

Tartu Ülikool, ökoloogia ja maateaduste instituut

**Helviksammalde liigirikkust mõjutavad tegurid
erinevalt majandatud Eesti salumetsades**

Magistritöö

Bioloogia ja ökoinnovatsiooni eriala

30 EAP-d

Ekaterina Rozantseva

Juhendaja: Piret Lõhmus

2025

INFOLEHT

HELVIKSAMMALDE LIIGIRIKKUST MÕJUTAVAD TEGURID ERINEVALT MAJANDATUD EESTI SALUMETSADES

Selles töös võrreldakse helviksammalde ja helviksammaldest vääriselupaikade tunnusliikide liigirikkust Mandri-Eesti salumetsades 24 2 ha-suurust proovialal sõltuvalt nende majandamisviisist: üle 90 aasta vanad loodusmetsad, 30-70 aastased kuusekultuurid ja loodusliku uuenemisega metsad ning raiesmikud. Kokku leiti 36 helviksambliiki, neist kümme looduskaitsealuse huviga liigid. Helviksammalde üldine liigirikkus sõltus eelkõige majandamisviisist ja oli kuusekultuurides madalaim. Kuusekultuuri mõju helviksammalde liigirikkusele ei olnud varem Eestis uuritud. VEP tunnusliikide arv sõltus lisaks ka puistu vanusest, puistu puuliigilisest mitmekesisusest, laialehiliste eluspuude tagavarast ja jämedamõõtmelise lamapuidu tagavarast. Kännukatik (*Nowellia curvifolia*) oli vanade metsade indikaatorliik. Helviksammalde liigirikkuse säilitamiseks soovitatakse metsa majandamisel jätta jämedamõõtmelist lamapuitu ja vanad laialehilised puud.

Märksõnad: helviksamblad, salumetsad, liigirikkus, metsamajandus

CERCS kood: B270 Taimeökoloogia

FACTORS AFFECTING LIVERWORTS SPECIES RICHNESS IN DIFFERENTLY MANAGED ESTONIAN BOREO-NEMORAL FORESTS

This work compares the species richness of liverworts and liverwort woodland key habitat indicator species in 24 2 ha plots in the boreo-nemoral forests of mainland Estonia, depending on their management method: natural forests over 90 years old, 30-70 year old spruce plantations and forests with natural regeneration, and clear-cuts. A total of 36 liverwort species were found, ten of which are WKH indicator species or species of conservation concern. The overall species richness of liverworts depended primarily on the management method and was lowest in spruce plantations. The effect of spruce plantations on the species richness of liverworts had not been studied previously in Estonia. The number of WKH indicator species also depended on the age of the stand, tree species diversity of the stand, stock of living broadleaf trees, and the availability of coarse woody debris. *Nowellia curvifolia* was an indicator species of old forests. To preserve the species diversity of liverworts, it was recommended to leave the coarse woody debris and retention broadleaf trees in managed forests.

Keywords: liverworts, boreo-nemoral forests, species richness, forest management

CERCS code: B270 Plant ecology

SISUKORD

	Lk.
Sissejuhatus	4
Töö eesmärgid	8
Metoodika	8
Tulemused	10
Arutelu	20
Kirjanduse loetelu	23
Lisad	28

I. SISSEJUHATUS

1. Helviksammalde tunnused

Helviksamblad (Marchantiophyta) on üks kolmest sammaltaimedede hõimkondadest lehtsammalde ja kõdersammalde kõrval. Helviksammaldel on mitmed teiste sammaltaimedega ühised omadused, mis tulenevad sellest, et nende elutsükklis valdab gametofüüdi faas ning et neil on tunnuseid, mis eristavad neid soontaimedest ja määravad nende ökoloogiast (Goffinet 2008), nagu: juurte puudumine, kõiguvveelisuus, kiire taastumine kuivamisest, vähem eristatav hooajalisus, sigimine veekeskkonnas ja paljunemine eostega (Rydin 2008). Helviksamblaid eristavad lehtsammaldel aga arenenud eelniidi puudumine (lehtsammaldel on eelniit rohkem arenenud ja sellest võib kasvada mitu taime), sporofüüdi ehitus ning õlikehade esinemine rakkudes. Õlikehade võimalikeks funktsioonideks peetakse kaitset herbivooride ning ultraviolettkiirguse vastu, samuti aitavad vältida rakkude purunemist kuivamisel (He, Sun, ja Zhu 2013). Lehtsammalde seas ei esine tallusjaid vorme, küll aga helviksammalde seas. Kõikidel lehtedega helviksammaldel on lehed üherakukihilised ning leherood puudub, kui lehtsammaldel on leherood enamasti olemas. Kõdersamblad on ainult tallusjad ning nende sporofüüt saab püsivalt fotosünteesida ja kasvada ka peale eoste valmimist - omadus, mis eristab neid kõikidest teistest sammaltaimedest.

Gametofüüt võib helviksammaldel olla lehistunud või tallusjas. Paljunemine toimub helviksammaldel nii generatiivselt kui ka vegetatiivselt. Generatiivsel paljunemisel sugurakkude liikumine toimub vees ja sporofüütides valmivad eosed levivad vee ja tuule abil ja on väga väikesed: 6-60µm, seltsis Aytoniales kuni 200µm (Damsholt 2002). Vegetatiivsel paljunemisel uued isendid levivad kas taimeosakestena või spetsialiseerunud organite abil nagu flagellid või sigikehad. Vegetatiivsete leviste suurus on rohkem varieeruv kui on seda eostel (Crandall-Stotler, Stotler, ja Long 2008);(Ingerpuu ja Vellak 1998).

2. Helviksammalde liigirikkus maailmas ja Eestis ning looduskaitseline seisund

Maailmas on kirjeldatud umbes 7500 liiki helviksamblaid ja kõige liigirikkamad piirkonnad on mäestikud troopilises ja subtropilises vöötmes, mis pakuvad püsivalt niiskeid tingimusi (Wang et al. 2025). Ülemaailmselt on Maailma Looduskaitse Liidu (IUCN) kriteeriumite põhjal ohustatud 79 helviksambla liiki, neist esinevad Euroopas 36 liiki. Kokku on aga ülemaailmselt hinnatud ainult 114 liiki ehk suurima osa helviksammalde ohustatuse seisund on globaalselt hindamata. („The IUCN Red List of Threatened Species“, 14.05.2025 seisuga)

Euroopas on teada 461 helviksamblaliiki. Euroopa tasandil hinnatud sammaltaimedede liikidest on 22,5% ohustatud. Samas tuleb arvestada sellega, et 93 (5,3%) liiki on puuduliku andmestikuga (DD) ja nende ohustatus on teadmata. Ohustatud liikide osakaal on lehtsammaldel ja helviksammaldel Euroopas sarnane: lehtsammalde liike on ohukategooriates CR, EN ja VU – 283 (21,3%), helviksammalde liike samades kategooriates – 97 (21%), samas on puuduliku andmestikuga, (DD) helviksammalde liike natuke rohkem, kui lehtsammalde liikide puhul: vastavalt 6,3 ja 4,8%. Kõige liigirikkamad piirkonnad Euroopas on seotud mägede ja Atlandi ookeani mõjuga, mägedes on ka kõige rohkem ohustatud liike. Üle poole liikide puhul võib määrata peamised ohustavad tegured, kuigi tavaliselt liiki mõjutab mitu tegurit korraga:

loodusliku veerežiimi häired ja tulekahjud, kliimamuutused, põllumajandus, reostus jt. 17% Euroopa sammaltaimede liikidel, sh 52% ohustatud liikidel, on leitud asurkondade kahanemine (Hodgetts 2019). Kaitsealuste soontaimede, sammaltaimede ja samblikuliikide uuring Soomes näitas keskmiselt 82% asurkondade kadu erinevates kasvukohtades, kusjuures 73% langusest seletas elupaikade hävimine (Pykälä 2019).

Eestist on viimase loendi järgi teada 127 helviksambla liiki 59-st perekonnast (Vellak et al. 2015). Hiljem on nimestikku lisandunud veel *Solenostoma obovatum* (Vellak et al. 2021) ja *Calypogeia fissa* (Ingerpuu et al. 2022). Neist 2 on äärmiselt ohustatud (IUCN kategooria CR), 5 eriti ohustatud (EN), 22 on ohualtid (VU) ning 20 on ohulähedased (NT); 5 liiki peetakse Eestis väljasurnuks - IUCN kategooria RE (Ingerpuu, Vellak, ja Ehrlich 2018). Üks liik kuulub I kaitsekategooriasse, 6 – II kategooriasse (Riigi Teataja 2014a), 4 - III kategooriasse (Riigi Teataja 2014b). Seitseteist helviksambla liiki on arvatud vääriselupaiga tunnusliikideks (Anonymous 2017)

3. Mets kui helviksammalde elupaik: looduslikud mõjud liigirikkusele ja koosseisule

Helviksamblad hõlmavad hemiboreaalses metsas erinevaid kasvupindu maapinnast puutüvedeni. Mõned liigid, nagu näiteks kaunis narmik *Ptilidium pulcherrimum*, on generalistid ehk võivad kasvada erinevatel substraatidel ja eri elupaigas. Teised liigid võivad olla aga rohkem spetsialiseerunud. Puutüvedel kasvavaid liike võib jagada fakultatiivseteks ja obligatoorseteks epifüütideks. Obligatoorseteks liikideks helviksammalde hulgas võib nimetada kariksammalt *Frullania spp.* (Hämäläinen et al. 2023). Epifüütidel on tavaliselt teatud eelistusi puuliikide suhtes, mis võib osaliselt seletada koore struktuuriga ja koore pH näitajaga (Bates 1992). Näiteks on näidatud, et kuue enimlevinud puuliigi seas kasvas Soomes kõige rohkem epifüütseid sambliku- ja sammaltaimeliike (sh eraldi helviksamblaliike) haabadel (Lõuna-Soomes) ja sangleppadel (Kesk-Soomes) (Kuusinen 1996).

Lisaks elusatele puudele pakub ka kõdupuit metsas suhteliselt stabiilset ning mitmekesist elupaika, kuna võib varieeruda läbimõõdu, kõduastme ja asendi poolest (Löfroth et al. 2023). Seepärast on kõdupuit metsa helviksammaldele oluline substraat, sest seda saavad asustada erinevate ökoloogiliste eelistustega liigid. Kõdupuidul kasvavad liike saab jaotada omakorda neljaks rühmaks vastavalt suktsessiooni astmele (Söderström 1988a): fakultatiivsed epifüüdid (eluspuude liigid, mis jäävad puu langemise järel ka korbale alles), maapinna liigid ning kõdupuidu spetsialistid (epiksüülid), mis jagatakse omakorda varasemateks ja hilisemateks lähtuvalt kõdupuidu astmele. Samas, Loode-Venemaal (Kushnevsckaya, Mirin, ja Shorohova 2007) on näidatud, et iga rühma esindajad võivad kasvada teistel suktsessiooni astmetel ning suktsessiooni aste määrab vaid milline ökoloogiline rühm domineerib. Kõdupuidu spetsialistliike on helviksammalde seas rohkem kui lehtsammalde seas (Siitonen et al. 2012). See on seotud nende suurema tundlikkusega veepuuduse suhtes, mis tuleneb nende keskmiselt õrnemast ehitusest. Kõdupuidu spetsialistidest helviksamblad sõltuvad rohkem kui lehtsamblad ja samblikud majandamata vanametsade stabiilsest õhuniiskuse režiimist (Söderström 1988b). Austrias tehtud uuring näitas, et kõdupuidu spetsialistide liigirikkust piiras sademete hulk, kusjuures helviksammalde liigirikkus sõltus kõdupuidust ja sademetes rohkem, kui teistel taksonoomilistel rühmadel (Kropik et

al. 2021). Helviksammalde ohtrus kõdupuidul sõltub ka selle läbimõõdust, kõduastmest ja tüübist – rohkem kasvab liike looduslikult murdunud lamapuudel, kui kändudel (Brūmelis et al. 2017). Mõned liigid on rohkem seotud vähekõdunenud puiduga nt kännukatik *Nowellia curvifolia* (II ja III kõduaste) samas kui roomav soomik *Lepidozia reptans* ning sügis-kõrvsammal *Syzygiella autumnalis* – III ja IV kõduastmega. Lamapuude suuremat liigirikkust võrreldes kändudega on näidatud ka Eesti laanemetsades (Rajandu, Kikas, ja Paal 2009), autorid pakkusid seletuseks lamapuude suuremat niiskust.

4. Metsade majandamise mõju helviksammaldele (hemi)boreaalses vööndis

Lageraiet mõjuvad veepuuduse suhtes tundlike helviksammalde katvust ning selle taastumine toimub aeglaselt: isegi viiskümmend aastat pärast lageraiet Rootsli metsades helviksammalde katvus oli üle poole võrra väiksem kui vanemates poollooduslikes metsades, kus tehti ainult valikraied, ning rohkem mõjutatud olid kõdupuidu ja varju eelistavad liigid (Dynesius et al. 2021). Valikraiate mõju helviksammaldele on Eestis hinnatud mitmes töös. Laane-, salu- ja jänese kapsa kõdusoo metsades läbi viidud uuringus (Vellak ja Paal 1999) leiti, et 20 ehk peaaegu kolmandik kõigist leitud sammaltaime liikidest esinesid ainult majandamata metsades ning pooled neist olid seotud kõdupuiduga. Helviksammalde hulgas oli see erinevus veel drastilisem: 22 liigist esines majandusmetsades ainult üheksa, neist polnud üksi metsa vääriselupaiga tunnusliik (lehtsammalde seas esines majandusmetsades siiski üks liik, sulgjas õhik *Neckera pennata*) ning enamusi liike, mis olid leitud ainult majandamata metsades, olid seotud kõdupuiduga. Ainult ühe liigi, kauni narmiku *Ptilidium pulcherrimum*, ohtrus oli majandusmetsades kasvanud. Sarnased tulemused saadi ka siis, kui metsade kasvukohatüüpide valik oli laiem (Vellak ja Ingerpuu 2005) – liigirikkuse oluline langus toimus isegi mõõdukate raiete puhul, eriti helviksammalde seas. Lageraiete mõju oli uuritud haavikutes ning tuli välja, et sammaltaimede liigirikkus oluliselt sõltus puistu vanusest epifüütsete ja kaitsealuste, aga mitte tavalisemate kõdupuidu liikide puhul (Tullus et al. 2022).

Hooldusraiate (nt turberaie) mõju helviksammalde kooslustele on vähem negatiivne, kui lageraietel, kuid kaitsealuseid ja haruldasi liike hooldatud niisketes metsades esineb vähem, kui hooldamata vanades metsades (Tullus et al. 2018). Liigirikkust soodustasid turberaielega metsades lehtpuude esinemine ja kõdupuidu kättesaadavus (Tullus et al. 2018). Lehtpuude osakaalu vähenemine puistus on üks olulisi tegureid, mis eristab majandatavaid boreaalseid metsi looduslikest (Östlund, Zackrisson, ja Axelsson 1997).

Eestis tehtud torikseente uuringu näitel aga teatakse, et rühma liigirikkus metsades ei pruugi sõltuda otseselt metsa vanusest, vaid jämeda kõupuidu kättesaadavusest ja lehtpuude esinemisest ning mitme liigi puhul ka metsaalade siduvusest (Runnel ja Lõhmus 2017; Runnel, Miittinen, ja Lõhmus 2021). Võrdlemisi sarnane tulemus oli ka uuringus, kus võrreldi sammaltaimede ja samblike liigirikkust vanades metsades ja nooremates metsades peale lageraiet Rootsli (Rudolphi ja Gustafsson 2011): üldjuhul liike vanades metsades oli rohkem, aga kui arvestada lehtpuude ja kõdupuidu esinemist, eri vanusega metsade vahel erinevus ei olnud oluline; lisaks sammaltaimede liigirikkusele oli oluline märgalade lähedus ja lähima vanametsa suurus (tulemustes ei olnud helviksamblad eraldi lehtsammaldest välja toodud, küll

aga leitud kaitsealustest liikidest oli kuus helviksambla liiki ja kaks lehtsambla liiki ning oli mainitud, et valdav enamus helviksamblaid oli leitud kõdupuidult).

Helviksamblade tundlikkus raiete suhtes sõltub ka liigi bioloogiast. Suurte eostega, kahekojalised või harva esinevate sporofüütidega liigid olid Kanada hemiboreaalsetes metsades rohkem seotud niiskemate metsadega, kus raied olid vähem intensiivsed (Caners, Ellen Macdonald, ja Belland 2013). Siinjuures, Eestis teadaolevate helviksambla liikide seas on vegetatiivne paljunemine üsna levinud: see esineb 68 liigil, kusjuures 15 neist levivad Eestis ainult või valdavalt vegetatiivselt (Ingerpuu ja Vellak 1998).

5. Eesti salumetsad

Salumetsad on viljakatel gleistunud pruunmuldadel metsad, enamasti kuuselehtsegametsad ja kuusikud. Salumetsad jagunevad kaheks tüübiks: naadi kasvukohatüübiks ja sellest märjema mullaga sõnajala kasvukohatüübiks (E. Lõhmus 1984).

Isegi püsimeetsanduse sertifikaatidega tunnustatud ja loodusliku uuendusega majandusmetsad, mis ei erine vanadest metsadest puuliigilise koosseisu ega ka peenema kui 20 cm kõdupuidu saadavuse poolest, eristuvad sama kasvukohatüübiga vanadest metsadest. Nagu A. Lõhmus ja Kraut (2010) näitavad, vanemad metsad – sõltumata kasvukohatüübist – on rikkamad vanade lehtpuude, jämeda (üle 20 cm) kõdupuidu ja tüügaspuidude poolest ning majandatavatest metsadest hõredamad. Jämeda kõdupuidu saadavuse erinevus vanade ja majandusmetsade vahel oli aga eriti suur salumetsades, eriti III-V kõduastmetes, seega just salumetsad kaotavad rohkem potentsiaalseid elupaiku epiksüülsetele organismidele. Selle põhjuseks võivad olla harvendus-, valik- ja sanitaarraied. Looduslikes tingimustes Eesti salumetsad võivad suksessiooni käigus kujuneda nii kuusikuteks, kui ka sega- või laialehilisteks metsadeks, kuid majandamise intensiivsusega puurindes kasvab kuuskede osakaal (Liira ja Sepp 2009).

Hiljutises uuringus, kus muuhulgas tehti ka salumetsade sammaltaimede inventuuri (A. Lõhmus et al. 2021), leiti salumetsades kokku 37 helviksamblaliiki. Lisaks sellele nimestikule on kirjanduses salumetsades kõdupuidul mainitud veel kolme helviksambla liiki (Rajandu, Kikas, ja Paal 2009) ja veel ühte liiki laane- ja salumetsade uuringus (Vellak ja Paal 1999), ehk kokku on Eesti salumetsadest teada 41 helviksamblaliiki.

Võrreldes teiste metsakasvukohatüüpidega leiti salumetsades kõige rohkem hemerfoobseid ehk „inimesi vältivaid“ helviksamblaliike (seitse), kui näiteks soostunud metsades (kuus), madalsoometsades sh lodumetsades (neli), siirdesoometsades (kolm) ning lammi- ja rabastunud metsades (mõlemas kaks liiki) (Vellak ja Ingerpuu 2005). Viimati viidatud töös leiti ka, et majandamata salumetsas leidis keskmiselt 13 liiki ning mõõdukalt ja intensiivselt majandatud salumetsades vastavalt 3 ja 3,5 liiki. Vellak ja Paal (1999) näitasid, et 13 liiki olid seotud ainult majandamata salu- ja laanemetsadega, aga on vähe teada, millised tegurid mõjuvad liigirikkust majandusmetsas ning kuidas liigirikkus muutub peale lageraiet.

II. TÖÖ EESMÄRGID

Käesoleva töö eesmärgid on järgmised:

1. Hinnata puistu vanuse (lageraiesmikust vana looduspõlviku) ja uuendusviisi (loodusliku uuendusega või istutatud metsad) mõju helviksammalde liigirikkusele ja koosluste koosseisule salumetsades.
2. Hinnata puistu struktuuri tunnuste mõju helviksammalde liigirikkusele. Hüpotees on, et puistu vanuse mõju liigirikkusele võib olla väiksem, kui vanade metsadega seostatavate metsastruktuuri tunnuste mõju. Vanu metsi majandusmetsadest eristatavate tunnustena peetakse silmas (A. Lõhmus ja Kraut 2010 järgi): metsa tihedust, jämedamõõtmelise lamapuidu tagavara, vanade lehtpuude esinemist puistus, tüügaspuidu arvu jt. tunnuseid.
3. Hinnata ülalnimetatud tegurite mõju helviksammaldest vääriselupaikade tunnusliikidele.

III. METOODIKA

1. Proovialade valik ning välitööd

Välitööd teostati Keskkonnainvesteeringute Keskuse ja Tartu Ülikooli koostööprojekti „Kaitsealuste salu- ja laanemetsade loodusväärtuselise seisundi hindamine“ (KIK projekt nr 16288) raames 2020. aasta suvel. Proovialad valiti projekti raames salu- ja laanemetsade kaitse alla võetavatest aladest Eesti mandriosas (vt Lisa 1, alade näited – Lisa 1a-d). Puistu vanuse (lageraiesmikust vana looduspõlviku) ja uuendusviisi (loodusliku uuendusega või istutatud metsad) mõju hindamiseks piiritleti nelja tüüpi alad:

1. Looduspõlvik ehk referentsala: puistu keskmine vanus > 90 aasta ja teke looduslik, hooldusraieid pole vähemalt 20 aastat olnud ja puistu on kuivendamata;
2. Kuuse kultuurpuistu vanuses 30-70 aastat: istutatud või külvatud kuuse osakaal esimeses rindes metsaregistri andmetel üle 50%;
3. Looduslikult uuenenud puistu vanuses 30-70 aastat, hooldusraieid ei olnud vähemalt 20 aasta jooksul tehtud;
4. Raiesmikud: lageraie oli tehtud viimase 15 aasta jooksul, nii istutatud puude kui ka loodusliku uuenemisega.

Igal metsaalal piiritleti välitööde eel kaardikihil prooviala suurusega 2 ha, kus viidi läbi standardne pindalaseoseline aeginventuur (A. Lõhmus, Lõhmus, ja Runnel 2018). Prooviala piirid valiti võimalikult neljakandilised ja välditi metsasihte, teid, ojasid ja muid maastiku elemente, mis võivad servaeefekti tekitada. Iga prooviala inventuur kestis neli tundi. Inventuuri käigus koostas magistratöö autor võimalikult täieliku helviksammalde liiginimekirja, otsides neid kõigilt võimalikelt proovialal olnud kasvupinna tüüpidelt. Iga leitud liigi kohta registreeriti kõik substraadid, millel liik leiti ning hinnati liigi ohtrus skaalas 1 kuni 5, loetledes liigi asustatud kasvupindu alal: 1 –

üks leid, 2 – 2 kuni 5 kasvupinda, 3 – 6 kuni 15, 4 – 16 kuni 100, 5 – üle 100 kasvupinna ala kohta (Remm et al. 2013 metoodika järgi). Substraadi kirjeldus sisaldas substraadi tüüpi (eluspuu, 10 cm ja jämedam kõdupuit, peen kõdupuit, känd, maapind, tormiheite juurestik, tüügas- või surnud puu, kivi), puuliiki, kasvupinda (koor või puit) ja kõduastet (I-V). Kõduastme skaala määratleti järgnevalt: 1. aste – koorega kaetud puu; 2. aste – kõva, ilma kooreta puu; 3. aste – kergelt pehmenenud, nuga läheb 1 cm sügavuselt puusse; 4. aste – pehme, noa saab 5 cm sügavuselt puusse lükata; 5. aste – väga pehme, paljaste kätega kergesti laialilõhutav (A. Lõhmus ja Kraut 2010)

Ala tüübi, metsa kasvukohatüübi, peapuuliigi ja keskmise vanuse andmed võeti Metsaregistrist. Iga prooviala kohta oli võimalik kasutada ka puistu struktuuriandmeid, mille kogusid KIK projekti täitjad Raido Kont jt. Nende hulka kuuluvad eluspuude koosseis ja tagavara, liituvus, puistu puuliikide Shannoni indeks, kändude arv, lamapuude tagavara eri kõduastmes jm.

2. Taksonoomia ning keerukate liikide käsitlemine

Liikide taksonoomia järgib viimast Eesti samblaliikide loendit (Vellak et al. 2015) ning punase nimestiku ohukategooriad on välja toodud viimase aruande järgi (Ingerpuu, Vellak, ja Ehrlich 2018)

Mõned taimed määrati liigini juba metsas. Juhul, kui see ei olnud võimalik, koguti eksemplarid kaasa edasiseks laboris määramiseks. Selleks kasutati peamiselt kahte määrajat (Ingerpuu ja Vellak 1998; Damsholt 2002), niitsammalde perekonna *Cephalozia* spp. liikide puhul lisaks kasutati ka eraldi määrajat (Potemkin ja Sofronova 2013). Mõne rühma puhul, nt kottsammalde perekonna (*Calypogeia* spp.) määramiseks on oluline, et rakkudes säiliksivad õlikehad. Seepärast koguti need zip-kilekottidesse ja hoiti määramistööni jahedas.

Kahte kottsambli liiki – Neesi kottsammal *Calypogeia neesiana* ja mets-kottsammal *Calypogeia integristipula* – on vegetatiivsete tunnuste järgi omavahel raske eristada ning ühe taime määrang võib koolkondade vahel ka erineda. Näiteks, kuigi tingimused Eesti ja Leningradi oblasti metsades on sarnased, on Eesti töödes sagedamini esindatud liik *Calypogia neesiana* ning Leningradi oblasti töödes liik *C. integristipula*. Kuna autor on algselt õppinud helviksambलाई määrama Peterburis, siis võivad mõned eksemplarid, mis selles töös määrati kui liigiks *C. integristipula*, osutada Eesti koolkonna spetsialistide poolt määratuks kui liik *C. neesiana*.

Helviksammalt proonikute perekonnast (*Fossombronia* sp.) ei saanud liigini määrata, kuna eksemplar oli steriilne ja tal puudusid määramiseks vajalikud eosed.

3. Andmete töötlemine

Ala tüübi ja peapuuliigi mõju liigirikkuusele hinnati ühefaktorilise dispersioonianalüüsi (ANOVA) abil.

Proovialade puistu keskmise vanuse andmed võeti metsaregistris, raiesmike puhul arvestati vanuseks viimasest lageraiest möödunud aastate arv.

Lamapuidu kõduastmete ja diameetriklasside järgi oli iga ala kohta arvatud Shannoni mitmekesisuse indeks R paketti „vegan“ abil (Oksanen, Simpson, ja Blanchet 2022).

Struktuuri numbriliste näitajate mõju analüüsiks oli kasutatud lineaarregressiooni funktsioon „lm“ R baaspakettist. Graafikute koostamiseks kasutati R paketti „ggplot2“ (Wickham 2016). Jääkide normaaljaotust kontrolliti histogrammidega.

Puistu vanuse ja ala tüübi mõju metsastruktuuri tunnustele hinnati Poissoni üldiste lineaarsete mudelite abil, funktsioon „glm“ R baaspakettist.

Aladel esinenud liikide ohtruse alusel tehtud NMDS (*Non-metric multidimensional scaling*) ordinatsiooni analüüsiks kasutati funktsiooni „metaMDS“ R-pakettist „vegan“. Indikaatorliikide analüüs viidi läbi R paketi „indicspecies“ abil (De Cáceres et al. 2010). Selle analüüsiks kasutatakse koosluste andmeid, kus on liikide esinemine või ohtrus uuritud aladel, ning jagatakse alad ühe kriteeriumi järgi mitmeks rühmaks. Selles töös kasutati liikide ohtruse andmeid 19 metsaalal ehk uuritud alad v.a. raiesmikud ning jagati need alad sõltumatult ala tüübist kahel viisil: alad, mis olid harvendatud või jäid harvendamata viimase 20 aasta jooksul ning puistu keskmise vanuse järgi kolmeks rühmaks (30-40 aastat, 50-70 aastat ja 90-115 aastat). Harvendusraied olid kahes kuusekultuuris ja ühes loodusliku uuenemisega metsas. R paketiga „indicspecies“ võib kasutada nii indikaatorväärtuse (*Indicator Value*) indeksit kui ka Pearsoni korrelatsiooni ϕ koefitsienti (*Pearson's phi coefficient of association*); analüüsimisel prooviti mõlemat ning võrreldi saadud tulemusi.

IV. TULEMUSED

1. Helviksamblaliikide nimekiri

Salumetsa 24 proovialalt leiti kokku 36 helviksamblaliiki (Tabel 1). Neist oli kaheksa vääriselupaiga tunnusliiki ja kaks III kaitsekategooria liiki - Helli ebatähtleht (*Crossocalyx hellerianus*) ja süstjas skapaania (*Scapania apiculata*); viimatimainitud liik kuulus ka punasesse nimestikku (kategoorias „Ohulähedane“). Samasse ohukategooriasse kuulub ka uuringus leitud liivskapaania (*Scapania mucronata*). Neli liiki leiti ainult vanadest metsadest ning neli ainult raiesmikelt. Kõige sagedasemad liigid olid erilehine kammtupik (*Lophocolea heterophylla*, leitud 96% aladelt), kaunis narmik (*Ptilidium pulcherrimum*, 96%), korbasöörik (*Radula complanata*, 92%), harilik raunik (*Plagiochila asplenioides*, 87%), kännukatik (*Nowellia curvifolia*, 67%) ja roomav soomik (*Lepidozia reptans*, 58%).

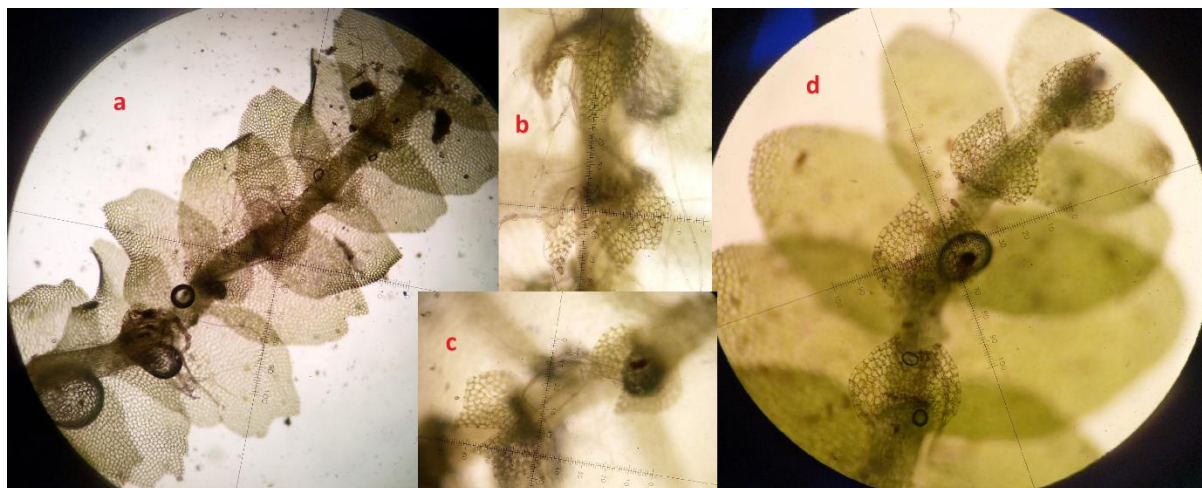
Tabel 1. Proovialadelt leitud liigid ning nende esinemissagedus prooviala tüübi kaupa (sulgudes olev arv tähistab uuritud proovialade arvu): 1 - looduslikud metsad, >90 a; 2 - kuusekultuurpuistu, 30-70 a; 3 - looduslikult uuenenud metsad, 30-70 a; 4 - raiesmikud <15 a. Eraldi on välja toodud looduskaitsealiselt tähelepanuväärsed liigid (SPEC), s.t need, mis on vääriselupaiga tunnusliigid (VEP), looduskaitsealused (kaitsekategooria III) ja/või kuuluvad punasse nimestikku (ohukategooria NT - ohulähedane).

Liik	SPEC	Ala tüüp			
		1 (N=6)	2 (N=6)	3 (N=7)	4 (N=5)
<i>Aneura pinguis</i> (L.) Dumort.		1			
<i>Barbilophozia barbata</i> (Schmidel ex Schreb.) Loeske		1	1	1	
<i>Blepharostoma trichophyllum</i> (L.) Dumort.		4	2	5	
<i>Calypogeia fissa</i> (L.) Raddi			1		
<i>Calypogeia integristipula</i> Steph.				1	
<i>Calypogeia muelleriana</i> (Schiffn.) Müll.Frib.		5	3	1	
<i>Calypogeia neesiana</i> (C.Massal & Carestia) Müll.Frib.				1	
<i>Calypogeia suecica</i> (Arnell & J.Perss.) Müll.Frib.		3	1	3	
<i>Cephalozia bicuspidata</i> (L.) Dumort.		3	4	4	
<i>Cephaloziella divaricata</i> (Sm.) Schiffn.					1
<i>Cephaloziella rubella</i> (Nees) Warnst.				1	
<i>Chiloscyphus pallescens</i> (Ehrh. ex Hoffm.) Dumort.				1	
<i>Chiloscyphus polyanthos</i> (L.) Corda		1		1	
<i>Crossocalyx hellerianus</i> (Nees ex Lindenb.) Meyl.	VEP, III	1			
<i>Fossombronina</i> sp. Raddi					1
<i>Frullania dilatata</i> (L.) Dumort.	VEP	2		1	
<i>Fuscocephaloziopsis lunulifolia</i> (Dumort.) Váňa & L.Söderstr.		2		1	
<i>Lejeunea cavifolia</i> (Ehrh.) Lindb.	VEP	1		1	
<i>Lepidozia reptans</i> (L.) Dumort.	VEP	5	3	6	
<i>Lophocolea heterophylla</i> (Schrad.) Dumort.		6	6	7	4
<i>Lophozia ventricosa</i> (Dicks.) Dumort.		2	1	1	
<i>Marchantia polymorpha</i> L.				1	2
<i>Nowellia curvifolia</i> (Dicks.) Mitt.	VEP	6	4	6	
<i>Pellia endiviifolia</i> (Dicks.) Dumort.					1
<i>Pellia epiphylla</i> (L.) Corda					1
<i>Pellia neesiana</i> (Gottsche) Limpr.			1		
<i>Plagiochila asplenioides</i> (L.) Dumort.		6	6	7	2
<i>Plagiochila porelloides</i> (Torrey ex Nees) Lindenb.				1	1

<i>Ptilidium ciliare</i> (L.) Hampe		1			
<i>Ptilidium pulcherrimum</i> (Weber) Vain.		6	6	7	4
<i>Radula complanata</i> (L.) Dumort.		6	6	7	3
<i>Riccardia latifrons</i> (Lindb.) Lindb.	VEP	2	3	1	
<i>Riccardia palmata</i> (Hedw.) Carruth.	VEP	2		1	
<i>Scapania apiculata</i> Spruce	VEP, III, NT	1			
<i>Scapania mucronata</i> H.Buch	NT		1		
<i>Syzygiella autumnalis</i> (DC.) K.Feldberg, Váňa, Hentschel & J.Heinrichs	VEP	4	1	4	
Liike kokku		23	17	25	10
Liike keskmiselt proovialal (sulgudes on standardhälve)		12 (2,28)	8,3 (1,97)	10,3 (3,45)	4 (1,22)

2. Uus helviksambla liik Eesti nimestikus

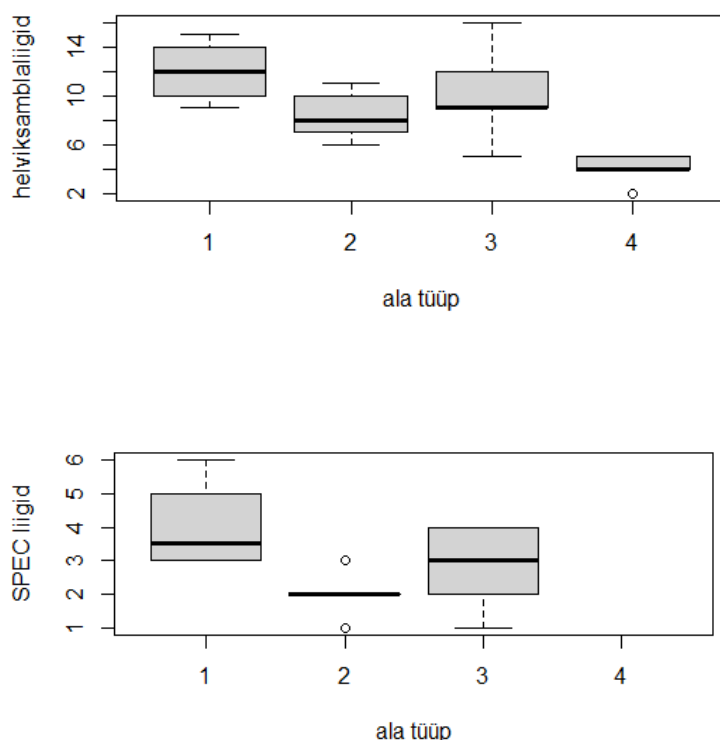
Ühelt salumetsa proovialalt Järvamaalt (Käru 2) leiti lõhe-kottsammalt *Calypogeia fissa*, mida ei olnud varem Eestist kogutud materjalidest määratud (Joonis 1). Hilisemal selle perekonna liikide materjali Tartu Ülikooli herbaariumis läbi vaatamisel tuli välja, et mõned selle liigi eksemplarid olid varem määratud teise liigina, Mülleri kottsamblana (*Calypogeia muelleriana*) (Ingerpuu et al. 2022). Peamine erinevus kahe liigi vahel on selles, et kottsambla *C. fissa* kõhtlehed on lõhestunud nii, et sisselõike põhja ja risoidide vahele jääb umbes kaks rakku, kuid kottsamblal *C. muelleriana* on neid rakke kolm kuni kuus. Lisaks on lõhe-kottsamblal kõhtlehtedel sageli küljes üks hammas, mis Mülleri kottsamblal esineb väga harva, ning ka lehed on lõhe-kottsamblal sagedamini kahetipulised (Damsholt 2002).



Joonis 1. Lõhe-kottsambla *Calypogeia fissa* võsu (a – vaade taimetele altpoolt; b, c – kõhtlehed) ning Mülleri kottsambla (*Calypogeia muelleriana*) võsu (d – vaade altpoolt) võrdlus. Kottsammal *C. fissa* oli kogutud Käru proovialalt Järvamaalt, ning Mülleri kottsammal Kuninga-Rimmu proovialalt Viljandimaalt 2020. aasta suvel. Suurendus x100. Koguja ja piltide autor - Ekaterina Rozantseva.

3. Liikide esinemist määravad tegurid

Ühefaktoriline dispersioonianalüüs ANOVA näitas olulist ala tüübi mõju helviksammalde ($F_{df=3} = 10,79$, $p < 0,001$) liigirikkusele; isegi kui arvati võrdlusest välja raiesmikud, oli ala tüübi mõju peaaegu oluline ($F_{df=2} = 2,768$, $p = 0,093$) ning kuusekultuurid olid liigivaesemad kui teised metsad (joonis 2, tabel 1). Kõige rohkem helviksamblaliike esines kokku loodusliku uuenemisega metsades (3. tüüp) ja vanades looduspetsades (1. tüüp) ning kõige liigivaesemad olid raiesmikud (4. tüüp, Tabel 1). Ka alade keskmine liigirikkus oli kaks-kolm korda kõrgem vanades looduspetsades ning loodusliku uuenemisega metsades võrreldes raiesmikuga (Tabel 1). Kaitsealuseid liike, Helli ebatähtlehikut (*Crossocalyx hellerianus*) ja süstjast skapaaniat (*Scapania apiculata*) leiti ainult vanadest looduspetsadest, mõlemad liigid esinesid jämedal kõdunenud lamapuul ning lisaks ka kännul (Helli ebatähtlehik) ja peenel kõdunenud lamapuul (süstjas skapaania). Raiesmikelt ei leitud ühtegi helviksamblaliiki, mis oleks kaitsealune, ohustatud või metsa vääriselupaiga tunnusliik. VEP tunnusliikide esinemine sõltus ala tüübist ($F_{df=2} = 6,376$, $p = 0,009$), enam oli neid vanades metsades (mediaan 3,5 liiki ala kohta) (joonis 2).



Joonis 2. Helviksammalde (ülemine joonis) ja helviksammaldest VEP-i liikide (alumine) keskmine liigirikkus eri tüüpi aladel. Tüüpide koodid: 1 – looduspets, > 90 aasta vana; 2 – kuuse kultuurpuistu vanuses 30-70 aastat; 3 – looduslikult uuenenud puistu vanuses 30-70 aastat; 4 – raiesmikud. Jooni kastide see on mediaanväärtus, kastide piirid on ülemine ja alumine kvartiilid, vurrude tipud on maksimaalne ja minimaalne väärtus. Valim: vt Tabel 1.

Puistu struktuuri tunnused, mille mõju helviksammalde liikide arvule leiti kas kõikide alade või ainult metsaalade puhul ($r^2 > 0,2$ või $p\text{-väärtus} < 0,05$) on välja toodud tabelis 2. Puistu esimese rinde peapuuliigi keskmise vanuse, puistu puuliigilise koosseisu Shannoni indeksi, liituvuse, kändude tagavara, kaskede arvu ja eluspuude tagavara gruppide erinevuse oluline mõju on seotud raiesmikega, kus nende tunnuste väärtused olid metsa gruppidest madalamad (puistu Shannoni indeks, liituvus, eluspuude tagavara) või kõrgemad (kändude tagavara). Risu, ehk < 7 cm läbimõõduga kõdupuidu, tagavara negatiivne mõju ja lamapuude kõduastmete mitmekesisuse Shannoni indeksi positiivne mõju aga võrdlemisi sama nii metsades kui ka koos raiesmikega (risu regressiooni jäägid kõikidel aladel kalduvad normaalsest jaotusest, kuid vaid metsa aladel mitte). Olulist seost helviksammalde kogu liigirikkuse ja lamapuude (> 20 cm läbimõõdus) tagavara vahel ei leitud.

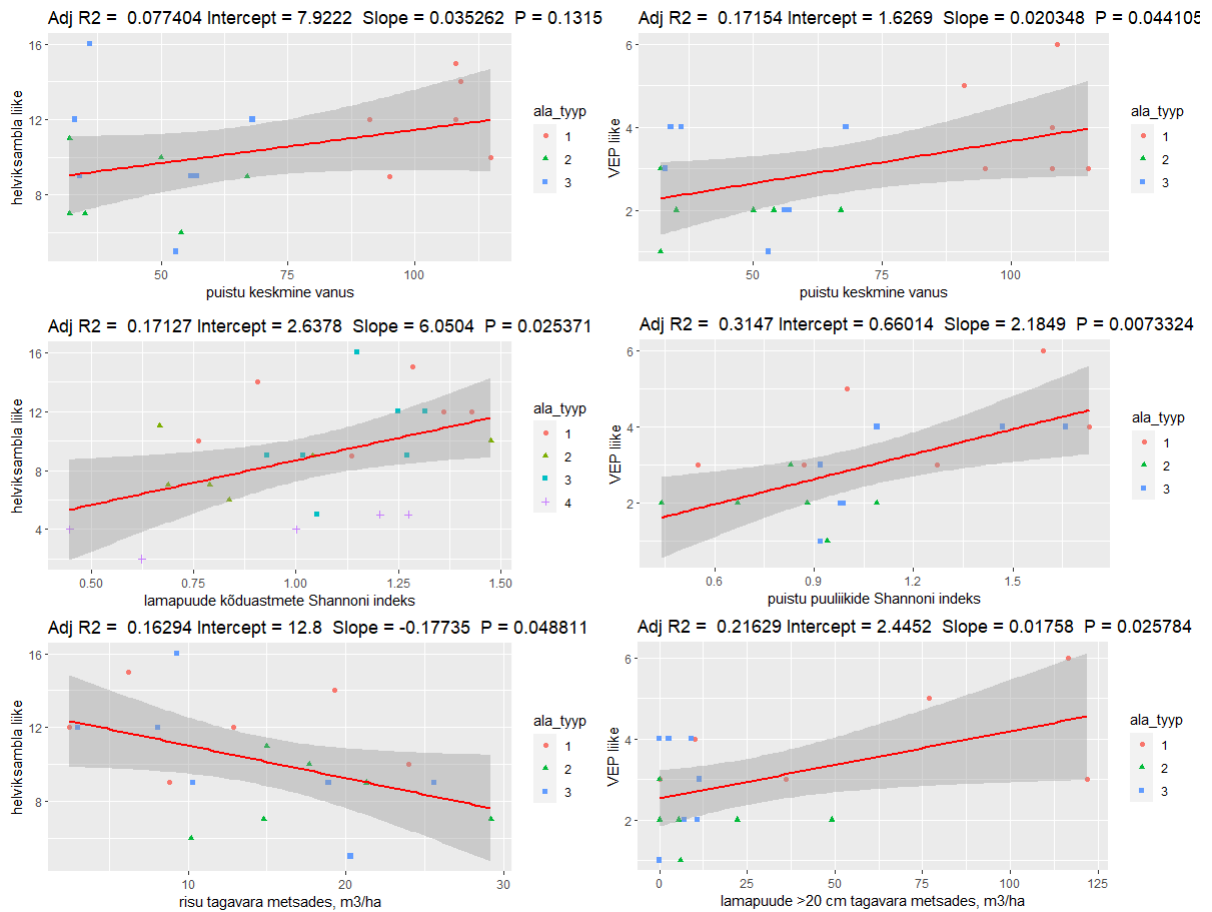
Vääriselupaikade tunnusliigid leiti ainult metsaaladel ning need metsastruktuuri tunnused, millel polnud olulist mõju üldisele helviksammalde, mõjutasid siiski oluliselt VEP tunnusliikide arvu. Need olid puistu esimese rinde peapuuliigi keskmine vanus, puistu puuliigilise koosseisu Shannoni indeks, laialehiliste eluspuude ja lamapuude (> 20 cm läbimõõdus) tagavara. Samas risu tagavara ja lamapuidu kõduastmete mitmekesisuse Shannoni indeks, mis mõjutasid üldist helviksammalde liigirikkust, olulist mõju VEP tunnusliikidele ei omanud.

Helviksammalde üldliigirikkusele ja helviksammaldelt VEP tunnusliikidele oluliste tegurite mõju on näidatud regressiooni graafikutena joonisel 3.

Analüüsitud struktuuritunnused on välja toodud Lisas 2. Helviksambliikide arv substraadi tüübi ja puuliigi järgi on esitatud Lisas 4. Alade arv, kus olid leitud helviksambla liigid eri substraatide järgi on esitatud Lisas 5, sealjuures enam liike leiti lamapuudel ja kändudel (mõlemal 20 liiki).

Tabel 2. Puistu struktuuri tunnused, mille mõju helviksammalde kõikide ja VEP tunnusliikide arvule leiti kas kõikide alade või ainult metsaalade puhul ($r^2 > 0,2$ või p -väärtus $< 0,05$). VEP tunnusliikide puhul on välja toodud ainult tunnused, mis olid olulised kas metsade kogu liigirikkusele või VEP tunnusliikide arvule. * – kändude tagavara mõjutas liigirikkust negatiivselt

Puistu struktuuri tunnus	Kõikidel aladel			Vaid metsad		
	R^2_{adj}	F (1,22)	p-väärtus	R^2_{adj}	F (1,17)	p-väärtus
Kõik helviksamblaliigid						
Peapuuliigi keskmine vanus	0,407	16,8	<0,001	0,077	2,51	0,132
Puistu Shannoni indeks	0,4	Df=21 15,83	<0,001	0,044	1,825	0,1944
Liituvus	0,228	7,809	0,011	-0,015	0,726	0,406
Kaskede arv, ha	0,167	5,606	0,027	0,025	1,462	0,2432
Eluspuude tagavara, ha	0,389	15,63	<0,001	-0,035	0,396	0,537
Risu tagavara, ha	0,119	4,097	0,055	0,1629	4,504	0,049
Lamapuude kõduastmete Shannoni indeks	0,171	5,753	0,025	0,125	3,559	0,076
Kändude tagavara, ha*	0,196	6,614	0,017	-0,007	0,883	0,36
Lamapuude tagavara (>20cm), ha	0,012	1,289	0,268	-0,042	0,28	0,603
VEP-i liigid						
Puistu keskmine vanus				0,256	5,85	0,027
Puistu Shannoni indeks				0,337	10,15	0,005
Laialehiliste puude tagavara, ha				0,303	8,843	0,008
Lamapuude kõduastmete Shannoni indeks				0,046	1,866	0,19
Lamapuude tagavara (>20cm), ha				0,216	5,968	0,026

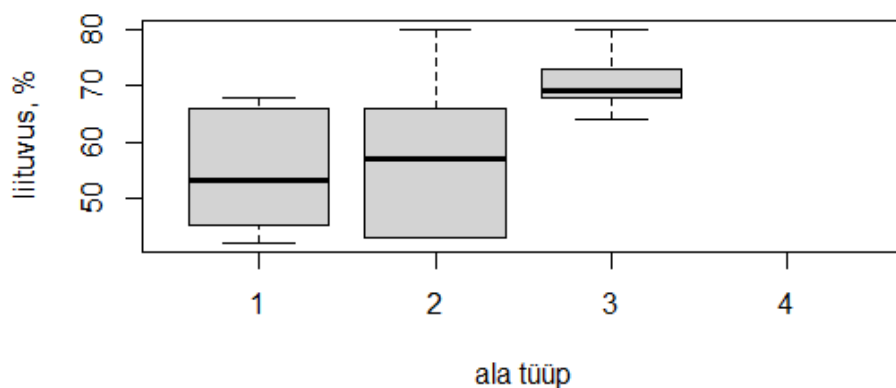
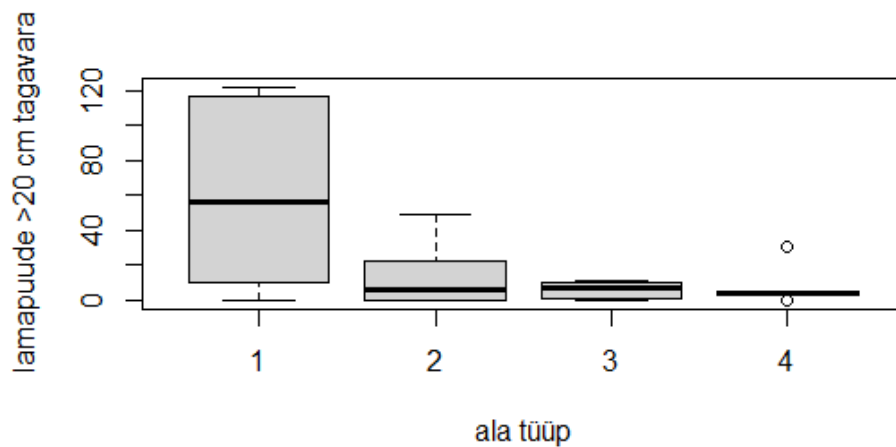


Joonis 3. Helvixsammalde liigirikkust mõjutavad puistu struktuuri tunnused

Puistu keskmise vanuse ja ala tüübi mõju metsastruktuuritunnustele on esitatud üldiste lineaarsete mudelite tulemustena lisa 3.

Risu tagavara oluliselt sõltus ala tüübist ja oli kuusekultuurides suurem. Laialeheliste puude tagavara oli oluliselt kõrgem loodusliku uuenemisega nooremates metsades ning kasvas vanusega. Jämedamõõtmelise >20 cm lamapuude tagavara oli oluliselt suurem vanades metsades ning ka kasvas vanusega. Puistu liituvus langes vanusega, kuid oli kõrgem loodusliku uuenemisega nooremates metsades (joonis 4).

Lamapuude kõduastmete mitmekesisuse Shannoni indeks ega puistu puuliigiline Shannoni indeks oluliselt ei sõltunud vanusest ega ala tüübist.



Joonis 4. Jämedamõõtmelise kõdupuidu keskmine tagavara (ülemine joonis) ja liituvus (alumine) erinevat tüüpi aladel. Ala tüüpide koodide vasteid ja valimid vt Tabel 1.

4. Indikaatorliikide analüüs

Indikaatorliikide analüüs näitas ühe liigi puhul eelistusi kindla prooviala tüübiga. Laiahõlmaline rikardia (*Riccardia latifrons*) osutus indikaatorliigiks metsadele, kus oli harvendus- või valgustusraie viimase 20 aasta jooksul tehtud ($p=0,05$ indikaatorväärtuste analüüsi ja $p=0,046$ korrelatsiooni puhul). Kännukatik (*Nowellia curvifolia*) osutus vanade (90-115 aastat) metsade indikaatorliigiks ainult korrelatsiooni mudeli puhul ($p=0,043$). Individuaalväärtuste analüüs (*Indicator Value index*) oli aga vähem tundlik liikide suhtes, mis esinevad kõigis alade rühmades, nagu seda oli ka kännukatiku puhul.

Tabel 4. Looduskaitseliselt tähelepanuväärsete helviksamalde esinemissagedus (esinemisi proovialadel) peamistel substraatidel uuritud salumetsades lähtuvalt prooviala tüübist (I – loodusmets, > 90 aasta vana; II – kuuse kultuurpuistu vanuses 30-70 aastat; III – looduslikult uuenenud puistu vanuses 30-70 aastat). Kalkkriipsuga eristatud numbrid päises näitavad vastavalt proovialade arvu, kus antud substraadi tüüpi esines ning kust helviksamblaid ka registreeriti (olenemata liigist) ning antud prooviala tüübi valimi suurus. Tärniga * on märgistatud, kui eluspuudest liik oli leitud ainult lehtpuudel

Liik	Känd			Jäme lamapuit >10 cm			Eluspuu			Peen lamapuit <10 cm		
	I 5/6	II 5/6	III 7/7	I 6/6	II 6/6	III 7/7	I 6/6	II 6/6	III 7/7	I 6/6	II 6/6	III 7/7
<i>Frullania dilatata</i>							2*		1*			
<i>Lejeunea cavifolia</i>							1*					
<i>Crossocalyx hellerianus</i>	1			1								
<i>Lepidozia reptans</i>	4	2	3	2	1	4	3*		2	2	1	2
<i>Nowellia curvifolia</i>	2	1	1	6	3	5				4	1	3
<i>Riccardia latifrons</i>	2	1	1	1	1						1	1
<i>Riccardia palmata</i>	1			2		1						
<i>Scapania apiculata</i>				1						1		
<i>Scapania mucronata</i>					1							
<i>Syzygiella autumnalis</i>	2		3	3		1	3*	1*	1*	2		1
KOKKU LIIKE	6	3	4	7	3	4	4	1	3	4	3	4
sarnase ökoloogiaga sagedasemad liigid												
<i>Radula complanata</i>	2	1		1		3	5*	5	7	2	1	
<i>Cephalozia bicuspidata</i>	1		1	2	4						2	1
<i>Blepharostoma trichophyllum</i>	2	2	3	3	2	3	2		2*	2		1

V. ARUTELU

1. Helviksambliikide nimekiri

Kokku leiti uuritud 19 salumetsast 32 helviksambla liiki, neist üheksa vääriselupaikade tunnusliiki. See on 29 liiki 41-st, mis oli varem teada Eesti salumetsadest (Vellak ja Paal 1999; Rajandu, Kikas, ja Paal 2009; A. Lõhmus et al. 2021). Lisaks neile leiti käesolevas töös veel harilikku parbikut (*Barbilophozia barbata*) ja liivskapaaniat (*Scapania mucronata*), millede esinemisest Eesti salumetsades ei olnud varem teada ning lõhe-kottsammalt (*Calypogeia fissa*) ei olnud varem teada ka kogu Eestist. Käesolevas uuringus ei leitud aga ohulähedast (NT) kuid kahes eeltoodud töös mainitud helviksammalt - haisvat maakarikat (*Geocalyx graveolens*). Neli helviksambla liiki, mida leiti ainult raiesmikelt (Tabel 1), olid seotud häiritud maapinnaga.

2. Majandamisviisi mõju

Uuringust selgus, et helviksammalde üldine liigirikkus ja helviksammaldest VEP tunnusliikide esinemine salumetsades sõltus oluliselt ala tüübist ning kuusekultuurid ja raiesmikud olid neist kõige liigivaesemad. See tulemus oli ootuspärane, sest uuritud kuusekultuurides oli madal eluspuude mitmekesisus ning oluliselt väiksem jämedamõõtmelise lamapuidu ja ka kõrgemate kõduastmetega kõdupuidu tagavara. See tähendab aga madalamat liikidele sobivate substraatide mitmekesisust, eriti kõdupuidu ja puutüvede spetsialistidele, sest kuuse tüvedel kasvavad tavaliselt ainult generalistid (näiteks eluspuudel registreeritud 11 liigist kuus leiti kuuskedel – Lisa 4). Liituvus oli küll kuusekultuurides sarnane vanadele metsadele (joonis 4), kuid oluliselt madalam kui loodusliku uuenemisega metsades. Võib spekuloida, et loodusliku uuenemisega nooremates metsades olev madal jämedamõõtmelise kõdupuidu saadavus sai kompenseeritud niiskusega, mida pakub varjuline keskkond.

Siinkohal on oluline mainida, et Eestis pole varem uuritud helviksammalde liigirikkust kuusekultuurides. Seni on Majandamisviisi mõju uuringutes sammaldele (sh helviksammaldele) võrreldud majandatavaid ja majandamata metsi (Vellak ja Paal 1999), majandatavaid ja majandamata metsi eri vanuses (Rajandu, Kikas, ja Paal 2009), vanu poollooduslikke, küpseid majandusmetsi ja raiesmikkekuivendatud soometsades (Remm et al. 2013), või siis turberaiete mõju (Tullus et al. 2018) ja vanuse mõju loodusliku uuenemise puhul peale lageraiet (Tullus et al. 2022). Ka otsides kuusekultuuride elurikkuse uuringuid väljaspool Eestit leiti ainult mõned. Kuusekultuuride elurikkusest kirjutati ülevaatlikult Rootsisis (Strengbom et al. 2011), kuigi sealgi rõhutati, et kohaseid uuringuid on puudu ja anti pigem eksperthinnangut, mis ei puudutanud sammaltaimi. Kõige sobilikum leitud uuring võrdleb looduslikku metsauuenemist peale lageraiet kuusekultuuridega nii peale lageraiet kui ka endiste põldude peal ning majandamisviisi mõju sammaltaimedele Kagu-Kanadas (Ross-Davis ja Frego 2002), kuigi neil puudusid vanadest metsadest referentsalad (samal loodusliku uuenemisega metsade vanus kerkis 109 aastani, mis on võrreldav 1. tüüpi metsade vanusega käesolevas uuringus). Ka eelpool mainitud Kanadas tehtud uuringus ei leitud seost puistu vanuse ja helviksammalde liigirikkuse vahel, kuid kultuurpuistutes leiti aga lausa kaks korda vähem liike kui loodusliku uuenemisega

metsades: kui loodusliku uuenemisega metsades leiti 24 liiki ning 10 neist olid selle majandamisviisi spetsiifilised, siis mõlemat tüüpi kuusekultuurides leiti ainult 12; kõige vähem oli kultuurides kõdupuiduspetsialiste. Ka mitmekesisus oli kultuurides madalam. Autorid seostasid liigirikkuse erinevust struktuuritunnustega, eelkõige okaste kõdu esinemist lehtede kõdu asemel ning tasasema mikroreljeefiga kuusekultuurides, aga ka keskmiste ja kõrgemate kõduastemete kõdupuidu parema saadavusega.

3. Puistu vanuse mõju

Käesolevas uuringus ilmnes, et puistu vanus mõjutas oluliselt küll VEP liikide arvu, kuid mitte üldist helviksammalde liigirikkust. See on ühelt poolt ootuspärane, sest ka Eesti haavikute uuringus (Tullus et al. 2022), kus hõlmati analüüsi ka noori raiesmikke ja puistuid vanuses 8 kuni 131 aastat, polnud puistu keskmisel vanusel olulist mõju kogu sammaltaimede liigirikkusele, küll aga oli oluline positiivne mõju looduskaitsele tähelepanuväärsete liikide ja epifüütide puhul. Samas ei olnud antud uuringus välja toodud, kas mõju helviksammaldele oli samasugune, kui kõikidele sammaltaimedele. Lisaks, haavikutest oli vaid kaks ala 20-st raiesmikud (alla 10 aasta vanad) aga käesoleva töö puhul oli neid neli 24-st ehk väga noorte raiesmike osakaal oli natuke kõrgem ja see ilmselt seletab seda, miks käesolevas uuringus raiesmike liigirikkus oli oluliselt madalam ja mõjutas vanuse ja liigirikkuse seost kõikidel aladel (vt Tabel 2). Metsades oli aga tulemus sama: puistu keskmise vanuse oluline mõju leiti ainult vääriselupaikade tunnusliikide arvule. Autorid pakkusid, et puistu vanuse mõju oli kõdupuidu liikidele väike tänu raiesmikele jäänud lamapuidule. Kuigi lamapuidu tagavara selles uuringus ei mõõdetud, siis on puuduvat seost sammaltaimede liigirikkuse ja lamapuudel puistu keskmise vanusega näidatud ka varem, kuid noorima puistu vanus oli sel juhul 40 aastat (Rajandu, Kikas, ja Paal 2009). Puistu vanuse positiivne mõju epifüütide ja VEP tunnusliikide arvule oli ootuspärane, kuna sarnane tulemus oli ka Läti (Mežaka, Brūmelis, ja Piterāns 2010) ja Soome (Kivinen et al. 2020) haavikutes. On ka võimalik, et haavikute vanuse mõju epifüütidele ja VEP tunnusliikidele on seotud haabade ajas muutuva koore struktuuriga ja saadud tulemus ei kandu otseselt teiste peapuuliikidega metsadele. Käesoleva uuringu analüüsis epifüüte ei eristatud, kuna peale korbasõõriku (*Radula complanata*) kuulusid kõik ülejäänud leitud epifüütsed helviksamblad VEP tunnusliikide hulka.

4. Metsastruktuuritunnuste mõju

Rootsi uuringus näidati, et peale lageraiet helviksammalde liigirikkus ei erinenud poollooduslikes >80 aasta vanades ja sekundaarsetes 40-60 a okaspuumetsades. (Dynesius et al. 2021). Autorid leidsid hoopis, et eluspuude ja eriti kuuskede jalami pind (*tree basal area*) oli positiivselt seotud helviksammalde liigirikkuse ja katvusega (Dynesius et al. 2021) ning põhjendasid seda helviksamblaid soodustava varjuga. Käesolevas töös sellist struktuuritunnust ei mõõdetud, aga olulist seost puistu liituvuse ega ka eluspuude tagavaraga (mis võiksid sellise tunnusega korreleeruda), ja helviksambla liigirikkuse vahel ei leitud. Kuid Eestis uuritud salumetsades polnud mändidel ka sellist osakaalu puistus, nagu Rootsis, millepärast siinsed salumetsad peaksid olema ka varjulisemad.

Kändudel ja lamapuudel esinenud helviksammalde liigirikkus ei erinenud ja mõlemal substraaditüübil leiti 20 liiki (Lisa 4). See tulemus erineb varasemast tööst salumetsadest (Rajandu, Kikas, ja Paal 2009), kus lamapuudel helviksammalde liigirikkus oli oluliselt kõrgem kui kändudel. Mingil määral sellist erinevust võis näha kännukatiku *Nowellia curvifolia* puhul (Tabel 4), kuna see esines lamapuudel sagedamini kui kändudel.

VEP liikide esinemise oluliseks teguriteks oli jämedamõõtmelise (üle 20 cm läbimõõdus) kõdupuidu tagavara, puistu puuliikide Shannoni indeks ning laialehiliste puude tagavara. Jämedamõõtmeline kõdupuit on stabiilse niiskusega elupaik ning lehtpuud on soodsam ja mitmekesisem elupaik helviksammaldest epifüütidele kui okaspuud (Putna ja Mežaka 2014). Eesti kuivendatud metsade uuringus (Remm et al. 2013) jämedamõõtmelise puidu tagavara oluliselt mõjutas mõlemalt SPEC ja kogu helviksambla liikide liigirikkust. SPEC liike lisaks mõjutas laialehiliste puude tihedus metsas.

Üldine helviksammalde liigirikkus sõltus käesolevas uuringus aga mitte niivõrd kõdupuidu tagavarast ja jämedamõõtmelisest lamapuust, kui lamapuude kõduastmete mitmekesisusest, mis aga ei sõltunud puistu vanusest ja tüübist. Oli ootuspärane, et substraadi mitmekesisus proovialal soodustab ka liigilist mitmekesisust. Lamapuude mitmekesisust on varem hinnatud Kagu-Eesti salumetsades (Rajandu, Kikas, ja Paal 2009) kuid seal tuli välja, et kõdupuidu diameetriklasside mitmekesisus oli oluliselt kõrgem vanades metsades, kuid selle seost liigirikkusega ei leitud; ka kõdupuidu kõduastmete mitmekesisus ei erinenud (üllatuslikult) vanade ja küpsete majandusmetsade vahel. Kuid ainus tugev tegur, mis määras helviksammalde üldliigirikkust metsades, oli ikkagi majandamisviis, mis oli arutatud eelpool.

Liikide esinemine leht- ja okaspuuliikidest eluspuudel (Tabel 4) näitab, et elusad lehtpuud on oluliseks elupaigaks liikidele, mis okaspuu puistu puhul saaksid kasvada ainult kõdupuidul. See võib olla ka põhjuseks sellele, miks mitteraiesmikest aladest olid kõige liigivaesemad kuuse kultuurpuistud.

Sturktuuritunnustest selgus, et risu (<7 cm läbimõõduga kõdupuidu) tagavara oli oluliselt kõrgem kuusekultuurides. tõenäoliselt see seletab mõnevõrra ka risu tagavara ja helviksambla liigirikkuse olulist negatiivset seost, kuigi ka teiste tüüpide aladel on vähem helviksamblaliike kõrgema risu tagavara puhul (vt joonis 3). Seda võib pidada ootuspäraseks, kuna peen kuuse lamapuit ei paku helviksammaltele mitmekesisust ja stabiilselt niisket substraati.

5. Indikaatorliigid

Kännukatik *Nowellia curvifolia* osutus käesolevas uuringus vanade salumetsade indikaatorliigiks. Kuigi ta esines ka nooremates metsades, oli tema ohtrus vanades metsades suurem. Selle liigi tugev eelistus II-III kõduastmete kõdupuidule on varem näidatud Lätis (Brūmelis et al. 2017). Sellise lamapuidu tagavara käesolevas töös sõltuski oluliselt vanusest ning oli kõrgem vanades metsades ning madalaim loodusliku uuenemisega metsades. Seevastu laiahõlmaline rikardia (*Riccardia latifrons*) oli aga mõnevõrra üllatuslikult indikaatorliigiks metsadele, kus oli viimase

20 aasta jooksul tehtud harvendus- või valgustusraiet. Taolistes metsades on tõenäoliselt rohkem häiritud maapinda, väiksem liituvus ja suurem kändude arv – faktorid, mis võivad soosida laiahõlmalise rikardia esinemist. Sellisteks metsadeks olid kaks kuusekultuuri ja üks loodusliku uuenemisega prooviala. Liiki ei leitud loodusliku uuenemisega nooremates metsades, mis olid ala tüüpidest kõrgeima puistu liituvusega ning kuuest liigileiust ainult kaks olid jämedal lamapuidul (Tabel 4). See tulemus võiks olla vastu ootusi, kuna laiahõlmaline rikardia on vääriselupaikade tunnusliik ning selle piirkonna määrates (Ingerpuu ja Vellak 1998; Damsholt 2002) teda ei seostata häiritud kasvupindadega. Kuid ka varasemas salumetsade kõdupuidu uuringus (Rajandu, Kikas, ja Paal 2009) leiti seda liiki ainult küpsetes majandusmetsades ja noortes metsades ning enamuse leide oli kändudelt.

6. Koosluste ordinatsioon

Helviksamblaliikide koosluste ordinatsioonil (joonis 5) eri tüübi alal asusid lähestikku, välja arvatud kaks ala. Luusika 2.1 on kuusekultuur ja sealne helviksammalde kooslus oli suhteliselt liigivaene, mistõttu asuski ta ordinatsiooniskeemil raiesmike alade läheduses. Tagametsa 1.2 on vanamets ja sealt leiti kaitsealust Helli ebatähtlehikut (*Crossocalyx hellerianus*), mida ei leitud teistel aladel, ning harilikku barbikut (*Barbilophozia barbata*), mis esines ainult veel ühel alal.

Kokkuvõttes helviksammalde üldine liigirikkus ei sõltunud metsa vanusest, vaid eelkõige majandamisviisist ning vähemal määral majandamisviisist, seega tööeesmärkides püstitatud hüpotees on osaliselt kinnitatud. Kuid helviksammaldest vääriselupaikade tunnusliikide arv sõltus oluliselt lisaks majandamisviisile ka metsa vanusest ning sellistest metsastruktuuritunnustest nagu puistu puuliigiline mitmekesisus, laialehiliste eluspuude tagavara ning jämedamõõtmelise lamapuidu tagavara. Neist kaks viimast tunnust sõltusid ka omakorda metsa vanusest ja majandamisviisist. Sellest tulenevalt võib metsa majandamisel soovitada väärtuslike liikide säilitamiseks jätta metsa jämedamõõtmelist lamapuitu ning raiel säilitada vanad laialehilised puud.

KIRJANDUSE LOETELU

- Anonymous. 2017. Keskkonnaministri 04.01.2007 määruse nr 2 „Vääriselupaiga klassifikaator, valiku juhend, Vääriselupaiga klassifikaator, valiku juhend, kaitse korraldamine ning vääriselupaiga kaitseks lepingu sõlmimine ja kasutusõiguse tasu arvutamise täpsustatud alused“. Tallinn.
- Bates, J. W. 1992. „Mineral nutrient acquisition and retention by bryophytes“. *Journal of Bryology* 17 (2): 223–40. <https://doi.org/10.1179/jbr.1992.17.2.223>.
- Brūmelis, Guntis, Evita Oļehnoviča, Undīne Šūba, Agita Treimane, Sintija Inne, Egita Zviedre, Didzis Elferts, Mārtiņš Dakša, ja Didzis Tjarve. 2017. „Bryophyte and polypore richness and indicators in relation to type, age and decay stage of coarse woody debris of *Picea abies*“. *Environmental and Experimental Biology*. <https://doi.org/10.22364/eeb.15.08>.
- Caners, Richard T., S. Ellen Macdonald, ja René J. Belland. 2013. „Linking the Biological Traits of Boreal Bryophytes to Forest Habitat Change after Partial Harvesting“. *Forest Ecology and Management* 303 (september):184–94. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.04.019>.

- Crandall-Stotler, Barbara, Raymond E. Stotler, ja David G. Long. 2008. „Morphology and Classification of the Marchantiophyta“. *Bryophyte Biology*, 1. tr, 1–54. Cambridge: Cambridge University Press.
- Damsholt, Kell. 2002. *Illustrated Flora of Nordic Liverworts and Hornworts*. 1st tr. Lund University: Nordic Bryological Society.
- De Cáceres, Miquel, Florian Jansen, Sarah Endicott, ja Noah Dell. 2010. „Indicspecies: Relationship Between Species and Groups of Sites“. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.indicspecies>.
- Dynesius, Mats, Jörgen Olsson, Joakim Hjältén, Therese Löfroth, ja Jean-Michel Roberge. 2021. „Bryophyte Species Composition at the Stand Scale (1 Ha) – Differences between Secondary Stands Half a Century after Clear-Cutting and Older Semi-Natural Boreal Forests“. *Forest Ecology and Management* 482 (veebru):118883. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118883>.
- Goffinet, Bernard. 2008. *Bryophyte Biology*. Toimetanud A. Jonathan Shaw. 2. tr. Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511754807>.
- He, Xiaolan, Yu Sun, ja Rui-Liang Zhu. 2013. „The Oil Bodies of Liverworts: Unique and Important Organelles in Land Plants“. *Critical Reviews in Plant Sciences* 32 (5): 293–302. <https://doi.org/10.1080/07352689.2013.765765>.
- Hodgetts, Nick. 2019. *A Miniature World in Decline: European Red List of Mosses, Liverworts and Hornworts*. IUCN, International Union for Conservation of Nature. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2019.ERL.2.en>.
- Hämäläinen, Aino, Kadri Runnel, Grzegorz Mikusiński, Dmitry Himelbrant, Nicole J. Fenton, ja Piret Lõhmus. 2023. „Living Trees and Biodiversity“. *Boreal Forests in the Face of Climate Change: Sustainable Management*, toimetanud Miguel Montoro Girona, Hubert Morin, Sylvie Gauthier, ja Yves Bergeron, 145–66. *Advances in Global Change Research*. Cham: Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-031-15988-6_5.
- Ingerpuu, Nele, Loore Ehrlich, Mare Leis, Tiiu Kupper, Leiti Kannukene, ja Kai Vellak. 2022. „Additions and changes to the species list of Estonian bryophytes“. *Folia Cryptogamica Estonica* 59 (juuli):23–25. <https://doi.org/10.12697/fce.2022.59.05>.
- Ingerpuu, Nele, ja Kai Vellak. 1998. *Eesti sammalde määraja*. Eesti Loodusfoto.
- Ingerpuu, Nele, Kai Vellak, ja Loore Ehrlich. 2018. „Revised Red Data List of Estonian Bryophytes“. *Folia Cryptogamica Estonica* 55 (september):97–104. <https://doi.org/10.12697/fce.2018.55.10>.
- Kivinen, Sonja, Elina Koivisto, Sarita Keski-Saari, Laura Poikolainen, Topi Tanhuanpää, Anton Kuzmin, Arto Viinikka, et al. 2020. „A Keystone Species, European Aspen (*Populus Tremula* L.), in Boreal Forests: Ecological Role, Knowledge Needs and Mapping Using Remote Sensing“. *Forest Ecology and Management* 462 (aprill):118008. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118008>.
- Kropik, Michaela, Harald G. Zechmeister, Dietmar Moser, Karl G. Bernhardt, ja Stefan Dullinger. 2021. „Deadwood Volumes Matter in Epixylic Bryophyte Conservation, but Precipitation Limits the Establishment of Substrate-Specific Communities“. *Forest Ecology and Management* 493 (august):119285. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119285>.
- Kushnevskaia, Helena, Denis Mirin, ja Ekaterina Shorohova. 2007. „Patterns of Epixylic Vegetation on Spruce Logs in Late-Successional Boreal Forests“. *Forest Ecology and Management, Disturbances at multiple scales as the*

- basis of forest ecosystem restoration and management, 250 (1): 25–33.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.006>.
- Kuusinen, Mikko. 1996. „Epiphyte Flora and Diversity on Basal Trunks of Six Old-Growth Forest Tree Species in Southern and Middle Boreal Finland“. *The Lichenologist* 28 (5): 443–63. <https://doi.org/10.1006/lich.1996.0043>.
- Liira, Jaan, ja Toivo Sepp. 2009. „Indicators of Structural and Habitat Natural Quality in Boreo-Nemoral Forests along the Management Gradient“. *Annales Botanici Fennici* 46 (4): 308–25. <https://doi.org/10.5735/085.046.0407>.
- Lõhmus, Asko, ja Ann Kraut. 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 (1): 155–65.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.04.018>.
- Lõhmus, Asko, Piret Lõhmus, ja Kadri Runnel. 2018. „A Simple Survey Protocol for Assessing Terrestrial Biodiversity in a Broad Range of Ecosystems“. *PLOS ONE* 13 (12): e0208535. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0208535>.
- Lõhmus, Asko, Kadri Runnel, Anneli Palo, Mare Leis, Renno Nellis, Riinu Rannap, Liina Remm, Raul Rosenthal, ja Piret Lõhmus. 2021. „Value of a Broken Umbrella: Abandoned Nest Sites of the Black Stork (*Ciconia nigra*) Host Rich Biodiversity“. *Biodiversity and Conservation* 30 (12): 3647–64.
<https://doi.org/10.1007/s10531-021-02268-7>.
- Lõhmus, Erich. 1984. *Eesti metsakasvukohatüübid*. Tallinn: Eesti NSV Agrotööstuskoondise Info- ja juurutusvalitsus.
- Löfroth, Therese, Tone Birkemoe, Ekaterina Shorohova, Mats Dynesius, Nicole J. Fenton, Pierre Drapeau, ja Junior A. Tremblay. 2023. „Deadwood Biodiversity“. *Boreal Forests in the Face of Climate Change: Sustainable Management*, toimetanud Miguel Montoro Girona, Hubert Morin, Sylvie Gauthier, ja Yves Bergeron, 167–89. *Advances in Global Change Research*. Cham: Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-031-15988-6_6.
- Mežaka, Anna, Guntis Brūmelis, ja Alfons Piterāns. 2010. „Epiphytic bryophyte and lichen communities in relation to tree and forest stand variables in *Populus tremula* forests of south-east Latvia.“, *Suppl. 2*, .
- Oksanen, Jari, Gavin L. Simpson, ja F. Guillaume Blanchet. 2022. „vegan: Community Ecology Package“.
- Potemkin, Alexey D., ja Elena V. Sofronova. 2013. „Taxonomic Study on the Genus *Cephalozia* in Russia and Circumscription of the Genus“. *Arctoa* 22 (1): 173–206. <https://doi.org/10.15298/arctoa.22.28>.
- Putna, Sanita, ja Anna Mežaka. 2014. „Preferences of Epiphytic Bryophytes for Forest Stand and Substrate in North-East Latvia“. *Folia Cryptogamica Estonica* 51 (juuli):75–83. <https://doi.org/10.12697/fce.2014.51.08>.
- Pykälä, Juha. 2019. „Habitat Loss and Deterioration Explain the Disappearance of Populations of Threatened Vascular Plants, Bryophytes and Lichens in a Hemiboreal Landscape“. *Global Ecology and Conservation* 18 (aprill):e00610. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00610>.
- Rajandu, Elle, Karin Kikas, ja Jaanus Paal. 2009. „Bryophytes and Decaying Wood in *Hepatica* Site-Type Boreo-Nemoral *Pinus sylvestris* Forests in Southern Estonia“. *Forest Ecology and Management* 257 (3): 994–1003.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.11.001>.

- Remm, Liina, Piret Lõhmus, Mare Leis, ja Asko Lõhmus. 2013. „Long-Term Impacts of Forest Ditching on Non-Aquatic Biodiversity: Conservation Perspectives for a Novel Ecosystem“. *PLOS ONE* 8 (4): e63086. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063086>.
- Riigi Teataja. 2014a. I ja II kaitsekategooriana kaitse alla võetavate liikide loetelu. <https://www.riigiteataja.ee/akt/13360504?leiaKehtiv>.
- . 2014b. III kaitsekategooria liikide kaitse alla võtmine. <https://www.riigiteataja.ee/akt/104072014022?leiaKehtiv>.
- Ross-Davis, Amy L, ja Katherine A Frego. 2002. „Comparison of Plantations and Naturally Regenerated Clearcuts in the Acadian Forest: Forest Floor Bryophyte Community and Habitat Features“. *Canadian Journal of Botany* 80 (1): 21–33. <https://doi.org/10.1139/b01-129>.
- Rudolphi, Jörgen, ja Lena Gustafsson. 2011. „Forests Regenerating after Clear-Cutting Function as Habitat for Bryophyte and Lichen Species of Conservation Concern“. *PLOS ONE* 6 (4): e18639. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018639>.
- Runnel, Kadri, ja Asko Lõhmus. 2017. „Deadwood-Rich Managed Forests Provide Insights into the Old-Forest Association of Wood-Inhabiting Fungi“. *Fungal Ecology, Fungi in Natural Forests*, 27 (juuni):155–67. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2016.09.006>.
- Runnel, Kadri, Otto Miettinen, ja Asko Lõhmus. 2021. „Polypore fungi as a flagship group to indicate changes in biodiversity – a test case from Estonia“. *IMA Fungus* 12 (1): 2. <https://doi.org/10.1186/s43008-020-00050-y>.
- Rydin, Hakan. 2008. „Population and Community Ecology of Bryophytes“. *Bryophyte Biology*, 2nd tr, 393–444. Cambridge: Cambridge University Press.
- Siitonen, Juha, Bengt Gunnar Jonsson, Jogeir N. Stokland, Juha Siitonen, ja Bengt Gunnar Jonsson. 2012. „Other associations with dead woody material“. *Biodiversity in Dead Wood*, 58–81. *Ecology, Biodiversity and Conservation*. Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139025843.005>.
- Strengbom, Joachim, Anders Dahlberg, Artur Larsson, Åke Lindelöw, Jonas Sandström, Olof Widenfalk, ja Lena Gustafsson. 2011. „Introducing Intensively Managed Spruce Plantations in Swedish Forest Landscapes Will Impair Biodiversity Decline“. *Forests* 2 (3): 610–30. <https://doi.org/10.3390/f2030610>.
- Söderström, Lars. 1988a. „Sequence of Bryophytes and Lichens in Relation to Substrate Variables of Decaying Coniferous Wood in Northern Sweden“. *Nordic Journal of Botany* 8 (1): 89–97. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1988.tb01709.x>.
- . 1988b. „The Occurrence of Epixylic Bryophyte and Lichen Species in an Old Natural and a Managed Forest Stand in Northeast Sweden“. *Biological Conservation* 45 (3): 169–78. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(88\)90137-1](https://doi.org/10.1016/0006-3207(88)90137-1).
- „The IUCN Red List of Threatened Species“. s.a. IUCN Red List of Threatened Species. Vaadatud 14. mai 2025. <https://www.iucnredlist.org/en>.
- Tullus, Tea, Reimo Lutter, Tiina Randlane, Andres Saag, Arvo Tullus, Ede Oja, Polina Degtjarenko, Meelis Pärtel, ja Hardi Tullus. 2022. „The Effect of Stand Age on Biodiversity in a 130-Year Chronosequence of *Populus Tremula* Stands“. *Forest Ecology and Management* 504 (jaanuar):119833. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119833>.

- Tullus, Tea, Raul Rosenvald, Mare Leis, ja Piret Lõhmus. 2018. „Impacts of Shelterwood Logging on Forest Bryoflora: Distinct Assemblages with Richness Comparable to Mature Forests“. *Forest Ecology and Management* 411 (märts):67–74. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.01.008>.
- Vellak, Kai, Loore Ehrlich, Mare Leis, Tiiu Kupper, Leiti Kannukene, ja Nele Ingerpuu. 2021. „Additions to the Estonian Bryoflora 2019-2021: Liverworts and Mosses“. *Folia Cryptogamica Estonica* 58 (juuli). <https://doi.org/10.12697/fce.2021.58.12>.
- Vellak, Kai, ja Nele Ingerpuu. 2005. „Management Effects on Bryophytes in Estonian Forests“. *Biodiversity & Conservation* 14 (13): 3255–63. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-0445-1>.
- Vellak, Kai, Nele Ingerpuu, Mare Leis, ja Loore Ehrlich. 2015. „Annotated Checklist of Estonian Bryophytes“. *Folia Cryptogamica Estonica* 52 (september):109–27. <https://doi.org/10.12697/fce.2015.52.14>.
- Vellak, Kai, ja Jaanus Paal. 1999. „Diversity of Bryophyte Vegetation in Some Forest Types in Estonia: A Comparison of Old Unmanaged and Managed Forests“. *Biodiversity & Conservation* 8 (12): 1595–1620. <https://doi.org/10.1023/A:1008927501623>.
- Wang, Jian, Hong Qian, Zun Dai, Jian Zhang, ja Michael Kessler. 2025. „Geographic and Ecological Effects on Species Richness of Liverworts Worldwide“. *Ecography* 2025 (2): e07277. <https://doi.org/10.1111/ecog.07277>.
- Wickham, Hadley. 2016. *Ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Second edition. Use R! Cham: Springer international publishing.
- Östlund, L, O Zackrisson, ja A -L Axelsson. 1997. „The history and transformation of a Scandinavian boreal forest landscape since the 19th century“. *Canadian Journal of Forest Research* 27 (8): 1198–1206. <https://doi.org/10.1139/x97-070>.

LISAD

Lisa 1. Välitöö proovialad. Prooviala nime esimene number tähistab prooviala tüüpi (1 – üle 90 aasta vana loodusmets, 2 – kuusekultuur vanuses 30-70 aastat, 3 - looduslikult uuenenud puistu vanuses 30-70 aastat, 4 - raiesmik)

Prooviala	Maakond	Kasvukohatüüp	Peapuuliik	Keskmine vanus
Aavere 3.3	Lääne-Viru	sinilille	KU	53
Haavakannu 1	Lääne-Viru	sinilille	MA	108
Haavakannu 2.4	Lääne-Viru	sinilille	KU	67
Haavakannu 3.4	Lääne-Viru	sinilille	KU	57
Käru 1	Järva	naadi	KS	95
Käru 2	Järva	naadi	KU	32
Käru 3	Järva	naadi	KS	33
Kuninga-Rimmu 1	Viljandi	naadi	KS	109
Kuninga-Rimmu 2.1	Viljandi	naadi	KU	32
Kuninga-Rimmu 3.1	Viljandi	naadi	KS	34
Kuninga-Rimmu 4	Viljandi	naadi	KS	5
Luusika 1	Jõgeva	naadi	HB	91
Luusika 2.1	Lääne-Viru	naadi	KU	35
Luusika 3.1	Lääne-Viru	naadi	KU	36
Luusika 4	Jõgeva	naadi	KU	5
Mahtrametsa 2.3	Harju	sinilille	KU	50
Mahtrametsa 3.3	Harju	sinilille	KU	57
Põdrangu 1	Lääne-Viru	sinilille	MA	108
Põdrangu 2	Lääne-Viru	sinilille	KU	54
Põdrangu 4	Lääne-Viru	sinilille	KU	5
Tagametsa 1.2	Harju	sinilille	MA	115
Tagametsa 4.2	Harju	sinilille	KS	4
Tähemaa 3.3	Tartu	naadi	KS	56
Tähemaa 4	Tartu	naadi	KS	12



Lisa 1a. Loodusmetsa ehk referentsala näide – Kuninga-Rimmu 1. (Pilt: Ekaterina Rozantseva)



Lisa 1b. Kuusekultuuriala näide – Kuninga-Rimmu 2.1. (Pilt: Piret Lõhmus)



Lisa 1c. Looduslikult uuenenud puistu näited: vasakul – Käru 3.1 (Pilt: Piret Lõhmus), paremal – Aavere 3.3 (Pilt: Ekaterina Rozantseva)



Lisa 1d. Raiesmiku näide – Põdrangu 4 (Pilt: Ekaterina Rozantseva).

Lisa 2. Analüüsis kasutatud struktuuritunnuste väärtused proovialade kaupa

Prooviala	Ala tüüp	Peapuuliik	Puistu keskmine vanus	Eluspuude tagavara, m ³ /ha	Lituvus, %	Eluspuude Shannoni indeks	Kaskede arv, ha	Kändude tagavara, m ³ /ha	Lamapuudde >20 cm tagavara, m ³ /ha	Risu tagavara, m ³ /ha	Lamapuidu kõduastmete Shannoni indeks
Haavakannu 1	1	MA	108	553	45	1.73	75	2.9	10.1	2.5	1.429
Käru 1	1	KS	95	625	68	1.27	125	3	122	8.8	1.135
Kuninga-Rimmu 1	1	KS	109	447	58	1.59	150	0.4	116.5	19.3	0.907
Luusika 1	1	HB	91	469	66	1	88	1.7	77	12.9	1.362
Põdrangu 1	1	MA	108	448	48	0.87	38	2.5	0	6.2	1.285
Tagametsa 1.2	1	MA	115	244	42	0.55	0	6.5	36	24	0.761
Haavakannu 2.4	2	KU	67	328	43	0.88	50	1.3	49.1	21.3	1.041
Käru 2	2	KU	32	197	60	0.83	300	0.4	0	15	0.666
Kuninga-Rimmu 2.1	2	KU	32	348	80	0.94	300	0.3	6	29.2	0.788

Põdrangu4	4	KU	5	30	0	-0.04	12	14.4	4.8	52.6	0.623
Tagametsa 4.2	4	KS	4	0	0	NA	0	11.9	0	7.4	0.446
Tähemaa4	4	KS	12	30	63	0.39	38	14.9	3.3	4.8	1.274

Lisa 3. Puistu keskmise vanuse ja ala tüübi mõju ning koosmõju metsastruktuuritunnustele. Iga seose kohta on antud mõju (*estimate*) ja sulgudes standardviga; p: ***<0,001, **<0,01, *<0,05

Struktuuri tunnus	Teguri mõju					
	Vanus	Tüüp 2	Tüüp 3	Vanus* Tüüp 2	Vanus* Tüüp 3	Interce pt
Kõdupuidu tunnused						
Lamapuude tagavara, m3/ha	-0.05 (0.004)** *	-10.9 (0.65)** *	-6.27 (0.59)** *	0.13 (0.008)** *	0.04 (0.008)** *	9.63 (0.49)** *
Lamapuud > 20 cm, m3/ha	-0.04 (0.006)** *	-10.95 (0.89)** *	-6.15 (0.85)** *	0.13 (0.01)***	0.02 (0.01)***	8.63 (0.61)** *
Lamapuud I kõduaste, m3/ha	-0.08 (0.03)*	-10.89 (3.72)**	-7.09 (4.57)	0.12 (0.044)**	0.003 (0.08)	9.48 (3.44)**
Lamapuud II kõduaste, m3/ha	-0.05 (0.006)** *	-11.3 (0.89)** *	-8.15 (0.89)** *	0.14 (0.01)***	0.07 (0.012)** *	9.35 (0.68)** *
Lamapuud III kõduaste, m3/ha	-0.08 (0.01)***	-14.43 (1.5)***	-10.39 (1.39)** *	0.17 (0.02)***	0.08 (0.02)***	11.19 (1.12)** *
Lamapuud IV kõduaste, m3/ha	-0.07 (0.01)***	-13.68 (2.17)** *	-9.85 (1.81)** *	0.15 (0.03)***	0.09 (0.02)***	10.07 (1.53)** *
Lamapuud V kõduaste, m3/ha	0.03 (0.01)*	-4.5 (2.4)	5.6 (1.66)** *	0.08 (0.03)*	-0.10 (0.02)***	-0.87 (1.52)
Lamapuude diameetriklasside Shannoni indeks	-0.01 (0.04)	-3.00 (4.96)	-1.21 (4.87)	0.04 (0.056)	0.008 (0.05)	1.25 (4.63)
Lamapuude kõduastmete Shannoni indeks	-0.01 (0.04)	-2.13 (4.84)	-1.42 (4.79)	0.02 (0.05)	0.01 (0.05)	1.47 (4.58)
Kändude tagavara	0.08 (0.03)**	8.16 (3.15)**	8.61 (3.15)**	-0.07 (0.03)**	-0.08 (0.03)**	-7.12 (3.07)*
Risu tagavara, m3/ha	0.02 (0.01)	3.2 (1.6)*	2.81 (1.61)	-0.02 (0.02)	-0.02 (0.01)	-0.13 (1.56)
Puistu tunnused						
Eluspuude tagavara, m3/ha	-0.018 (0.002)** *	-2.53 (0.24)** *	-2.37 (0.23)** *	0.02 (0.002)** *	0.02 (0.002)** *	8.02 (0.22)** *
Puistu puuliikide Shannoni indeks	-0.004 (0.04)	-0.46 (4.90)	-0.48 (4.82)	-0.004 (0.05)	0.004 (0.05)	0.64 (4.62)
Puistu liituvus, %	-0.018 (0.006)**	-1.25 (0.68)	-1.55 (0.68)*	0.004 (0.007)	0.01 (0.007)*	5.95 (0.65)** *

Järelkasvu arv, ha	0.04 (0.01)**	7.26 (1.58)** *	6.93 (1.57)** *	-0.07 (0.01)***	-0.05 (0.01)***	-2.09 (1.56)
Laialehiliste puude tagavara, m ³ /ha	0.07 (0.01)***	-11.11 (3074)	8.63 (2.08)** *	-0.07 (65.6)	-0.09 (0.02)***	-5.18 (2.04)*

Lisa 4. Helviksambla liikide arv substraadi tüübi ja puuliigi järgi.

Substraadi liik	Jäme kõdupuit	Eluspuu	Risu	Känd	Kivi	Maapind	Tormiheite juurestik	Tüügaspuu	Kokku liike
<i>Picea abies</i>	17	6	12	18			5	4	22
Mitte-puu					8	9			14
<i>Betula</i> sp.	4	9	7	7				1	14
<i>Populus tremula</i>	10	5	5	2			1		12
<i>Alnus incana</i>	2	3		6				2	10
<i>Pinus sylvestris</i>	7	1		4			2	1	10
<i>Acer platanoides</i>	2	2	3	5			1		9
<i>Alnus glutinosa</i>	3	5		2				1	7
<i>Salix</i> sp.	3	4	2	1				2	5
<i>Tilia cordata</i>		3	3						5
<i>Fraxinus excelsior</i>	1	3					1		4
<i>Ulmus glabra</i>		3							3
<i>Sorbus aucuparia</i>		2							2
<i>Quercus robur</i>		2							2
<i>Corylus avellana</i>		1							1
<i>Frangula alnus</i>		1							1
<i>Padus avium</i>		1							1
Kokku	20	11	15	20	8	9	7	5	36

Lisa 5. Alade arv, kus liigid esinesid, substraadi tüübi kaupa

Liik	Jäme kõdupuit	Eluspuu	Risu	Känd	Kivi	Maapind	Tormiheite juurestik	Tüügaspuu	Alasid kokku
<i>Aneura pinguis</i>	1								1
<i>Barbilophozia barbata</i>		1			2				3
<i>Blepharostoma trichophyllum</i>	7	4	3	7	1		2		11
<i>Calypogeia fissa</i>				1					1
<i>Calypogeia integristipula</i>	1			1					1
<i>Calypogeia muelleriana</i>	8			2					9
<i>Calypogeia neesiana</i>				1					1
<i>Calypogeia suecica</i>	4		2	2					7
<i>Cephalozia bicuspidata</i>	8		3	2			1		11
<i>Cephaloziella divaricata</i>					1				1
<i>Cephaloziella rubella</i>				1					1
<i>Chiloscyphus pallescens</i>			1						1
<i>Chiloscyphus polyanthos</i>			1						1
<i>Crossocalyx hellerianus</i>	1			1					1
<i>Fossombronina</i> sp.						1			1
<i>Frullania dilatata</i>		3							3
<i>Fuscocephaloziopsis lunulifolia</i>	1			2					3
<i>Lejeunea cavifolia</i>		1			2				2
<i>Lepidozia reptans</i>	7	5	5	9		1			14
<i>Lophocolea heterophylla</i>	18	13	13	12	2	2	3	4	23
<i>Lophozia ventricosa</i>	2	1	1	2					4
<i>Marchantia polymorpha</i>						3			3
<i>Nowellia curvifolia</i>	14		8	4			1		16
<i>Pellia endiviifolia</i>						1			1
<i>Pellia epiphylla</i>						1			1
<i>Pellia neesiana</i>						1			1
<i>Plagiochila asplenioides</i>	4	15	4	9	4	17	9	1	21
<i>Plagiochila porelloides</i>					1	1			2
<i>Ptilidium ciliare</i>	1								1
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	15	22	12	8				3	23
<i>Radula complanata</i>	4	19	4	4	4		1	7	22
<i>Riccardia latifrons</i>	2		2	4					6
<i>Riccardia palmata</i>	3			1					3
<i>Scapania apiculata</i>	1		1						1
<i>Scapania mucronata</i>							1		1
<i>Syzygiella autumnalis</i>	4	5	3	5				1	9
Liike kokku	20	11	15	20	8	10	7	5	24

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Ekaterina Rozantseva ,
(*autori nimi*)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose

Helviksammalde liigirikkust mõjutavad tegurid erinevalt majandatud Eesti ,
salumetsades

(*lõputöö pealkiri*)

mille juhendaja(d) on Piret Lõhmus ,
(*juhendaja nimi*)

reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada Tartu Ülikooli digitaalarhiivi kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni;

2. annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 4.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni;
3. olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile;
4. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Ekaterina Rozantseva

23.05.2025