

Metsäkanalintukannat ympäristön- ja ilmastomuutoksen puristuksessa

Gilbert Ludwig



Photo Gilbert Ludwig

Metsäkanalintukantojen väheneminen Suomessa on ollut sekä metsästäjien että riistantutkijoiden keskeinen huoli usean vuosikymmenen ajan. Vaikka merkkejä kantojen laskun pysähtymisestä, tai jopa toipumisesta, on havaittu viime vuosina, on lintukantojen tila edelleenkin huono. Useasti väitetään kantojen laskun johtuneen sekä kasvaneesta saalistuspaineesta että metsäympäristön voimakkaista muutoksista. Viime vuosina on karttunut tutkimustietoa myös muiden tekijöiden merkityksestä metsäkanalintujen pitkäaikaisissa kannanvaihteluissa. Tässä artikkelissa pohditaan sekä ilmastomuutoksen että ojituksen vaikutuksia metsäkanalintuihin, erityisesti teerikantoihin.

Voimakkaat kannanvaihtelut ovat aina olleet pohjoisten metsäkanalintujen erikoisuus. Tämä ilmiö on pitkään koskettanut, ihmetellyt ja jopa huolestuttanut suomalaisia metsästäjiä, eränkävijöitä ja tutkijoita. Kannanvaihtelun kato- ja huippuvuosien välinen miltei syklinen vuoristorata selittyy muun muassa metsäkanalintukannoille tyypillisellä sekä viivästyneellä että suoralla tiheydestä riippuvuudella. Mikä vaihtelun lopullinen mekanismi lieneekin, on sille tunnusomaista, että kannanvaihtelu tapahtuu aina jonkun runsaustason ympärillä (Royama 1992). Tämä taso kuvaa runsau-

den alueellista kantokykyä ja vaihtelee luontaisesti paikasta ja vuodesta toiseen. Metsäkanalintujen vähenemisellä tarkoitetaan nimenomaan tämän runsaustason jatkuvaa pienenemistä laajalla alueella ja pitkällä aikavälillä. Kantokyky on yleensä ulkoisten tekijöiden, kuten esimerkiksi ympäristön laadun ja ravintotilanteen, määräämä. Myös petojen määrä tai epäsuotuisat säätekijät voivat pitää kannan tiheyden kantokyvyn alapuolella (Turchin 2003).

Sytä Suomen metsäkanalintujen merkittävään vähenemiseen viimeisen neljän vuosikymmenen

Laji/Species	Paras Malli Best Model	Parametri Parameter	Arvo Est.	S.E.	P-arvo P-value
Teeri	Ojitus + Sade	Vakio/Constant	0.335	0.20	0.09
<i>Black Grouse</i>	Drainage + Rain	sade/rain(P/N)	-0.082	0.02	0.00
		sade/rain (K/C)	-0.029	0.02	0.06
		sade/rain (E/S)	-0.032	0.02	0.09
		ojitus/drainage (P/N)	0.061	0.08	0.42
		ojitus/drainage (K/C)	-0.082	0.04	0.04
		ojitus/drainage (E/S)	-0.122	0.04	0.00
Metso	Ojitus + Sade	Vakio/Constant	0.271	0.23	0.23
<i>Capercaillie</i>	Drainage + Rain	sade/rain (P/N)	-0.103	0.03	0.00
		sade/rain (K/C)	-0.047	0.02	0.01
		sade/rain (E/S)	-0.054	0.02	0.02
		ojitus/drainage (P/N)	0.045	0.09	0.60
		ojitus/drainage (K/C)	-0.095	0.04	0.04
		ojitus/drainage (E/S)	-0.129	0.05	0.01
Pyö	Ojitus + Sade	Vakio/Constant	0.364	0.25	0.14
<i>Hazel Grouse</i>	Drainage + Rain	sade/rain (P/N)	-0.075	0.03	0.01
		sade/rain (K/C)	-0.019	0.02	0.31
		sade/rain (E/S)	-0.014	0.02	0.54
		ojitus/drainage (P/N)	-0.049	0.10	0.60
		ojitus/drainage (K/C)	-0.122	0.05	0.01
		ojitus/drainage (E/S)	-0.209	0.05	0.00

Taulukko 1. Lajikoh-
taisten parhaan mal-
lin parametrien arvot,
keskivirheet (S.E.) ja
tilastollinen merkitse-
vyys (P-arvo). P=Poh-
jois, K=Keski, E=Etelä.

Table 1. Parameter
estimates (Est.), stan-
dard error (S.E.)
and P-values for the
species-specific best
models. N=North,
C=Centre, S=South.

aikana on pyritty selvittämään monissa tutkimus-
hankkeissa (mm. Ranta ym. 2004, Ludwig 2007).
Jo 1960-luvuilla käynnistettyjen reitti-arviointien
ja 1989 aloitettujen riistakolmiolaskentojen an-
siosta tieto lintutiheyksien ajallisesta ja paikalli-
sesta vaihtelusta on kattava, ja vuosien varrella
kerätty valtava aineisto on ollut perusta monelle
tutkimukselle. Eräs käsitys on se, että kantojen
lasku johtuu mm. heikentyneestä poikastuotosta,
mikä taas olisi seurausta vahvistuneista pienpe-
tokannoista (Marcström ym. 1988, Baines 1991,
Caizergues & Ellison 1997, Kurki 1999, Kurki ym.
1997, 1998, Kauhala & Helle 2002). Kasvanut saa-
listuspaine selittyy muun muassa muuttuneella
metsärakenteella. Tehometsätalouden toimien,
kuten avohakkuiden sekä suo- ja metsäojituksen
seurauksena heinittyneiden elinympäristöjen pin-
ta-ala on kasvanut merkittävästi, mikä on edes-
auttanut pikkunisäkkäiden, etenkin peltomyyrien
Microtus sp runsastumista (Henttonen 1989). Täs-

tä ovat hyötyneet myös pikkunisäkkäitä pääravin-
tonaan käyttävät pedot, joista kettu *Vulpes vulpes*
on metsäkanalintujen kannalta ehkä tärkein. Li-
säksi toisen hypoteesin mukaan huippupetojen,
kuten suden *Canis lupus* tai ilveksen *Lynx lynx*,
pitkään viime vuosisadan aikana jatkunut alamä-
ki olisi edesauttanut pienpetojen, kuten kettujen
runsastumista (Lindström 1989, Sæther 1999, Lud-
wig 2007). Runsaatuneina nämä pedot lisääisivät
myös kanalintujen pesien ja poikueiden saalistus-
ta, varsinkin huonoina myyrävuosina (Henttonen
1989). Petojen ja saaliin yhteinen evoluutio on
kuitenkin taannut sen, että metsäkanalinnut kes-
tävät kohtuullisen voimakastakin saalistuspainetta.
Tutkimukset ovat kuitenkin osoittaneet, että pe-
siin ja poikueisiin kohdistuva saalistus on kasva-
nut evolutiivisesti katsoen uudelle tasolle, jolloin
lisääntymisikäiseksi selviytyvien poikasten osuus
on jatkuvasti laskenut (Kurki 1999). Selitysmalli,
jossa jonkin yksittäisen tekijän oletetaan olevan

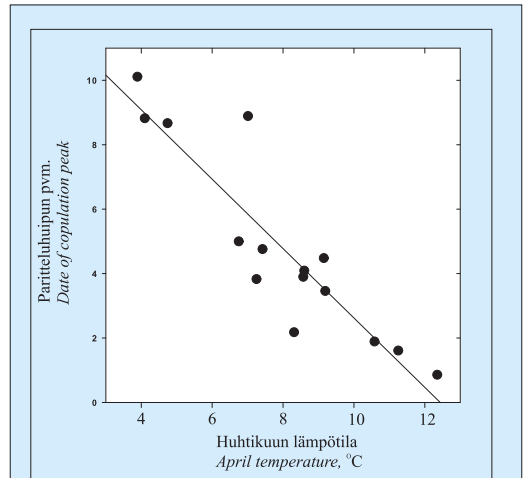
päävastuussa, viehättää monia enemmän kuin malli, jossa on tutkittu usean tekijän yhteisvaikutuksia. Mutta kuten 10 vuotta sitten Kurki (1999) kiteytti, tutkimus johtaa usein siihen tulokseen, että kyseessä on erityyppisten samaan suuntaan vaikuttavien tekijöiden muodostama kokonaisuus. Lisäksi olisi todennäköistä, että eri tekijöiden suhteellinen merkitys vaihtelee sekä alueellisesti että myös ajallisesti. Tämä pitää varmasti paikkansa myös metsäkanalintujen tapauksessa.

Jyväskylän yliopistossa on 2000-luvulla käynnistetty monivuotinen tutkimushanke, jonka tarkoituksena on ollut lisätä kokonaisvaltaisempaa ymmärrystä metsäkanalintujen, erityisesti teerien *Tetrao tetrix*, vähenemisen taustalla olevien tekijöistä. Tutkimukset ovat antaneet lisävalaistusta mm. ilmastonmuutoksen ja ojituksen aiheuttamista haitoista, ja tässä esitän lyhyesti tutkimusaiheeseen liittyviä uusia tuloksia sekä niiden pohjalta tehtyjä johtopäätöksiä.

Onko teerensoidin nykyään liian aikaisin?

Keski-Suomessa alkoi Rauno Alatalon johdolla vuonna 1987 tutkimusprojekti, jonka päämääränä oli selvittää ryhmäsoitimen merkitystä teeripopulaatioille (esim. Alatalo ym. 2004). Tutkimushanke, joka on vieläkin käynnissä, on tuottanut valtavasti uutta tietoa teeren soidinkäyttäytymisestä ja puolisonvalinnasta. Vuosien varrella tallennetut soidin- ja yksilöhavainnot ovat lisäksi osoittaneet erittäin arvokkaaksi aineistoksi erilaisten populaatioprosessien tutkimiseksi. Esimerkiksi satojen paritteluhavaintojen tarkastelussa huomattiin, että paritteluhuippu oli aikaistunut merkittävästi vuosien 1987 ja 2003 välissä. Havainto itse ei ollut mikään yllätys, sillä monilla lintu- ja nisäkäslajeilla oli jo ennestään todettu lisääntymistapahtumien ja muuton aikaistumista lämpenevien keväiden takia (esim. Parmesan & Yohe 2003, Lehikoinen 2009). Havainto herätti kuitenkin huomiomme, ja ryhdyimme selvittämään lisääntymistapahtumien aikaistumisen mahdollisia syitä ja seurauksia.

Kuten oletimme, kevään ja etenkin huhtikuun lämpötila ennustaa hämmästyttävän tarkasti soidinhuipun ajoitusta (Ludwig ym. 2006; kuva 1). Soidinhuipun lisäksi huhtikuun lämpötila ennusti myös hyvin poikasten kuoriutumishuipun. Toisin sanoen, mitä lämpimämpi huhtikuu on, sitä aikaisemmin teeret parittelevat, ja sitä aikaisemmin poikaset kuoriutuvat. Kyseinen soitimen ja kuoriutumisen kannalta ratkaiseva ajanjakso on lämmennyt ainakin 1960-luvulta alkaen, ja sen myötä soitimen ja kuoriutumishuipun ajoitus on aikaistunut merkittävästi ($r = -0.43$, $P < 0.01$, Ludwig ym. 2006). Soitimen aikaistuminen ei sinänsä ole vaarallista, mutta ongelmana on se, että vas-



Kuva 1. Paritteluhuipun päivämäärä (toukokuun päivinä) suhteessa huhtikuun lämpötilaan (keskimääräinen päivittäinen maksimilämpötila Keski-Suomessa 1987–1998 ja 2001–2003).

Fig.1 Copulation peak (days of May) in relation to April temperature (mean maximum daily temperature) in 1987–1998 and 2001–2003 in central Finland.

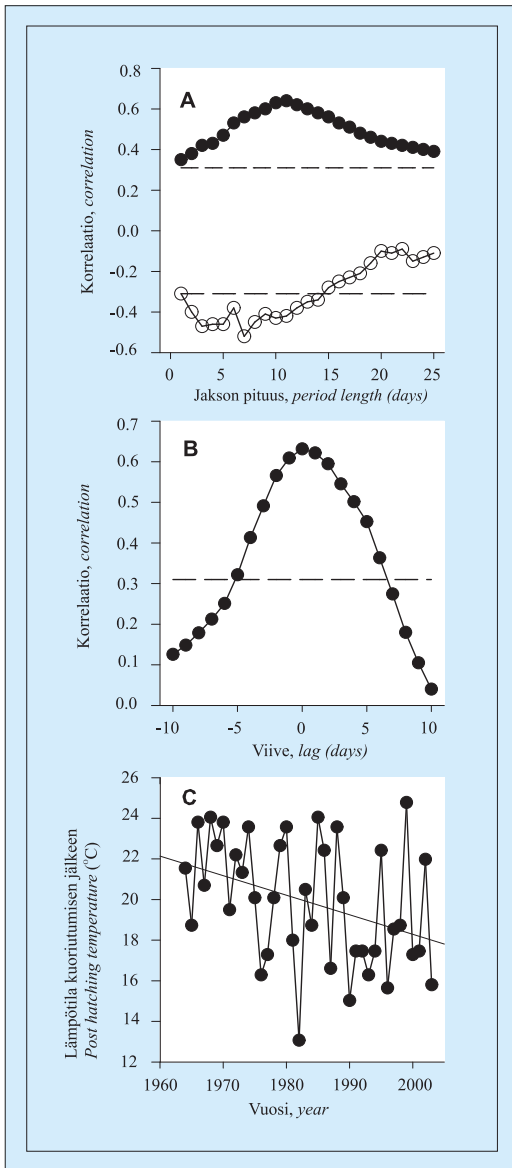
taavaa lämpenemistä ei ole tapahtunut alkukesällä, eli toisin kuin kevät, alkukesä ei ole aikaistunut (Ludwig ym. 2006). Tämä havainto herätti epäilyksen siitä, että vuodenaikojen väliset erot osana ilmastonmuutosta sekoittaisivat teerien lisääntymisaikataulua. Jos poikaset kuoriutuisivat yhä aikaisemmin kesällä ilman vastaavaa kesän aikaistumista, voisivat poikasten kohtaamat olosuhteet muuttua kehnommiksi. Tämän skenaarion mahdollisten vaikutusten selvittäminen edellyttää kuitenkin lisää tietoa. Varhaispoikasajan sääolojen merkitystä teeripopulaatiolle ei oikeastaan ole kiistetty, mutta tutkimuksellista näyttöä sen vaikutuksesta ei juuri ole saatu. Lisäksi pitäisi myös osoittaa, että kuoriutumishuipun aikaistuminen on todellakin vaikuttanut negatiivisesti varhaispoikasajan sääoloihin.

Poikasille yhä useammin yhä kylmempää

Laajan paritteluhavaintoaineiston pohjalta kehitettiin malli, joka laskee keskimääräiseen kuoriutumishuipun huhtikuun lämpötilan perusteella. Tämä mahdollistaa sen, että voimme mennä ajassa taaksepäin ja tarkastella vuosi vuodelta, minkälaiset olosuhteet kuoriutuvilla teerenpoikasilla on ollut. Lisäksi laskettiin poikastuottoindek-

si (Lindström ym. 1997), joka perustuu vuodesta 1964 lähtien kerättyyn metsäkanalintujen reitti-arviointiaineistoon sekä vuodesta 1989 kerättyyn riistakolmioaineistoon. Koska ajoitusmalli perustuu Keski-Suomessa kerättyyn soidin-aineistoon, käytettiin laskenta-aineistoa Keski-Suomen riistanhoitopiirin alueelta. Varhaispoikasvaiheen sääolojen vaikutuksien lisäksi meitä kiinnosti myös se, mikä on mahdollisen kriittisen vaiheen pituus.

Kuva 2a esittää tulokset pähkinänkuoreessa. Jo ensimmäiset päivät heti kuoriutumisen jälkeen



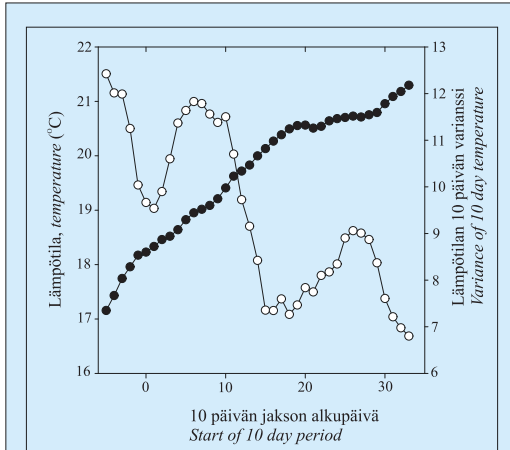
ovat hyvin tärkeitä, ja kriittisen jakson pituus on n. 6–10 päivää. Korkea lämpötila ensimmäisen 10 päivän aikana selvästi paransi poikastuottoa ($r_{\max} = 0.63$, $P < 0.001$), kun taas sademäärällä samana aikana oli negatiivinen vaikutus poikastuottoon ($r_{\max} = -0.52$, $p < 0.001$). Tämän jakson jälkeen säiden vaikutus poikasten selviämiseen vähenee nopeasti ja merkittävästi. Korrelaation luotettavuuden varmistamiseksi käytettiin liukuva aikaikkuna -menetelmää 10 päivän jaksoihin perustuen. Aikaikkunaa siirrettiin kuoriutumishuippuun nähden päivä kerrallaan 10 päivää sekä taaksepäin että eteenpäin. Ensimmäinen aikaikkuna kattaa siis 10 kuoriutumista edeltävää päivää ja viimeinen jakso alkaa 10 päivää poikasten kuoriutumisen jälkeen.

Tulokset (kuva 2b) ovat hyvin selkeät. Juuri kuoriutumishuipulla alkava 10 päivän aikaikkuna (viive 0) tuottaa vahvimman korrelaation, ja korrelaatiot heikkenevät nopeasti tilastollisesti ei-merkittäviksi, kun aikaikkunaa siirretään kuoriutumishuipusta taaksepäin tai eteenpäin. Kuva 2c kertoo, miten poikasten kohtaamat sääolot lämpötilan indikoimina ovat kehittyneet Keski-Suomessa vuosina 1964–2003 (Ludwig ym. 2006). Poikasten varhaisiän sääolot ovat keskimäärin kylmentyneet, ja alkukesältä kylmiä vuosia tulee yhä useammin. Tulokset viittaavat vahvasti siihen, että kasvaneen pesintäaikaisen saalistuspaineen lisäksi muuttuneet sääolot pienpoikasvaiheessa ovat vaikuttaneet kielteisesti teeren poikastuottoon.

Kuvissa 1 ja 2 analyysissä käytetty lämpötilasuure on keskimääräinen päivittäinen maksimi lämpötila, sillä se tuotti vahvimmat tulokset verrattaessa minimi- ja keskilämpötilaa. Se tarkoittanee

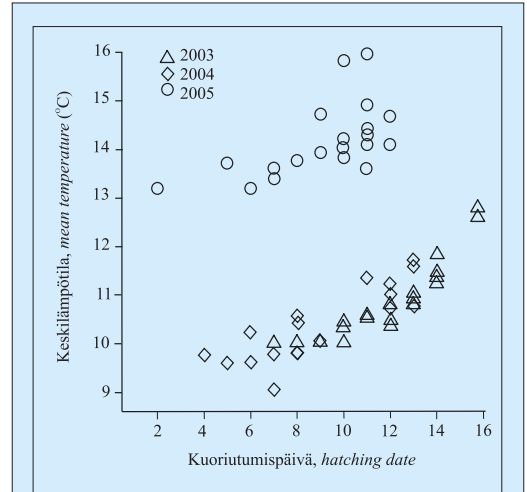
Kuva 2. A) Poikastuoton sekä lämpötilan (täytetyt ympyrät) että sademäärän (avoilympyrät) väliset korrelaatiot eri pituisella jaksolla kuoriutumisen jälkeen. Katkoviivan yläpuoliset korrelaatiot ovat lämpötilan ja alapuoliset korrelaatiot sademäärän suhteen tilastollisesti merkitseviä. B) Poikastuoton ja 10 päivän keskilämpötilan (keskimääräinen päivittäinen maksimilämpötila) väliset korrelaatiot liukuvan ikkunan menetelmällä. Viive 0 tarkoittaa kuoriutumishuippua. Katkoviivan yläpuoliset korrelaatiot ovat tilastollisesti merkitseviä. C) Teerenpoikasten kohtaamat olosuhteet (keskimääräinen päivittäinen maksimilämpötila, 10 päivän jakso kuoriutumisesta) vuosina 1964–2003.

Fig. 2. A) Cross-correlations of mean maximum temperature (filled circles) and mean precipitation (empty circles) with reproductive output for post hatching periods of different lengths. The dashed line marks the level of significance B) Cross-correlations of mean maximum temperature with reproductive output for the subsequent 10-day periods. The lag indicates the starting day of the period in respect to the annual mean hatching date (which is set at 0). C) Average conditions (mean maximum daily temperature for 10-day post-hatching periods) faced by black grouse chicks from 1964–2003.



Kuva 3. Alkukesän lämpötilat vuosina 1964–2003 Keski-Suomessa. 10 päivän jaksosten keskilämpötilat (keskimääräinen päivittäinen maksimilämpötila, täytetyt ympyrät) ja sen vaihtelu (varianssi) (ympyrät).

Fig. 3. Mean maximum daily temperature (filled circles) and its variance (open circles) of subsequent 10-day windows in early summer for the period 1964–2003. The date indicates the start of the 10-day period.



Kuva 4. Yksittäisten teeripoikueiden kohtaamat olosuhteet Keski-Suomessa 2003–2005 (10 päivän keskilämpötila). Kuoriutumisajankohta kesäkuun päivinä.

Fig. 4. Temperatures experienced by individual broods (mean daily temperature for 10-day periods) in central Finland 2003–2005. Hatching date = days of June.

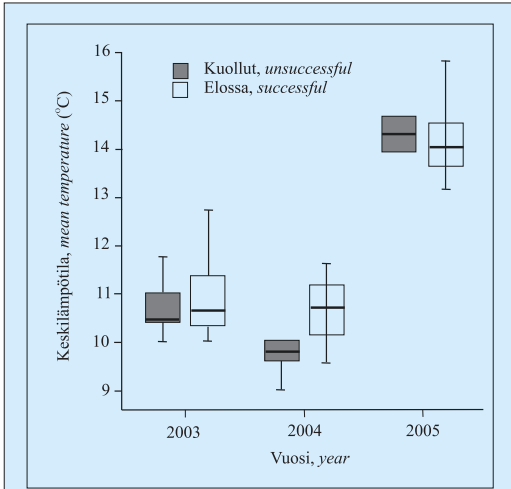
sitä, että verraten lyhytkin lämmin jakso päivän aikana, esimerkiksi auringonpaiste sateen jälkeen, voi parantaa poikasten tilannetta huomattavasti. Sama pätee soidinhuipun ajoittamiseen. Vaikka huhtikuun yöt olisivat vielä hyvin kylmiä (kuten kirkkaalla säällä usein ovatkin), hyvä ja lämmin sää päivällä vauhdittaa soittimen menoa.

Hyvä kysymys on kuitenkin se, miksi muuttaman päivän ero kuoriutumisasajankohdassa voi olla jopa ratkaisevan tärkeä. Ratkaisu piilee Suomen alkukesän luonteessa. Kuva 3 esittää, miten alkukesän lämpötila kehittyy. Alkukesän 10 päivän lämpötilakeskiarvot nousevat hyvin nopeasti samalla kun sen vaihtelu vähenee kesän edetessä kesäkuussa. Toisin sanoen, alkukesä on keskimäärin paitsi kylmempi myös arvaamattomampi.

Miltä tilanne näyttää yksilötasolla? Vuosina 2003–2005 seurattiin Keski-Suomessa yli 80 teeripoikuetta niiden alkutaipaleella emolle kiinnitetyn radiolähettimen avulla. Poikuetilanne havainnointiin kahden, neljän ja kahdeksan viikon iässä kuoriutumisen jälkeen. Näin saatiin luotettava tieto siitä, onko poikue ollut elossa (ts. onko vähintään yksi poikanen elossa) 10 päivää kuoriutumisen jälkeen. Samalla mitattiin poikuekohtaisesti lämpötila samalla ajanjaksolla. Vaikka kolmen vuoden tutkimusjakso on sängen lyhyt johtopäätösten

tekemiseen, tulokset ovat mielenkiintoiset muun muassa tutkimusvuosien erilaisuuden takia.

Kaikkina vuosina aikaisilla ensipoikueilla oli kylmemmät olosuhteet kuin myöhäisillä ensipoikueilla (kuva 4). Ensimmäinen vuosi (2003) oli kylmä, ja petoja oli paljon, eikä lämpötilalla sinänsä ollut vaikutusta poikueen selviytymiselle (Kuva 5). Seuraava vuosi (2004) oli vieläkin kylmempi, mutta petoja oli edellisvuoden verrattuna selvästi vähemmän. Tuona vuonna lämpötila vaikutti merkittävästi poikueen säilyvyyteen. Tutkimusjakson viimeinen vuosi (2005) taas oli hyvin lämmin, eikä petoja ollut paljon; vastaavasti lämpötila ei vaikuttanut selviytymiseen. Kuvassa 4 on huomioitavaa, että samana vuonna ja samana päivänä kuoriutuneiden poikueiden kohtaamat olosuhteet voivat olla hyvinkin erilaiset, sillä sääolot saattavat vaihdella merkittävästi laajan tutkimusalueen (n. 4 000 km²) sisällä. Tulokset viittaavat siihen, että jonkin tietyn kynnyslämpötilan alapuolella poikasten selviytymismahdollisuudet voivat laskea merkittävästi. Sveitsin Alpeilla, missä teerit kuoriutuvat korkean sijainnin takia selvästi suomalaisia teeriä myöhemmin, on havaittu vastaavaa: kun päivittäinen keskilämpötila ensimmäisten viiden päivän aikana jää alle 11,5 astetta, koko poikueen menehtymisen todennäköisyys kasvoi



Kuva 5. Selviytyneiden (vähintään 1 poikanen elossa) ja menehtyneiden (kaikki poikaset kuolleet) teeripoikueiden kohtaamat olosuhteet (10 päivän keskilämpötila) Keski-Suomessa 2003–2005.

Fig. 5. Conditions (mean daily temperature for 10-day periods) experienced by successful (at least 1 chick alive) and unsuccessful (all chicks dead) black grouse broods in central Finland.

merkittävästi (Zbinden & Salvioni 2004). Kuvan 4 perusteella kynnyslämpötila saattaa Suomessa olla samansuuntainen, ehkä jopa hieman matalampi. Toisaalta jää vielä pohdittavaksi, miten pedot vaikuttavat yhdessä kylmien säiden kanssa. Korkea petotiheys (ensimmäinen tutkimusvuosi) saattoi mahdollisesti peittää kylmän sään vaikutuksen.

Ilmasto on muuttunut ennenkin, joten sopii kysyä, mikä nyt on erilaista? Teerien, kuten muidenkin eläinten, lisääntymisenologia on tulos evoluutioprosessista, jonka kannalta keskeisiä ovat pitkän aikavälin sääolot. Voisimmeko siis olettaa, että teeret sopeutuisivat ajan myötä muuttuneisiin olosuhteisiin? Tulevaisuutta voimme vain spekuloida. Olemassa olevan aineiston perustella pystyttiin kuitenkin selvittämään, että evoluutiivista vastetta eli sopeutumista aikaistuviin keväisiin ei ole ainaakaan toistaiseksi havaittavissa (Ludwig ym. 2006, Ludwig 2007). Nykyisen ilmastonmuutoksen nopeus suhteessa siihen, että lisääntymisen aloituksen ja kuoriutumisen välinen aika on yli kuukausi, ennakoit sopeutumisen olevan pitkän prosessin.

Ilmastonmuutoksella on siis mitä ilmeisimmin oma vaikutuksensa teerikantojen romahduksen taustalla. Pesäpakoisilla lajeilla (ts. lajeilla, joiden poikaset lähtevät pesästä heti kuoriutumisen jälkeen) sääolojen vaikutus voi korostua ensimmäis-

ten päivien aikana (esim. Slagsvold 1975, Saether ym. 2004). Pohdittavaksi jää kuitenkin, millä mekanismeilla sääolot vaikuttavat. Kriittisten ensimmäisten päivien aikana poikaset turvautuvat lähes kokonaan hyönteisravintoon (Rajala 1959, Moss & Hanssen 1980, Wegge ym. 2005), jonka saatavuus voi hyvinkin riippua lämpötilasta ja/tai sateesta; ruoka jähmettyy kylmällä kelillä ja sitä on vaikea havaita ja löytää. Lisäksi metsäkanalintupoikaset kärsivät nuorina helposti hypotermiasta, sillä lämmönsäätelykyky on kehittynyt täysin vasta kolmen viikon iässä (Hissa ym. 1983). Kuin poikaset joutuvat lämmittelemään emon alla useammin, aikaa jää vähemmän ravinnon löytämiseksi. Toisaalta niukka ravintotilanne kylmän ja sateisen sään aikana voi pakottaa poikaset liikkumaan enemmän, jolloin ne altistuvat helpommin saalistajille. On siis todennäköistä, että biologinen mekanismi syntyy hypotermian, nääntymisen ja saalistuksen yhteisvaikutuksista.

Ilmastonmuutos ja syklien häviäminen

Yllä esitetyt tulokset kertovat, miten ilmastonmuutos on vaikuttanut tai saattanut vaikuttaa populaatiotihyysien pitkäaikaiseen keskiarvoon eli trendiin. Olisi mielenkiintoista tietää, pystyisikö sama mekanismi myös vaikuttamaan muihin kannanvaihtelujen ominaisuuksiin.

Kanalintujen kannanvaihtelut olivat noin 1980-luvun puoliväliin saakka säännöllisen sykliisiä, mutta sen jälkeen syklit ovat hävinneet (Ranta ym. 2004). Säännölliset syklit voivat syntyä monella tavalla, mutta niiden esiintymiselle näyttäisi olevan ainakin kaksi perusedellytystä. Ensimmäinen niistä liittyy suoraan ja viivästyneeseen tiheydestä riippuvuuteen. Suora tiheydestä riippuvuus johtuu tekijöistä (kuten esim. resurssien määrästä), joiden vaikutus kasvaa tiheyden ollessa suuri. Viivästynyt tiheysriippuvuus voi syntyä lajien välisistä interaktioista (esim. peto-saalissuhteet) tai muuttuvan ikärakenteen viivästyneistä vaikutuksista (Royama 1992). Toinen perusedellytys näyttäisi olevan populaatioon kohdistuva tiheydestä riippumaton häiriö, joka tavallaan heiluttaa populaation tasapainoa. Suorasta ja viivästyneestä tiheydestä riippuvuudesta johtuva populaatioprosessi saavuttaisi jo muutaman sukupolven jälkeen tasapainotihyden, ellei populaatioon kohdistuisi tietyn välein häiriö (Kaitala ym. 1996a). Tällainen häiriö voi periaatteessa olla mikä tahansa populaatioon vaikuttava tekijä, kuten esimerkiksi sää- ja ilmastotekijät, voimakkaat ympäristönmuutokset tai kasvanut saalistus. Tässä esitetty ilmastonmuutoksen vaikutus on varteenotettava ehdokas sellaiseksi. Sykliä esiintymisen todennäköisyys näyttää riippuvan sekä häiriön voimakkuudesta että myös sen esiintymis-

taajuudesta (Kaitala ym. 1996a), mikä sopii hyvin tässä esitettyyn skenaarioon; poikasten kohtaamat olosuhteet ovat kylmentyneet (voimakkaampi häiriö) ja kuoriutumisen aikaistumisen myötä kylmät olosuhteet ovat yleistyneet.

Kyseistä skenaariota simuloitiin mallilla, jota on käytetty syklien mallintamiseen ennenkin (Kaitala ym. 1996a, 1996b, Lindström ym. 1999). Malliin lisättiin häiriömuuttuja, jonka voimakkuus ja esiintymisfrekvenssi olivat säädeltävissä. Tulokset olivat hyvin selkeät: mitä voimakkaampi ja yleisempi häiriö, sitä epätodennäköisemmin syklit esiintyvät, ja sitä pidemmäksi syklit yleensä venyivät (Ludwig ym. 2006). Syklit olisivat siis voineet hävitä vahvistuvien ja yleistyvien ilmastonmuutoksen vaikutuksien myötä.

Lisää häiriöitä: Metsäkanalinnut ja ojitus

Tehometsätalouden aiheuttamat maisemanmuutokset on perinteisesti yhdistetty metsäkanalintujen vähenemiseen (Helle & Helle 1991). Tärkeimmät suorat vaikutukset ovat linnuille soveltuvan pinta-alan väheneminen, pirstoutuminen ja elinympäristön laadullinen heikkeneminen. Epäsuoriin vaikutuksiin luetaan mm. aiemmin mainittu metsärakenteen muutoksesta johtuva aluskasvillisuuden lisääntyminen, joka on osaltaan johtanut pikkunisäkkäiden ja niitä syövien petojen runsastumiseen. Tehometsätalous sisältää kuitenkin suuren joukon mahdollisia häiriötekijöitä, joiden vaikutuksia on tutkittu vähän. Kenties tärkein yksittäinen julkisuudessa runsaasti huomiota saanut tekijä on soiden ojitus.

Soiden ojitus on avohakkuiden ohella ollut tärkeä metsänhoidollinen toimenpide Suomessa, ja sen tarkoitus on puuntuotannon tehostaminen vedenpinnan laskemisen ja maan ilmanvaihdon paranemisen myötä. Metsätaloudelliset ojitukset aloitettiin 1950-luvulla. Toiminta oli aktiivisimmillaan 1960- ja 1970-lukujen taitteessa, jolloin vuosittaiset ojitukset nousivat lähelle 100 000 kilometriä (Helle & Ludwig 2003, Ludwig ym. 2008). Nykyinen avosoiden pinta-ala on enää runsaat puolet siitä mitä se oli 1950-luvulla. Metsämaa-alasta on ojitettu keskimäärin 22 %, mutta erällä alueilla osuus on jopa yli 40 % (Ludwig ym. 2008). Ojitettujen soiden osuus on suurimmillaan keskisessä ja eteläisessä Suomessa ja pienimmillään Lapissa. Soiden uudisojitus on käytännössä loppunut koko maassa jo 1990-luvulla, mutta kunnostusojituksia tehdään edelleenkin. Sukkession hitauden takia ojituksien vaikutukset tuntuvat vielä pitkään, vaikkei ojituksia enää tehdäkään laajassa mitassa.

Ojituksien vaikutuksista metsäkanalintuihin on vain vähän suoria havaintoja, eikä tutkimuksellista tietoa ole paljon. Kainuussa vuosina 2000–2003

tehty tutkimus radiolähetinmerkityillä teerinaarilla osoitti, että ojitusalueilla pesien tuhoutuminen haudonta-aikana oli huomattavasti voimakkaampaa (22.5 %) kuin ojitamattomilla alueilla (6.5 %). Vesiojien määrä lisäsi myös poikueiden tuhoutumisriskiä kolmen ensimmäinen viikon aikana (Sipola 2000, Marjakangas julkaisematon).

Tehometsätalouden toimille tyypilliseen tapaan ojitusten vaikutukset ovat hitaita, sukcession myötä eri aika- ja paikkamittakaavassa välittyviä. Ojituksen jälkeen pohja- ja kenttäkerroksen laatu muuttuu enimmäkseen huonommaksi, ja kosteusolojen muutos voi vähentää poikasille tarjolla olevan selkärangattoman ravinnon määrään. Ojitukset ovat lisäksi todennäköinen syy tupasvillan merkittävään vähenemiseen viime 50 vuoden aikana. Varsinkin Etelä-Suomen turvemailla sen keskipeittävyys on pienentynyt selvästi (Hotanen 2000). Tupasvilla on etenkin teerelle ja metsolle *Tetrao urogallus* tärkeää ravintoa munintakaudella (ns. varhaisvihanta). Etenkin teerenpoikaset saattavat olla alttiita hukkumaan ojiin. Ojituksen mahdolliset seuraukset voidaan luokitella seuraavasti (Helle & Ludwig 2003):

- pintakasvillisuuden muutos voi heikentää ojitusalueita poikasympäristöinä. Kielteinen vaikutus kaikille metsäkanalinnuille.
- ojituksen myötä kasvanut pirstoutuminen voi olla esim. ketulle parempi saalistusympäristö (pesät ja poikaset). Kielteinen vaikutus todennäköisesti kaikille metsäkanalinnuille.
- parantunut puunkasvu voi sukcession alkuvaiheessa olla teeren, myöhemmin metson ja pyyn *Bonasa bonasia* eduksi, toisaalta se saattaa olla suhteessa epäedullista riekolle *Lagopus lagopus*.
- tupasvillan väheneminen voi heikentää naaraiden keväistä ravitsemusta, vaikutus teerelle ja metsolle suurempi kuin pyylle.
- poikasten kastuminen (hypotermia) ja hukkuminen ojiin.

Metsäkanalintujen väheneminen ja ojitusaktiivisuus sopivat ajallisesti yhteen, mikä ei tietenkään edellytä syy-seuraussuhdetta. Mahdollisen syy-seuraussuhteen tutkimiseksi kerättiin metsätalollisista vuosikirjoista kaikki tiedot uudisojituksista, joita oli saatavana yhtäjaksoisesti 1965–1988. Vuosittaisten uudisojituksien määrän lisäksi myös tieto ojien kokonaismäärästä oli saatavana metsäkeskustasolla (aikaisemmin metsälautakuntia). Ojien määrä oli ilmaistu tilastoissa kilometreinä, ja niistä laskettiin metsälautakuntakohtaiset ojien kumulatiiviset kokonaismäärät suhteutettuna metsäpinta-alaan. Puutteen aineiston takia kaksi metsälautakuntaa (Helsinki ja Vaasa) jätettiin analyysistä pois. Samalla aika- ja alueskaalalla laskin

Photo Gilbert Ludwig



Photo Gilbert Ludwig



Metsien ojituksilla on ollut negatiivinen vaikutus teeren poikastuottoon.

Large-scale drainage has had a negative impact on the breeding success of black grouse.

Photo Gilbert Ludwig



Keväiden lämpeneminen on aiheuttanut paritteluhipun siirtymisen varhemmaksi.

Black grouse have responded to spring warming by advancing their copulating period.

lisäksi teeren, metson ja pyyn poikastuottoindeksit, jotka perustuvat vuosina 1964–1988 suoritetuihin reittiarviointeihin (Lindén & Rajala 1981). Poikasindeksi on laskettu aikuis- ja poikastiheyden regression jäännöksiens perusteella (Lindström ym. 1997), eli se on riippuvainen sekä haudonta-aikaisesta menestyksestä että poikasten selviytymisestä elokuuhun. Oletus on, että suurin osa vuosittaisista ojituksista on suoritettu poikasajan jälkeen, joten uusien oijen vaikutukset tulisivat voimaan vuoden viiveellä. Analyysissä ojitusten ajanjakso oli siis 1965–1987, kun poikastuottoindeksin vastaava ajanjakso oli 1966–1988. Lisäksi tutkittiin, lisääkö sade oijen vaikutusta. Vesimäärä ojissa vaihtelee paljonkin vuodesta toiseen, jolloin esimerkiksi poikasten hukkumisvaara saattaisi riippua alkukesän sateisuudesta. Ojituksen lisäksi analyysissä käytettiin aluekohtaista loppukevään ja alkukesän sademäärää selittävänä muuttujana. Analyysimenetelmänä käytettiin lineaarista sekamallia. Sekamallissa määritettiin poikastuotto riippuvaksi muuttujaksi, ojituskilometrien ja sateen määrä kiinteäksi vaikutukseksi (kovariaatti) ja metsälautakunta satunnaiseksi tekijäksi. Lisäksi metsälautakunnat jaettiin kolmeen alueeseen (ete-lä, keski ja pohjoinen), joka määritettiin kiinteäksi tekijäksi. Näin saimme aluekohtaisia parametristestimaatteja ojitus- ja sademuuttujille. Aineiston aikasarjaluonne otettiin huomioon määrittämällä vuosi toistomuuttujaksi (*engl.* repeated variable). Koska aineisto on voimakkaasti autokorreloitu, oletettiin kaikissa malleissa heterogeeninen

AR(1)-kovarianssirakenne. Jokaiselle lajille (teeri, metso, pyy) tehtiin yhteensä 4 mallia erilaisilla kovariaattiyhdistelmillä: pelkkä ojitus, pelkkä sade, ojitus + sade sekä ojitus + sade ja niiden yhteisvaikutus. Mallien hyvyttä verrattiin AIC:lla (Akaike Information Criterion) (Burnham & Anderson 2002). AIC mittaa miten paljon informaatiota tiettyssä mallissa häviää, ja paras malli on se, jolla on pienin AIC arvo. Jos ero parhaaseen malliin on yli 2, niin voidaan olettaa, että malli on huomattavasti huonompi, eikä sitä tulisi huomioida. AIC:n perusteella laskettiin lisäksi Akaiken paino (w), joka on mallin suhteellinen arvo verrattuna muihin malleihin.

Lajikohtaisten parhaiden mallien parametrien estimaatit ovat taulukossa 1. Kaikilla lajeilla paras malli oli ojitus + sade. Taulukosta 1 käy myös ilmi, että ojitusten kielteiset vaikutukset ovat merkitseviä vain eteläisessä ja keskimmaisessä Suomessa muttei pohjoisessa Suomessa (Ludwig ym. 2008). Lisäksi sade vaikutti merkittävästi poikastuottoon koko Suomessa teerellä ja metsolla, mutta pyyllä vain Pohjois-Suomessa. Kyseisessä mallissa vaikutukset ovat additiiviset, eli siinä ei ole interaktiota. Se tarkoittaa käytännössä sitä, että ojituksen ja sateen vaikutukset ovat, tai voivat olla, toisistaan riippumattomia. Toisin sanoen oijen vaikutukset eivät välttämättä riipu siitä, onko niissä vettä vai ei, vaan ne vaikuttavat aina. Sade siis vaikuttaa tavalla tai toisella kielteisesti metsäkanalintujen poikastuottoon, muttei välttämättä ojituksen kautta. Sitä vahvistaa myös havainto siitä, että sade

vaikutti kaikilla lajeilla merkitsevästi Pohjois-Suomessa, mutta ojitus ei. Kaikissa yhdysvaikutusmalteissa yhdysvaikutus itsessään ei ollut merkitsevä.

Tulokset eivät kuitenkaan paljasta vaikuttavaa mekanismia. Poikasten hukkuminen ojiin ei puuttuvan saateen ja ojituksen yhteisvaikutuksen takia näyttä olevan ratkaisevan tärkeä. Ojituksen vaikutus näyttää olevan jotakuinkin samanlaista kaikilla kolmella lajilla, joten mekanismi olisi etsittävässä niiden mahdollisten vaikutusten joukosta, jotka koskevat kaikkia lajeja samalla tavalla. Niihin kuuluvat pintakasvillisuuden muutos, joka voi heikentää ojitusalueita poikasympäristöinä, sekä ojituksen myötä kasvanut pirstoutuminen, joka saattaa olla hyödyksi pedoille (pesä- ja poikaspredaatio).

Lisävaloa kysymykseen saadaan yksilötason tutkimuksista. Kuten mainitsin aikaisemmin, vuosina 2003–2005 seurattiin maastossa yli 80 teeripoikuetta ja sen lisäksi yli 200 pesän kohtaloa vuosina 2003–2006. Aineistosta käy ilmi, että ojitetuilla alueilla pesätappiot olivat selvästi korkeammat kuin ojittamattomilla alueilla (Ludwig 2007). Vaikutus oli suurimmillaan vuonna 2003, jolloin petoja oli eniten. Vastaavaa vaikutusta ei kuitenkaan löydetty poikaskaudella. Päinvastoin, poikueet jotka liikkuiivat enemmän ojitetuilla alueilla, näyttivät menestyvän hieman muita paremmin (Ludwig 2007). Nämä jossain määrin yllättävät tulokset tukevat oletusta, että ojituksen vaikutukset liittyisivät pirstoutumiseen. Ojitettu alue on myös voimakkaasti pirstoutunut, joten pirstoutumisen vaikutukset esim. saalistusriskin kautta (Andrén 1992, Kurki 1999) voisivat hyvinkin päteä ojitetuihin alueisiin. Ojien viereen jää useimmiten jopa useita metrejä puutonta kaistaa, joka saattaa helpottaa petojen, kuten esim. kettujen, liikkumista ja saalistamista. On myös esitetty, että ojitetujen alueiden lannoittaminen olisi edistänyt mustikan kasvua, jonka on todettu olevan merkittävä kasvi niin poikasille kuin aikuisillekin. Tämä voisi selittää poikueiden parempaa menestystä ojitetuilla alueilla, mutta aineistomme perusteella merkitseviä eroja mustikan peittävydessä ojitetujen ja ei-ojitetujen poikasympäristöjen välillä ei havaittu.

Johtopäätökset

Tutkimukset ovat osoittaneet, että petojen ohella myös ilmastonmuutos on vaikuttanut kielteisesti vuotuisen teeren poikastuottoon, jonka heikentyminen on keskeinen tekijä kantojen romahtamisen taustalla. Kevät ja sen myötä teeren lisääntymisenologia ovat aikaistuneet, mutta vastaavaa lämpenemistä poikasten kuoriutumisaikana ei ole tapahtunut. Näin syntyy poikasaikana kohdistuva häiriö, joka on ajan myötä sekä yleistynyt että vahvistunut. Sama mekanismi on saattanut myös

vaikuttaa teerikantojen syklistyyden häviämiseen. Tutkimuksen tuloksia ei välttämättä voida yleistää muihin lajeihin. Kaikkien metsäkanalintulajien kannanvaihteluissa löytyy kuitenkin samanlaisia piirteitä, kuten syklien häviäminen tai lajien välinen, osittain voimakas synkronia (Ranta ym. 2004). Sama mekanismi voisi siis hyvinkin päteä myös metsolle ja pyyille.

Ojitus on omalta osaltaan muokannut suomalaista metsäluontoa. Ojituksen aiheuttamat laajat maisemalliset muutokset ovat mittavia, mutta niiden merkitystä esimerkiksi riistaeläimille on tutkittu varsin vähän. Tulokset viittaavat siihen, että ojitus on vaikuttanut kielteisesti kaikkien kolmen tutkitun metsäkanalintulajin poikastuottoon ainakin 1960–1980-luvuilla. Vaikka uudisojitus on käytännössä loppunut 1990-luvulla, oja kunnostetaan edelleenkin, ja niiden vaikutus säilyy pitkään. Ojituksen vaikutusmekanismeista tulokset paljastavat vain vähän. Poikasten hukkumisesta ojiin on keskusteltu paljon, ja hukkuneista poikasista on myös suoria havaintoja. Tuloksemme eivät tue hukkumishypoteesia, mutta se ei sulje pois mahdollisuutta, ettei hukkuminen voisi olla ajoittain ja/tai alueittain merkittävä lisäkuolleisuustekijä. Pesien ja poikueiden seuraaminen telemetrian avulla yhdistettynä petoseurantaan antoi uusia ja hieman yllätyksellisiä tuloksia. Ojituksen vaikutukset näyttäisivät olevan voimakkaimmillaan pesintävaiheessa, ei poikuevaiheessa: ojien pirstotassa ympäristössä pesien hävikki oli selvästi suurempi varsinkin kun petoja oli paljon. Elinympäristön pirstoutuminen, esimerkiksi maanviljelyn tai avohakkuiden seurauksena, on useasti väitetty lisäävän pesän tuhoutumisen riskiä (Hansson & Henttonen 1988, Andrén 1992, Kurki ym. 1998), ja ojitukset voisivat vaikuttaa metsäkanalintuihin samoin. Pirstoutuminen ja hukkuminen ojiin tekevät näin ojitetuista alueista ekologisen ansan: ojitetut alueet sinänsä kelpaavat hyvin lisääntymisalueina, mutta ne ovat ojattomia alueita vaarallisempia ympäristöjä.

Ilmastonmuutos ja sen vaikutukset metsäkanalintuihin on riistanhoidon näkökulmasta hankala kysymys, koska siihen ei voida suoraan vaikuttaa ainakaan lyhyellä aikavälillä. Järkevä ratkaisu lieene kuitenkin se, että alueelliset alkukesän sääolot otettaisiin huomioon tulevan metsätyskauden saalisikiintön päätöksenteossa. Alkukesällä tarkoitetaan tässä karkeasti kesäkuun ensimmäistä 2–3 viikkoa. Tieto tai arvio alueellisesta kuoriutumisen ajoituksesta (esim. aikaisin, normaali tai myöhään) edesauttaa asiaa, koska poikasten kannalta ratkaiseva sääjakso on silloin karkeasti tiedossa.

Ojitusten negatiivisten vaikutusten estäminen, tai niiden lieventäminen, ei lieene sekään helppo tehtävä. Soiden ennallistaminen saattaa olla mah-

dollinen ratkaisu, ja Metsähallitus on aloittanut jo 1990-luvulla ojitettujen soiden ennallistamisen valtion mailla (Heikkilä & Lindholm 1997). Soita voidaan ennallistaa kahdella tavalla, joko ojien tukkimisella tai niiden täyttämällä. Jälkimmäinen on suositeltavampaa, vaikka se on myös menetelmällisesti työläämpi ja kalliimpi tapa, sillä pelkästään oja tukkimalla ennallistamisprosessi kestää pidemmän ajan. Taloudellisesta näkökulmasta katsoen on kuitenkin epätodennäköistä, että soiden ennallistaminen yleistyisi tulevaisuudessa yksityismailla. Koska osa ojituskien vaikutuksista näyttää tulevan pesäpredaation kautta, voidaan pienpetotiheyksiin vaikuttaa metsästystäpainetta lisäämällä.

Kiitokset: Pekka Helle, Harto Lindén, Markku Milonoff ja Heli Siitari tekivät käsikirjoitukseen lukuisia hyödyllisiä selvennyksiä.

Summary: Impact of climatic and environmental change on Finnish grouse populations

Populations of Finnish forest grouse have been declining during the past several decades, the decline being most likely mediated through long-term changes in breeding success and forest structure. The general explanation put forward to explain the declines involves increases in predation pressure on both grouse nests and broods. Intensified agricultural activities have increasingly fragmented the forest landscape, which has been shown to increase local densities of e.g. foxes. Also, recent intensification of forest management has increased the proportion of young successional forest stages that are rich in grass-dominated undergrowth. Such habitats have been shown to attain very high densities of voles and may, hence, sustain higher densities of their predators. However, much less is known about the effect of other processes, such as climate change or drainage. In this article, I present results on the effects of both seasonally asymmetric climate change as well as of large-scale drainage upon the long-term breeding success of Finnish grouse, the black grouse in particular.

I show that black grouse have responded to spring warming by advancing both egg-laying and hatching (Fig. 1). However, early summer (the time of hatching) has not advanced, and chicks increasingly face colder post-hatching conditions (Fig. 2c). Demonstrating that these conditions are critical to post-hatching survival (Fig. 2a, b), we show that chicks increasingly suffer higher mortality because they hatch too early. Consequently, breeding success and population size have severely declined over the past four decades. I further show that the observed mismatch may also explain the observed collapse of cyclic fluctuations.

In a second study, the possible effects of large-scale drainage on the breeding success of grouse are discussed. Using a mixed model approach on nationwide data, I estimate the effects of drainage on the breeding success of three grouse species, capercaillie, black grouse and hazel grouse, for the period 1966–1988. The possible additive effect of precipitation is investigated using regional precipitation data. For each species, I compare a

set of hypotheses and select the best model(s) according to the Akaike information criterion. For all species, the model, including the main effects of both ditch density and precipitation, outperformed the models with either main effect alone as well as the interaction model. The effects are restricted to southern and central Finland, where drainage is most intensive (Table 1).

The effects of drainage are likely to be both direct and indirect, but the mechanisms are less clear. Both bottom-up effects, such as decreased availability of insect food, and top-down effects, like increased predation risk, may account for indirect effects. Direct effects may also involve drowning of the chicks.

Kirjallisuus/References

- Alatalo, R. V., Siitari, H. & Rintamäki P. T. 2004: Teeren soidin ja metsästyksen säätely (Summary: The lek of the black grouse and the control of hunting). – Suomen Riista 50: 120–127.
- Andrén, H. 1992: Corvid density and nest predation in relation to forest fragmentation: a landscape perspective. – Ecology 73: 794–804.
- Baines, D. 1991: Factors contributing to local and regional variation in black grouse breeding in northern Britain. – Ornithol. Monographs 22: 264–270.
- Burnham, K. P. & Anderson, D. R. 2002: Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. – Second edition. Springer Verlag, New York.
- Caizergues, A. & Ellison, L. N. 1997: Survival of black grouse (*Tetrao tetrix*) in the French Alps. – Wildl. Biol. 3: 177–186.
- Hansson, L. & Henttonen, H. 1988: Rodent dynamics as community processes. – TREE 3: 195–200.
- Henttonen, H. 1989: Metsien rakenteen muutoksen vaikutuksesta myyräkantoihin ja sitä kautta pikkupetoihin ja kanalintuihin – hypoteesi (Summary: Does an increase in the rodent and predator densities, resulting from modern forestry, contribute to the long-term decline in Finnish tetraonids?). – Suomen Riista 35: 83–90.
- Heikkilä, H., Lindholm, T. & Jaakkola, S. 2002: Soiden ennallistamisopas (Summary: A guide for the restoration of peatland habitats). – Metsähallituksen luonnonsuojelujulkaisuja B66: 124 p.
- Helle, P. & Helle, T. 1991: Miten metsärakenteen muutokset selittävät metsäkanalintujen pitkän aikavälin kannanmuutoksia? (Summary: How do changes in forest structure explain recent changes in Finnish grouse populations). – Suomen Riista 37: 56–66.
- Helle, P. & Ludwig, G. 2003: Onko ojituksella vaikutusta metsäkanalintujen määrään? – Teoksessa/In: Jortikka, S., Varmola, M. & Tapaninen, S. (toim./eds), Soilla ja kankailla – metsien hoitoa ja kasvatusta Pohjois-Suomessa. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 903 (In Finnish).
- Hissa, R., Saarela, S., Rintamäki, H., Lindén, H. & Hohtola, E. 1983: Energetics and development of temperature regulation in capercaillie *Tetrao urogallus*. – Phys. Zool. 56: 141–151.
- Hotanen, J.-P. 2000: Eriophorum vaginatum – tupasvilla. – Teoksessa/In: Reinikainen, A., Mäkipää, R., Vanha-Majamaa, I. & Hotanen, J.-P. (toim./eds), Kasvit muuttuvassa metsäluonnossa (Summary: Changes in the frequency and abundance of forest and mire plants in Finland since 1950), pp. 170–171. Tammi, Helsinki (in Finnish).

- Kaitala, V., Ranta, E. & Lindström, J. 1996a: External perturbations and cyclic dynamics in stable populations. – *A. Zool. Fenn.* 33: 275–283.
- Kaitala, V., Ranta, E. & Lindström, J. 1996b: Cyclic population dynamics and random perturbations. – *J. Anim. Ecol.* 65: 249–251.
- Kauhala, K. & Helle P. 2002: The impact of predator abundance on grouse populations in Finland – a study based on wildlife monitoring counts. – *Ornis Fenn.* 79: 14–25.
- Kurki, S. 1997: Spatial variation in the breeding success of forest grouse: the role of predation in fragmented boreal forest landscapes. – PhD thesis, University of Turku.
- Kurki S., Helle, P., Lindén, H. & Nikula, A. 1997: Breeding success of black grouse and capercaillie in relation to mammalian predator densities on two spatial scales. – *Oikos* 79: 301–310.
- Kurki, S. 1999: Metsäkanalintujen poikastuotanto pirstoutuneessa metsämaisemassa (Summary: Effects of fragmentation on breeding success of grouse). – *Suomen Riista* 45: 16–24.
- Lehikoinen, A. 2009: Climate forcing on avian life history. – PhD thesis, Department of Biological and Environmental Sciences, University of Helsinki.
- Lindén, H. & Rajala, P. 1981: Fluctuations and long-term trends in the relative densities of tetraonid populations in Finland, 1964–1977. – *Finnish Game Res.* 39: 13–34.
- Lindström, E. R. 1989: The role of medium-sized carnivores in the Nordic boreal forest. – *Finnish Game Res.* 46: 53–63.
- Lindström, J., Ranta, E., Lindén, M. & Lindén, H. 1997: Reproductive output, population structure and cyclic dynamics in capercaillie, black grouse and hazel grouse. – *J. Avian Biol.* 28: 1–8.
- Lindström, J., Kokko, H., Ranta, E. & Lindén, H. 1999: Density dependence and the response surface methodology. – *Oikos* 85: 40–52.
- Ludwig, G. X., Alatalo, R. V., Helle, P., Lindén, H., Lindström, J. & Siitari, H. 2006: Short- and long-term population dynamical consequences of asymmetric climate change in black grouse. – *Proc. Roy. Soc. London B* 273: 2009–2016.
- Ludwig, G. X. 2007: Mechanisms of population declines in boreal forest grouse. – Dissertation. Jyväskylä Studies in Biological & Environmental Science 176.
- Ludwig, G. X., Alatalo, R. V., Helle, P., Nissinen, K. & Siitari, H. 2008: Large-scale drainage and breeding success in boreal forest grouse. – *J. Appl. Ecol.* 45: 325–333.
- Marcström, V., Kenward, R. E. & Engren, E. 1988: The impact of predation on boreal tetraonids during vole cycles: an experimental study. – *J. Anim. Ecol.* 57: 859–872.
- Moss, R. & Hanssen, I. 1980: Grouse nutrition. – *Nutr. Abstr. Rev. B* 50: 555–567.
- Parmesan, C. & Yohe, G. 2003: A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. – *Nature* 421: 37–42.
- Rajala, P. 1959: Metsäpoikasten ravinnosta. – *Suomen Riista* 13: 143–155 (In Finnish).
- Ranta, E., Helle, P. & Lindén, H. 2004: Kvantitatiivisten metsäkanalintuaineistojen neljä vuosikymmentä (Summary: Forty years of grouse monitoring in Finland). – *Suomen Riista* 50: 128–136.
- Royama, T. 1992: *Analytical Population Dynamics*. – Chapman & Hall, London, UK.
- Sæther, B.-E. 1999: Top dogs maintain diversity. – *Nature* 400: 510–511.
- Sæther, B.-E., Sutherland, W. J. & Engen, S. 2004: Climate influences on avian population dynamics. – *Adv. Ecol. Res.* 35: 185–209.
- Sipola, K. 2000: Metsäoijituksen vaikutus teeren pesimismenestykseen ja poikastuottoon. – Julkaisematon pro gradu -tutkielma, Oulun yliopisto, Biologian laitos/Unpubl. graduate thesis, Department of Biology, Univ. of Oulu.
- Slagsvold, T. 1975: Production of young by willow grouse *Lagopus lagopus* in relation to temperature. – *Norw. J. Zool.* 23: 269–275.
- Turchin, P. 2003: *Complex Population Dynamics*. – Princeton University Press.
- Wegge P., Olstad T., Gregersen H., Hjeljord O. & Sivkov A. V. 2005: Capercaillie broods in pristine boreal forest in northwestern Russia: the importance of insects and cover in habitat selection. – *Can. J. Zool.* 83: 1547–1555.
- Zbinden N. & Salvioni M. 2004: Bedeutung der Temperatur in der frühen Aufzuchtzeit für den Fortpflanzungserfolg des Birkhuhns *Tetrao tetrix* auf verschiedenen Höhestufen im Tessin, Südschweiz. – *Der Ornithologische Beobachter* 101: 307–318.

Hyväksytyt/Accepted 28.8.2009

Gilbert Ludwig
 Bio- ja ympäristötieteiden laitos
 Department of Biological and Environmental Science
 P.O. Box 35
 FI-40014 Jyväskylän yliopisto, Finland
 E-mail: gilbert.x.ludwig@jyu.fi