DOI: 10.2478/v10132-011-0067-9

Vanade salumetsade rohurinde koosseis ja seda mõjutavad tegurid

Toivo Sepp ja Jaan Liira*

Sepp, T., Liira, J. 2009. Factors influencing the species composition and richness of herb layer in old boreo-nemoral forests. – Forestry Studies | Metsanduslikud Uurimused 50, 23–41. ISSN 1406–9954.

Abstract. We aimed to study the composition of herb layer in old Estonian boreonemoral forests (*Aegopodium* and *Hepatica* forest site-types) and estimate factors that influence the vegetation. Besides forest management and other anthropogenic disturbances, stand age, geographic location and tree species composition were analysed as potential driving factors. We surveyed 169 forests, mostly as a contrasting pair of intensively managed and possibly near-natural forest within each sub-region of a forest site-type. Later, for analyses, we reclassified forests into three groups by weighted summing of the observed signs of disturbances. Analyses revealed the distinction in herb layer composition among forest site-types and dominant-tree species. Geographic location of a stand also appeared to affect the understorey, while stand age had no statistically significant impact on herb layer in old and over-matured forests. We did not detect explicitly the direct effect of forest management and disturbances on herb layer composition and diversity. However, indirectly, only in Hepatica site-type, the management increased herb layer species richness and the proportion of graminoids, by providing more light via reduced closure of a stand. Species characteristic of managed stands were mostly light-demanding, dry soil tolerant and apophytic species. Undisturbed stands were characterized by presence of nemoral and vernal herbs that typically grow in broad-leaved or mixed stands. Consequently, the dominance of conifers in managed forest, can limit the growth of characteristic species of boreonemoral forest site-types. Therefore, to improve the state of plant diversity in boreo-nemoral forests, tree species diversity and small-sized gap-initiation should be supported.

Key words: forest biodiversity, boreonemoral forest, DCA, herb layer, forest management, species richness, indicator species analysis.

Authors' address: Institute of Ecology and Earth Sciences, University of Tartu, Lai St. 40, 51005 Tartu, Estonia, *e-mail: jaan.liira@ut.ee

Sissejuhatus

Looduslike ja inimhäiringutega metsades kaasnevad, sõltuvalt metsatüübist, erineva pindalaga, sageduse ja avaldumise tugevusega keskkonnatingimuste muutused, mis mõjutavad koosluse liigilist koosseisu, struktuuri ja dünaamikat, ja seda nii puistu kui metsamaastiku tasandil (Runkle, 1985; Niemelä, 1999; Kuuluvainen, 2002). Ajalooliselt, pärast atlantilise perioodi (6000–3000 a. e.m.a.) lõppu on laialehiste puuliikide levikuala viljaka mullaga aladel vähendanud nii klimaatilised tegurid kui inimtegevus (Laasimer, 1965; Saarse & Veski, 2005). Intensiivne metsamajandus on loodusliku metsa osakaalu vähendanud nii Eestis kui mujal. Kaasaegsetes metsamaastikes on metsade majandamine domineerivaks, ruumilist struktuuri ja

koosseisu kujundavaks faktoriks, samal ajal on looduslike häiringute roll muutunud marginaalseks. Mullaviljakuse vähenemine omaaegse korduva aletamise tagajärjel, pikaajaline põllumajanduslik tegevus endisel metsamaal ning intensiivne metsamajandus on tänapäevaks vähendanud laialehistele metsadele tüüpiliste liikide sagedust (Laasimer, 1965; Etverk, 1974; Valk, 1974). Mõjukamateks negatiivseteks metsamajandusliku tegevusega kaasnenud inimmõjudeks võib seejuures pidada üheliigiliste ja -vanuseliste kultuurpuistute rajamist ning puistu liigilise koosseisu ja struktuuri otsest kujundamist raietegevustega ja kuivendamist (Etverk, 1974; Trass *et al*., 1999; Bengtsson *et al*., 2000; Spiecker, 2003).

Kuigi Eestis on kirjeldatud ja klassifitseeritud raiesmike taimkatet (Lõhmus, 1970), on vähe tähelepanu pälvinud erinevate raiete ja muu inimmõju pikaajaline mõju metsa alustaimestikule (Masing, 1969, Aavik *et al*., 2009). Rohurinde liigilise koosseisu muutus pärast raiet on eeldatavasti suurem leht- ja kuusemetsades, samas kui männimetsade liigilisele koosseisule mõjub isegi intensiivne harvendus eeldatavalt vähem, kuna seal on vähem varjulisi tingimusi vajavaid liike (Nieppola, 1992; Nilsson, 1997). Liigilise koosseisu ja ohtrussuhete muutumine hakkab toimuma mõne aasta jooksul pärast raiet (Bergstedt & Milberg, 2001; Pykälä, 2004). Mitmed uurimused näitavad, et rohurinde liigirikkus ja alumiste rinnete ruumiline heterogeensus järgivad U-kujulist kõverat, ehk siis et mitmekesisus on kõrge pärast lageraiet ja vanas metsas, samas kui noores metsas on alustaimestiku kasvu limiteerivaks faktoriks vähene valgus tiheda puurinde all (Spies & Franklin, 1988; Peterken 1996, Økland *et al*., 2003). Viimasel aastakümnel on hakatud otsima lahendusi metsa jätkusuutlikuks majandamiseks, mille käigus on keskendutud inimtegevuse mõju uurimisele vanadele metsadele ja nendes toimuvatele hilis-suktsessioonilistele muutustele (Kohv & Liira, 2005; Meier *et al*., 2005; Liira *et al*., 2007).

Intensiivse metsamajandusliku tegevusega kaasneb oht negatiivselt mõjutada looduslike tingimustega kohastunud liikide populatsioone. Metsamajandus mõjutab alustaimestiku liigilist koosseisu peamiselt teiste rinnete kaudu (Bergstedt & Milberg, 2001; Økland *et al*., 2003; Liira *et al*., 2007). Harvendus- ja valikraietel toimub puu- ja põõsarinde osaline eemaldamine, mille tulemusel muutub eelkõige alumiste rinneteni jõudva valguse hulk. Kõige sagedasem reaktsioon sellistele mõõdukatele häiringutele on soontaimeliikide ohtrussuhete muutumine, ning vaid intensiivne raie muudab väikeseskaalalist mitmekesisust või koosseisulist heterogeensust (Griffis *et al*., 2001; Jalonen & Vanha-Majamaa, 2001; Götmark *et al*., 2005; Kohv & Liira, 2005). Mõõduka häiringuga kaasneb tavaliselt ka rohurinde liigirikkuse suurenemine, ja seda eelkõige rohumaa- või ruderaalsete liikide invasiooni tõttu (Brunet *et al*., 1996; Jantunen *et al*., 2001; Paal *et al*., 2004; Götmark *et al*., 2005; Burke *et al*., 2008). Samas, mõnel juhul ei ole leitud olulist erinevust majandatud ja loodusliku vana metsa rohurinde liigirikkuse vahel (Graae & Heskjaer, 1997). Tihtipeale on välja toodud ka okaspuude monokultuuride rajamise negatiivne mõju soontaimede liigirikkusele, võrreldes looduslike lehtpuumetsadega (Fahy & Gormally, 1998; Coroi *et al*., 2004). Lisaks taimede kasvukeskkonna otsesele häirimisele võib kaudset mõju avaldada ka kuivendus, toitainete eemaldamine koos puudega ning maapinna ettevalmistamisega kaasnev mulla ümberpaigutamine (Pennock & van Kessel, 1997; Ballard, 2000).

Meie uurimistöö eesmärgiks on leida vastus küsimusele, et kas ja kuidas on inimmõju eelnevate aastakümnete jooksul mõjutanud vanade produktiivsete metsade rohurinde koosseisu. Selleks kirjeldasime erineva intensiivsusega majandatud salumetsade rohurinde koosseisu ja liigirikkust, keskendudes metsamajanduslikus mõttes küpsetele metsadele.

Materjal ja metoodika

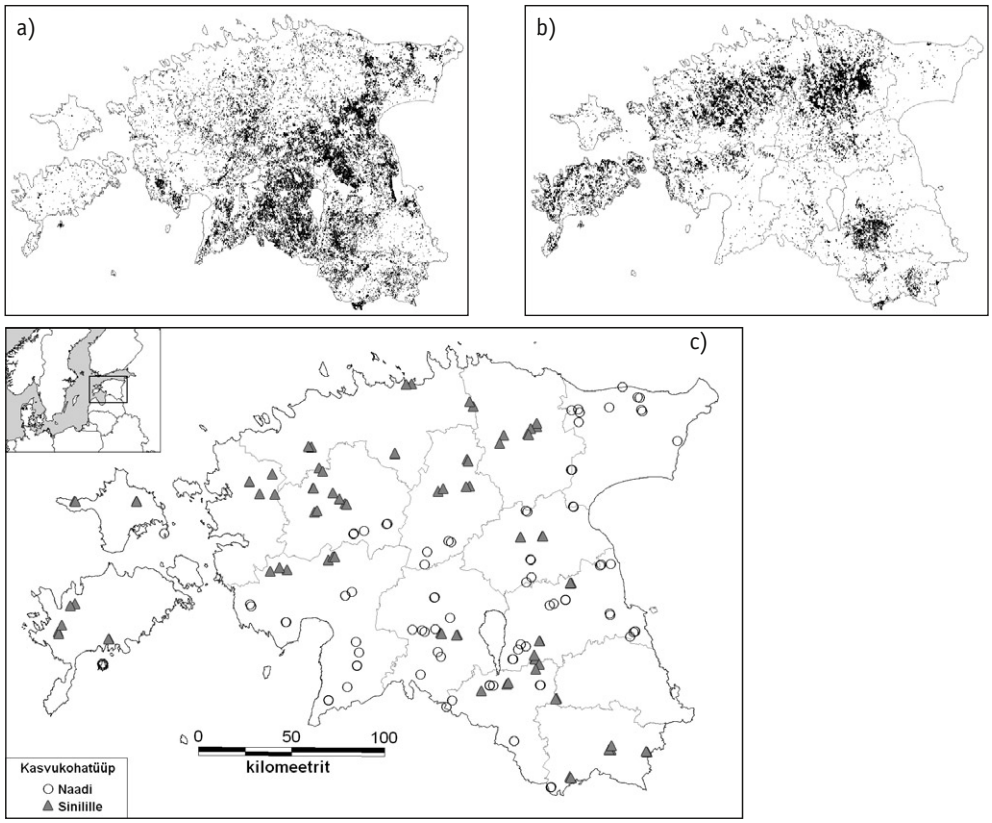
Proovialade valik ning kirjeldamine

Meie uuring keskendus vanadele naadi ja sinilille kasvukohatüübi metsadele. Paali (1997) klassifikatsiooni järgi kuuluvad mõlemad tüübid salumetsade tüübirühma, kuigi paralleelselt kasutusesoleva metsandusliku klassifikatsiooni järgi (Lõhmus, 2004) kuuluvad sinilille kasvukohatüübi metsad laanemetsade tüübirühma.

Mõlema kasvukohatüübi metsad on liigirikkad ning suure produktiivsusega. Naadi kasvukohatüübi metsade levinumad mullatüübid on gleistunud leostunud (K_0g) ja leetjad mullad (K_lg), mille lähtekivimiks on kollakashall või ka punakaspruun karbonaatsete veeristega moreen. Sinilille kasvukohatüübi metsad esinevad lainjatel moreenitasandikel, oosidel, voortel ja teistel kõrgendikel, tüüpiliseks mullaks on leostunud ja leetjad pruunmullad, harvem rendsiinad. Suure aktiivveemahutavuse tõttu on sinilille kasvukohatüübi metsade mullad niiskusastmelt värsked, veepuudust esineb perioodiliselt kergema lõimisega ja suure rähasisaldusega muldades (Paal, 1997; Lõhmus, 2004). Metsastatistika järgi (Adermann, 2007) on Eesti naadi kasvukohatüübi metsades lehtpuudel suurem osakaal kui okaspuudel. Kõige enam on tagavara järgi halli leppa – 30 %, kaske – 20% ja haaba – 19% ning kuuske on vaid 16%. Vastupidiselt naadi kasvukohatüübile, on sinilille kasvukohatüübi puistute koosseisus domineerivaks okaspuud: kuusk – 34% ja mänd – 21%; vähemal määral on kaske – 14% ja halli leppa – 10%. Metsa tagavarahinnangute järgi on naadi kasvukohatüübi laialehiste metsade seas kõige rohkem saarepuistuid – 4%, ning sinilille tüübis saareja tammepuistuid – mõlemat 3% (Adermann, 2007). Erinevusi on ka nende kahe kasvukohatüübi metsade levikus – naadi kasvukohatüübi metsad paiknevad peamiselt Viljandi-, Tartu-, Jõgeva-, ja Virumaal, samas kui sinilille kasvukohatüübi metsad on kõige ulatuslikumalt levinud Pandivere kõrgustikust Saaremaani ja Otepää kõrgustikul (joonis 1, põhinedes Eesti Metsaregistri andmetele 2008 seisuga).

Proovialade valikul lähtusime mitmest kriteeriumitest, mis aitasid vältida liigset infomüra tekitavaid lisafaktoreid. Vähendamaks puistu vanuselise erinevuse (suktsessioonilist) mõju, keskendus uuring vanematele metsadele. Naadi kasvukohatüübi puistute esimese rinde keskmine vanus pidi olema vähemalt 75 aastat ja sinilille kasvukohatüübis 80 aastat. Vanusekriteeriumi erinevus on tingitud vanemate naadi kasvukohatüübi metsade vähesusest. Metsasiseste keskkonnatingimuste mõjude tundlikumaks hindamiseks vältisime uurimisalade valikul servabiotoope – prooviala pidid olema pindalaga vähemalt 1 ha ja prooviala keskpunkt pidi asuma avatud maastikust vähemalt 60 meetri kaugusel. Alade valikul kasutasime Riigimetsade Majandamise Keskuse takseerandmete geoinfosüsteemi (seisuga 2004. a.), metskondadest saadud metsade viimase 10–20 aasta majandusandmeid ning vääriselupaikade ja kaitsealade andmebaasi. Välitööd sinilille kasvukohatüübi metsades toimusid 2003.–2004. aastal ja naadi kasvukohatüübi metsades 2005.–2006. aastal juunist augustini.

Proovialade paarid paigutasime ühtlaselt üle vastava metsakasvukohatüübi levikuala nii, et see oleks esinduslik kogu Eesti vastava tüübi metsadele (joonis 1). Proovialade paari valisime omavahel maksimaalselt 5 km kaugusel olevaid puistud, millest üks pidi olemas võimalikult intensiivselt majandatud või häiritud ning teine võimalikult vähe häiritud ja looduslähedases seisundis olev. Viimaste sekka sattusid ka mitmed Eesti tuntud põlismetsa-eraldised. Kokku kirjeldasime 169 prooviala (86 naadi ja 83 sinilille kasvukohatüübist), mille seas oli kummagi kasvukohatüübi kohta 38 alade paari (152 ala) ja kokku 17 paariliseta prooviala.



Joonis 1. Eesti Metsaregistri (2008) andmebaasis registreeritud naadi (a) ja sinilille (b) kasvukohatüübi metsade levik, mille piires paigutati vastavalt kriteeriumitele valitud proovialad riigi omandis olevatesse puistutesse c).

Figure 1. The distribution of Aegopodium (a) and Hepatica (b) site-type forests in Estonia and the location map of study sites of Aegopodium (circles) and Hepatica (triangles) site-types c).

Prooviala kirjeldamiseks mõõtsime 30 meetri raadiusega proovialal esimese rinde puude keskmise kõrguse, lihtrelaskoobiga hindasime puuliikide rinnaspindalad, kirjeldasime puurinde diameetrilise struktuuri ning puistu rindelise struktuuri. Väiksemas ringis (r = 5,6 m) kirjeldasime põõsarinde liigilise koosseisu ning mullasondiga mõõtsime kõdu- ja huumushorisondi tüseduse. Lisaks vaatlesime ka tunnuseid, mida on varasemates metsaseirelistes töödes kasutatud puistu loodusväärtuse hindamise indikaatoritena (Viilma *et al*., 2001; Angelstam & Dönz-Breuss, 2004; Kohv & Liira, 2005), kuid käesolev artikkel neid ei käsitle (neid on lähemalt analüüsitud Liira *et al*., 2007; Liira & Sepp, 2009).

Rohurindes, kuhu arvati ka rohttaimede kõrgused puude ja põõsaste seemikud, kirjeldasime kümme 2 × 2 m analüüsiruutu, paigutades need 30 meetri raadiusega proovialal hajusalt. Ruudus hindasime rohurinde liikide katvused, kasutades 6-astmelist skaalat: piirväärtustega 1, 5, 25, 50, 75, 100 % (tuletatud Braun-Blanquet' katvuse-ohtruse skaalast; Kent & Coker 1992). Iga prooviruudu kohal hindasime puurinde liituvuse. Koosseisuliste analüüside jaoks üldistasime kümne ruudu liigilise

info proovialale, kasutades kvantitatiivse hinnanguna liikide sagedust analüüsiruutudes.

Välitöödel kirjeldasime ka kõikvõimalikud nähtavad inimtegevuse jäljed uurimisala piires (r = 30 m) ja seda ümbritsevas puhvertsoonis (r = 30...60 m), nagu soovitasid Kohv ja Liira (2005). Inimmõjule viitavateks märkideks olid märgid erinevatest metsatöödest nagu puude langetamisest jäänud kännud või puude ladustamine, maapinna häiring, vanad tarad, kraavitus, teed, sihid, elektriliinid, prahistamine jne. Hilisemal andmete koondamisel ning täpsustamisel kaartidelt ja andmebaasidest summeerisime nende esinemised (0 – puudus, 1 – oli olemas), kaaludes tugeva mõju olemasolu topeltkaaluga. Tugevama mõju tunnusteks olid kraavitus, tee jt sihid, värsked kännud ja lageraie/noorendiku naabrus. Samuti sai mõju hinnang topeltkaalu, kui inimtegevuse jälg oli leitud uurimisala piires (r = 30 m) (lähemalt Liira *et al*., 2007; Liira & Sepp, 2009). Tuletatud häiringukoormuse järgi jagasime metsad kolmeks: madala majanduskoormusega ehk looduslähedased metsad (piirväärtusteks oli kolm nõrka antropogeenset häiringut uurimisala piires või üks tugevam mõju), keskmiselt majandatud/häiritud metsad (kuni kahe tugeva mõju märgi olemasolu uurimisala põhiosal) ning võrdlemisi intensiivselt inimese poolt mõjutatud metsad.

Andmetöötlus

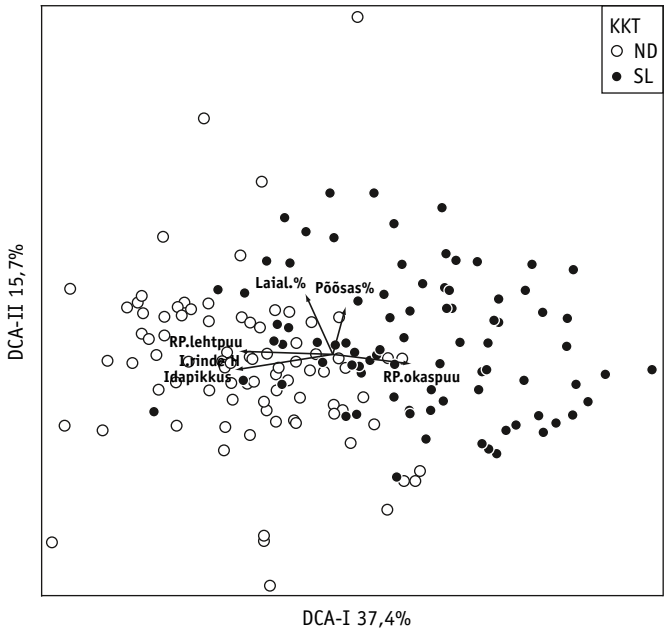
Proovialade rohurinde koosseisu ordinatsiooniks kasutasime trendivaba korrespondentsanalüüsi (DCA), kooseisuliste erinevuste testimiseks mitmese reaktsiooni permutatsiooni protseduuri (MRPP test) ja indikaatorliikide analüüsiks Dufrêne & Legendre (1997) meetodit. Analüüsideks kasutasime programmipaketti PC-ORD 4.0 (McCune & Mefford, 1999). Rohurinde ordinatsioonil ja indikaatorliikide analüüsil kasutasime prooviruutudes registreeritud liikide vaatlusi, mille sagedus proovialade lõikes oli vähemalt 5%.

Taimkatte mitmekesisuse sõltuvust inimmõju intensiivsusest ja keskkonnatingimustest analüüsisime üldiste lineaarsete mudelitega programmipaketis STATISTICA 7.1 (StatSoft, Inc., 2005). Täpsemalt, analüüsisime potentsiaalsete mõjurfaktorite olulisust rohurinde tunnustele nagu liikide arv proovialal, prooviruudu keskmine liigirikkus ja graminoidide katvuse osakaal prooviruudus. Faktoriteks valisime metsa kasvukohatüübi, majandusintensiivsuse klassi, vanuse, geograafilise asupaiga (koordinaadid), puude liigirikkuse ja peapuuliigi. Graminoididena on antud uurimuses käsitletud kõrreliste (*Poacea*), loaliste (*Juncacea*) ja lõikheinaliste (*Cyperacea*) sugukonda kuuluvaid taimeliike. Laialehiste puuliikidena käsitlesime parasvöötme lehtmetsavööndi tüüpilisi kõvalehtpuuliike: tamm, saar, jalakas, künnapuu ja vaher, ning pehmelehtpuudest pärna; sarnaselt Kalda (1961) ja Laasimeri (1965) töödele. Jääkide jaotuse lähendamiseks normaaljaotusele kasutasime logaritmitud liikide arvu ja arkussiinus-ruutjuur-teisendatud graminoidide osakaalu.

Soontaimede liigilise nomenklatuuri aluseks on "Eesti taimede määraja" (Leht *et al*., 2007) ja taimeliikide kultuurisuhte määratlus on „Eesti taimestik" (Kukk, 1999) järgi.

Tulemused

Proovialade alustaimestiku koosseisulist mustrit peegeldava trendivaba korrespondentsanalüüsi (DCA) ordinatsiooni esimene telg kirjeldas 37,4%, teine telg 15,7% ja kolmas telg 8,0% üldisest varieeruvusest (joonis 2). Kasvukohatüübid eristuvad selgesti piki esimest telge, kuid veelgi paremini kahe enim varieeruvust kirjeldanud

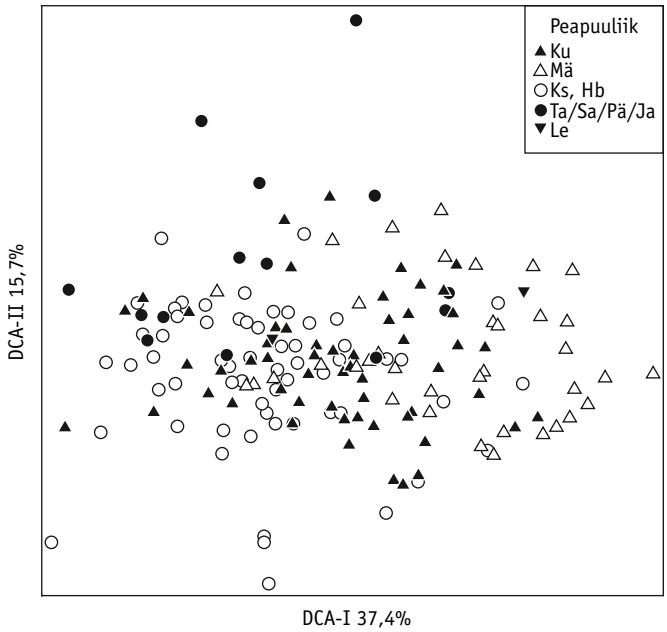


Joonis 2. Proovialade paiknemine alustaimestiku koosseisu DCA-ordinatsiooni kahe esimese teljega ruumis, grupeerituna kasvukohatüübi alusel (ND – naadi ja SL – sinilille kasvukohatüüp). Vektoritena on joonisel esitatud ordinatsiooni telgedega statistiliselt oluliselt korreleeritud metsa struktuursete tunnuste ja asukohakoordinaatide korrelatsioonid. Prooviala tunnuste lühendid: RP.okaspuu ja RP.lehtpuu – vastavalt okas- ja lehtpuude rinnaspindala, Laial.% – laialeheliste puude rinnaspindala osakaal, Põõsas% – põõsaste katvus, 1.rinde H – esimese rinde puude keskmine kõrgus.

Figure 2. Location of study sites on the DCA ordination plot based on composition of the herb layer in the two site types (ND – Aegopodium and SL – Hepatica site type). Vectors denote the correlations between structural variables and ordination axes. Abbreviations: RP.okaspuu *and* RP.lehtpuu – *basal area of conifers and deciduous trees,* Laial.% – *proportion of nemoral broadleaves in basal area,* Põõsas% – *cover of bush layer,* 1.rinde H – *average height of upper canopy tree layer,* Idapikkus – *geographical longitude.*

telje ühispildis. Kasvukohatüüpide koosseisulist erinevust toetab ka MRPP test ($P < 0{,}0001$). Ordinatsiooni esimese teljega korreleeruvad kõige tugevamini lehtpuude ja okaspuude rinnaspindalad (vastavalt Spearmani $r = -0{,}60$ ja $r = 0{,}51$), puistu asukoha geograafiline idapikkus ($r = -0{,}54$) ja esimese rinde puude kõrgus ($r = -0{,}47$) (kõigi seoste $P < 0{,}001$). Teise teljega korreleerub kõige tugevamini laialehiste puude rinnaspindala osakaal ($r = 0{,}51$; $P < 0{,}001$) ja põõsarinde katvus ($r = 0{,}46$; $P < 0{,}001$).

Metsade rohurinde koosseis eristub ka peapuuliigiti (MRPP: $P < 0{,}0001$). Kõige selgema omaette klastri moodustavad männikud, mis on valdavalt koondunud skeemi paremasse ossa (joonis 3, mitmese võrdluse $P_{kriitiline} < 0{,}005$). Kuusikud kulgevad ühtlase vööndina üle ordinatsiooniskeemi naadi kasvukohatüübi metsadest sinilille kasvukohatüüpi, kuid siiski erinedes oma koosseisult kõigist teistest piisava sagedusega kirjeldatud peapuuliigiga puistutest (mitmese võrdluse $P_{kriitiline} < 0{,}005$). Laialehiste puude enamusega metsad asuvad ordinatsiooniskeemi ülemises vasakus osas ning samuti erinevad teistest vaadeldud peapuuliigi järgi eristatud kooslustest.



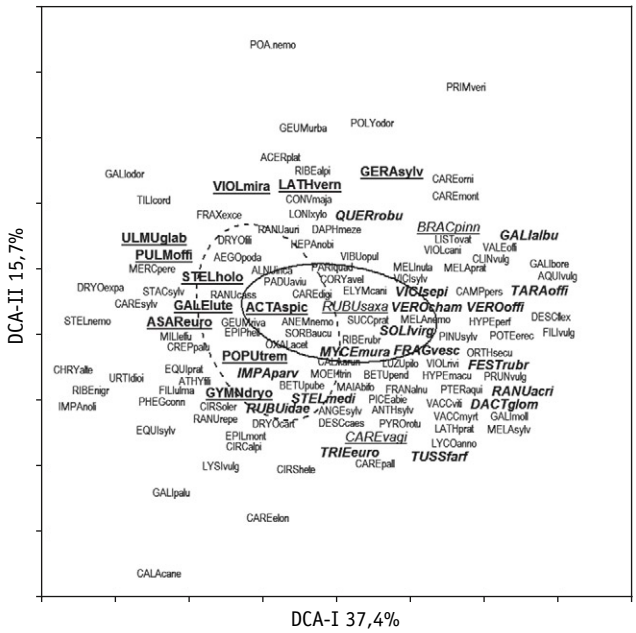
Joonis 3. Proovialade paiknemine alustaimestiku koosseisu DCA-ordinatsiooni kahe esimese teljega ruumis, grupeerituna peapuuliigi alusel. Peapuuliikide lühendid: Ku – kuusk, Mä – mänd, Ks – kask, Hb – haab, Ta – tamm, Sa – saar, Pä – pärn, Ja – jalakas, Le – lehis.

Figure 3. The DCA-ordination of study sites based on composition of the herb layer in forests with different dominant tree species. Abbreviations: Ku – *spruce,* Mä – *pine,* Ks – *birch,* Hb – *aspen,* Ta – *oak,* Sa – *ash,* Pä – *lime,* Ja – *elm,* Le – *larch*.

Ordinatsiooniskeemi vasakusse poolde jäävad ka kase-haava enamusega puistud. Kahemõõtmelisel graafikul on küll näha nende punktipilve kattumine kuusikutega, kuid mitmemõõtmelist ruumi arvestava MRPP testi järgi erineb ka nende rohurinde koosseis oluliselt teistest puistutüüpidest. Ainukeseks teistest statistiliselt mitteeristuvaks grupiks on lehise-domineerimisega puistud, kuid selle põhjuseks on arvatavasti vähene vaatluste arv.

Proovialadel kokku registreerisime rohurindes 300 soontaimeliiki, prooviruutudesse jäid nendest 281 liigi taimed. Naadi kasvukohatüübis olid kõige sagedasemad liigid jänesekapsas (*Oxalis acetosella*, 96% aladest), soo-koeratubakas (*Crepis paludosa*, 86%), naat (*Aegopodium podagraria,* 85%), lillakas (*Rubus saxatilis*, 84%) ja võsaülane (*Anemone nemorosa*, 83%). Sinilille kasvukohatüübis olid kõige sagedasemad metsmaasikas (*Fragaria vesca,* 96%), lillakas (*Rubus saxatilis,* 92%), karvane piiphein (*Luzula pilosa,* 88%), sinilill (*Hepatica nobilis,* 87%), jänesekapsas (*Oxalis acetosella,* 84%) ja võsaülane (*Anemone nemorosa,* 81%).

Taimeliikide ordinatsiooniskeemilt (joonis 4) nähtub, et esimese telje paremasse otsa on paigutunud valgus- ja kuivalembesed taimeliigid nagu *Deschampsia flexuosa, Filipendula vulgaris*, *Galium boreale* ja *G. album*. Telje vasakpoolses otsas on aga niiskes ja varjukamas metsas, ilmselt enamasti ka lehtpuude all kasvavad taimed nagu näiteks *Chrysosplenium alternifolium*, *Impatiens noli-tangrere* ja *Stellaria nemorosa*. Ordinatsiooniskeemi teise telje suuremaid väärtusi omavad taimeliigid on mullaviljakuse suhtes nõudlikud (nt. *Poa nemoralis*, *Ribes alpinum* ja laialehiste puuliikide



Joonis 4. Taimeliikide paiknemine DCA-ordinatsiooni esimese kahe telje skeemil. Statistiliselt olulised (P < 0,05) karakterliigid on tähistatud: paksus kirjas ja allajoonitult – vähemajandatud metsade karakterliigid; kursiivis ja allajoonitult – keskmise intensiivsusega häiritud metsade karakterliigid; ja kursiivis ja paksus kirjas – intensiivselt majandatud metsadele iseloomulikud liigid. Kasvukohatüübid on ilmestamiseks piiritletud proovialade 95%-variatsiooniulatuse ellipsitega: katkendlik joon – naadi kasvukohatüüp; pidev joon – sinilille kasvukohatüüp. Taimeliikide nimekiri on toodud lisas 1.

Figure 4. Location of herb layer species on DCA ordination plot. Statistically supported character-species are outlined by different combinations of bold and underlined font settings: indicator species for near-natural forests are in bold-face and underlined, indicator species for forests with intermediate human impact are in italics and underlined, and species typical for intensively managed forests are in italics and bold-face. The 95%-range of sample sites within a forest site-type (see figure 2) is presented with ellipses (discontinuous line – Aegopodium site-type; continuous line – Hepatica site-type).

seemikud), samas kui skeemi allosas paiknevad liigid kasvavad ka toitainetevaesematel ja happelisematel muldadel (nt. *Calamagrostis canescens*, *Carex elongata* ja *Tussilago farfara*).

Kuna metsade rohurinde koosseis eristus selgelt kasvukohatüüpide vahel, siis koosseisu erinevust inimmõju intensiivsuse klasside vahel testisime nii kasvukohatüüpide ülesena kui ka kasvukohatüüpide kaupa. Kogu andmestiku MRPP analüüsi tulemuste järgi erineb metsade rohurinde koosseis inimmõjuklasside vahel (P = 0,004). Siiski, kasvukohatüübiti analüüsides on statistiliselt oluline inimhäiringuline erinevus rohurinde koosseisus leitav vaid sinilille kasvukohatüübi metsades (P = 0,0001). Nii kasvukohatüüpide ülesel võrdlusel kui ka sinilille kasvukohatüübi sisesel analüüsil erinesid oma koosseisult vaid looduslähedased ehk siis nõrgalt häiritud metsad ja intensiivselt häiritud metsad (paarikaupa võrdluse $P_{kriitiline} = 0,0167$).

Karakteerseid liike analüüsisime samuti nii kummaski kasvukohatüübis eraldi

kui ka kogu andmestiku baasil. Indikaatorliikide analüüs hõlmas liike, mis kasvasid vähemalt 10% proovialadest: naadi kasvukohatüübis oli selliseid liike 80, sinilille kasvukohatüübis 98 ning ühises analüüsis 94 liiki. Analüüsi tulemusena eristusid 31 statistiliselt olulist ($P < 0,05$) karakteerset liiki (tabel 1), millest 11 olid iseloomulikud vähemajandatud looduslähedastele metsadele, 3 keskmise majandamisintensiivsusega ja 17 tugeva majanduskoormusega metsadele. Kasvukohatüübiti analüüsides eristus erinevatele majandustegevusklasside kaupa karakteerseid liike sinilille kasvukohatüübis rohkem kui naadi kasvukohatüübis. Ordinatsiooniskeemil

Tabel 1. Indikaatorliikide analüüsi tulemusena selgunud erineva intensiivsusega majandatud sinilille ja naadi kasvukohatüübi metsade karakterliigid. Lisainfona on esitatud liigi kultuurisuhe Kukk (1999) järgi. Indikaatorväärtuse järel sulgudes on esinemissageduse protsent antud inimmõju klassis: 1 – vähemajandatud, 2 – keskmise majanduskoormusega, 3 – intensiivselt häiritud mets. Rasvases kirjas on indikaatorväärtus majandusklassis, kus see oli kõige suurem. Olulisustõenäosused (P) on tähistatud: * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$. Lühendid: ND – naadi kasvukohatüüp, SL – sinilille kasvukohatüüp, SL&ND – sinilille ja naadi kasvukohatüüp koos. Liikide kultuurisuhte klassid sisulises järjekorras: Hf – hemerofoob, Hd – hemeradiafoor, Ap – apofüüt, Ant – antropofüüt.

*Table 1. Results of indicator species analysis. Indicator species of low(a), intermediate (b) and high (c) management intensity levels in Aegopodium (ND), Hepatica (SL) site-types and for both site-types pooled (SLND). In brackets after the indicator value, is presented the frequency of the species in management group. Forest disturbance/management classes: 1 – near-natural forest, 2 – intermediately managed forest, 3 – intensively managed forest. P – values are denoted: * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$. The hemeroby classes are given according to Kukk (1999): Hf – hemerophobic, Hd – hemeradiaphore, Ap – apophyte, Ant – antropophyte.*

a) Loodusliku metsa karakterliigid
a) Character species of near-natural forest

	Kultuurisuhe *Hemeroby type*	SLND *Both types*			ND *Aegopodium*			SL *Hepatica*		
Majandusklass *Management intensity*		1	2	3	1	2	3	1	2	3
Lathyrus vernus	Hf	**33**(71)	14(48)	12(48)				**71**(38)	33(7)	41(11)
Galeobdolon luteum	Hd (Hf)	**31**(69)	14(48)	13(51)				**58**(32)	33(10)	24(4)
Stellaria holostea	Hf	**24**(50)	9(29)	7(30)				**42**(29)	17(3)	14(2)
Viola mirabilis	Hd (Hf)	**32**(73)	19(66)	15(56)				**83**(44)	63(16)	45(10)
Asarum europaeum	Hf	**18**(33)	6(22)	4(19)				**33**(25)	10(1)	10(1)
Ulmus glabra	Hd (Hf)	**14**(25)	1(7)	4(14)	**27**(46)	2(14)	5(21)			
Pulmonaria officinalis	Hd (Hf)	**19**(38)	6(21)	4(22)						
Actaea spicata	Hf	**23**(50)	10(33)	8(30)						
Gymnocarpium dryopteris	Hd (Hf)	**26**(56)	10(45)	12(40)						
Populus tremula	Ap							**29**(20)	13(2)	7(1)
Geranium sylvaticum	Hd (Ap)							**67**(31)	53(18)	34(7)

b) Keskmise intensiivsusega majandatud metsa karakterliigid
b) Character species of intermediately managed forest

	Kultuurisuhe *Hemeroby type*	SLND *Both types*			ND *Aegopodium*			SL *Hepatica*		
Majandusklass *Management intensity*		1	2	3	1	2	3	1	2	3
Brachypodium pinnatum	Ap	2(10)	**14**(22)	2(11)						
Rubus saxatilis	Hd (Hf)				20(79)	**43**(96)	22(74)			
Carex vaginata	Hd (Hf)				3(13)	**24**(43)	5(26)			

c) Intensiivselt majandatud metsa karakterliigid
c) Character species of intensively managed forest

	Kultuurisuhe *Hemeroby type*	SLND *Both types*			ND *Aegopodium*			SL *Hepatica*		
Majandusklass *Management intensity*		1	2	3	1	2	3	1	2	3
Tussilago farfara	Ap	0(2)	1(5)	**19**(24)	0(4)	1(7)	**15**(21)	0(0)	3(1)	**28**(23)
Veronica officinalis	Ap	1(10)	10(31)	**25**(41)				21(2)	53(16)	**69**(42)
Veronica chamaedrys	Ap	5(27)	17(50)	**27**(56)				50(10)	70(22)	**86**(42)
Galium album	Ap	0(4)	2(10)	**11**(14)				8(0)	20(3)	**28**(22)
Impatiens parviflora	Ant	0(4)	2(7)	**13**(19)						
Taraxacum officinale	Ap	1(6)	2(16)	**18**(23)						
Rubus idaeus	Ap	10(46)	20(59)	**29**(67)						
Vicia sepium	Ap				0(4)	4(14)	**22**(32)			
Quercus robur	Hd (Hf)				1(8)	3(14)	**20**(29)			
Trientalis europea	Hd (Hf)							13(2)	17(4)	**52**(31)
Festuca rubra	Ap							4(0)	3(0)	**24**(20)
Fragaria vesca	Ap							92(23)	97(34)	**100**(40)
Mycelis muralis	Hd (Hf)							63(21)	50(10)	**79**(37)
Dactylis glomerata	Ap							4(0)	13(3)	**28**(19)
Ranunculus acris	Ap							8(1)	7(1)	**24**(17)
Stellaria media	Ap							4(1)	10(1)	**28**(18)
Solidago virgaurea	Ap							21(4)	50(16)	**59**(30)

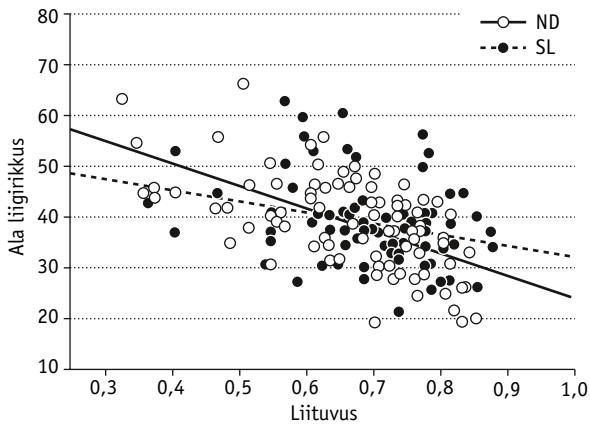
omavad looduslähedase metsa karakterliigid väiksemaid esimese telje väärtusi kui intensiivselt majandatud metsale iseloomulikud liigid, eelkõige hemerofoobidest rohtaimed *Actaea spicata*, *Asarum europaeum*, *Lathyrus vernus* ja *Stellaria holostea*, ning hemeradiafoorid *Galeobdolon luteum*, *Geranium sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Pulmonaria officinalis* ja *Viola mirabilis* (joonis 4). Intensiivselt häiritud metsadele olid iseloomulikemaks just apofüütsed rohttaimed *Dactylis glomerata*, *Galium album*, *Festuca rubra*, *Fragaria vesca*, *Ranunculus acris*, *Taraxacum officinale*, *Tussilago farfara*, *Veronica chamaedrys*, *V. officinalis* ja *Vicia sepium,* ning hemeradiafoorid *Mycelis muralis* ja *Trientalis europea*. Inimmõju indikaatoriks oli ka invasiivne võõrliik *Impatiens parviflora.* Keskmise häiritusega metsades olid iseloomulikemateks liikideks *Brachypodium pinnatum*, *Carex vaginata* ja lillakas (*Rubus saxatilis*). Viimane, lillakas, on analüüsi järgi küll kõige iseloomulikum keskmise majandamisintensiivsusega metsadele (indikatsiooni väärtus on 43, ja sagedus metsades 96%), kuid siiski on ta peaaegu sama suure sagedusega ka teistes majandusklassides, mis ei toeta tema nimetamist heaks karakterliigiks. Arvestades eelkõige laialeheliste lehtpuude osakaalu ja lehtpuude üldise rinnaspindala korrelatsioonivektorite suunda ordinatsiooni diagrammil (joonis 2), on alust arvata, et looduslikule vähemajandatud metsale iseloomulikud liigid on sagedasemad just suurema lehtpuude osakaaluga metsades, samas kui inimmõjutatud metsade karakteersed liigid on seotud okaspuudomineerimisega puistutes.

Nii naadi kui sinilille kasvukohatüübi metsades oli proovialal keskmiselt 38 liiki soontaimi, kuid liikide arv proovialadel varieerus vahemikus 18–66 liiki. Prooviruudu keskmine liigirikkus oli 13–14 liiki 2 × 2 m ruudus ja graminoidide osakaal 11–12%, ning need väärtused ei erinenud kasvukohatüüpide vahel. Üldiste lineaarsete mudelite analüüsi tulemusena selgus, et rohurinde liigirikkust ja graminoidide osakaalu mõjutab negatiivselt puurinde liituvus (tabel 2, joonis 5). Prooviala ja prooviruudu liigirikkus oli suurem männipuistutes, võrreldes teiste peapuuliikide puistutega

Tabel 2. Prooviala (r = 30 m) ja prooviruudu (2 × 2 m) rohurinde liigirikkuste ning graminoidide osakaalu üldiste lineaarsete mudelite tulemused. Esitatud on sammvalikul alles jäänud statistiliselt oluliste (p < 0,05) argumenttunnuste standardiseeritud tõusud (β-väärtused), parameetrite ja mudeli olulisustõenäosus on tähistatud: * P < 0,05; ** P < 0,01; *** P < 0,001.

*Table 2. Test results of the stepwise general linear model of herb layer species richness of study sites and sample plot and the proportion of graminoids. Standardised estimate of a slope for selected variables are presented. Multiple determination coefficient and model significance values are presented. Significance: * P < 0,05, ** P < 0,01, *** P < 0,001.*

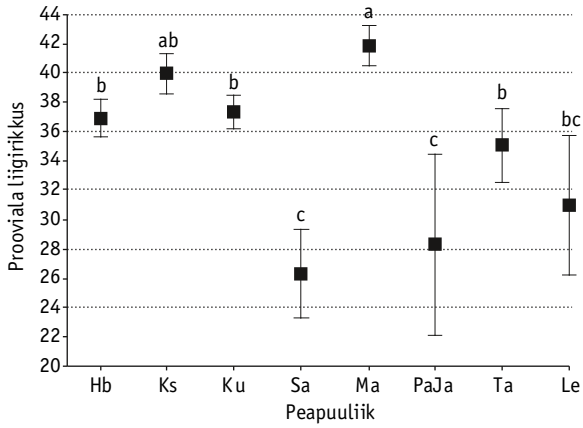
	Prooviala liigirikkus *Number of species in stand*		Prooviruudu liigirikkus *Species richness*		Graminoidide % *Graminoid %*	
Idapikkus / *Longitude*	-0,185	**	-0,205	**	-0,276	***
Liituvus / *Closure*	-0,418	***	-0,419	***	-0,440	***
Puude LR / *# tree species*	0,137	*			-0,171	*
Peapuuliik / *Main tree species*	Vt. joonis 6 *See Fig. 6*	**		*		
Korrigeeritud R^2 / *Adj* R^2	0,325	***	0,244	***	0,246	***



Joonis 5. Prooviala (r = 30 m) rohurinde liigirikkuse sõltuvus puurinde liituvusest. Illustreerivad regressioonijooned on esitatud nii naadi (ND) kui ka sinilille (SL) kasvukohatüübi kohta, kuid mudeli (tabel 2) järgi ei erine liituvuse mõju kahes kasvukohatüübis oluliselt.

Figure 5. The relationship between herb layer species richness and tree canopy cover. Illustrative regression lines are given for Aegopodium (ND) and Hepatica (SL) site-types, but according to the model (table 2) the difference between slope estimates is not statistically significant.

(joonis 6). Prooviala liigirikkust mõjutas positiivselt ka puurinde liigirikkus, ehk siis puurinde heterogeensus. Samuti on läänepoolsetes metsades rohkem liike nii prooviruutudes keskmiselt kui üldiselt proovialal, ning graminoidide osakaal kasvab gradiendil idast lääne. Puistu kasvukohatüüp ja vanus (log-transformeeritud) ei osutunud olulisteks faktoriteks ühelegi kolmest analüüsitud tunnusest. Ka majandusintensiivsuse klass ei osutunud oluliseks tunnustekomplektis, kus lisaks majandusintensiivsusele oli faktoriks ka liituvus.



Joonis 6. Prooviala (r = 30 m) liigirikkus erineva peapuuliigiga metsades (vurrud tähistavad ühe standardvea ulatust). Peapuuliigi nime lühendid: Hb – haab, Ks – kask, Ku – kuusk, Sa – saar, Mä – mänd, PäJa – pärn või jalakas, Ta – tamm, Le – lehis.

Figure 6. Average species richness in study sites grouped by different main tree species. Whiskers denote the standard error. Abbreviations: see figure 3.

Arutelu

Mõlema uuritud kasvukohatüübi rohurinne on märkimisväärselt liigirikas. Meie uuring näitas, et seda mõjutab eelkõige puistu puurinde struktuur ja koosseis ja seda mõlemas kasvukohatüübis. Analoogsetele järeldustele on jõutud ka teistes piirkondades ja metsatüüpides (Kalda, 1961, Brunet *et al.*, 1996, Kohv & Liira, 2005; Barbier *et al.*, 2008).

Esmaseks rohurinde mõjuriks on tõenäoliselt puurinde liituvus, kuna puistu harvendamise tagajärjel jõuab rohkem valgust alumiste rinneteni. See omakorda tagab soodsamad kasvutingimused ka vara-suktsessioonilisele ja häiludele iseloomulikele liikidele (Brunet *et al.*, 1996; Bailey *et al.*, 1998; Naumburg & DeWald, 1999; Jantunen *et al.*, 2001; Paal *et al.*, 2004). Meie uurimuses sõltus rohurinde liigirikkus otseselt puurinde liituvusest. Samamoodi viitas suurenenud graminoidide osakaal valgusküllasemates metsades toimunud koosseisulistele muutustele rohurindes.

Lisaks valgustingimuste muutumisele on majandamise kaudseks mõjuks ka puurinde liigilise koosseisu kujundamine, mis omakorda mõjutab rohurinde koosseisu ja mitmekesisust. Näiteks E. Lõhmuse hinnangul erineb lehtpuu enamusega puistute keskkond okaspuistutest niivõrd, et lehtpuupuistute alustaimestik on tema koostatud kasvukohatüüpide ordinatsiooniskeemil nihkunud ligikaudu ühe alltüübi võrra (Lõhmus, 2004). Meie uurimuses väljendus see eelkõige selles, et lehtpuude enamusega metsad eristusid okasmetsadest ning lehtmetsade seas omakorda eristusid laialehised metsad.

Rohurinde koosseisu analüüsil eristusid äärmuslike inimmõjuklasside metsad sinilille kasvukohatüübis, kuid mitte naadi kasvukohatüübis. Selle põhjal võiks arvata, et sinilille kasvukohatüübi metsades mõjutab inimhäiring metsakeskkonda rohkem kui naadi kasvukohatüübis. Seda kinnitab ka karakterliikide analüüs, kus sinilille kasvukohatüübis eristus rohkem nii looduslikule ja kui ka intensiivselt

majandatud metsale eriomaseid liike.

Uuritud metsades langes salumetsale iseloomulike liikide esinemine kokku lehtpuude rohkusega ning varjulisema ja parasniiskema keskkonnaga. Sellist keskkonnatingimuste eelistust peetakse looduslähedases seisundis olevate vanade metsade karakterliikide tüüpiliseks ökoloogiliseks niššiks (Hermy *et al*., 1999).

Looduslikele metsadele on peetud omaseks ka hemerofoobsete liikide rohkust (Kalda, 1961; Hermy *et al*., 1999; Trass *et al*., 1999). Hemerofoobsetele ehk kultuuripagejatele liikidele ei sobi inimtegevus ja nad kaovad tugevate inimhäiringutega kooslustest (Masing, 1992). Enamik uuritud looduslähedaste sinilille kasvukohatüübi metsade karakterliike (*Actaea spicata, Asarum europaeum, Galeobdolon luteum, Gymnocarpium dryopteris, Lathyrus vernus*, *Pulmonaria officinalis, Stellaria holostea, Viola mirabilis*) on tüüpilised huumusrikkal mullal kasvavad salumetsa liigid (Kalda, 1961; Paal *et al*., 2004) ja kultuurisuhtelt on nad kas hemerofoobid või hemeradiafoorid. Sellised liigid kasvavad sageli just lehtmetsades ja õitsevad enamasti kevadel (aprillis ja maikuus v.a. *Actaea spicata* ja *Gymnocarpium dryopteris*), kui lehtpuud pole veel täielikult lehtinud (Keddy & Drummond, 1996; Hermy *et al*., 1999; Leht *et al*., 2007). Seetõttu, metsade koosseisu kujundamisel võib lehtpuude asendamine okaspuudega vähendada salutaimede osakaalu rohurindes, mis omakorda võib viia ka üldise bioloogilise mitmekesisuse langusele.

Seitsmeteistkümnest intensiivselt majandatud metsade karakterliigist 11 on apofüüdid – taimed, millele inimtegevus on soodustav faktor. Seetõttu kasvavad nad sageli ka avamaal ja valgusküllastes kohtades. Apofüüdid on spontaanse floora liigid (Masing, 1992) ja salumetsades võib neid olla isegi rohkem kui hemerofoobseid liike. Samuti on väidetud et majandamise mõjul võiks nende osakaal metsas veelgi suureneda (Kalda, 1961), mida leidis ka meie uurimus. Lisaks oli majandatud metsade indikaatoriks võõrliik *Impatiens parviflora*, mis tõenäoliselt vajab sagedase inimkasutusega toitainerikkamaid metsi. Inimtegevuse suhtes mõõdukalt tundlikud liigid (hemeradiafoorid) *Rubus idaeus* ja *Quercus robur* on valgusnõudlikud liigid, mille sagedam esinemine majandatud metsades on kooskõlas eelpool mainitud parema valguse kättesaadavusega. Liiki *Trientalis europaea* peetakse looduslikule metsale iseloomulikuks liigiks (Zobel, 1989; Trass *et al*., 1999), mille eripäraks on häilude kiire koloniseerimine stoolonite abil (Kirchner *et al*., 2009). Liigi hea koloniseerimisvõime seletab, miks mõõdukas puurinde harvendamine küpsetes varjulistes puistutes osutus kasulikuks just sellele liigile, muutes ta iseloomulikuks harvendatud puurindega metsadele. Ülejäänud karakteersed apofüüdid on väga laia ökoloogilise amplituudiga - *Mycelis muralis* võib kasvada väga erinevates tingimustes, sh. ka raiesmikel (Leht *et al*., 2007), ning *Vicia sepium, Festuca rubra* ja *Taraxacum officinale* on sagedased valgusküllastes metsades ja niitudel (Paal *et al*., 2004).

Teistes antud teemaga seotud uurimustes (Liira *et al*., 2007; Liira & Sepp, 2009) on leitud, et puistu struktuuris toimuvad olulised muutused ka pärast puistu jõudmist metsandusliku terminoloogia järgi "küpsesse ikka". Erinevalt puurindest ei ilmnenud puistu vanuse mõju uuritud üle 75-aastaste metsade rohurinde mitmekesisuse tunnustele ega koosseisule. See vihjab, et nendes metsades on rohurinde suktsessioon stabiliseerunud ning teiste faktorite mõju on muutunud olulisemaks. See on erinev ka metsakoosluste arengust fragmenteeritud ja sekundaarsetes metsamaastikes, kus on näidatud puistu rohurinde suktsessiooni jätkumist ka küpsetes metsades (Brunet & Oheimb, 1998; Vellend, 2003; Kohv & Liira, 2005). Metsade ajaline ja ruumiline järjepidevus on oluline eelkõige vähese levikuvõimega ja kitsalt vanade metsade struktuuriga kohastunud liikidele püsimisele kooslustes (Berg *et al*., 1994;

Hermy *et al*., 1999; Nilsson *et al*., 2001; Flinn & Vellend, 2005; Marozas *et al*., 2005). Paistab, et salumetsade taimede levik uuritud kooslustesse ja koosluse sees ei ole olnud limiteeritud, sest uurimisalad paiknesid suurema metsamaastiku sees, tagades liigifondi liikide kättesaadavuse.

Kuigi salumetsi vaadeldakse enamasti kui tulutoovaid majandusmetsi, on need elupaigaks mitmetele haruldastele liikidele ning sellepärast vääriks nende kaitse rohkem tähelepanu. Laialehised metsakooslused on Eestis haruldased ning ürgseid elemente omavate taimekoosluste säilimiseks peaksid kõik looduslikud laialehised metsad olema looduskaitse all (Kalda & Paal, 1997). Elustiku mitmekesisusele võiks hästi mõjuda ka laialehiste puuliikide laialdasem metsamajanduslik kasvatamine eelkõige segakultuuridena. Tulluse (2002) järgi on Eestis tammekultuure rajatud tunduvalt vähem, kui võimaldaksid meie loodusolud, seda 20. sajandi valdavalt okaspuupuistuid eelistava metsapoliitika ja metsaomanike vähese huvi tõttu.

Oluline on ka säilitada puistu looduslikule struktuurile iseloomulik vanuseline ja diameetriline mitmekesisus ning ruumiline heterogeensus (Lähde *et al*., 1999; Ohlson & Tryterud, 1999). On pakutud, et uuritud viljakates kasvukohatüüpides võiks inimese intensiivse vahelesegamiseta leht- ja segametsades eeldada väikeseskaalalise häiludünaamika olulist mõju rohurinde kooslusele. Häildünaamikaga kombineeruvad suure ajaintervalliga ka juhuslikud suureskaalalised häiringud nagu tormid ja põlengud (Fries *et al*., 1997; Angelstam, 1998; Kuuluvainen, 2002; Wallenius, 2002). Peamine intensiivse metsamajandamise ja looduslike häiringute erinevus viljakates parasniisketes metsades seisneb keskkonnatingimuste järsus ja ulatuslikus muutumises intensiivse majandamise käigus, mille osaks on suurepinnalised lageraied, (okaspuude) monokultuuride rajamine ja mitmete oluliste looduslähedaste metsade struktuurielementide pidev eemaldamine. Sellest lähtuvalt tuleks looduslähedase majandamise kavandamisel võimaldada rohkem looduslikku häiringurežiimi jäljendamist ning tagada liikide taaslevi raiestikele. Näiteks, häildünaamikale sarnanevalt uuenevates metsades säilib osaliselt puurinne, kasutatakse looduslikku uuendust ja sellega tagatakse ajalooline puurinde järjepidevus ning liikide lokaalse taaslevi edukus (Fries *et al*., 1997; Angelstam, 1998; Linder & Östlund, 1998; Hermy *et al*., 1999; Lähde *et al*., 1999). Samuti, varjutaluvate liikide kaitseks on otstarbekas puu- ja põõsarinnet laiguti mitte harvendada (Götmark *et al*., 2005; Burke *et al*., 2008).

Kaitstavates metsades pakutakse sobivaks majandamisvõteteks valikraiet ja häilraiet (turberaie alaliik), mis loovad metsas häile ja tõstavad keskkonna heterogeensust (Kuuba, 2001; Palo, 2004). Häilraiet soovitatakse teha viisil, et häilu läbimõõt oleks keskmiselt 15 m, maksimaalselt 20–25 m, nende algne summaarne pindala moodustaks 12–24% puistu pindalast ning et häile laiendatakse vaid iga 5–10 aasta tagant, kuid täielikult ei ühendata neid kunagi, jättes langile vähemalt 15% vana metsapõlve elujõulistest puudest. Seejuures tuleks säilitada vanadele metsadele omane looduslik struktuurne ja koosseisuline mitmekesisus. Arvestades arumetsade väikest osakaalu kaitsealuste metsade hulgas (Viilma *et al*., 2001) on oluline uurida võimalusi ka tulundusmetsas majandada eri peapuuliigiga puistuid (sh. kuusikuid) rohkem valik- ja väikeseskaalaliste turberaietega, ning soodustada säilikpuude, alusmetsa ja järelkasvu komplekssete tukkade jätmist raiestikele.

Tänuavaldused. Autorid on tänulikud Oliver Parrest'ile ja Kaupo Kohv'ile välitöödel osalemise eest. Uurimustööd toetasid finantsiliselt ETF grant nr. 4748 ja 7878, Eesti Haridus- ja Teadusministeerium SF0180098s08, SF0180012s09 ja Bioloogilise mitmekesisuse tippkeskus (FIBIR).

Kasutatud kirjandus

Aavik, T., Püssa, K., Roosaluste, E., Moora, M. 2009. Vegetation change in boreonemoral forest during succession - trends in species composition, richness and differentiation diversity. – Annales Botanici Fennici, 46, 326–335.

Adermann, V. (ed.) 2007. Eesti metsad 2006. Metsavarude hinnang statistilisel valikmeetodil. (Estonian Forests 2006. The estimation of forest sources by statistical sampling methodology). Tallinn, Metsakaitse-ja Metsauuenduskeskus. 149 pp. (In Estonian with English summary).

Angelstam, P. 1998. Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes. – Journal of Vegetation Science, 9, 593–602.

Angelstam, P., Dönz-Breuss, M. 2004. Measuring forest biodiversity at the stand scale - an evaluation of indicators in European forest history gradients. – Ecological Bulletins, 51, 305–332.

Bailey, J.D., Mayrsohn, C., Doescher, P.S., St.Pierre, E., Tappeiner, J.C. 1998. Understory vegetation in old and young Douglas-fir forests of western Oregon. – Forest Ecology and Management, 112, 289–302.

Ballard, T.M. 2000. Impacts of forest management on northern forest soils. – Forest Ecology and Management 133, 37–42.

Barbier, S., Gosselin, F., Balandier, P. 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved – A critical review for temperate and boreal forests. – Forest Ecology and Management, 254, 1–15.

Bengtsson, J., Nilsson, S.G., Franc, A., Menozzi, P. 2000. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. – Forest Ecology and Management, 132, 39–50.

Berg, A., Ehnstrom, B., Gustafsson, L., Hallingback, T., Jonsell, M., Weslien, J. 1994. Threatened plant, animal, and fungus species in Swedish forests: Distribution and habitat associations. – Conservation Biology, 8, 718–731.

Bergstedt, J., Milberg, P. 2001. The impact of logging intensity on field-layer vegetation in Swedish boreal forests. – Forest Ecology and Management, 154, 105–115.

Brunet, J., Falkengren, G.U., Tyler, G. 1996. Herb layer vegetation of south Swedish beech and oak forests – effects of management and soil acidity during one decade. – Forest Ecology and Management, 88, 259–272.

Brunet, J., von Oheimb, G. 1998. Migration of vascular plants to secondary woodlands in southern Sweden. – Journal of Ecology, 86, 429–438.

Burke, D.M., Elliott, K.A., Holmes, S.B., Bradley, D. 2008. The effects of partial harvest on the understory vegetation of southern Ontario woodlands. – Forest Ecology and Management, 255, 2204–2212.

Coroi, M., Skeffington, M.S., Giller, P., Smith, C., Gormally, M., O'Donovan, G. 2004. Vegetation diversity and stand structure in streamside forests in the south of Ireland. – Forest Ecology and Management, 202, 39–57.

Dufrêne, P., Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. – Ecological Monographs, 67, 345–366.

Etverk, I. 1974. Metsa õpitakse tundma ja kasutama. (Forest is studied and its utilization possibilities explored). – Valk, U., Eilart, J. (eds.). Eesti metsad. (Estonian Forests). Tallinn, Valgus, 40–60. (In Estonian with English summary).

Fahy, O., Gormally, M. 1998. A comparison of plant and carabid beetle communities in an Irish oak woodland with a nearby conifer plantation and clearfelled site. – Forest Ecology and Management, 110, 263–273.

Flinn, K.M., Vellend, M. 2005. Recovery of forest plant communities in post-agricultural landscapes. – Frontiers in Ecology and the Environment, 3, 243–250.

Fries, C., Johansson, O., Pettersson, B., Simonsson, P. 1997. Silvicultural models to maintain and restore natural stand structures in Swedish boreal forests. – Forest Ecology and Management, 94, 89–103.

Graae, B.J., Heskjaer, V.S. 1997. A comparison of understorey vegetation between untouched and managed deciduous forest in Denmark. – Forest Ecology and Management, 96, 111–123.

Griffis, K.L., Crawford, J.A., Wagner, M.R., Moir, W.H. 2001. Understory response to management treatments in northern Arizona ponderosa pine forests. – Forest Ecology and Management, 146, 239–245.

Götmark, F., Paltto, H., Norden, B., Götmark, E. 2005. Evaluating partial cutting in broadleaved temperate forest under strong experimental control: Short-term effects on herbaceous plants. – Forest Ecology and Management, 214, 124–141.

Hermy, M., Honnay, O., Firbank, L., Grashof-Bokdam, C., Lawesson, J.E. 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. – Biological Conservation, 91, 9–22.

Jalonen, J., Vanha-Majamaa, I. 2001. Immediate effects of four different felling methods on mature boreal spruce forest understorey vegetation in southern Finland. – Forest Ecology and Management, 146, 25–34.

Jantunen, J., Saarinen, K., Marttila, O. 2001. Effects of forest management on field layer vegetation: A comparison between Finnish and Russian Karelia. – Scandinavian Journal of Forest Research, 16, 449.

Kalda, A. 1961. Laialehised metsad Eesti NSV-s. Väitekiri bioloogiakandidaadi teadusliku kraadi taotlemiseks. (Broadleaved Forests in Estonian SSR. Dissertation for applying cand.biol. degree). Tartu, Tartu Riiklik Ülikool. 310 pp. (In Estonian).

Kalda, A., Paal, J. 1997. Kaitset vajavad metsakooslused. (Forest communities needing conservation). – Eesti Mets, 8, 10–16. (In Estonian).

Keddy, P.A., Drummond, C.G. 1996. Ecological properties for the evaluation, management, and restoration of temperate deciduous forest ecosystems. – Ecological Applications, 6, 748–762.

Kent, M., Coker, P. 1992. Vegetation Description and Analysis: a Practical Approach. London, Belhaven Press. 363 pp.

Kirchner, K., Kammermeier, S., Bruelheide, H. 2009. The response of the pseudoannual species Trientalis europaea L. to forest gap dynamics in a near-natural spruce forest. – Forest Ecology and Management, 257, 1070–1077.

Kohv, K., Liira, J. 2005. Anthropogenic effects on vegetation structure of the boreal forest in Estonia. – Scandinavian Journal of Forest Research, 20, 122–134.

Kukk, T. 1999. Eesti taimestik. (Estonian Flora). Tartu-Tallinn, Eesti Teaduste Akadeemia Kirjastus. 136 pp. (In Estonian).

Kuuba, R. (ed.) 2001. Kaitsemetsade majandamisjuhised. (Management Guidelines for Protection Forests). – Projekti " Eesti metsakaitsealade võrgustik" kaitsemetsade majandamise töögrupp. Tartu, Triip Grupp. 47 pp. (In Estonian).

Kuuluvainen, T. 2002. Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia. – Silva Fennica, 36, 97–125.

Laasimer, L. 1965. Eesti NSV taimkate. (Vegetation of Estonian SSR). Tallinn, Valgus. 397 pp. (In Estonian).

Leht, M., Kukk, T., Kull, T., Kuusk, V., Oja, T., Reier, Ü., Sepp, S., Zingel, H., Tuulik, T. 2007. Eesti taimede määraja. (Field-guide of Estonian Plants). Tartu, Eesti Loodusfoto. 447 pp. (In Estonian).

Liira, J., Sepp, T. 2009. Indicators of structural and habitat natural quality in boreo-nemoral forests along the management gradient. – Annales Botanici Fennici, 46, 308–325.

Liira, J., Sepp, T., Parrest, O. 2007. The forest structure and ecosystem quality in conditions of anthropogenic disturbance along productivity gradient. – Forest Ecology and Management, 250, 34–46.

Linder, P., Östlund, L. 1998. Structural changes in three mid-boreal Swedish forest landscapes, 1885–1996. – Biological Conservation, 85, 9–19.

Lõhmus, E. 1970. Eesti arumetsaraiestike klassifitseerimisest. (On the classification of Estonian clearcut areas on mineral soils). – Forestry Studies / Metsanduslikud Uurimused, 8, 190–249. (In Estonian with English summary).

Lõhmus, E. 2004. Eesti metsakasvukohatüübid. (Forest Site-types of Estonia). – Jõgiste, K., Kusmin, J., Meikar, T. (eds.). Tartu, Eesti Loodusfoto. 80 pp. (In Estonian).

Lähde, E., Laiho, O., Norokorpi, Y. 1999. Diversity-oriented silviculture in the Boreal Zone of Europe. – Forest Ecology and Management, 118, 223–243.

Marozas, V., Grigaitis, V., Brazaitis, G. 2005. Edge effect on ground vegetation in clear-cut edges of pine-dominated forests. – Scandinavian Journal of Forest Research, 20, 43–48.

Masing, V. 1969. Metsatüpoloogia probleeme. (Problems of forest typology). – Loodusuurijate Seltsi Aastaraamat, 59, 150–167. (In Estonian with English summary).

Masing, V. 1992. Ökoloogialeksikon. (Lexicon of Ecology). Tallinn, Eesti Entsüklopeediakirjastus. 320 pp. (In Estonian).

McCune, B., Mefford, M.J. 1999. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological data, Version 4. - Gleneden Beach, MjM Software Design. 237 pp.

Meier, E., Paal, J., Liira, J., Jüriado, I. 2005. Influence of tree stand age and management on the species diversity in Estonian eutrophic alvar and boreo-nemoral *Pinus sylvestris* forests. – Scandinavian Journal of Forest Research, 20, 135–144.

Naumburg, E., DeWald, L.E. 1999. Relationships between *Pinus ponderosa* forest structure, light characteristics, and understory graminoid species presence and abundance. – Forest Ecology and Management, 124, 205–215.

Niemelä, J. 1999. Management in relation to disturbance in the boreal forest. – Forest Ecology and Management, 115, 127–134.

Nieppola, J. 1992. Long-term vegetation changes in stands of Pinus sylvestris in Southern Finland. – Journal of Vegetation Science, 3, 475–484.

Nilsson, S.G. 1997. Forests in the temperate-boreal transition – natural and man-made features. – Ecological Bulletins, 46, 61–71.

Nilsson, S.G., Hedin, J., Niklasson, M. 2001. Biodiversity and its assessment in boreal and nemoral forests. – Scandinavian Journal of Forest Research, 16, 10–26.

Ohlson, M., Tryterud, E. 1999. Long-term spruce forest continuity – a challenge for a sustainable Scandinavian forestry. – Forest Ecology and Management, 124, 27–34.

Økland, T., Rydgren, K., Økland, R.H., Storaunet, K.O., Rølstad, J. 2003. Variation in environmental conditions, understorey species number, abundance and composition among natural and managed *Picea abies* forest stands. – Forest Ecology and Management, 177, 17–37.

Paal, J. 1997. Eesti taimkatte kasvukohatüüpide klassifikatsioon. (Classification of Estonian Vegetation Site-types). Tallinn, Keskkonnaministeeriumi Info- ja Tehnokeskus. 297 pp. (In Estonian with English translations).

Paal, J., Rooma, I., Turb, M. 2004. Sürjametsadest Otepää kõrgustikul. (About meso-eutrophic boreo-nemoral hillock forests on Otepää Upland). – Forestry Studies / Metsanduslikud Uurimused, 40, 124–149. (In Estonian with English summary).

Palo, A. 2004. Natura 2000 metsaelupaigad. (Natura 2000 Forest Habitats). Tartu, Eesti Loodusfoto. 24 pp. (In Estonian).

Pennock, D.J., van Kessel, C. 1997. Clear-cut forest harvest impacts on soil quality indicators in the mixedwood forest of Saskatchewan, Canada. – Geoderma, 75, 13–32.

Peterken, G.F. 1996. Natural Woodland: Ecology and Conservation in Northern Temperate Regions. Cambridge, Cambridge University Press. 522 pp.

Pykälä, J. 2004. Immediate increase in plant species richness after clear cutting of boreal herb-rich forests. – Applied Vegetation Science, 7, 29–34.

Runkle, J.R. 1985. Disturbance regimes in temperate forests. The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. – Picket, S.T.A., White, P.S. (eds.). The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. New York, Academic Press, 17–33.

Saarse, L., Veski, S. 2005. Spread of broad-leaved trees in Estonia. – Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. Geology, 50, 51–65.

Spiecker, H. 2003. Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe – temperate zone. – Journal of Environmental Management, 67, 55–65.

Spies, T.A., Franklin, J.F. 1988. Old-growth and forest dynamics in the Douglas-fir region of Western Oregon and Washington. – Natural areas Journal, 8, 190–201.

StatSoft, Inc. (2005). STATISTICA (data analysis software system), version 7.1. www.statsoft.com.

Trass, H., Vellak, K., Ingerpuu, N. 1999. Floristical and ecological properties for identifying of primeval forests in Estonia. – Annales Botanici Fennici, 36, 67–80.

Tullus, H. 2002. Tammikuid võiks Eestis rohkem kasvada. (More oak forest could grow in Estonia). – Eesti Mets, 4, 29–33. (In Estonian).

Valk, U. 1974. Eesti metsade arengulugu. (The development story of Estonian forests). – Valk, U., Eilart, J. (eds.). Eesti metsad. (Estonian Forests). Tallinn, Valgus, 31–40. (In Estonian with English summary).

Vellend, M. 2003. Habitat loss inhibits recovery of plant diversity as forests regrow. – Ecology, 84, 1158–1164.

Viilma, K., Öövel, J., Tamm, U., Tomson, P., Amos, T., Ostonen, I., Sörensen, P., Kuuba, R. 2001. Eesti metsakaitsealade võrgustik. Projekti "Eesti metsakaitsealade võrgustik" lõpparuanne. (Estonian Forest Conservation Area Network. Final Report of the Estonian Forest Conservation). Tartu, Triip Grupp. 243 pp. (In Estonian).

Zobel, M. 1989. Secondary forest succession in Jarvselja, southeastern Estonia: changes in field layer vegetation. – Annales Botanici Fennici, 26, 171–12.

Wallenius, T. 2002. Forest age distribution and traces of past fires in a natural boreal landscape dominated by *Picea abies*. – Silva Fennica, 36, 201–211.

Lisa 1. Rohurinde ordinatsioonil kasutatud taimeliigid (vt. joonis 4).
Appendix 1. *Species used in DCA ordination (see figure 4).*

ACERplat – *Acer platanoides*
ACTEspic – *Actaea spicata*
AEGOpoda – *Aegopodium podagraria*
ALNUinca – *Alnus incana*
ANEMnemo – *Anemone nemorosa*
ANGEsylv – *Angelica sylvestris*
ANTHsylv – *Anthriscus sylvestris*
AQUIvulg – *Aquilegia vulgaris*
ASAReuro – *Asarum eurpaeum*
ATHYfili – *Athyrium filix-femina*
BETUpend – *Betula pendula*
BETUpube – *Betula pubescens*
BRACpinn – *Brachypodium pinnatum*
CALAarun – *Calamagrostis arundinacea*
CALAcane – *Calamagrostis canescens*
CAMPpers – *Campanula persicifolia*
CAREdigi – *Carex digitata*
CAREelon – *Carex elongata*
CAREmont – *Carex montana*
CAREorni – *Carex ornithopoda*
CAREpall – *Carex pallecens*
CAREsylv – *Carex sylvatica*
CAREvagi – *Carex vaginata*
CHRYalte – *Chrysosplenium alternifolium*
CIRCalpi – *Circaea alpina*
CIRShete – *Cirsium heterophyllum*
CIRSoler – *Cirsium oleraceum*
CLINvulg – *Clinopodium vulgare*
CONVmaja – *Convallaria majalis*
CORYavel – *Corylus avellana*
CREPpalu – *Crepis paludosa*
CREPsp – *Crepis sp.*
DACTglom – *Dactylis glomerata*
DAPHmeze – *Daphne mezereum*
DESCcaes – *Deschampsia caespitosa*
DESCflex – *Deschampsia flexuosa*
DRYOcart – *Dryopteris carthusiana*
DRYOexpa – *Dryopteris expansa*
DRYOfili – *Dryopteris filix-mas*
ELYMcani – *Elymus caninus*
EPILmont – *Epilobium montanum*
EPIPhell – *Epipactis helleborine*
EQUIprat – *Equisetum pratense*
EQUIsylv – *Equisetum sylvaticum*
FESTrubr – *Festuca rubra*
FILIulma – *Filipendula ulmaria*
FILIvulg – *Filipendula vulgaris*
FRAGvesc – *Fragaria vesca*
FRANalnu – *Frangula alnus*
FRAXexce – *Fraxinus excelsior*
GALElute – *Galeobdolon luteum*
GALIalbu – *Galium album*
GALIbore – *Galium boreale*
GALImoll – *Galium mollugo*
GALIodor – *Galium odoratum*
GALIpalu – *Galium palustre*
GERAsylv – *Geranium sylvaticum*
GEUMriva – *Geum rivale*
GEUMurba – *Geum urbanum*
GYMNdryo – *Gymnpcarpium dryopteris*
HEPAnobi – *Hepatica nobilis*
HIERsp – *Hieracium sp.*
HYPEmacu – *Hypericum maculatum*
HYPEperf – *Hypericum perforatum*
IMPAnoli – *Impatiens noli-tangere*
IMPAparv – *Impatiens parviflora*
LATHprat – *Lathyrus pratensis*
LATHvern – *Lathyrus vernus*
LISTovat – *Listera ovata*
LONIxylo – *Lonicera xylosteum*
LUZUpilo – *Luzula pilosa*
LYCOanno – *Lycopdium annotinum*
LYSIvulg – *Lysimachia vulgaris*
MAIAbifo – *Maianthemum bifolium*
MELAnemo – *Melampyrum nemorosum*
MELAprat – *Melampyrum pratense*
MELAsylv – *Melampyrum sylvaticum*
MELInuta – *Melica nutans*
MERCpere – *Mercurialis perennis*
MILIeffu – *Milium effusum*
MOEHtrin – *Moehringia trinervia*
MYCEmura – *Mycelis muralis*
ORTHsecu – *Orthilia secunda*
OXALacet – *Oxalis acetosella*
PADUaviu – *Padus avium*
PARIquad – *Paris quadrifolia*
PHEGconn – *Phegopteris connectilis*
PICEabie – *Picea abies*
PINUsylv – *Pinus sylvestris*
POA_nemo – *Poa nemoralis*
POLYodor – *Polygonatum odoratum*
POPUtrem – *Populus tremula*
POTEerec – *Potentilla erecta*
PRIMveri – *Primula veris*
PRUNvulg – *Prunella vulgaris*
PTERaqui – *Pteridium aquilinum*
PULMoffi – *Pulmonaria obscura*
PYROrotu – *Pyrola rotundifolia*
QUERrobu – *Quercus robur*
RANUacri – *Ranunculus acris*
RANUauri – *Ranunculus auricomus*
RANUcass – *Ranunculus cassubicus*
RANUrepe – *Ranunculus repens*
RIBEalpi – *Ribes alpinum*
RIBEnigr – *Ribes nigrum*
RIBErubr – *Ribes rubrum*
RUBUidae – *Rubus idaeus*
RUBUsaxa – *Rubus saxatilis*
SOLIvirg – *Solidago virgaurea*
SORBaucu – *Sorbus aucuparia*
STACsylv – *Stachys sylvatica*
STELholo – *Stellaria holostea*
STELmedi – *Stellaria media*
STELnemo – *Stellaria nemorum*
SUCCprat – *Succisa pratensis*
TARAoffi – *Taraxacum officinale*
TILIcord – *Tilia cordata*
TRIEeuro – *Trientalis europaea*
TUSSfarf – *Tussilago farfara*
ULMUglab – *Ulmus glabra*
URTIdioi – *Urtica dioica*
VACCmyrt – *Vaccinum myrtillus*
VACCviti – *Vaccinum vitis-idaea*
VALEoffi – *Valeriana officinalis*
VEROcham – *Veronica chamaedrys*
VEROoffi – *Veronica officinalis*
VIBUopul – *Viburnum opulus*
VICIsepi – *Vicia sepium*
VICIsylv – *Vicia sylvatica*
VIOLcani – *Viola canina*
VIOLmira – *Viola mirabilis*
VIOLrivi – *Viola riviniana*

Factors influencing the species composition and richness of herb layer in old boreo-nemoral forests

Toivo Sepp and Jaan Liira

Summary

In contemporary forests, management activities and other anthropogenic disturbances are thought to be the key factors transforming stand structure and species composition in various stand layers. The aim of this research is to compare the herb layer composition in old-aged (more than 75 years) Estonian boreonemoral forests (*Aegopodium* and *Hepatica* forest site-types) that have been influenced by various intensities of forest management and other anthropogenic disturbances. According to the survey plan a managed and a near-natural forest were studied as a pair in each sub-region of both forest site-types. In addition to management activity, stand age, geographic location and tree species composition were analysed as potential influential factors.

The DCA ordination and MRPP test of herb layer composition brought out differences between the two site-types and dominant-tree-type. The MRPP test also showed a significant effect of management in general when both site-types were pooled. However, in detailed analysis, it was statistically significant only in Hepatica site-type forests. Altogether 28 species were found to have a preference for a very low or very high management intensity of a forest. The unmanaged forest sites were characterized by presence of nemoral vernal herbs e.g. *Lathyrus vernus*, *Galeobdolon luteum*, *Stellaria holostea* that typically grow in deciduous and mixed stands. Species characteristic for managed stands e.g. *Galium album*, *Tussilago farfara*, *Veronica officinalis* and *V. chamaedrys*, are mostly light demanding apophytes and prefer dry soils. Presumably, the high share of conifers, particularly in intensively managed Hepatica site-type forests can limit the growth of typical nemoral, especially vernal species. Forest management activities have mostly indirect effects on herb layer in old stands, via supporting the dominance of conifers, changed tree species composition, or thinned and more homogenous stand canopy. Enhanced light conditions lead to higher species richness, but also to changed composition in herb layer, e.g. supporting the abundance of graminoids.

Geographic location of a forest stand also appeared to affect the understorey composition and species richness, which shows that this should be taken into account in various forest surveys.

Our results suggest that silvicultural practices have to mimic more natural dynamics to achieve forest's near-natural stand structure. Such aspects as nemoral broadleaved trees, mixed stand composition and heterogeneous site conditions are important to maintain herb layer diversity.

Received June 23, 2009, revised August 17, 2009, accepted September 8, 2009