). Metsades domineerivate

puuliikide muutused takistavad ressursside kättesaadavust – kui algselt domineerivad lehtpuud asendatakse ühe või mõne okaspuu liigiga, siis aastaegade jooksul varise maha langevad kogused ja koostis muutuvad (erineva lehe fenoloogia tõttu), pärssides seega alustaimestiku liikide esinemist, kes on adapteerunud kindlate ressursside kättesaadavusele (Sparks *et al.*, 1996). Selline puistu liigiline muutmine muudab ka metsaaluse kõdu kvaliteeti, sest okaspuude okka kõdu on happelisem, kui lehtpuudel (Binkley & Valentine, 1991). Paksema kõdukihi (Jimu *et al.*, 2020) ning samuti okast ümbritseva vahakihi ja suure ligniinisalduse tõttu lagunevad okkad aeglaselt ehk ka toitainete vabanemine mulda on aeglasem, kui lehtpuude puhul, näiteks kogu puistu üheaastasest maapealsest lämmastikutarbimisest langeb varisest tagasi 100-a kuusikus ainult 56% (ehk 74kg/ha/a), 90-a kaasikus 90% ning 8-aastases arukaasikus 79% (105 kg/ha/a) (Laas *et al.*, 2012).

4 MUUTUSED SEEMNEPANGAS

4.1 Seemnepanga definitsioon

Seemnepank on osa dünaamilisest mulla ökosüsteemist, kus seemned satuvad kohaliku reproduktsiooni ja levimise tõttu mulda (Calster *et al.*, 2008a). Seemnepank on oluline aitamaks taimestikul peale lageraieid taastuda, kuid võib juhtuda, et hilissuktsessionaalsed liigid ei taastu (Sakai *et al.*, 2010).

4.2 Erinevate raiekordade mõju seemnepangale

Võrreldes ühekordse lageraiega võib iga järgnev lageraie koos lageraiejärgse metsa ettevalmistusega takistada taimede tärkamist ning vähendada seemnepanka, mille läbi võivad vaesuda metsa alustaimestik ja rohttaimede liikide ühtlus (ingl. k. *evenness*). Peale mitmeid madalmetsa raieringe võivad puistu vananedes seemnepanga tihedus ja liigirikkus väheneda (Calster *et al.*, 2008a). Selline vähenemine toimus parasvöötme metsades peale pikka aega kestnud madalmetsamajanduse lõpetamist, mis muutsid seemnepanga omadusi ja selle suhet taimestikuga. Seemnete vananemine ja võimetus seemnepanka seemnetega täiendada näivad seega olevat peamised, mis juhivad hiljutistes metsades suuktsessionaalset seemnepanga dünaamikat (Calster *et al.*, 2008a). Edela-Hiina lühikeste raieringidega istandikes leiti, et rohkemad lageraied ning mehhaaniline alustaimestiku eemaldamine vähendasid seemnepanka, mis omakorda ohustasid alustaimestiku liigirikkust, mitmekesisust ning rohttaimede ühtlust (Zhou *et al.*, 2017). Arvukamate häiringute mõjud uuringus esimesena käsitletud raieringi puistule väljendusid alles järgneva raieringi puistus, kus rohurinde liigirikkus ja ühtlus olid olulised väiksemad (Zhou *et al.*, 2017). Need mitmekesisuse erinevused on tingitud erilaadse mulla seemnepanga efektiivsusest (Zhou *et al.*, 2017). Peale viimast lageraieid puittaimede osakaal suurenes, nad varjutasid maapinda ning pärssisid sellega valgust vajavate rohttaimede kasvu, mille tagajärjel rohurinde liigirikkus vähenes (Zhou *et al.*, 2017). Need häiringud vähendavad mulla seemnepanga efektiivsust ja kohalike taime reservuaaride vegetatiivsete osade hulka (Sakai *et al.*, 2010; Otto *et al.*, 2012).

4.3 Raietehnikast põhjustatud tihenemise mõju seemnepangale

Samuti võib probleemiks osutuda seemikute tärkamine, mis on raietehnika põhjustatud tihenemise mullas raskendatud (Marshall, 2000). Mitmekordsete lageraie tagajärjel võib seetõttu seemikute tärkamine halveneda, aga mõju võib kumuleeruda juhul, kui tihenemine järgmise lageraie eel pole taastuda jõudnud.

4.4 Seemnepankade taastumatus

Häiringust möödunud aega peetakse üheks oluliseks teguriks, mis mõjutab lageraiejärgsete metsade seemnepanka (Plue *et al.*, 2010). Metsataimede seemnepangad on madala tihedusega, liigivaesed (e.g. Bossuyt *et al.*, 2002) ning tekivad aeglaselt. Mõnede põlismetsa rohuringide liikide panus püsivasse seemnepanka ajaga kasvab – nende osakaal tõuseb ja stressitaluvus suureneb (Bossuyt & Hermy 2001; Plue *et al.*, 2010) lastes sellel taastuda, sest selle jooksul metsataimede ja puude seemnepank rikastub (Plue *et al.*, 2010). Seemnepanga taastumist võivad takistada protsessid nagu seemnete vananemine, võimetus seemnepanka seemnetega täiendada, söögiks langemine ning sekundaarne levimine (Plue *et al.*, 2010). Seetõttu toimub aja jooksul küll seemnepanga osaline taastumine, kuid samas võib aeg pärssida põlismetsade seemnepangal taastumast ürgmetsade sarnasteks (Plue *et al.*, 2010). Lühikese rotatsiooniga intensiivse maakasutuse (ka lageraie) tõttu ei suuda metsataimed istanduste tingimustes aja puudusest tingituna taastuda (Ito *et al.*, 2003). Võib oletada, et istandikel saadud tulemused oleksid sarnased ka lageraie läbinud metsas, sest mõlema majandamise võtte puhul on häiringud sarnased. Mõlema võtte puhul teostatakse lageraieid, harvendusi, istutamisi, pinnase eemaldamisi ning mõlema tulemusel on monokultuurne ja ühevanuseline puistu. Olulisemaks erinevuseks lageraie ja istandike meetodikas on raieringide pikkus - istandustes on tihti lühemad raieringid kui metsades, kus teostatakse lageraieid. Lageraie eemaldab ühe raiega kõik puistus esinevad puud v.a säilikpuud (Franklin *et al.*, 1997), mille järel võetakse uue põlvkonna kasvatamiseks naaberpuistutest või raie käigus eemaldatud puudelt seemneid (looduslik viis) või istutatakse/ külvatakse uued istikud kunstlikult (Smith 1986, viidatud Keenan *et al.*, 1993 kaudu). Istandused luuakse kas sissetoodud liikide või mõningatel juhtudel ka kohalike liikidega, mille puhul on tegu pool-looduslike metsadega (FAO 2005a). Istandustes istutatakse või külvatakse puud seemnete abil metsa- või metsastatud alale võrdsete

vahedega ja/või on samavanuselised (FAO 2005a). Üks istanduste alamtüüpe on produktiivsed istandused, mis luuakse puidu tootmiseks (FAO 2005a), kus kasvatatakse tavaliselt ühte kiirekasvulist liiki (enamikel juhtudel eksootilist) ja on lühikeste raieringidega (Bauhus, Meer & Kanninen, 2010).

Seemnepankade taastumatus märke on leitud ka lageraiejärgsetest põlismetsadest, kus võrreldes istandustega on taastumiseks aega jäetud. Kvantitatiivses kirjanduslikus ülevaates uuriti erinevas vanuses põllumajandus- ja lageraie järgsete põlismetsade suksessioonilisi muutusi Loode-Euroopas ja Põhja-Ameerikas (Plue *et al.*, 2010). 218 ajalooliselt lageraiutud erineva vanusega põlismetsa aladelt leiti kaua säilinud kunagise lageraie jälgi, nimelt erinesid ajalooliselt lageraiutud põlismetsa seemnepangad tugevalt ürgmetsa omadest ka 150 aasta möödudes (olenemata keskkonnatingimustest). Maa-alal esinevatest liikidest (1–27) olid seemnepangast taastunud keskmiselt vaid 9 liiki. Lageraiejärgse suksessiooni jooksul oli aeg määravaks teguriks peaaegu kõikidele seemnepanga omadustele. Lageraiest möödunud aeg mõjutas 8 seemnepanga omadust kümnest: seemnepanga liigirikkkust, Shannon-Wiener mitmekesisust, seemnetihedust, konkurentsi (*competitive signature*), stressitaluvust (*stress-tolerant signature*), Raup ja Crick dissimilarity (%), üheaastaste ja mitmeaastaste taimede osakaalu ning samuti sõltus ajast ürgmetsaliikide protsendi suurus, mis oli 17% (0–50%). Need kaks seemnepanga omadust, millele aeg tugevat mõju ei avaldanud, olid ruderaalsete taimede osakaal seemnepangas ja seemnete mass. Kõige aluselises pH kategoorias asuvates ürgmetsades esines oluliselt rohkem liike kui vanimates lageraie ajalooa põlismetsades. Suurenenud liigirikkkuse põhjuseks oli tõenäoliselt suurem metsaliikide osakaal (keskmiselt 30%) ja seemne kaal. See, et lageraiutud põlismetsade seemnepangad erinesid oluliselt ürgmetsadest, võis olla tingitud ka sellest, et lageraie on katkestanud püsivad võrastiku tingimused. Põlismetsa liigid moodustavad väikseid funktsioneerivaid seemnepanke (Leckie *et al.*, 2000), et puhverdada ajutisi ebasoodsaid keskkonnatingimusi või stohhastilisi väljasuremise juhtumeid (Plue *et al.*, 2010). Arvestades näiteks 100-150 aastaseid raieringe, mil suksessioon algab igal korral uuesti, jääb kaheldavaks asjaolu, kas seemnepangad taastuvad põlismetsa seemnepankadega võrreldavasse olekusse (Duffy & Meier, 1992). Hoolimata samadest kahjulikest mõjudest seemnepankadele nii hiljutistes metsades kui ka ürgmetsades (seemnete vananemine, võimetus seemnepanka seemnetega täiendada, söögiks langemine, sekundaarne levimine), taastusid ajaga mõned hiljutiste metsade seemnepankade omadused vaid osaliselt (Plue *et al.*, 2010). Selline osaline taastumine pärsib neil taastumast algseisundisse ning näitab püsivat inimõju (Plue *et al.*, 2010).

5 PÕLISMETSA JÄÄNUKSTRUKTUURIDE DÜNAAMIKA

5.1 Jäänukstruktuuride ja struktuurielementide definitsioon, struktuurielementide aeglane teke

Vana metsa struktuurielementideks on nt surnud seisvad puud, erikujulised suured puud, erinevas kõduastmes lamapuud ja tüükad. Jäänukstruktuur on vana metsa struktuurielement, mis on jäänud noorde metsa raiest alles.

Struktuurielemendid tekivad aeglaselt. Madala produktiivsusega (aeglane puude kasv) ja ebasoodsate lagunemistingimustega piirkondade (kuivade, kõrgete absoluutkõrgustega alade/mägipiirkondade) jäme puitmaterjal laguneb aeglaselt (Stokland, 2001). Näiteks leiti Norra lõunaosa metsast 500-600 aasta vanust lagunenuid puitu, mis ühtlasi näitab, et ei oldud pikka aega raiutud – alal olid ökoloogilised jäänukstruktuurid säilinud (Stokland, 2001). Järjepidevas metsas (vähemalt 100 aastat) tekib erinevate dimensioonidega lagupuitu (Stokland, 2001). Vastukaaluks puistutes, kus on lageraiet teostatud juba mitu sajandit ning mille käigus on eemaldatud tihti ka surnud lamapuit, ei esine mitmekesisest jämedast puitmaterjali ega tugevalt lagunenuid puitu (ainult vahel tugevalt lagunenuid väikeseid lamatüvesid) (Stokland, 2001).

5.2 Jäänukstruktuuride tähtsus ja liigid, kes on enim ohustatud nende kadumisest

Surnud puidul on metsaökosüsteemides mitu ökoloogilist funktsiooni, mille hulgas võib-olla kõige olulisem roll on pakkuda suurele osale metsaliikidest elupaiku (Elton, 1966). Peaaegu kõikides metsaorganismide gruppides leidub neid, kes on jäänukstruktuuridele spetsialiseerunud – näiteks hinnanguliselt 20–40% maailma metsade organismidest sõltuvad teatud elutsüklis kahjustunud/lagunevast jämedast puidust (Bauhus, Baber & Müller, 2018), selliseid jämedast lagupuidust otseselt sõltuvaid organisme nimetatakse saproksüülseteks

(Speight *et al.*, 1989). Skandinaavias sõltub surnud puidust 20%–25% metsaliikidest, kes elavad osa oma elutsüklist või terve eluea kas selle sees või peal (Siitonen *et al.*, 2001). Näiteks on suured surnud ja põlispuud väga olulised paljudele puiduseene-, sambla-, sambliku- ja linnuliikidele. Kuna majandusmetsades valitseb nii seisva kui lamava jämeda kõdupuidu puudus (Lõhmus & Kraut, 2010), kuuluvad paljud väga tundlikud liigid Euroopa parasvöötme metsade kõige ohustatumate sekka. Näiteks Rootsis on ainuüksi surnud harilikust kuusest sõltuvate 1200 liigi seas rohkem kui 300 liiki punases nimestikus (Dahlberg & Stokland, 2004).

5.3 Esimese ja järgnevate lageraiete jäänukstruktuuride erinevused– olenevus puistu raiumise algseisust, küpsusdiameetrist, raietevahelisest ajast

Põlismetsa lageraiel (1. lageraie) on võimalik jätta alale alles mitmekesisemaid ja rohkem jäänukstruktuure kui järgnevate lageraiete korral. Teise ja järgnevate raieringidega ei saa jämedaid struktuurielemente samasugusel määral ja mitmekesisuses tekkida kui põlismetsas, seda seetõttu, et ühealises majandusmetsas on määratud küpsusdiameeter ja/või küpsusvanus. Paljude struktuurielementide teke võtab rohkem aega kui puistu küpsusiga. Näiteks võrreldes põlismetsaga ei saa majandusmetsas tekkida hästilagunenud jämedat lamapuitu astmetes 4–5, samuti väga jämedaid puid, läbimõõduga, mis on suurem kui küpsusdiameeter (Stokland & Kauserud, 2004).

Lageraiel võivad struktuurielemendid ka täielikult hävida, aga see ei tähenda, et ümbritsevas majandusmetsa maastikus neid üldse ei leiduks – kõrvalolevas küpses metsas võib neid raieringi jooksul olla tekkinud. Kui maastikus on erineva vanusega metsi, siis jäänukstruktuuride koguhulk sõltub sellest, kui pikk on raiering. Struktuurielemendid ei pruugi suurenda koos puistu vanusega ainult lineaarselt. Näiteks Edela-Prantsusmaa merimänni istandustes tekib lamapuit peamiselt harvendusraietest ja seda on enim just vahetult pärast harvendusraiet (Brin *et al.*, 2008). Samas ei saa paljud liigid seda kohe koloniseerida. Et hilissuktsessioonilistele saproksüülsetele liikidele tekiks hästilagunenud lamapuid (4. ja 5. astmes), soovitasid autorid, et peale viimast harvendusraiet peaks uue lageraie teostamisega ootama vähemalt 30 aastat.

Arvestades, et struktuurielementide teke on väga aeglane, ongi küsimus selles, milline on sätestatud metsa küpsusdiameeter: kas struktuurielemendid jõuavad raieringi lõpuks häiringu eelsele tasemele taastuda või mitte. Kui raiering on liialt lühike

(struktuurielemendid ei taastu häiringu eelsele algtasemele), ei esine seal paljude liikide jaoks piisavalt vajaliku kvaliteediga jäänukstruktuure. Näiteks pikk raiering suurendab jämeda surnud puitmaterjali hulka, kuna periood, mil elusad puud on piisavalt suured seda tekitamaks, muutub pikemaks ja jäänukstruktuuride hävitamine raie tõttu toimub pikemate intervallidega (Ranius *et al.*, 2005).

Struktuurielemendid ei pruugi jõuda enne uut raiet tekkida, mille tõttu esineb saproksüülseid liike metsas vähe. Veelgi enam, on oletatud, et igal raiekorral võtmetähtsusega struktuurielementide hulk ja ühtlasi ka neid vajavate liikide arvukus kahaneb (Rudolphi & Gustafsson, 2011). Kesk-Rootsi okasmetsades teostatud uuringus, kus domineerivad lageraiet alates 1950 aastatest, näidati, et narmassamblikud (*Bryoria spp.*) ei jõudnud raieringi jooksul jätkuvalt puuduvate elutingimuste tõttu alale levida ega seal püsida (Dettki & Esseen, 2003). Seetõttu oli 60 aasta pikkusel raieringil kogu epifüütide populatsioonidele hävitav mõju ning isegi 110 aasta tagant lageraiutud metsi suutsid rekoloniseerida ainult väga vähesed tundlikud narmassamblikud. Simuleeritud majandustsenaariumid näitasid, et narmassamblike arvukus oli tugevalt mõjutatud raieringide pikkusest: simuleeriti narmassamblike biomassi muutust 200 aasta jooksul, mis oli lühikeste raieringide (60 a) korral 1,7%, normaalsete raieringidega (110 a) 14,5% ja pikkade raieringidega (160 a) 37,8% võrreldes majandamata metsa stsenaariumitega. Võrreldes 1999. aasta olukorraga viib kestav lageraiete kasutamine, mis toimuvad 110 aastaste tsüklitena 100 aasta pärast (aastaks 2099) 19% madalamale samblike arvukusele ja peale 200 aastat (aastaks 2199) 15% madalamale.

Edela-Prantsusmaal asub intensiivselt majandatav keskmise raieringi pikkusega (umbes 40–50 aastat) võõrpuuliigi merimänni istandus (*Pinus pinaster Ait.*) (Brin *et al.*, 2008). Mitmekordse lageraiete uuring selles süsteemis, kus teostatakse ka tihedat harvendamist (umbes iga 5–7 aasta tagant), toob esile, et raiete tõttu püsib metsas mahakukkunud surnud puidu hulk väike (15 m³/ha) ja homogeenne, sest suuri tükke läbimõõduga 20 cm, kände (11%) ja tüügaspuud (8%) esines harva. Sobiva substraadi puudumisel tekib sellistes metsades saproksüülsetel liikidel tüügaspuude ning suuremõõtmelise lamapuidu puudus, neile oleks ellujäämiseks tarvis vähemalt 20–30 m³/ha jämedat puitmaterjali (Økland *et al.*, 1996; Angelstam *et al.*, 2003) ja mõnele nõudlikule liigile isegi 70 m³/ha (Siitonen & Saaristo, 2000).

Fennoskandias üks kord lageraiutud noortes metsades leidis võrreldes raiumata vanade metsadega üleüldiselt küll märkimisväärselt vähem liike, kuid jäänukstruktuuridest sõltuvate punasesse nimekirja kuuluvate sammalde liigirikkus oli sama ja samblike arv oli lageraiutud

metsades isegi kõrgem (Rudolphi & Gustafsson, 2011). Levimist vanast raiumata metsast noorde ei täheldatud. Seega võivad lageraiutud noored istandused tundlikele liikidele sobida, aga ainult sel juhul, kui eelmisest raieringist on sobilikke struktuure alles jäänud. Autorid tõid välja hüpoteetilise järelduse: kui lageraied tulevikus jätkuvad, on tõenäoline, et väheneva jäänukstruktuuride koguse ja suurenenud fragmenteerumise tõttu tundlike liikide vähenemine jätkub.

5.4 Mitmete lageraiete mõju jäänukstruktuuridest sõltuvatele tundlikele liikidele

Kuna lageraie tulemusel on raieringi lõpus jätkuvalt vähe lagupuitu (Dettki & Esseen, 2003; Brin *et al.*, 2008; Dynesius, 2015) või isegi vähem kui enne eelmist lageraiet, ei saa ka sellest sõltuvad asurkonnad raieringi jooksul raie-eelsele tasemele taastuda. Kui asurkonnad ei suuda terve raieringi jooksul raie-eelsele tasemele taastuda, siis järgmise lageraie järel võib tundlike liikide arvukus langeda veelgi madalamale tasemele, kui see oli enne eelmist lageraiet.

Põhja-Rootsi uuringus, kus võrreldi ühekordselt lageraiutud ala ürgmetsaga, leiti, et 65 aastaga ei olnud lageraiele tundlikud sammalde ja helviksammaltaimede (lehtsammaltaimede) kooslused raie-eelsele tasemele taastunud (Dynesius, 2015). Eelnevalt lageraiutud alal esines oluliselt vähem helviksammaltaimi ja liike, kes vajavad maapinnalähedast lagupuitu või selle koort. Punase nimestiku liikide arv vähenes ajaga viieteistkümnelt kaheteistkümmeni (seevastu kontrollmetsas toimus liigirikkuse suurenemine, mis tõusis 37-lt kuni 44-ni). Peamiseks põhjuseks, miks osa liikidest ei saanud terve raieringi jooksul metsa taasasustada, tulenes lageraie põhjustatud jätkuvast sobiva lagupuidu puudumisest. Vähem olulise mõjuga oli jätkuvalt ebasobiv mikrokliima. Nendes piirkondades, kus puistut oldi uuringutevahelisel perioodil harvendatud, taastusid tundlikud samblad vähem kui seal, kus ei harvendatud ja seda põhjusel, et harvendusraie oli otsene mehaaniline häiring ning võrastiku eemaldamisel muutus keskkond valgusrikkamaks ja kuivemaks.

Lageraie läbinud boreaalse puistu sammalde kooslused ei suutnud terve raieringi jooksul raie-eelsele tasemele taastuda (100 aasta möödudes) (Hylander, 2009). Kui tavaliselt on ümbritsevatest metsadest levimine populatsiooni ellujäämiseks väga oluline, siis selles uuringus levis lähedasest metsast brüofüüte raiealale väga vähe. Pigem olid tähtsateks

ellujäämine ja levimine kohalikest mikrorefuugiumidest ja leviste allikatest, tähtsateks osutusid ka seemnevihm ja keskkonnatingimused.

6 POPULATSIOONIPROTSESSIDE HÄIRUMINE

Korduvad lageraied võivad kujundada populatsiooniprotsesse läbi geenisiirde pärssimise ja lokaalselt korduvate populatsioonide arvukuste pudelikaelade, kuid vastavaid uuringuid ei õnnestunud leida. Mitmekordse lageraie korral on geenisiirde pärssimise mehhanismiks levikutõkete püsimine. Levikutõkked olenevad esmaselt keskkonna taastumise kiirusest ja võimalusest taastuda. Mitmekordne lageraie on kahjulik siis, kui seda teostatakse liiga sageli, sest sel juhul põhjustab see levikutõkete pikaajase püsimise. Levikutõkete pikaajase püsimise tõttu ei suuda liigid ala taasasustada ega kasutada seda sobivatesse elupaikadesse jõudmiseks, mille tõttu ei jõua enne uut raiet elujõulised asurkonnad tekkida. Kui geenisiirde toimumine ehk populatsioonide vaheline geenide levimine (ingl. k. *gene flow*) on takistatud, siis liikide geneetika vaesub.

Teemat teistpidi käsitledes võib elupaikade killustumine võimendada lageraiete mõju. Kui lageraie tõttu eemaldatakse ühes kohas vanametsa liigid, siis nende tagasijõudmine sõltub ümbritsevate metsade sidususest. Kui ümbritsev maastik on fragmenteerunud ja koridorid elupaigalaike ei ühenda, ei suuda paljud liigid alale tagasi levida ning liigirikkuse ja arvukuse langus järgnevate raiekordadega süveneb, sest raiete vahepealsel perioodil liigirikkuse ja arvukuse taastumist ei toimu või on see väga aeglane. Taastumist ei pruugi toimuda ka sel juhul, kui pole kuskilt levida (lätete puudumine). Kanadas uuriti miniatuurse samblamaastiku fragmenteerumise ja häiringu koosmõju seal elavatele mikro-lüljalgsetele (Starzomski & Srivastava, 2007). Eksperimentaalsed maastikud kavandati jäljendades reaalselt maailma, kus elupaikade järk-järguline kadumine tingib paratamatult sidususe vähenemist. Häiringuid teostati eemaldades lüljalgseid Tullgreni lehtri abil, fragmenteerumine tekitati eemaldades kividelt laiguti samblad. Tulemused näitasid, et lüljalgsete liigirikkus ja arvukus lokaalsetes elupaigalaikudes peale häiringuid ei taastunud vaid langesid lineaarselt iga järgmise häiringuga. Liigirikkuse ja arvukuse languse kiirus häiringute tõttu sõltus ümbritseva maastiku suuruselt ja fragmentide omavahelisest

sidususest. Mida suurem oli ümbritsevate elupaikade killustatus ehk mida suuremad olid levikutõkked, seda tugevam oli korduvate häiringute mõju– seda rohkem vähenes liigirikkus ja arvukus. Seega kõige suurem mõju esines nendel aladel, kus elupaigalaikude vahelist sidusust ei eksisteerinud– võrreldes teiste elupaigalaikudega langesid liigirikkus ja arvukus seal kõige madalamale. Samuti langes liigirikkus seal 2,5 korda kiiremini ja arvukus 4 korda kiiremini kui ühendatud regioonides. Häiringu sageduse suurenemine tõi kaasa ka suuremad muutused koosluse koosseisus. Mikrolüljalgsete uuring toob välja, et seega on koridoridel tähtis funktsioon– need tõstavad koosluste häiringust taastumise võimet. On leitud, et just koridoride olemasolud, mis hoiavad elupaigalaike ühendatud, takistavad kohalikke väljasuremisi (Gonzalez *et al.*, 1998).

Korduvate häiringute mõju lageraietundlikele liikidele süveneb isoleeritud maastiku korral just liikide puhul, kelle jaoks avamaastik ja noored metsad toimivad levikutõketena. Enim on ohustatud väikese kehasuurusega liigid ja liigid, kes ei suuda iseseisvalt levida üle ebasobivate tingimustega alade nagu näiteks paljud Amasoonase alustaimestiku linnud (Şekercioğlu *et al.*, 2002) ja suurte seemnetega puud (Osuri & Sankaran, 2016).

7 HÄIRINGULIIKIDE SISSETUNG

7.1 Häiringuliigid

Üks bioloogilise mitmekesisuse vähenemise peamistest põhjustest on invasioonid (Millennium Ecosystem Assessment *et al.*, 2005), mis võivad muuta ökosüsteemi struktuuri ja funktsioone (Vitousek *et al.*, 1996; Nentwig, 2007)

7.2 Võimalik erinevus erinevate raiekordade vahel

On võimalik, et pärast teistkordset raiet toimub häiringuliikide tugevam sissetung ja nende püsimine alal kuni järgmise raiekorrani, mis annab neile tugevama stardipositsiooni kui

esimesel lageraiel. Häiringud aitavad kaasa bioloogilistele invasioonidele (Catford *et al.*, 2012) ja kuna iga lageraie on häiring (Roberts & Gilliam, 1995), siis on tõenäoline, et mitmekordsed lageraied soodustavad samuti invasiooni.

Põhja-Itaalia erineva vanusega madalmetsades leiti, et mitmekordne lageraie võib endaga kaasa tuua invasiivsete puuliikide soodustatud levimise (Radtke *et al.*, 2013). Kuna invasiivsed liigid vajavad rohkem valgust ja on paremad koloniseerijad kui põlismetsa liigid, hõivasid invasiivsed liigid valguse olemasolu, vabade ressursside ja vähenenud konkurentsi tõttu värsked lageraiealad kiiresti, aga jäid ka puistusse püsima. Kuigi arvati, et kooslus on pikka aega kestnud korduva häiringurežiimiga kohanenud nii, et invasiivide kolonisatsioon on takistatud, leiti, et tihti toimuvad korduvad lageraied (iga 20-30 aasta tagant) soosisid invasiivsete liikide levikut. On näidatud, et mehaanilised häiringud, mida sageli kasutatakse invasiivsete puuliikide mahasurumiseks tegelikult stimuleerivad vegetatiivset taastumist (Burch & Zedaker, 2003). Seetõttu on tõenäoline, et tihedad lageraied aitasid kaasa võõrliikide regeneratsioonile (Radtke *et al.*, 2013). Lühikeste raieringidega korduvad lageraied ei soodusta põliste metsaliikide kasvu, sest metsa areng jääb uue lageraie tõttu liialt lühikeseks, mille tõttu ei jõua kohalikud liigid varjutada ega seega pärssida valgust vajavate võõrliikide esinemist (Call & Nilsen, 2003; Motta, Nola & Berretti, 2009). Pärast konkurentsivabade ja valgusrikaste alade asustamist kasvasid võõrliigid võrastikku ning põlismetsa liikidel neid enam varjutada ei õnnestunud (Radtke *et al.*, 2013). Uuringus esinevad invasiivsed liigid näärmeline jumalapu (*Ailanthus altissima* (Mill.)) ja harilik robiinia e valge akaatsia (*Robinia pseudoacacia* L.) on sarnased teiste invasiivsete liikidega, kellel on järgnevad puistu hõivamist soodustavad omadused: head koloniseerijad, sigipungad levivad kaugele, seemikud ning noored taimed kasvavad kiiresti, emapuude olemasolu toidab populatsioone uute võsudega, põuakindlad (Call & Nilsen, 2003; Motta *et al.*, 2009) ning tugeva juurestiku tõttu tungivad isegi läbi tihenend mulla (Call & Nilsen, 2003). Võõrliike soodustas puistus püsima ka see, et nende vegetatiivsed järeltulijad on palju varjutaluvamad kui seemikud ja seega püsisid need suktsesiooni jooksul teatud aja võsudena elujõulisena (Kowarik, 1995). Kõige rohkem soodustasid võõrliikide esinemist ja arvukust mitmete lageraiete teostamine, metsade vanuse vähenemine, vastavate liikide küpsete puude esinemine ning mida lähemal olid raiesmikud, seda rohkem esines näärmelist jumalapuud ja seda kõrgem oli mõlema liigi arvukus. Mitme lageraie tõttu võivad häiringuliigid servaeefekti mõjul tungida rohkem metsa sisemusse, aga selle kohta ei õnnestunud uuringuid leida.

8 ARUTELU

Info, kuidas iga järgneva raieringi lisandumine mulla viljakust mõjutab, on lageraie süsteemides väga puudulik. Seevastu istandustes lisanduvate raieringide mõju mulla viljakusele uuritakse ja tundub olevat tänapäeval aktuaalne teema. Antud töös käsitlesin kokku üheksat artiklit istanduste mullaviljakusest, kus võrreldi erinevate raieringide mõju. Leidub palju artikleid, mille abstrakt on inglise keeles, aga sisu hiina keeles ja seetõttu pole täpsed numbrilised muutused tihti teada. Lõuna poolkeral on antud teemat rohkem uuritud. Istanduste kontekstis on peamiselt vaadeldud esimese kuni teise raieringi mõju (tekstis 4 artiklit) (He *et al.*, 2007; Wang, Fan & Xu, 2009; Wang & Wang, 2005; Wang & Wang, 2006). Pikemaajalisi artikleid, kus on uuritud 1.- 4. raieringi erinevusi, leidis kolm (Selvaraj *et al.*, 2017; Selvalakshmi *et al.*, 2018; Zhijun *et al.*, 2018). 1.- 3. raieringi erinevuste kohta on 1 artikkel (Yang *et al.*, 2000). Ühes artiklis oli mainitud ainult järgneva raieringi mõju, seejuures täpsustamata raieringide erinevusi (Wang *et al.*, 2004). Mikroobset biomassi kui mullaviljakuse näitajat on mõõdetud kolmes Hiina uuringus (He *et al.*, 2007; Wang & Wang 2006; Wang, Fan & Xu, 2009).

Järgnevate raieringide kontekstis on väga vähe uuritud järgnevaid mullaga seotud teemasid: mikroobse biomassi sh seente ja bakterikoosluste ning bioloogilise aktiivsuse muutusi, mulla pH ja mesofauna muutusi, raskete raiemasinate mõju, toitainete leostumist, alustaimestiku liigirikkust. Bioloogilisest aktiivsusest leidis ainult üks peaaegu sobiv (istandikud ei olnud rajatud metsamaale, vaid rohumaaale) 1.- 3. raieringiga uuring, kus mõõdeti ala produktiivsuse muutusi (Mavimbela *et al.*, 2018). Mulla pH muutusi on vaadeldud kokku kahes erineva arvu läbinud raieringi istanduses (Mavimbela *et al.*, 2018; Zhijun *et al.*, 2018). Raskete raiemasinate mõju mullale on mõõdetud ühes 1.- 2 raieringiga istanduse uuringus, milles käsitleti mullaviljakuse ja mikroobse biomassi muutusi (Wang & Wang, 2006). Toitainete leostumisest ja mesofauna muutustest ei leidunud uurimusküsimusse ühtegi sobivat artiklit. Mulla mikroobikoosluste sh seente ja bakterikoosluste biomassi muutusi vaadeldi ühes istanduse artiklis, mis ei käsitlenud küll erinevaid raieringe, vaid mitmekordse lageraie üleüldist mõju (Song *et al.*, 2015). Alustaimestiku liigirikkuse ja simpsoni indeksi muutusi vaadeldi ühes mitmekordse lageraie üleüldise mõju artiklis (Takafumi & Hiura, 2009).

Korduva lageraie mõju uuringuid jäänukstruktuuridele peaaegu pole. Mitmete lageraiete üldist mõju jäänukstruktuuridest sõltuvatele ohustatud liikidele on uuritud kahes Euroopa uuringus. Üks uuringualadest oli võõrpuuliikide istandus, kus vaadeldakse aja jooksul tekkivate struktuurielementide kogust ja mitmekesisust ning arutletakse, et saproksüülsetele liikidele ei leidu sellises metsas sobivat substraati (Brin *et al.*, 2008). Teine uuring vaatleb epifüütide taastumise ulatust samavanuselistes okasmetsades, kus on samuti domineerinud lageraied ning ennustab, mil määral nende biomass langeb tulevikus (Dettki & Esseen, 2003). Ühes Põhja-Euroopa uuringus, kus vaadeldi ühekordse lageraie mõju punase nimestiku sammaldele ja samblikele võrrelduna raiumata metsaga oletati, et tõenäoliselt igal järgneval raiekorral võtmetähtsusega struktuurielementide hulk ja ühtlasi neid vajavate liikide arvukus kahaneb (Rudolphi & Gustafsson, 2011).

Mitmete lageraiete mõju seemnepangale pole uuritud. Leidus üks pikka aega majandatud madalmetsa uuring, mis tõi välja, et peale mitmeid raieringe võivad puistu vananedes seemnepanga tihedus ja liigirikkus väheneda (Calster *et al.*, 2008a). Seemnepanga vähenemist sai oletada ka lühikese rotatsiooniga intensiivse lageraie artiklist, kust tuli välja, et metsataimed ei suuda istanduste tingimustes aja puudusest tingituna taastuda (Ito *et al.*, 2003).

Lisaks pole uuritud populatsiooniprotsesside häirumise, geenisiirde pärssimise ega lokaalselt korduvate pudelikaelade temaatikat. See, kuidas elupaikade killustumine võib võimendada lageraiete mõju vanametsa liikidele, saab oletada artiklist, mis on teostatud mudelmaastikul mikro-lüljalgsete põhjal (Starzomski & Srivastava, 2007).

Tulemustest selgub, et mitmete raiete mõju uurimine metsaökosüsteemile on väga oluline, kuna olemasolevad haakuvad uuringud annavad põhjuse eeldada tugevaid negatiivseid mõjusid. Lageraiete mõjude uurimine on tänapäeval väga aktuaalne ja elurikkuse kaitsel oluline, kuid mitmekordsete lageraiete võtmes pälvinud väga vähe tähelepanu. Uuringud vähemintensiivsetest metsandussüsteemidest peaaegu puuduvad. Pole käsitletud keskmiste või pikkade raieringide mõju pärismaiste puuliikidega looduslikult uuenenud metsades. Seega oleks Eestis sellekohase uuringu jaoks head tingimused. Operatiivseks uurimiseks oleks otstarbekas kasutada simulatsioone, laboratoorseid mudelsüsteeme ja erinev arv kordi lageraiutud metsade võrdlusi. Uuringute põhjal üheks tähtsamaks oletuseks võib pidada asjaolu, et juhul, kui vaadeldav liik või tähtis element raie-eelsele tasemele ei taastu, siis suure tõenäosusega vaesestumine võimendub, olles seega eelhoiatuseks.

KOKKUVÕTE

Mitmekordse lageraie mõjust tänapäevasele metsaökosüsteemile leidub sobivat teaduskirjandust väga vähe, siiski saab tuletada mõju olemust ühekordse lageraie, istanduste ja madalmetsanduse kirjandusest.

Iga järgneva lageraiega, järjepideva harvendamisega ning teoreetiliselt ka leostumise tagajärjel viiakse puitu salvestunud mikroelemendid metsaökosüsteemist välja. Seetõttu põhjustab iga järgnev lageraiering mulla toitainekontsentratsioonide ning mikroobse biomassi langust. Toitainete ning mikroobse biomassi langust võivad põhjustada ka okaspuude monokultuurid, sest nendes metsades laguneb kõdu aeglaselt ning okaste kõdust ning alustaimestikust akumuleerub mulda vähem biomassi kui laialehistes metsades. Selline mitmete raiete põhjustatud mullaviljakuse langus vähendab muu hulgas ka puude kasvu. Iga raieringiga toimuv puidu eemaldamine vähendab mullas vahetatavate katioonide, kaltsiumi ja magneesiumi sisaldust, mis võib viia mulla hapestumiseni ja selle süvenemiseni raieringide lisandudes. Kuna okkad on happelised, siis võib mulla hapestumisele lisapanuse anda ka okaspuude monokultuurne kasvatamine.

Mitmete raiete mõju mullale avaldub ka läbi raskete raiemasinate, mis võivad iga järgneva raiega suurendada mulla lasuvustihedust ja vähendada poorsust. Kui lageraieid tehakse tihedasti või mulla taastumine tihenemisest võtab kauem aega kui raiering, siis võib mulla tihenemine iga järgneva raiega jätkuda. Mulla tihenemise tõttu vee infiltratsioon aeglustub ja äravool maapinnal suureneb, sel juhul võib jätkuva mulla tihenemise tõttu toimuda ka jätkuv toitainete leostumine.

Mulla jätkuv tihenemine halvendab mulla bioloogilisi omadusi ja protsesse, mis võib põhjustada mulla produktiivsuse langust madalamale kui esimese lageraie korral. Mitmekordsed lageraied võivad mulla jätkuva tihenemise ja puidu äraveo kaudu vähendada mesofauna arvukust ja liigirikkust ning põhjustada muldades domineerivate liikide vahetusi, koosluste struktuurimuutusi. Lisaks mesofauna muutustele võib mitmekordne lageraie põhjustada muutusi ka mikroobikooslustes, näiteks süvendada seente ja bakterite biomassi vähenemist või põhjustada jätkuvat bakterite domineerimist seente üle.

Kui metsa alustaimestik vaesub, võivad mitmed raieringid puistu vananedes vähendada ka seemnepanga tihedust ja liigirikkust, need ei pruugi mitmete lageraiete korral taastuda.

Mitmete lageraiete korral ei jää uude puistupõlve nii mitmekesiselt ja rohkesti jämedaid struktuurielemente, kui pärast 1. lageraiet (põlismetsa raiel). Veelgi enam, iga järgneva raiekorraga võib nende hulk väheneda. See omakorda põhjustab neid struktuurielemente vajavate liikide arvukuse ja liigirikkuse kahanemist, mis võib lisanduvate raieringide korral süveneda.

Korduvad lageraiet võivad tõenäoliselt kujundada populatsiooniprotsesse, seda läbi geenisiirde pärssimise ja lokaalselt korduvate populatsioonide arvukuste pudelikaelade. Sagedad lageraiet võivad tekitada pikaajalisi püsivaid levikutõkkeid, mis pärsivad geenisiiret ja põhjustavad populatsioonide pudelikaelu. Teistpidi vaadeldes võib elupaikade killustumine võimendada lageraiete mõju, sest vanametsa liikide tagasi jõudmine sõltub sellest, kui hästi nad raiutud alale saavad tagasi levida – kui ümbritsev maastik on liialt fragmenteerunud ja koridorid elupaigalake ei ühenda, ei suuda paljud liigid alale tagasi levida. Leviku takistuse tõttu liigirikkuse ja arvukuse langus järgnevate raiekordadega süveneb, sest raie vahepealsel perioodil liigirikkuse ja arvukuse taastumist ei toimu või on see väga aeglane.

Arvestades lageraiete ulatuslikku ja jätkuvat kasutamist oleks vaja korduvate lageraiete mõju kohta täiendavaid teadmisi. Operatiivseks uurimiseks oleks otstarbekas kasutada simulatsioone, laboratoorseid mudelsüsteeme ja erinev arv kordi lageraiutud metsade võrdlusi.

KASUTATUD KIRJANDUS

- Aægisdóttir, H.H., Kuss, P. & Stöcklin, J. (2009). Isolated populations of a rare alpine plant show high genetic diversity and considerable population differentiation. *Annals of Botany* 104, 1313–1322.
- Angelstam, P.K., Bütler, R., Lazdinis, M., Mikusiński, G. & Roberge, J.-M. (2003). Habitat thresholds for focal species at multiple scales and forest biodiversity conservation — dead wood as an example. *Annales Zoologici Fennici* 40, 473–482.
- Battigelli, J.P., Spence, J.R., Langor, D.W. & Berch, S.M. (2004). Short-term impact of forest soil compaction and organic matter removal on soil mesofauna density and oribatid mite diversity. *Can. J. For. Res.* 34, 1136–1149.
- Bauhus, J., Baber, K. & Müller, J. (2018). *Dead Wood in Forest Ecosystems*.
- Bauhus, J., Meer, P. van der & Kanninen, M. (2010). *Ecosystem Goods and Services from Plantation Forests*. Earthscan.
- Bennett, A. & Saunders, D. (2011). Habitat Fragmentation and Landscape Change. In *Conservation Biology for All*: 88–106.
- Binkley, D. & Valentine, D. (1991). Fifty-year biogeochemical effects of green ash, white pine, and Norway spruce in a replicated experiment. *Forest Ecology and Management* 40, 13–25.
- Bosatta, E. & Agren, G.I. (1993). Theoretical analysis of microbial biomass dynamics in soils. *Soil Biol. Biochem.* 26, 143–148.
- Bossuyt, B. & Hermy, M. (2001). Influence of land use history on seed banks in European temperate forest ecosystems: a review. *Ecography* 24, 225–238.
- Bossuyt, B., Heyn, M. & Hermy, M. (2002). Seed bank and vegetation composition of forest stands of varying age in Central Belgium: consequences for regeneration of ancient forest vegetation. *Plant Ecology* 162: 33-48.

- Brady, N.C. & Weil, R.R. (2002). *Elements of the Nature and Properties of Soils*. Upper Saddle River, New Jersey, pp. 202–212.
- Breland, T.A. & Hansen, S. (1996). Nitrogen mineralization and microbial biomass as affected by soil compaction. *Soil Biology and Biochemistry* 28, 655–663.
- Brin, A., Meredieu, C., Piou, D., Brustel, H. & Jactel, H. (2008). Changes in quantitative patterns of dead wood in maritime pine plantations over time. *Forest Ecology and Management* 256, 913–921.
- Burch, P.L. & Zedaker, S.M. (2003). Removing the invasive tree *Ailanthus altissima* and restoring natural cover. *Journal of Arboriculture* 29, 18–24.
- Čada, V., Morrissey, R.C., Michalová, Z., Bače, R., Janda, P. & Svoboda, M. (2016). Frequent severe natural disturbances and non-equilibrium landscape dynamics shaped the mountain spruce forest in central Europe. *Forest Ecology and Management*, 363:169-178.
- Call, L.J. & Nilsen, E. (2003). Analysis of spatial patterns and spatial association between the invasive tree-of-heaven (*Ailanthus altissima*) and the native black locust (*Robinia pseudoacacia*). *American Midland Naturalist* 150, 1–14.
- Cambi, M., Certini, G., Neri, F. & Marchi, E. (2015). The impact of heavy traffic on forest soils: A review. *Forest Ecology and Management* 338, 124–138.
- Catford, J.A., Daehler, C.C., Murphy, H.T., Sheppard, A.W., Hardesty, B.D., Westcott, D.A., Rejmánek, M., Bellingham, P.J., Pergl, J., Horvitz, C.C. & Hulme, P.E. (2012). The intermediate disturbance hypothesis and plant invasions: Implications for species richness and management. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14, 231–241.
- Corns, I.G.W. (1988). Compaction by forestry equipment and effects on coniferous seedling growth on four soils in the Alberta foothills. *Can. J. For. Res.* 18, 75–84.
- Daddow, R.L. & Warrington, G.E. (1983). Growth-limiting soil bulk densities as influenced by soil texture. *USDA For. Serv. WSDG- TN-005*.

- Dettki, H. & Esseen, P.-A. (2003). Modelling long-term effects of forest management on epiphytic lichens in northern Sweden. *Forest Ecology and Management* 175, 223–238.
- Dobson, A., Lodge, D., Alder, J., Cumming, G.S., Keymer, J., McGlade, J., Mooney, H., Rusak, J.A., Sala, O., Wolters, V., Wall, D., Winfree, R. & Xenopoulos, M.A. (2006). Habitat loss, trophic collapse, and the decline of ecosystem services. (*Ecology*). 87, 1915–1924.
- Duffy, D.C. & Meier, A.J. (1992). Do Appalachian Herbaceous Understories Ever Recover from Clearcutting? *Conservation Biology* 6, 6.
- Dynesius, M. (2015). Slow recovery of bryophyte assemblages in middle-aged boreal forests regrown after clear-cutting. *Biological Conservation* 191, 101–109.
- Elton, C.S. (1966). *The Pattern of Animal Communities*. Springer Netherlands.
- Evans, J. (1992). *Plantation Forestry in the Tropics: Tree Planting for Industrial, Social, Environmental, and Agroforestry Purposes*. Clarendon Press.
- Fahrig, L. (1997). Relative Effects of Habitat Loss and Fragmentation on Population Extinction.
- FAO. (2005a). *Global Forest Resources Assessment 2005 – progress towards sustainable forest management*. FAO Forestry Paper No. 147. Rome.
- Frankham, R., Ballou, J.D. & Briscoe, D.A. (2004). *A Primer of conservation genetics*. Cambridge University Press.
- Franklin, J.F., Berg, D.F., Thornburg, D. & Tappeiner, J.C. (1997). Alternative silvicultural approaches to timber harvesting: Variable retention harvest systems 111–140.
- García-Tejero, S., Spence, J.R., O’Halloran, J., Bourassa, S. & Oxbrough, A. (2018). Natural succession and clearcutting as drivers of environmental heterogeneity and beta diversity in North American boreal forests. *PLoS ONE* 13, e0206931.

- Gauslaa, Y., Ohlson, M., Solhaug, K.A., Bilger, W. & Nybakken, L. (2011). Aspect-dependent high-irradiance damage in two transplanted foliose forest lichens, *Lobaria pulmonaria* and *Parmelia sulcata*. *Canadian Journal of Forest Research* 31, 1639–1649.
- Gomez A., Powers R.F., Singer M.J. & Horwath W.R. (2002). Soil compaction effects on growth of young Ponderosa pine following litter removal in California's Sierra Nevada Soil Sci. Soc. Am. J., 66, pp. 1334-1343
- Gonzalez, null, Lawton, null, Gilbert, null, Blackburn, null & Evans-Freke, null. (1998). Metapopulation dynamics, abundance, and distribution in a microecosystem. *Science* 281, 2045–2047.
- Goodburn, J.M. & Lorimer, C.G. (1998). Cavity trees and coarse woody debris in old-growth and managed northern hardwood forests in Wisconsin and Michigan. *Canadian Journal of Forest Research* 28, 427–438.
- Greacen, E.L. & Sands, R. (1980). Compact of forest soils: a review. *Aust. J. Soil Res.* 18, 163–189.
- Haddad, N.M., Brudvig, L.A., Clobert, J., Davies, K.F., Gonzalez, A., Holt, R.D., Lovejoy, T.E., Sexton, J.O., Austin, M.P., Collins, C.D., Cook, W.M., Damschen, E.I., Ewers, R.M., Foster, B.L., Jenkins, C.N., King, A.J., Laurance, W.F., Levey, D.J., Margules, C.R., Melbourne, B.A., Nicholls, A.O., Orrock, J.L., Song, D.-X. & Townshend, J.R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances* 1, e1500052.
- Hansen, M.C., Stehman, S.V. & Potapov, P.V. (2010). Quantification of global gross forest cover loss. *Proc Natl Acad Sci U S A* 107, 8650–8655.
- He, Y., Wang, Q., Wang, S. & Yu, X. (2007). Characteristics of carbon and nitrogen of soil microbial biomass and their relationships with soil nutrients in *Cunninghamia lanceolata* plantations. *Front. Forest. China* 2, 266–271.
- Henle, K., Davies, K.F., Kleyer, M., Margules, C. & Settele, J. (2004). Predictors of Species Sensitivity to Fragmentation. *Biodiversity and Conservation* 13, 207–251.

Huhta, V., Karppinen, E., Nurminen, M. & Valpas, A. (1967). Effect of silvicultural practices upon arthropod, annelid and nema- tode populations in coniferous forest soil. *Ann. Zool. Fenn.* 4: 87–145.

Hylander, K. (2009). No increase in colonization rate of boreal bryophytes close to propagule sources. *Ecology* 90, 160–169.

Ivask, M. (2010). Vihmaussid ja mullaelustik mullatervise kujundamisel. Mahepõllumajandus ja teadus. Tallinna Tehnikaülikooli Tartu Kolledž. 31 lk.

Ivask, M. (2019). Mulla ABC IV osa. Mullaelustik. Kasutatud 28.02.2021, http://taim.etki.ee/taim/public/pdf/Trukised/Mulla_ABC_IV_osa_Veebi.pdf

Jenkinson, D.S. & Rayner, J.H. (1977). The turnover of soil organic matter in some of the Rothamsted classic experiments. *Soil Sci.* 123, 298–305.

Jimu, L., Nyakudya, I.W., Magogo, C. & Mureva, A. (n.d.). Impact of pine plantation establishment on soil properties and fungal communities of natural forests 9.

Kaiser, E.A., Walenzik, G. & Heinemeyer, O. (1991). The influence of soil compaction in decomposition of plant residues and on microbial biomass. In: Wilson, W.S. (Ed.), *Advances in Soil Organic Matter Research: the Impact on Agriculture and the Environment*. Royal Society of Chemistry, Cambridge, pp. 207–216.

Keenan, R.J. & (Hamish) Kimmins, J.P. (1993). The ecological effects of clear-cutting. *Environ. Rev.* 1, 121–144.

Kozłowski, T.T. (1999). Soil compaction and growth of woody plants. *Scand. J. For. Res.* 14, 596–619.

Kowarik, I. (1995). Clonal growth in *Ailanthus altissima* on a natural site in West Virginia. *Journal of Vegetation Science* 6, 853–856.

- Kuuluvainen, T. (2009). Forest Management and Biodiversity Conservation Based on Natural Ecosystem Dynamics in Northern Europe: The Complexity Challenge. *ambi* 38, 309–315.
- Kuuluvainen, T. & T. Aakala. (2011). Natural forest dynamics in boreal Fennoscandia: A review and classification. *Silva Fennica* 45: 823–841.
- Kuuluvainen, T., Tahvonen, O. & Aakala, T. (2012). Even-Aged and Uneven-Aged Forest Management in Boreal Fennoscandia: A Review. *AMBIO* 41, 720–737.
- Laas, E., Uri, V. & Valgepea, M. (2012). *Metsamajanduse alused*. Tartu Ülikooli Kirjastus. Tartu. 863 lk.
- Leckie, S., Vellend, M., Bell, G. & Waterway, M.J. (2000). The seed bank in an old-growth, temperate deciduous forest 78, 12.
- Li Q., Allen H.L. & Wilson C.A. (2003). Nitrogen mineralization dynamics following the establishment of a loblolly pine plantation *Can. J. For. Res.*, 33, pp. 364-374
- Lõhmus, 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.
- Marshall, V.G. (2000). Impacts of forest harvesting on biological processes in northern forest soils. *Forest Ecology and Management* 133, 43–60.
- Mavimbela, L.Z., Crous, J.W., Morris, A.R. & Chirwa, P.W. (2018). The importance of harvest residue and fertiliser on productivity of *Pinus patula* across various sites in their first, second and third rotations, at Usutu Swaziland. *N.Z. j. of For. Sci.* 48, 5.
- McCune, B. (1993). Gradients in Epiphyte Biomass in Three *Pseudotsuga-Tsuga* Forests of Different Ages in Western Oregon and Washington. *The Bryologist* 96, 405–411.
- Millennium Ecosystem Assessment (Program) (Ed.). (2005). *Ecosystems and human well-being: synthesis*. Washington, DC: Island Press.

- Mitchell, M. L., Hassan, A. E., Davey, C. B. & Gregory, J. D. (1982). Loblolly pine growth in compacted greenhouse soils. *Trans. Am. Soc. Agric. Eng.* 25: 304-307, 312.
- Motta, R., Nola, P. & Berretti, R. (2009). The rise and fall of the black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) in the “Siro Negri” Forest Reserve (Lombardy, Italy): Lessons learned and future uncertainties. *Annals of Forest Science* 66, 410p1-410p10.
- Nawaz, M.F., Bourrié, G. & Trolard, F. (2013). Soil compaction impact and modelling. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 33, 291–309.
- Nentwig, W. (Ed.). (2007). *Biological Invasions., Ecological Studies.* Berlin Heidelberg: Springer-Verlag.
- Nováková, M.H. & Edwards-Jonášová, M. (2015). Restoration of Central-European mountain Norway spruce forest 15 years after natural and anthropogenic disturbance. *Forest Ecology and Management*, 344:120-130.
- Chazdon, R.L., 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:51-71
- Økland, B., Bakke, A., Hågvar, S. & Kvamme, T. (1996). What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway. *Biodivers Conserv* 5, 75–100.
- Olsson, B.A., Bengtsson, J. & Lundkvist, H. (1996). Effects of different forest harvest intensities on the pools of exchangeable cations in coniferous forest soils. *Forest Ecology and Management* 84, 135–147.
- Orrock, J.L. & Watling, J.I. (2010). Local community size mediates ecological drift and competition in metacommunities. *Proc Biol Sci* 277, 2185–2191.
- Osuri, A.M. & Sankaran, M. (2016). Seed size predicts community composition and carbon storage potential of tree communities in rain forest fragments in India’s Western Ghats. *Journal of Applied Ecology* 53, 837–845.

- Otto, R., García-del-Rey, E., Méndez, J. & Fernández-Palacios, J.M. (n.d.). Effects of thinning on seed rain, regeneration and understory vegetation in a *Pinus canariensis* plantation (Tenerife, Canary Islands). *Forest Ecology and Management* 280, 71–81.
- Pandey, V.C. (2020). Chapter 5 - Microbial responses to fly ash-aided soil. In *Phytomanagement of Fly Ash*: 141–165. Pandey, V.C. (Ed.). Elsevier.
- Penttilä, R., Lindgren, M., Miettinen, O., Rita, H. & Hanski, I. (2006). Consequences of forest fragmentation for polyporous fungi at two spatial scales. *Oikos* 114, 225–240.
- Pickett, S. T. A. & White, P. S. (1985b). Patch dynamics: A synthesis. pp, 371–384. In: Pickett, S. T. A. & White, P. S. (eds). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York.
- Plue, J., Verheyen, K., Van Calster, H., Marage, D., Thompson, K., Kalamees, R., Jankowska-Blaszczuk, M., Bossuyt, B. & Hermy, M. (2010). Seed banks of temperate deciduous forests during secondary succession. *Journal of Vegetation Science* 21, 965–978.
- Pretzsch, H. (2009). Forest Dynamics, Growth, and Yield. In *Forest Dynamics, Growth and Yield: From Measurement to Model*: 1–39. Pretzsch, H. (Ed.). Berlin, Heidelberg: Springer.
- Radtko, A., Ambraß, S., Zerbe, S., Tonon, G., Fontana, V. & Ammer, C. (2013). Traditional coppice forest management drives the invasion of *Ailanthus altissima* and *Robinia pseudoacacia* into deciduous forests. *Forest Ecology and Management* 291, 308–317.
- Rambo, T. & Muir, P.S. (1998). Forest floor bryophytes of *Pseudotsuga menziesii*-*Tsuga heterophylla* stand in Oregon: Influences of substrate and overstory. *Bryologist*.
- Ranius, T., Ekvall, H., Jonsson, M. & Bostedt, G. (2005). Cost-efficiency of measures to increase the amount of coarse woody debris in managed Norway spruce forests. *Forest Ecology and Management* 206, 119–133.

- Ranta, P., Blom, T., Niemelä, J., Joensuu, E. & Siitonen, M. (1998). The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. *Biodiversity and Conservation* 7, 385–403.
- Ribeiro, M., Metzger, J., Martensen, A., Ponzoni, F. & Hirota, M. (2009). Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, Ponzoni FJ, Hirota MM. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol Conserv* 142: 1141-1153. *Biological Conservation* 142, 1141–1153.
- Roberts, M.R. & Gilliam, F.S. (1995). Patterns and Mechanisms of Plant Diversity in Forested Ecosystems: Implications for Forest Management. *Ecological Applications* 5, 969–977.
- Roberts, M.R. & Zhu, L. (2002). Early response of the herbaceous layer to harvesting in a mixed coniferous–deciduous forest in New Brunswick, Canada. *Forest Ecology and Management, Forest Ecology in the next Millennium: Putting the long view into Practice* 155, 17–31.
- Rose C.E. & Shiver B.D. (2000). A comparison of first and second rotation dominant and codominant heights for Flatwoods slash pine plantations. *Plantation Management Research Cooperative* 2: 15–23.
- Rudolphi, J. & Gustafsson, L. (2011). Forests Regenerating after Clear-Cutting Function as Habitat for Bryophyte and Lichen Species of Conservation Concern. *PLOS ONE* 6, e18639.
- Ryabinin, N.A. & Pan'kov, A.N. (1987). The role of parthenogenesis in the biology of the oribatid mites. [English translation from Russian] *Ekologiya*, 4: 62–64.
- Sakai, A., Sakai, T., Kuramoto, S. & Sato, S. (2010). Soil seed banks in a mature Hinoki (*Chamaecyparis obtusa* Endl.) plantation and initial process of secondary succession after clearcutting in southwestern Japan. *Journal of Forest Research* 15, 316–327.
- Sands R., Greacen E.L., Gerard C.J. (1979). Compaction of sandy soils in radiata pine forests. I. A Penetrometer Study *Aust. J. Soil Res.*, 17, pp. 101-113

- Schmalholz, M. & Hylander, K. (2009). Succession of bryophyte assemblages following clear-cut logging in boreal spruce-dominated forests in south-central Sweden — Does retrogressive succession occur? *Can. J. For. Res.* 39, 1871–1880.
- Şekercioglu, Ç.H., Ehrlich, P.R., Daily, G.C., Aygen, D., Goehring, D. & Sandí, R.F. (2002). Disappearance of insectivorous birds from tropical forest fragments. *Proc Natl Acad Sci U S A* 99, 263–267.
- Selvaraj, S., Vasu, D., Huang, Z., Guo, F.-T. & Ma, X. (2017). Influence of long-term successive rotations and stand age of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantations on soil properties. *Geoderma* 306, 127–134.
- Siitonen, J. (2001). Forest Management, Coarse Woody Debris and Saproxylic Organisms: Fennoscandian Boreal Forests as an Example. *Ecological Bulletins* 11–41.
- Siitonen, J. & Saaristo, L. (2000). Habitat requirements and conservation of *Pytho kolwensis*, a beetle species of old-growth boreal forest. *Biological Conservation* 94, 211–220.
- Smith, D.M., Larson, B.C., Kelty, M.J. & Ashton, P.M.S. (1997). The practice of silviculture: applied forest ecology. *The practice of silviculture: applied forest ecology*.
- Smith, J.L. & Paul, E.A. (1990). The significance of soil microbial biomass estimations[C]. In: Bollag, J.M., Stotzky, G. (Eds.), *Soil Biochemistry*, vol. 6. Marcel Dekker, New York, pp. 357–396.
- Song, P., Ren, H., Jia, Q., Guo, J., Zhang, N. & Ma, K. (2015). Effects of historical logging on soil microbial communities in a subtropical forest in southern China. *Plant Soil* 397, 115–126.
- Sparks, T.H., Greatorex-Davies, J.N., Mountford, J.O., Hall, M.L. & Marrs, R.H. (1996). The effects of shade on the plant communities of rides in plantation woodland and implications for butterfly conservation. *Forest Ecology and Management* 80, 197–207.

- Sparling, G.P. (1992). Ratio of microbial biomass carbon to soil organic carbon as a sensitive indicator of changes in soil organic matter. *Aust. J. Soil Res.* 30, 195–207.
- Speight, M. C. D. (1989). *Saproxyllic Invertebrates and Their Conservation*. Strasbourg: Council of Europe.
- Starzomski, B.M. & Srivastava, D.S. (2007). Landscape geometry determines community response to disturbance. *Oikos* 116, 690–699.
- Stokland, J. & Kauserud, H. (2004). *Phellinus nigrolimitatus* - A wood-decomposing fungus highly influenced by forestry. *Forest Ecology and Management* 187, 333–343.
- Stokland, J.N. (2001). The Coarse Woody Debris Profile: An Archive of Recent Forest History and an Important Biodiversity Indicator. *Ecological Bulletins* 71–83.
- Takafumi, H. & Hiura, T. (2009). Effects of disturbance history and environmental factors on the diversity and productivity of understory vegetation in a cool-temperate forest in Japan. *Forest Ecology and Management* 257, 843–857.
- Tan, X., Chang, S.X. & Kabzems, R. (2005). Effects of soil compaction and forest floor removal on soil microbial properties and N transformations in a boreal forest long-term soil productivity study. *Forest Ecology and Management* 217, 158–170.
- Terborgh, J., Lopez, L., Nuñez, P., Rao, M., Shahabuddin, G., Orihuela, G., Riveros, M., Ascanio, R., Adler, G.H., Lambert, T.D. & Balbas, L. (2001). Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* 294, 1923–1926.
- Thorud, D. B. & Frissell, S. S. (1976). Time changes in soil density following compaction under an oak forest. *Minnesota Forestry Research Note* 257.
- Tian, D., Xiang, W., Chen, X., Yan, W., Fang, X., Kang, W., Dan, X., Peng, C. & Peng, Y. (2011). A long-term evaluation of biomass production in first and second rotations of Chinese fir plantations at the same site. *Forestry* 84, 411–418.

- Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L. & Nowak, M.A. (1994). Habitat destruction and the extinction debt. *NATURE* 371, 65–66.
- Tsutsui, N.D., Suarez, A.V., Holway, D.A. & Case, T.J. (2000). Reduced genetic variation and the success of an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97, 5948–5953.
- Van Calster, H., Chevalier, R., Van Wyngene, B., Archaux, F., Verheyen, K. & Hermy M. (2008a). Long-term seed bank dynamics in a temperate forest under conversion from coppice-with-standards to high forest management. *Applied Vegetation Science* 11: 251-260.
- Valbuena-Ureña, E., Soler-Membrives, A., Steinfartz, S., Orozco-TerWengel, P. & Carranza, S. (2017). No signs of inbreeding despite long-Term isolation and habitat fragmentation in the critically endangered Montseny brook newt (*Calotriton arnoldi*). *Heredity* 118, 424–435.
- Vitousek, P., DAntonio, C., Loope, L. & Westbrooks, R. (1996). Biological invasions as global environmental change. *American Scientist* 84, 468–478.
- Vora, R. S. (1988). Potential soil compaction forty years after logging in northeastern California. *Great Basin Nat.* 48: 117-120.
- Wallwork, J.A. (1970). *Ecology of soil animals*. McGraw-Hill, London.
- Wang, Q. & Wang, S. (2006). Microbial biomass in subtropical forest soils: effect of conversion of natural secondary broad-leaved forest to *Cunninghamia lanceolata* plantation. *J. of For. Res.* 17, 197–200.
- Wang, Q., Wang, S., Feng, Z., Deng, S. & Gao, H. (2004). [An overview on studies of soil organic matter in Chinese fir plantation]. *Ying Yong Sheng Tai Xue Bao* 15, 1947–1952.
- Wang, Q., Wang, S., Gao, H. & Yu, X. (2005). Dynamics of soil active organic matter in Chinese fir plantation. *Chin. J. Appl. Ecol.* 16, 1270–1274.

- Wang, Q. & Wang, S. (2006). Microbial biomass in subtropical forest soils: effect of conversion of natural secondary broad-leaved forest to *Cunninghamia lanceolata* plantation. *J. of For. Res.* 17, 197–200.
- Wang, Q.-K., Fan, B. & Xu, G.-B. (2009). [Soil active organic matter in broadleaved forest and Chinese fir plantation in subtropical region of China]. *Ying Yong Sheng Tai Xue Bao* 20, 1536–1542.
- Werth, S., Wagner, H., Holderegger, R., Kalwij, J. & Scheidegger, C. (2006). Effect of disturbances on the genetic diversity of an old-forest associated lichen. *Mol Ecol* 15, 911–921.
- Woodruff, D.S. (2001). Populations, Species, and Conservation Genetics. In *Encyclopedia of Biodiversity*: 811–829. Levin, S.A. (Ed.). New York: Elsevier.
- work(s):, C.S.H.R. (1973). Resilience and Stability of Ecological Systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1–23.
- Yang, Y., Cheng, G. & Huang, B. (2000). Variation in soil water and nutrients between different rotation stands of Chinese fir. *Journal of Nanjing Forestry* Vol.24 No.2 pp.25-28 ref.19.
- Young, A., Boyle, T. & Brown, T. (1996). The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology & Evolution* 11, 413–418.
- Zenner, E.K., Fauskee, J.T., Berger, A.L. & Puettmann, K.J. (2007). Impacts of Skidding Traffic Intensity on Soil Disturbance, Soil Recovery, and Aspen Regeneration in North Central Minnesota. *Northern Journal of Applied Forestry* 24, 177–183.
- Zhijun, H., Selvalakshmi, S., Vasu, D., Liu, Q., Cheng, H., Guo, F. & Ma, X. (2018). Identification of indicators for evaluating and monitoring the effects of Chinese fir monoculture plantations on soil quality. *Ecological Indicators* 93, 547–554.
- Zhou, X., Ye, D., Zhu, H., Li, X., Su, Y., Lan, J. & Wen, Y. (2017). Effects of second rotation seedlings and coppice on understory vegetation and timber production of eucalyptus plantations. *Journal of Tropical Forest Science* 29, 54–68.