

## Mitä kokeellinen tutkimus kertoo sinisorsakantojen säätelymekanismeista: pullonkaulana poikuevaihe?

Hannu Pöysä, Petri Nummi, Johan Elmberg, Gunnar Gunnarsson ja Kjell Sjöberg



Photo: Veli-Matti Väänänen

*Riistakantojen kokoon ja vaihteluun vaikuttavien tekijöiden tunteminen on kantojen hoidon ja kestävän metsästyksen perusedellytys. Perinteinen riistan tutkimus pohjautuu havaintoaineistoihin, ja pitkät aikasarjat tarjoavat oivallisen pohjan myös kannanvaihtelun ymmärtämiselle. Hyvin suunnitelluilla kenttäkokeilla päästään kuitenkin lähemmäksi totuutta haluttaessa eritellä vaikkapa elinympäristön kelpaavuuteen vaikuttavia tekijöitä. Sinisorsalla tehtyjen kenttäkokeiden tulokset korostavat poikuevaiheen merkitystä lajin pesimäkantojen säätelyssä.*

Eläinkantojen kokoon ja erityisesti koon muutokseen vaikuttavien tekijöiden ja mekanismien tunnistaminen on yksi populaatioekologisen tutkimuksen keskeisiä tavoitteita (esim. Cappuccino & Price 1995). Kannan kokoa rajoittavat tai sää-

televät tekijät vaikuttavat neljän populaatioprosessin kautta, jotka ovat syntyvyys, kuolevuus, poistuma eli emigraatio ja saavunta eli immigraatio (Begon ym. 1996, Newton 1998). Esimerkiksi ravinnon määrä voi vaikuttaa sekä syntyvyyteen

että kuolevuuteen. Pedot vaikuttavat suoraan kuolevuuteen ja esimerkiksi linnuilla pesäpredaation kautta myös syntyvyyteen. Lisäksi pedoilla voi olla epäsuoria vaikutuksia saalispopulaatioihin (Lima & Dill 1990, Cresswell 2008); pelkkä riski joutua saaliiksi voi vaikuttaa yksilöiden käyttäytymiseen tavalla, joka lopulta heijastuu johonkin populaatiotason ilmiöön, kuten syntyvyyteen. Myös kannan koolla on keskeinen rooli populaatiokoon säätelyssä. Kannan koko voi vaikuttaa esimerkiksi syntyvyyteen ja kuolevuuteen, jotka puolestaan vaikuttavat kannan kokoon. Tällöin kannan koon säätelyn sanotaan olevan tiheydestä riippuvaa (esim. Royama 1992).

Eläinkantojen säätelymekanismien tunteminen on oleellista myös riistaeläinkantojen hoitoa ja kestävää verotusta suunniteltaessa ja toteutettaessa (Sinclair ym. 2006). Mikäli kannan kokoa rajoittavia tekijöitä ei tunneta, hoitotoimenpiteet jäävät helposti summittaisiksi eivätkä tuota toivottua loputulosta. Vaikka tietyn resurssin, kuten ravinnon tai pesäkolon määrän, tiedettäisiin rajoittavan kannan kokoa, niin resurssin lisääminen ei välttämättä johda kannan tuoton kasvuun; jokin muu, tiheydestä eli kannan koosta riippuva tekijä voi tällöin alkaa laskea syntyvyyttä tai lisätä jälkeläiskuolleisuutta. Telkkäkantojen hoito pöntötyksen avulla on tästä hyvä esimerkki. Pesäpaikkoja lisäämällä voidaan ainakin lyhyellä aikavälillä kasvattaa pesivän telkkäkannan kokoa, mutta lento-poikastuotto ei välttämättä kasva (Pöysä & Pöysä 2002). Kantojen kestävää verotusta tarkasteltaessa erityisesti kuolevuuden riippuvuus tiheydestä on koko ajatuksen keskeinen elementti; metsästys pienentää kannan kokoa, jolloin jäljelle jääneiden yksilöiden luontainen kuolevuus alenee ja siten kompensoi metsästyskuolevuutta, ainakin teorias-  
sa (Boyce ym. 1999, Pöysä ym. 2004).

Sinisorsa *Anas platyrhynchos* on vesilinnuista saalisluvun mitattuna ylivoimaisesti tärkein riistolaji niin Suomessa kuin monessa muussa Euroopan maassa (Mooij 2005). Sinisorsan sen enempiä kuin muidenkaan riistasorsien kantoja ei kuitenkaan hoideta eikä metsästetä tutkimustietoon pohjautuvien suunnitelmien mukaisesti Suomessa eikä muuallakaan Euroopassa (Elmberg ym. 2006). Yhtenä syynä tähän voi olla se, että tietoa lajin kantoja rajoittavista ja säätelevistä tekijöistä on ollut niukasti tarjolla. Kun tutkimustuloksia julkaistaan lukuisissa artikkeleissa useissa kansainvälisissä tieteellisissä julkaisusarjoissa, on riistanhoito- ja metsästysasioista päättävien tahojen usein vaikea nivoa sirpaleinen tieto yhteen ja hahmottaa kokonaisuutta.

Pyrimme tässä artikkelissa poistamaan tiedon puutetta sinisorsan osalta luomalla katsauksen tuloksiin, joita viimeaikaiset tutkimuksemme ovat

lajista tuottaneet. Keskitymme tässä poikuevaiheeseen. Vesilintujen poikuevaiheesta ylipäätään tiedetään vähän (Batt ym. 1992), vaikka poikas-kuolevuudella voi olla merkittävä rooli sinisorsan populaatiodynamiikassa, kuten jotkut simulaatio-työt ovat osoittaneet (Hoekman ym. 2002, Coluccy ym. 2008). Kun vielä vesilintujen metsästys Suomessa kohdistuu nimenomaan nuoriin lintuihin (Pirkola & Lindén 1972, Kauppinen & Väänänen 1999, Alhainen ym. 2010), on tärkeää tietää, mitkä tekijät vaikuttavat poikastuottoon ja sitä kautta tarjolla olevan saaliin määrään.

### **Kenttäkokeilla täsmätietoa**

Kokeellinen tutkimus ei ole uusi asia ekologiassa (esim. Hurlbert 1984, Underwood 1997), mutta vesilintututkimuksessa ja suomalaisessa riistan tutkimuksessa ylipäätään se on ollut toistaiseksi vähäistä. Kokeellista vesilintututkimusta on tehty varsin vähän myös kansainvälisesti – mukaan lukien Pohjois-Amerikan mittavat vesilintuhankkeet (esim. Batt ym. 1992). Havaintoaineistoihin pohjautuvat tulokset ja niiden pohjalta tehdyt johtopäätökset ovat alttiita vaihtoehtoisille tulkinnoille, sillä kaikkia tutkimuksen kohteena olevaan ilmiöön vaikuttavia tekijöitä ei useinkaan kyetä tunnistamaan, saati mittaamaan ja ottamaan analyysissä huomioon. Hyvin suunnitellussa kokeessa voidaan häiritsevät tekijät sulkea pois, ja tulosten tulkinta on varmemmalla pohjalla. Koesuunnittelun tulee kuitenkin pohjautua vahvaan empiiriseen tietoon itse tutkimuskohteesta, sillä kokeen tulos voi olla käytännön kannalta hyödytön, jos kysymyksen asettelu ei ole mielekäs.

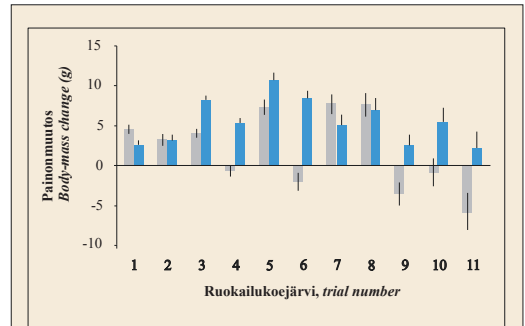
Aloitimme suomalaisruotsalaisen yhteistyön vesilintututkimuksessa jo vuonna 1990. Havaintoaineistoihin pohjautuen ryhdyimme aluksi kartoittamaan niitä tekijöitä, jotka määräävät järvien vesilintulajistoa ja lajien pesimätiheyksiä (Elmberg ym. 1993, 1994). Siirryimme myöhemmin enemmän kokeelliseen tutkimukseen, mutta havaintoaineistot ovat olleet töissämme kaiken aikaa vahvasti mukana; olemme usein pyrkinet kokeilla varmistamaan niistä saamiamme tuloksia. Havaintoaineistot ovat pääosin Suomesta, Evon alueelta (Häme) ja Parikkalasta (Etelä-Karjala). Havaintoaineistojen aikasarjat ovat peräisin tyypillisiltä boreaalisen havumetsävyöhykkeen järviltä ja ulottuvat 1980-luvun lopulta näihin päiviin. Kenttäkokeet on tehty vastaavan tyypillisillä pienillä (alle 10 ha) järvillä Ruotsissa (Ångermanland, Västerbotten, Blekinge ja Skoone). Kokeissa käytettiin luonnonvaraista alkuperäistä olevia tarhalintuja ja niiden poikasia. Istutuskokeissa käytettyjen aikuislintujen lenninsulat oli leikattu, jotta linnut pysyisivät varmemmin koejärvillä. Tarkemmat tiedot havain-

toaineistojen keruusta, kokeista ja analyysimene-  
telmistä käyvät ilmi alkuperäisartikkeleista, joihin  
tekstissä jäljempänä viittaamme.

### Harvat järvet kelpaavat poikueille

Suomessa on paljon vesistöjä, ja voisi kuvitella,  
että niinkin yleiselle ja laajalle levinneelle lajille  
kuin sinisorsa kelpaa mikä tahansa järvi tai lampi.  
Pesintävaiheessa näin ehkä onkin, mutta poikas-  
vaihe on osoittautunut pullonkaulaksi. Selvitimme  
sinisorsaparien ja -poikueiden esiintymistä Parik-  
kalassa (35 järveä tai lampea, vuodet 1988–1997)  
ja Evolla (51 järveä tai lampea, vuodet 1989–1996)  
sijaitsevilla tutkimusalueilla. Havaitimme, että  
niiden järvien osuus, joilla ei tavattu sinisorsapoi-  
kueita yhtenäkkään tutkimusvuotena, oli tavotta-  
man korkea sekä Parikkalassa (71 %) että Evolla  
(69 %); vastaavat tyhjien järvien osuudet olivat  
pareilla selvästi alhaisemmat (26 % ja 31 %) (Sjö-  
berg ym. 2000). Poikueettomien järvien osuuden  
on havaittu olevan korkea myös toisella yleisellä  
puolisukeltajalajilla eli tavilla (Nummi ym. 2005).

Ryhdyimme selvittämään kokeellisesti, mistä  
tämä voisi johtua. Ensimmäinen koe toteutettiin  
Ruotsissa vastaavan tyyppisillä järvillä ihmiseen  
totutettujen sinisorsanpoikasten avulla. Tutki-  
musjärvijoukko jaettiin kahteen ryhmään veden  
rehevyyttä kuvaavan kokonaisfosforipitoisuuden  
perusteella. Sorsanpoikasten annettiin ruokailla  
vakioaika (6 tuntia) kullakin rehevällä (korkea  
fosforipitoisuus) ja karulla (alhainen pitoisuus)  
järvellä, ja poikasten painonkehitystä seurattiin.  
Kokeen alussa sorsanpoikaset olivat 4 vuorokau-  
den ikäisiä. Koe toteutettiin siten, että samana  
päivänä toinen poikue ruokaili karulla järvellä ja  
toinen rehevällä (molemmassa 12 poikasta), ja täl-  
laisia pareittaisia toistoja tehtiin yhteensä 22 eri  
järvellä (11 karua ja 11 rehevää). Päätulos oli, että  
karuilla järvillä ruokailleiden poikasten paino kas-  
voi koejakson aikana vähemmän kuin rehevillä  
järvillä ruokailleiden poikasten paino (Sjöberg ym.  
2000; kuva 1). Järven rehevyytaso vaikutti myös  
sorsanpoikasten ruokailukäyttäytymiseen koe-  
jakson aikana: poikaset liikkuivat karuilla järvillä  
enemmän ja löysivät ravintokohteita heikommin  
kuin rehevillä järvillä (Nummi ym. 2000). Lisäksi  
poikasten koejakson aikainen painonmuutos kor-  
reloi negatiivisesti liikkumisaktiivisuuden kanssa  
ja positiivisesti vedenpintaan tai kasvillisuuteen  
kohdistuneiden ruokailukertojen määrän kanssa;  
erot ruokailukäyttäytymisessä näin ollen heijastui-  
vat myös poikasten painonkehitykseen. Poikas-  
kuolleisuutta ei tämän kokeen aikana esiintynyt.



Kuva 1. Sorsanpoikasten keskimääräinen ( $\pm 1$  SE) painonmuutos karuilla (harmaat pylväät) ja rehevillä (siniset pylväät) järvillä ruokailleissa poikueissa ( $n = 12$  poikasta molemmissa poikueissa). Kokeessa oli yhteensä 11 pareittaista toistoa siten, että samana päivänä toinen poikueista ruokaili karulla järvellä ja toinen rehevällä (11 kumpaakin järviytyppiä) Koe toteutettiin 11 perättäisen päivän aikana (ks. tarkemmin Sjöberg ym. 2000).

*Fig. 1. Mean ( $\pm 1$  SE) change in body mass of mallard ducklings in poor-lake (grey bars,  $n = 12$  ducklings) and rich-lake experiment (blue bars,  $n = 12$  ducklings) groups in 11 daytime foraging trials. Each trial corresponds to a different lake and a separate consecutive day. Duckling age increases similarly with trial number in both groups (for more details, see Sjöberg et al. 2000).*

### Ravinto kaiken A ja O?

Koska pystyimme edellä kuvatussa kokeessa va-  
kioimaan muut poikasten ruokailukäyttäytymiseen  
ja ravinnon saantiin vaikuttavat tekijät kuin järven  
rehevyytason (ks. Sjöberg ym. 2000), tutkimus  
antoi viitteitä siitä, että tarjolla olevan ravinnon  
määrä – jota rehevyytaso ilmentää – on tärkeä  
sorsanpoikasten esiintymiseen ja ehkä myös kuo-  
levuuteen vaikuttava tekijä. Havainnot poikue-  
tiheyden, poikaskuolevuuden ja järven ravintoti-  
lanteen välisestä yhteydestä tavilla viittaavat myös  
tällä lajilla ravinnon keskeiseen merkitykseen poi-  
kuevaiheessa (Nummi & Hahtola 2008). Ravinnon  
määrä sinänsä ei välttämättä ole kriittisin tekijä,  
vaan se, kuinka helposti ravinto on poikasten  
tavoitettavissa. Tämä korostuu pienillä poikasilla  
(esim. Nummi 1985). Monimuotoisemman ranta-  
kasvillisuutensa ansiosta rehevät järvet tarjoavat  
sorsanpoikasille monipuolisemman ruokailuymp-  
päristön. Rehevien ja karujen järvien väliset erot  
poikasten ravinnonhankintatavoissa viittaavat juu-  
ri tähän suuntaan (Nummi ym. 2000).

Tutkimme ravintotilanteen vaikutusta poikas-  
kuolevuuteen myös kokeellisesti tarjoamalla osal-  
la karuista järvistä lisäravintoa (tarhalinnuille tar-  
koitettua rehua) ja seuraamalla poikaskuolevuutta

Photo: Kjell Sjöberg



Sinisorsapoikue matkalla ruokailemaan tutkimusjärvelle. Ihmiseen leimautuneet sorsanpojat kertovat hyvin ympäristön laadusta. Karuilla järvillä ruokailleet poikaset kasvoivat kehnosti, kun taas paremilla paikoilla oleskelleiden poikasten paino nousi rivakammin.

*A mallard brood on its way to forage in an experimental lake. The weight gain of human imprinted ducklings reflects well the habitat quality. Ducklings that fed in more oligotrophic lakes grew poorly, whereas those foraging in more nutrient rich lakes gained more weight.*

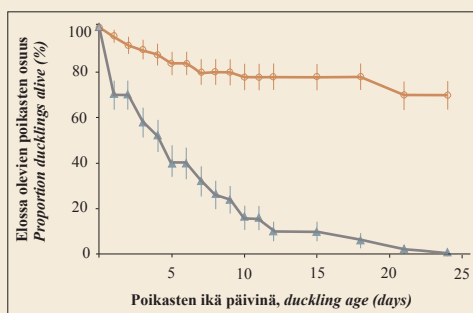
näillä järvillä ja kontrollijärvillä, joilla lisäravintoa ei tarjottu. Kullekin järvelle istutettiin yksi emo poikasineen (10 poikasta kussakin poikueessa). Tulos oli selkeä: ravinnon lisäys alensi merkittävästi poikaskuolevuutta (Gunnarsson ym. 2004; kuva 2). Lisäravinto vaikutti myös emolintuihin siten, että useimmissa tapauksissa emot pysyivät kokeen loppuun saakka niillä järvillä, joilla lisäravintoa tarjottiin, mutta lähes poikkeuksetta lopulta katosivat niiltä järviltä, joilla lisäravintoa ei tarjottu. On siten mahdollista, että ravinnon lisäys/puute vaikutti myös epäsuorasti poikaskuolevuuteen.

Ravinnon lisäyskoe suunniteltiin tarkoituksella sellaiseksi, että siinä pystyttiin selvittämään järvi-kohtaisen ravintotilanteen merkitystä poikaskuolevuuteen; kunkin emon poikasineen oli tarkoitus pysyä kokeen aikana yhdellä ja samalla järvellä. Sitä vastoin luonnon olosuhteissa sorsaemot pystyvät johdattamaan poikueensa järveltä toiselle (esim. Rotella & Ratti 1992, Dzus & Clark 1997), mikäli ravintotilanne tai jokin muu tekijä, kuten petojen aiheuttama häirintä, sitä edellyttää. Näin

ollen sinisorsaemot todennäköisesti pystyvät liikumisen avulla varmistamaan poikastensa riittävän ravinnonsaannin vaativissakin olosuhteissa, eikä ravinnon puutteesta johtuva poikaskuolevuus nouse yhtä korkeaksi kuin mitä se kokeessamme oli (24 vuorokautta kestäneen kokeen loputtua kaikki kontrollijärvien poikaset olivat kuolleet; ks. kuva 2). Tämä merkitsee myös sitä, että pelkkiin havaintoaineistoihin pohjautuvissa töissä on vaikea osoittaa, että ravintotilanne vaikuttaa poikaskuolevuuteen tai lisääntymistulokseen ylipäätään (ks. Elmberg ym. 2003).

### Eikö kaikkien kannattaisi pesiä rehevillä järvillä?

Edellä esitetyn perusteella voisi olettaa, että sinisorsaparien kannattaa suosia reheviä järviä myös pesimäjärvinä, sillä poikueiden siirtyminen järveltä toiselle saattaa lisätä poikaskuolevuutta ja olla riskialtista myös emolle (Ball ym. 1975, Rotella & Ratti 1992). Havaintoaineistot viittaavatkin tähän suuntaan, sillä pesivien parien tiheys on suurempi rehevämmissä kosteikoilla kuin karuilla järvillä (Kauppinen 1993, Nummi & Pöysä 1993, 1995, Pöysä 2001; ks. myös Elmberg ym. 1993); näissä töissä rehevyyttä mitattiin rantakasvillisuuden runsaudella. Toisaalta lisääntymistulos (tässä tapauksessa paria kohden tuotettujen poikueiden määrä)



Kuva 2. Sorsanpoikasten keskimääräinen ( $\pm 1$  SE) hengissä säilyvyys (osuus elossa) koejärvillä, joilla annettiin lisäruokaa (ympyrät, ruskea viiva) ja kontrollijärvillä, joilla ei annettu lisäruokaa (kolmiot, sininen viiva). Molempia järviyyppeä oli 5 ja kullakin järvellä oli 10 poikasta (ks. tarkemmin Gunnarsson ym. 2000).

*Fig. 2. Mean ( $\pm 1$  SE) survival (proportion alive) of mallard ducklings on experimental (food added, circles, brown line) and control lakes (no food added, triangles, blue line). Sample sizes:  $n = 5$  lakes and  $n = 10$  ducklings per lake for both lake types (for more details, see Gunnarsson et al. 2004).*

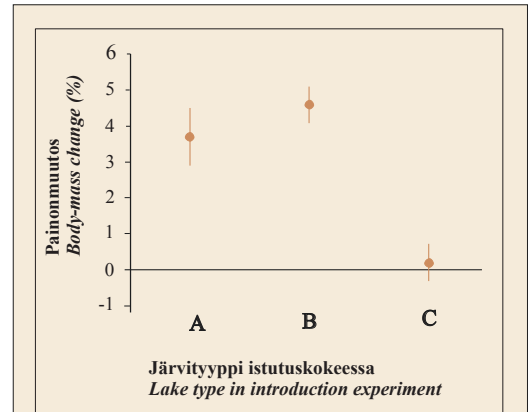
ei välttämättä ole rehevillä järvilla parempi kuin karuilla, mutta alueiden välillä voi olla tämän suhteen eroja (Nummi & Pöysä 1995, Pöysä 2001).

Tutkimme sinisorsaparien järven valintaan vaikuttavia tekijöitä myös kokeellisesti istuttamalla osalle järvistä sinisorsia (3 naarasta ja 3 koirasta kullekin järvelle) aikaisin keväällä ja seuraamalla kevätmuutolta saapuvien villien sinisorsaparien asettumista istutusjärville ja kontrollijärville. Testasimme istutuskokeessa kahta elinympäristön valintaan liittyvää hypoteesia: ensimmäinen ennustaa, että elinympäristöä valitsevat yksilöt välttävät jo varattuja paikkoja (Pulliam & Danielson 1991), kun kilpaileva hypoteesi taas ennustaa juuri päinvastaista, eli paikalla olevat yksilöt houkuttelevat uusia yksilöitä (Stamps 1988). Kokeen perusteella ensin mainittu hypoteesi – lajitovereiden välttäminen – voitiin sulkea pois, mutta jälkimmäinen hypoteesi – lajitovereiden houkuttelevuus – sai jonkin verran tukea (Pöysä ym. 1998). Villit sinisorsaparit eivät kuitenkaan kelpuuttaneet kaikkia niitä järviä, joille olimme istuttaneet sinisorsia – miksi eivät?

Edellä kuvatussa istutuskokeessa oli mukana samoja järviä kuin aiemmin kuvatussa sorsanpoikasten ruokailukokeessa (Sjöberg ym. 2000), ja näitä järviä käyttäen saatoimme yhdistää istutuskokeen ja ruokailukokeen tulokset. Kiinnostavasti paljastui, että ruokailukokeessa todettu sorsanpoikasten painonnousu oli ollut hitaampaa niillä järvilla, joita villit sinisorsaparit istutuskokeessa välttivät, kuin niillä järvilla, joille villit sinisorsaparit hakeutuivat (Pöysä ym. 2000; kuva 3). Sinisorsaparit siis kykenevät pesimäjärveä valitessaan ainakin jossain määrin ottamaan huomioon myös poikuevaiheen elinympäristövaatimukset. Poikasvaihe ei kuitenkaan yksin määrää sinisorsien pesäpaikan valintaa, sillä kuten edellä todettiin, sinisorsaparit pesivät myös järvilla, jotka eivät juuri koskaan tuota lentopoikasia. Syynä parien tasaisempaan levittäytymiseen voi olla se, että pesien ryöstöaste kasvaa paritiheyden kasvaessa, kuten sinisorsalla tehdyt pesänryöstökokeet ovat osoittaneet (Gunnarsson & Elmberg 2008, Elmberg ym. 2009). Myös monet muut tekijät kuten pesäpaikauksellisuus ja vieraiden koiraiden aiheuttaman häirinnän välttäminen voivat vaikuttaa sinisorsaparien elinympäristön valintaan (ks. Pöysä 2001).

### Poikastuotto tiheydestä riippuvaa?

Sinisorsan pesimätiheys vaihtelee varsin paljon sekä vuodesta toiseen että järveltä toiselle ja voi suosituimmilla kohteilla nousta hyvinkin korkeaksi. Vaikuttaako pesimätiheyden vaihtelu lisääntymistulokseen? Havaintoaineistojen pohjalta saadut tulokset ovat tämän suhteen ristiriitaisia; toisissa



Kuva 3. Sorsanpoikasten keskimääräinen ( $\pm 1$  SE) painonmuutos (%) ruokailukokeessa sellaisilla järvilla, joille villit sinisorsat istutuskokeessa hakeutuivat (A,  $n = 2$  järveä; B,  $n = 1$  järvi) ja sellaisilla järvilla, joita villit sinisorsat välttivät (C,  $n = 4$  järveä). Tapauksissa B ja C käytettiin samoja poikasia. Poikasmäärä kaikissa tapauksissa (A–C)  $n = 12$  (ks. tarkemmin Pöysä ym. 2000).

Fig. 3. Mean ( $\pm 1$  SE) percentage body-mass change of mallard ducklings in attractive-lake foraging trials (A,  $n = 2$  trials; B,  $n = 1$  trial) and empty-lake foraging trials (C,  $n = 4$  trials). The same ducklings were used in the attractive-lake foraging trial B as in the empty-lake foraging trials. The number of ducklings is 12 for each trial type: A, B and C (for more details, see Pöysä et al. 2000).

aineistoissa lisääntymistulos oli tiheydestä riippuvaa, toisissa ei (Pöysä 2001, Elmberg 2003, Elmberg ym. 2003, Gunnarsson ym. 2008). Näissä töissä ei kuitenkaan pystytty erittelemään pesintä- ja poikuevaihetta, ja lisäksi tutkimusten alueellinen mittakaava vaihteli paljon, yksittäisestä järvestä valtakunnan tasolle.

Testasimme poikastuoton tiheydestä riippuvuutta kahdessa kenttäkokeessa. Ensimmäisessä lisäsimme pesivien parien määrää koejärvilla istuttamalla niille sinisorsapareja (kaksi paria kullekin järvelle) sen jälkeen kun villit parit olivat jo asettuneet pesimäjärvilleen; kontrollijärville ei istutettu sinisorsapareja. Testasimme erityisesti sitä, vaikuttaako paritiheys sinänsä pesintämenestykseen ja poikastuottoon. [Huomattakoon, että pesäpakoisilla lajeilla, joilla emostaan vielä riippuvaiset poikaset jättävät pesän pian kuoriutumisen jälkeen, pesintämenestys viittaa vain pesävaiheen (muninta, haudonta, kuoriutuminen, pesästä lähtö) onnistumiseen; lopullinen lentopoikastuotto määräytyy vasta useita viikkoja kestävästä poikasvaiheen päätyttyä.] Havaitimme, että järvilla, joi-

Photo: Veli-Matti Väänänen



Sinisorsan poikaset kasvoivat erityisen hyvin silloin kun ne löysivät ruokaa veden pinnalta ja pinnan yläpuolelta. Vedestä kuoriutuvat hyönteiset ovat siis silloin tärkeää ravintoa.

*Downly mallard ducklings gained weight especially well if they found food on and above the water surface. Emerging aquatic insects are, thus, important food at that stage.*

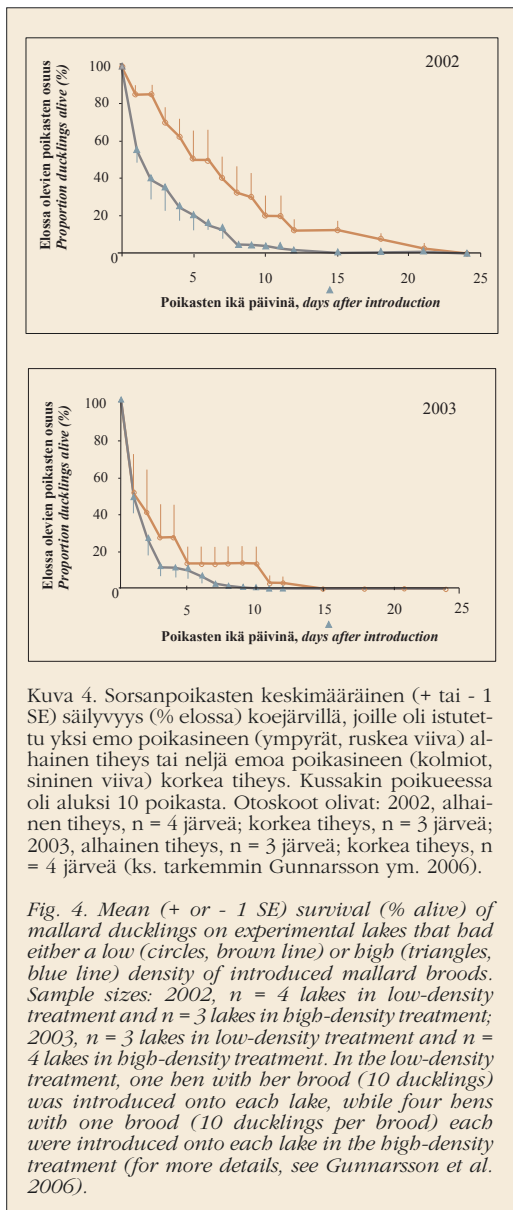
den paritiheyttä kokeellisesti nostettiin, villit sinisorsat tuottivat vähemmän poikueita kuin niillä järvillä, joiden paritiheyttä ei nostettu (Elmberg ym. 2005). Mielenkiintoisempaa oli kuitenkin havaita, että paritiheyden kasvattaminen ei vaikuttanut lopulliseen lentopoikastuottoon. Toisin sanoen pesintävaiheen onnistuminen selvästikin riippui paritiheydestä, mutta tämän lisäksi myös poikasten selviytyminen näytti riippuvan poikueitiheydestä – yksi koe paljasti kaksi perättäistä tiheydestä riippuvaa prosessia. Hyvä pesintätulos ei välttämättä takaa hyvää lentopoikastuottoa, sillä mitä enemmän poikasia vesille pääsee, sitä pienempi osa niistä selviytyy lentopoikasiksi. Tulos on yhdenmukainen edellä mainitun, telkällä pöntötyskokeessa saadun tuloksen kanssa (Pöysä & Pöysä 2002).

Jatkoimme koesarjaa manipuloimalla suoraan poikueitiheyttä. Istutimme koejärville joko yhden tai neljä emoa poikasineen (10 poikasta kussakin poikueessa) ja seurasimme poikasten kuolevuutta. Poikaskuolevuus osoittautui tiheydestä riippuvaksi: järvillä, joille oli istutettu neljä poikuetta, poikasten päivittäinen kuolevuus oli suurempaa kuin järvillä, joille oli istutettu vain yksi poikue (Gunnarsson ym. 2006; kuva 4). Näin oli kuitenkin vain toisena koevuotena (kuvassa vuosi 2002). Koska koe toteutettiin karuhkoilla järvillä, pidämme poikueitiheyden ja poikasten ravintovaatimuksiin nähden liian heikkoa ravintotilannetta tärkeimpänä kuolevuustekijänä. Emojen kuolevuuteen poikueitiheys ei vaikuttanut.

### Riistanhoidollisia johtopäätöksiä

Havaintoaineistomme ja kokeemme ovat osoittaneet, että monet boreaalisen havumetsävyöhykkeen lukuisista järvistä eivät sovi sinisorsapoikueiden elinympäristöiksi. Sinisorsaparit käyttävät karuja järviä pesintään, mutta poikasten kasvattaminen lentokykyisiksi ei karuilla järvillä yleensä onnistu. Luonnonmukaisissa olosuhteissa toteutettujen kokeiden perusteella tarjolla olevan ravinnon määrä ja laatu näyttäisi olevan merkittävä poikueiden esiintymistä rajoittava ja poikaskuolevuuteen vaikuttava tekijä. Jo vanhastaan tiedetään, että ruokinnalla on helppo houkuttaa sinisorsia haluamalleen paikalle. Lisäravintoa tarjoamalla voidaan mahdollisesti vaikuttaa myös poikasten esiintymiseen ja hengissä säilymiseen.

Poikaskuolevuus ja poikastuotto ovat sinisorsalla ainakin jossain määrin tiheydestä riippuvaisia. Tämä on uusi ja periaatteessa hyvä tieto sinisorsakantojen hoitoa ja kestävää verotusta silmällä pitäen. Kestävän verotuksen toteutuminen edellyttää, että metsästyskuolevuus kompensoituu alentuneella luontaisella kuolevuudella tai jonkin muun tiheydestä riippuvan populaatioprosessin kautta (Boyce ym. 1999). Kokeemme antoivat selviä viitteitä myös siitä, että tiheydestä riippuvuutta esiintyy sekä pesintä- että poikuevaiheessa. Mikäli halutaan esimerkiksi pienpetojen tehopyynnillä turvata hyvä pesintätulos, on syytä varmistaa, että myös poikuevaiheen elinympäristövaatimukset täyttyvät ja ravintoa riittää suurelle poikasmäärälle. Parhaaseen lopputulokseen päästään koh-



Kuva 4. Sorsanpoikasten keskimääräinen (+ tai - 1 SE) säilyvyys (% elossa) koejärvillä, joille oli istutettu yksi emo poikasineen (ympyrät, ruskea viiva) alhainen tiheys tai neljä emoa poikasineen (kolmiot, sininen viiva) korkea tiheys. Kussakin poikueessa oli aluksi 10 poikasta. Otoksot olivat: 2002, alhainen tiheys, n = 4 järveä; korkea tiheys, n = 3 järveä; 2003, alhainen tiheys, n = 3 järveä; korkea tiheys, n = 4 järveä (ks. tarkemmin Gunnarsson ym. 2006).

Fig. 4. Mean (+ or - 1 SE) survival (% alive) of mallard ducklings on experimental lakes that had either a low (circles, brown line) or high (triangles, blue line) density of introduced mallard broods. Sample sizes: 2002, n = 4 lakes in low-density treatment and n = 3 lakes in high-density treatment; 2003, n = 3 lakes in low-density treatment and n = 4 lakes in high-density treatment. In the low-density treatment, one hen with her brood (10 ducklings) was introduced onto each lake, while four hens with one brood (10 ducklings per brood) each were introduced onto each lake in the high-density treatment (for more details, see Gunnarsson et al. 2006).

dentamalla pesärosvojen ja muiden pienpetojen pyynti rehevien vesien ympäristöön siten, että reheville kohteille myös kauempaa hakeutuvien poikueiden siirtymätaipaleet olisivat turvallisia. Tämä luonnollisesti edellyttää sitä, että poikasten säilyvyys rehevillä kohteilla ei ole voimakkaasti tiheydestä riippuvaa.

Kokeellisilla tutkimustuloksillamme on laajempaakin merkitystä. Pohjois-Amerikassa sinisorsaa

on pidetty yhtenä mallilajina kestäväen verotuksen toteutumista arvioitaessa (esim. Nichols 1991, Pöysä ym. 2004) ja myös uudempaa, sopeuttavan riistanhoidon ajatusta (engl. adaptive harvest management) markkinoitaessa (Nichols ym. 2007). Tutkimustuloksemmen tarjoavat uutta tietopohjaa sorsakantojen hoidon ja kestäväen verotuksen suunnittelulle ja toteutukselle Euroopassa (ks. myös Elmerberg ym. 2006). Riistanhoito- ja suoje-lutoimenpiteitä suunniteltaessa tulisi ottaa huomioon, että toimenpiteet, joilla pyritään kohentamaan esimerkiksi vuosikierron tietyn vaiheen olosuhteita, voivat heijastua haitallisesti yksilöiden selviytymiseen jossain toisessa vaiheessa (Bradbury ym. 2001). Perättäinen tiheydestä riippuvuus, mitä sinisorsalla näyttäisi esiintyvän jopa vuosikierron yhden vaiheen (lisääntymiskausi) aikana, on erityisen haasteellista niin käytännön riistanhoitotyössä kuin populaatiodynamiikan mallintamisessa (Åström ym. 1996, Ratikainen ym. 2008).

*Kiitokset.* Kiitämme Esa Lammia, nimetöntä arvioitsijaa ja toimitusta arvokkaista kommentteista.

#### Summary: What do field experiments reveal about the limitation and regulation of mallard *Anas platyrhynchos* populations?

Understanding the reasons behind changes in animal populations is central to animal ecology as well as to successful game management. How mortality, nativity, immigration and emigration change with population density/size is of special importance, as such density-dependent processes need to occur in order for the harvest to be compensatory instead of simply additive to natural mortality. The mallard is one of the most important game birds globally as well as in Finland, and we have studied it through a combination of descriptive and experimental field work. In this article we highlight results that are very difficult or impossible to demonstrate by descriptive research alone. In Finland and throughout the boreal zone there are many wetlands that do not support duck broods. The reason behind this pattern was addressed in experiments in which we let introduced ducklings forage alternatively in nutrient-rich and nutrient-poor lakes (Fig. 1). Ducklings gained significantly more weight when foraging on the richer lakes. In a related experiment we added broods and duck fodder to oligotrophic lakes, and as a result daily duckling survival was higher than on control lakes with a brood but with no added food (Fig. 2). In another experiment we added mallard pairs to lakes before the return of wild conspecifics to study the effect on settlement patterns in the latter. We here found support for the idea that arriving mallards are rather more attracted by introduced pairs than avoiding settling on such lakes. When combining the results from the duckling introduction experiment with the settlement patterns of wild adults, we found that ducklings gained less weight on lakes that were avoided by wild adults (Fig. 3), a result indicating that the latter are able "to forecast" a lake's suitability as a foraging environment for ducklings. To study density dependence in duckling

survival, we introduced broods in different densities onto boreal lakes likely to support wild pairs. We found that survival was lower in high-density treatments (Fig. 4), again indicating food limitation and that breeding success may be density-dependent. The latter process may also occur in consecutive steps; for lakes with experimentally increased pair density, wild mallards produced fewer broods per pair, but duckling survival was higher so that, in the end, there was no effect on the number of fledged ducklings produced.

Our approach of combining descriptive and experimental work provides insights for game management. Many boreal lakes are indeed too poor to support a duck brood to the fledging stage, in which case supplemental feeding is a means of increasing duck production. Duckling mortality as well as duckling production is density dependent under some circumstances; this may support the notion that hunting mortality is compensatory. It also implies that predator reduction is less worthwhile if food is already limiting breeding success. Adaptive management, that is, that harvest is modified on a regular basis in response to population size and annual recruitment, is definitely a working option if density dependence turns out to be a common feature of Finnish duck populations.

#### Kirjallisuus/References

- Alhainen, M., Väänänen, V-M., Pöysä, H. & Ermala, A. 2010: Vesilintusaalis siipinäytteiden valossa (Summary: Duck hunting bag in Finland – what do wing samples tell us about the species composition and age structure in a bag?). – Suomen Riista 56: 40–47.
- Ball, I. J., Gilmer, D. S., Cowardin, L. M. & Riechmann J. H. 1975: Survival of wood duck and mallard broods in north-central Minnesota. – J. Wildl. Manage. 39: 776–780.
- Batt, B. D. J., Afton, A. D., Anderson, M. G., Ankney, C. D., Johnson, D. H., Kadlec, J. A. & Krapu, G. G. (toim./eds) 1992: Ecology and management of breeding waterfowl. University of Minnesota Press. Minneapolis.
- Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R. 1996: Ecology: individuals, populations and communities. – Blackwell Science. Oxford.
- Boyce, M. S., Sinclair, A. R. E. & White, G. W. 1999: Seasonal compensation of predation and harvesting. – Oikos 87: 419–426.
- Bradbury, R. B., Payne, R. J. H., Wilson, J. D. & Krebs, J. R. 2001: Predicting population responses to resource management. – Trends Ecol. Evol. 16: 440–445.
- Cappuccino, N. & Price, P. W. (toim./eds.) 1995: Population dynamics: new approaches and synthesis. Academic Press. San Diego.
- Coluccy, J. M., Yerkes, T., Simpson, R., Simpson, J. W., Armstrong, L. & Davis, J. 2008: Population dynamics of breeding mallards in the Great Lakes states. – J. Wildl. Manage. 72: 1181–1187.
- Cresswell, W. 2008. Non-lethal effects of predation in birds. – Ibis 150: 3–17.
- Dzus, E. H. & Clark, R. G. 1997 : Overland travel, food abundance, and wetland use by mallards: relationships with offspring survival. – Wilson Bull. 109: 504–515.
- Elmberg, J. 2003: Density-dependent breeding success in mallards *Anas platyrhynchos* on a eutrophic lake. – Wildl. Biol. 9: 67–73.
- Elmberg, J., Nummi, P., Pöysä, H. & Sjöberg, K. 1993: Factors affecting species number and density of dabbling duck guilds in North Europe. – Ecology 74: 251–260.
- Elmberg, J., Nummi, P., Pöysä, H. & Sjöberg, K. 1994: Relationships between species number, lake size and resource diversity in assemblages of breeding waterfowl. – J. Biogeogr. 21: 75–84.
- Elmberg, J., Nummi, P., Pöysä, H. & Sjöberg, K. 2003: Breeding success of sympatric dabbling ducks in relation to population density and food resources. – Oikos 100: 333–341.
- Elmberg, J., Gunnarsson, G., Pöysä, H., Sjöberg, K. & Nummi, P. 2005: Within-season sequential density dependence regulates breeding success in mallards *Anas platyrhynchos*. – Oikos 108: 582–590.
- Elmberg, J., Nummi, P., Pöysä, H., Sjöberg, K., Gunnarsson, G., Clausen, P., Guillemain, M., Rodrigues, D. & Väänänen V-M. 2006: The scientific basis for new and sustainable management of migratory European ducks. – Wildl. Biol. 12: 121–127.
- Elmberg, J., Folkesson, K. Guillemain, M. & Gunnarsson, G. 2009: Putting density dependence in perspective: nest density, nesting phenology, and biome, all matter to survival of simulated mallard *Anas platyrhynchos* nests. – J. Avian Biol. 40: 317–326.
- Gunnarsson, G., Elmberg, J., Sjöberg, K., Pöysä, H. & Nummi, P. 2004: Why are there so many empty lakes? Food limits survival of mallard ducklings. – Can. J. Zool. 82: 1698–1703.
- Gunnarsson, G., Elmberg, J., Sjöberg, K., Pöysä, H. & Nummi, P. 2006: Experimental evidence for density-dependent survival in mallard (*Anas platyrhynchos*) ducklings. – Oecologia 149: 203–213.
- Gunnarsson, G. & Elmberg, J. 2008: Density-dependent predation – an experiment with simulated mallard nests in contrasting landscapes. – Ibis 150: 159–169.
- Gunnarsson, G., Elmberg, J., Dessborn, L., Jonzén, N., Pöysä, H. & Valkama, J. 2008: Survival estimates, mortality patterns, and population growth of Fennoscandian mallards *Anas platyrhynchos*. – Ann. Zool. Fenn. 45: 483–495.
- Hoekman, S. T., Mills, L. S., Howerter, D. W., Devries, J. H. & Ball, I. J. 2002: Sensitivity analyses of the life cycle of midcontinent mallards. – J. Wildl. Manage. 66: 883–901.
- Hurlbert, S. J. 1984: Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. – Ecol. Monogr. 54: 187–211.
- Kauppinen, J. 1993: Densities and habitat distribution of breeding waterfowl in boreal lakes in Finland. – Finnish Game Res. 48: 24–45.
- Kauppinen, J. & Väänänen, V-M. 1999: Factors affecting changes in waterfowl populations in eutrophic wetlands in the Finnish lake district. – Wildl. Biol. 5: 73–81.
- Lima, S. L. & Dill, L. M. 1990: Behavioural decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. – Can. J. Zool. 68: 619–640.
- Mooij, J. H. 2005: Protection and use of waterbirds in the European Union. – Beitr. Zur Jagd- und Wildforsch. 30: 49–76.
- Newton, I. 1998: Population limitation in birds. Academic Press. San Diego.
- Nichols, J. D. 1991: Responses of North American duck populations to exploitation. – Teoksessa/In: Perrins, C. M., Lebreton, J-D. & Hiron, G. J. M. (toim./eds.), Bird population studies: relevance to conservation and management, pp. 498–525. Oxford University Press. Oxford.
- Nichols, J. D., Runge, M. C., Johnson, F. A. & Williams, B. K. 2007: Adaptive harvest management of North American waterfowl populations: a brief history and future prospects. – J. Orn. 148: 343–349.



- Nummi, P. 1985: Eläinravinnon merkityksestä puolisukeltajasorsille (Summary: The role of invertebrates in the nutrition of dabbling ducks – review). – Suomen Riista 32: 43–49.
- Nummi, P. & Pöysä, H. 1993: Habitat associations of ducks during different phases of the breeding season. – *Ecography* 16: 319–328.
- Nummi, P. & Pöysä, H. 1995: Breeding success of ducks in relation to different habitat factors. – *Ibis* 137: 145–150.
- Nummi, P., Sjöberg, K., Pöysä, H. & Elmberg, J. 2000: Individual foraging behaviour indicates resource limitation: an experiment with mallard ducklings. – *Can. J. Zool.* 78: 1891–1895.
- Nummi, P., Elmberg, J., Pöysä, H., Gunnarsson, G. & Sjöberg, K. 2005: Varhaiset tavipoikkeukset asuttavat suotuisimmat laikut ja menestyvät parhaiten (Summary: Breeding success of teals *Anas crecca* varies for different lakes). – Suomen Riista 51: 27–34.
- Nummi, P. & Hahtola, A. 2008: The beaver as an ecosystem engineer facilitates teal breeding. – *Ecography* 31: 519–524.
- Pirkola, M.K. & Lindén, H. 1972: Sorsansiipikeräyksen tuloksia vuosilta 1969–1970 (Summary: Results of duck wing collection surveys in Finland 1969 and 1970). – Suomen Riista 24: 97–106.
- Pulliam, H. R. & Danielson, B. J. 1991: Sources, sinks, and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics. – *Am. Nat.* 137: S50–S66.
- Pöysä, H. 2001: Dynamics of habitat distribution in breeding mallards: assessing the applicability of current habitat selection models. – *Oikos* 94: 365–373.
- Pöysä, H., Elmberg, J., Sjöberg, K. & Nummi, P. 1998: Habitat selection rules in breeding mallards (*Anas platyrhynchos*): a test of two competing hypotheses. – *Oecologia* 114: 283–287.
- Pöysä, H., Elmberg, J., Sjöberg, K. & Nummi, P. 2000: Nesting mallards (*Anas platyrhynchos*) forecast brood-stage food limitation when selecting habitat: experimental evidence. – *Oecologia* 122: 582–586.
- Pöysä, H. & Pöysä, S. 2002: Nest-site limitation and density dependence of reproductive output in the common goldeneye *Bucephala clangula*: implications for the management of cavity-nesting birds. – *J. Appl. Ecol.* 39: 502–510.
- Pöysä, H., Elmberg, J., Gunnarsson, G., Nummi, P. & Sjöberg, K. 2004: Ecological basis of sustainable harvesting: is the prevailing paradigm of compensatory mortality still valid? – *Oikos* 104: 612–615.
- Ratikainen, I. J., Gill, J. A., Gunnarsson, T. G., Sutherland, W. J. & Kokko, H. 2008: When density dependence is not instantaneous: theoretical developments and management implications. – *Ecol. Lett.* 11: 184–198.
- Rotella, J. J. & Ratti, J. T. 1992: Mallard brood movements and wetland selection in southwestern Manitoba. – *J. Wildl. Manage.* 56: 508–515.
- Royama, T. 1992: Analytical population dynamics. – Chapman & Hall, Lontoo.
- Sinclair, A. R. E., Fryxell, J. M. & Caughley, G. 2006: Wildlife ecology, conservation, and management. Blackwell, Malden, USA.
- Sjöberg, K., Pöysä, H., Elmberg, J. & Nummi, P. 2000: Response of mallard ducklings to variation in habitat quality: an experiment of food limitation. – *Ecology* 81: 329–335.
- Stamps, J. 1988: Conspecific attraction and aggregation in territorial species. – *Am. Nat.* 131: 329–347.
- Underwood, A. J. 1997: Experiments in ecology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Åström, M., Lundberg, P. & Lundberg, S. 1996: Population dynamics with sequential density dependence. – *Oikos* 75: 174–181.

Hyväksytty/Accepted 6.9.2010

Hannu Pöysä  
Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos  
Joensuun riistan- ja kalantutkimus  
Finnish Game and Fisheries Research Institute  
Joensuu Game and Fisheries Research  
Yliopistokatu 6  
FI-80100 Joensuu, Finland  
e-mail: hannu.poyasa@rktl.fi

Petri Nummi  
Helsingin yliopisto, Metsätieteiden laitos  
Department of Forest Sciences  
P.O. Box 27  
FI-00014 University of Helsinki, Finland

Johan Elmberg & Gunnar Gunnarsson  
Aquatic biology and chemistry group  
Kristianstad University  
SE-29188 Kristianstad, Sweden

Kjell Sjöberg  
Department of Animal Ecology  
Swedish University of Agricultural Sciences  
SE-90183 Umeå, Sweden