

Telkkäpoikueiden tilankäyttö ja elinympäristön valinta borealisessa metsäympäristössä

Antti Paasivaara



Photo Veli-Matti Väänänen

Meikäläisten metsäsorsien lisääntymisaikaisesta ympäristönvalinnasta ja menestymisestä saatiin tietoa merkitsemällä pesiviä telkkänaaraita radiolähettimellä Evon Riistantutkimusaseman ympäristössä. Tässä pitkäaikaisessa tutkimuksessa havaittiin, että telkkänaaraiden ympäristönkäyttö oli hyvin joustavaa ja dynaamista riippuen pesintään ja poikueenboitoon sopivien järvien sijainnista. Naaraiden lisääntymisaikainen menestyminen riippuu siitä, miten ne onnistuvat yhdistämään pesintä- ja poikueenboitoon liittyvät erilaiset tila- ja ympäristövaatimukset.

Pesimä- ja poikueaikainen elinympäristön valinta on keskeisimpiä käyttäytymiseen liittyviä prosesseja, joka vaikuttaa sorsien *Anatinae* tilankäyttöön, runsauteen ja poikastuottoon. Tilankäytöllä (*engl. space use*) ja siihen liittyvillä ilmiöillä tarkoitetaan yleensä yksilöiden jakaantumista elinympäristöönsä eli tilajakaumaa, siinä tapahtuvia muutoksia sekä muutoksiin liittyviä mekanismeja ja prosesseja (Wiens 1976, Turner & Gardner 1991, Silver ym. 2000). Usein tilajakaumasta käytetään termiä 'alueellinen jakauma' (*engl. spatial distribution*), joka luonnehtii maisemaekologista näkökulmaa erilaisilla alueellisilla mittakaavoilla (Forman & Godron 1986). Elinympäristön valinnan lisäksi

myös säilyvyys ja lisääntymismenestys vaikuttavat yksilöiden tilankäyttöön ja sitä myötä niiden alueelliseen jakaumaan (Anderson ym. 1982).

Teoreettisena viitekehyksenä elinympäristön valinta on saanut paljon huomiota linnuilla (esim. Cody 1985, Morris 1995, 2003, Sutherland 1996). Sorsalintujen empiirisen tutkimuksen osalta tämä ei tee poikkeusta varsinkaan pohjois-amerikkalaisessa sorsakirjallisuudessa (mm. Pöysä & Nummi 1990, Batt ym. 1992). Myös Pohjois-Euroopassa sorsien pesimäaikaista tilankäyttöä, elinympäristön valintaa ja menestymistä on tutkittu jonkin verran, mutta ne perustuvat useimmiten populaatiotason ilmiöihin, joissa operoidaan yksittäisten

Photo Veli-Matti Väänänen



Karuilla metsälammilla telkän poikasilla on monta ottajaa. Nisäkäs- ja lintupetojen lisäksi hauet saalistavat pieniä untuvikkoja. Niinpä poikueessa säilyy usein vain muutama poikanen.

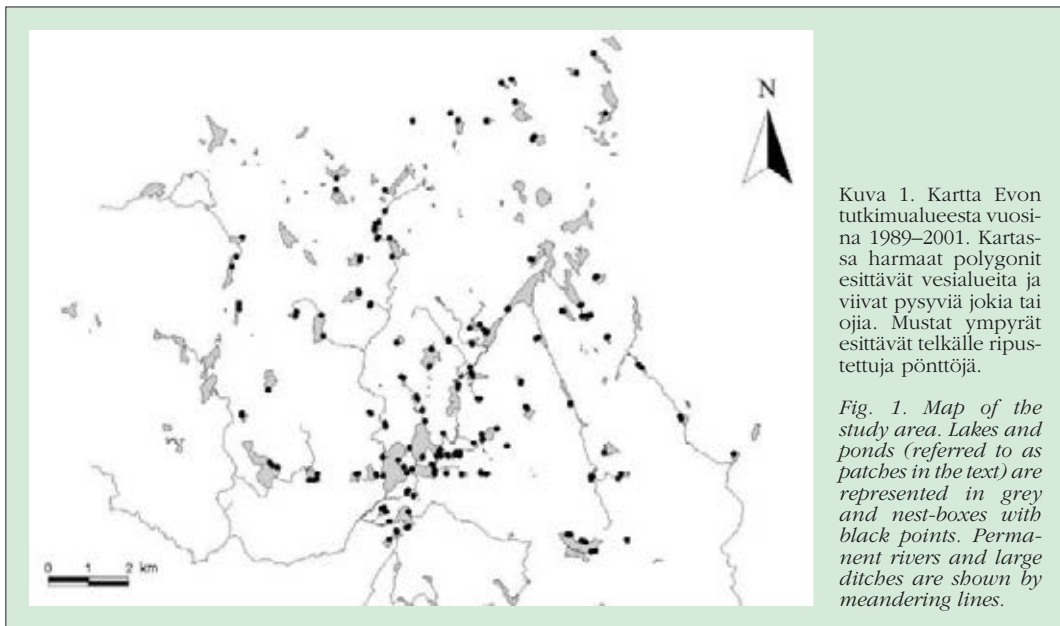
In boreal lakes goldeneye broods are under high predation pressure and the losses of broods are usually heavy. Besides of mammalian and avian predators, also northern pikes hunt small ducklings.

vesistöjen tasolla vertaillen vaikkapa yksilörunsauksia eri tyyppisillä järvillä pari- tai poikueaikana (Kauppinen 1985, Nummi ja Pöysä 1993, 1994, 1995, Elmberg ym. 1993, Pöysä ym. 1994). Vaikka yksittäinen vesistö tai sen osa muodostavat luontevasti rajatun elinympäristölaikun ja tarkoituksenmukaisen tilamittakaavan tason vesilintujen ympäristönvalintaa ajatellen, tarjoaa se kuitenkin vain yhden näkökulman lisääntymisen aikaiseen ympäristönkäyttöön. Elinympäristön valinta on sorsien lisääntymisaikana monitahoista, koska keskeisimmät resurssit esimerkiksi turvallinen pesäpaikka ja ravintorikas poikueympäristö voivat sijaita eri järvillä. Tähän liittyen Pehrsson (1984) esitti käsitteet "kuoriturumis-" ja "poikuejärvi", jotka osuvasti kuvaavat sorsien pesimäaikaisen tilankäytön dynaamisuutta sekä yksilöiden potentiaalisia liikkeitä eri tyyppisten resurssilaikkujen välillä (ks. myös Patterson 1976, Nummi & Pöysä 1993, 1995). Kuitenkin empiristä tietoa yksilöiden tekemistä päätöksistä, valintaan liittyvistä motiiveista, pesimäaikaisista liikkeistä ja ympäristönkäytön seurauksista on pohjois-eurooppalaisten sorsien osalta niukasti (ks. kuitenkin Hario 2008).

Toisaalta yksilöiden tilankäyttöön ja alueelliseen jakaumaan voivat vaikuttaa myös laajemmat ekologiset tekijät kuin yksittäisen laikun (ts. järven tai lammen) ominaisuudet. Ottaen huomioon sorsien pesä- ja poikuevaiheen erilaiset ympäristövaatimukset (Nummi & Pöysä 1995), on mielekästä tarkastella sorsien tilankäyttöä, ympäristön

valintaa ja siihen vaikuttavia tekijöitä myös maiseman tasolla (Lima & Zollner 1996, Haig ym. 1998). Lisääntymisen aikana eri resurssien väliset alueelliset suhteet ja sekä erot lisääntymismenestyksessä voivat muuttaa sorsien tilajakaumaa nopeasti pesinnän eri vaiheiden välillä (Patterson 1976, Nummi & Pöysä 1993, 1995). Toisaalta maiseman rakenteet kuten laikkujen väliset suhteet, mahdolliset esteet tai kulkureitit (ojat tai joet) voivat myös vaikuttaa naaraiden motiiveihin ja sitä kautta poikueiden liikkeisiin, menestymiseen ja lopuksi tilajakaumaan.

Tässä tutkimuksessa tarkastelen radiolähettimin merkittyjen telkkänaaraiden *Bucephala clangula* pesimä- ja poikueaikaista tilankäyttöä, ympäristönvalintaa, poikueiden liikkeitä sekä näiden vaikutusta naaraiden lisääntymismenestykseen borealisessa metsämaisemassa. Tarkoituksena on kuvata keskeisimpiä ilmiöitä ja prosesseja, jotka vaikuttavat meikäläisten "metsäsorsien" runsauteen ja poikastuottoon. Tutkimuksessa tarkastellaan telkkänaaraiden tilankäyttöä yhtäaikaaisesti sekä yksittäisen naaraan että populaation (ts. maiseman) tasolla. Tavoitteena on tuottaa empiristä tietoa yleisten metsäsorsien elinympäristön hoitoon ja suojeluun. Tutkimus perustuu Oulun Yliopistossa valmistuneeseen väitöskirjatutkimukseen (Paasivaara 2008). Tässä tutkimuksessa käytetään "laikku"-termiä yleisesti eri tyyppisistä vesistöistä (järvistä ja lammista). Keskeiset kysymykset tässä tutkimuksessa olivat:



1. Kuinka poikueet liikkuvat ja käyttävät elinympäristöään laikuttaisessa boreaalisisä metsäympäristössä?
2. Millaiset elinympäristötekijät vaikuttavat poikueiden tilankäyttöön, liikkeisiin ja ympäristön valintaan? Tässä yhteydessä tarkasteltiin laikukokoista vesiselkärangattomien runsautta (ravinnon määrää) ja kasvillisuuden rakennetta (rehevyyttä) sekä laikkujen välisiä suhteita (laikkujen eristyneisyys, laikkuja yhdistävien kulkureittien esiintyminen).
3. Kuinka lisääntymiseen tarvittavat resurssit (pesäpaikat ja poikueenhoitoon käytetyt vedet) ovat jakaantuneet pesimäympäristöön maiseman tasolla? Mikä on pesä- ja poikuevaiheen alueellinen yhteys maiseman tasolla ja mitkä elinympäristö- ja demografiset tekijät (esim. pesintämenestys) vaikuttavat pesintä- ja poikuevaiheen jakaumiin.?
4. Mitkä ovat elinympäristön käytön/valinnan seuraukset poikueiden menestymiselle? Tässä yhteydessä tarkasteltiin poikueiden liikkeiden, maiseman rakenteen ja poikuevesien haukiperitorikin vaikutusta poikueiden säilyvyyteen.

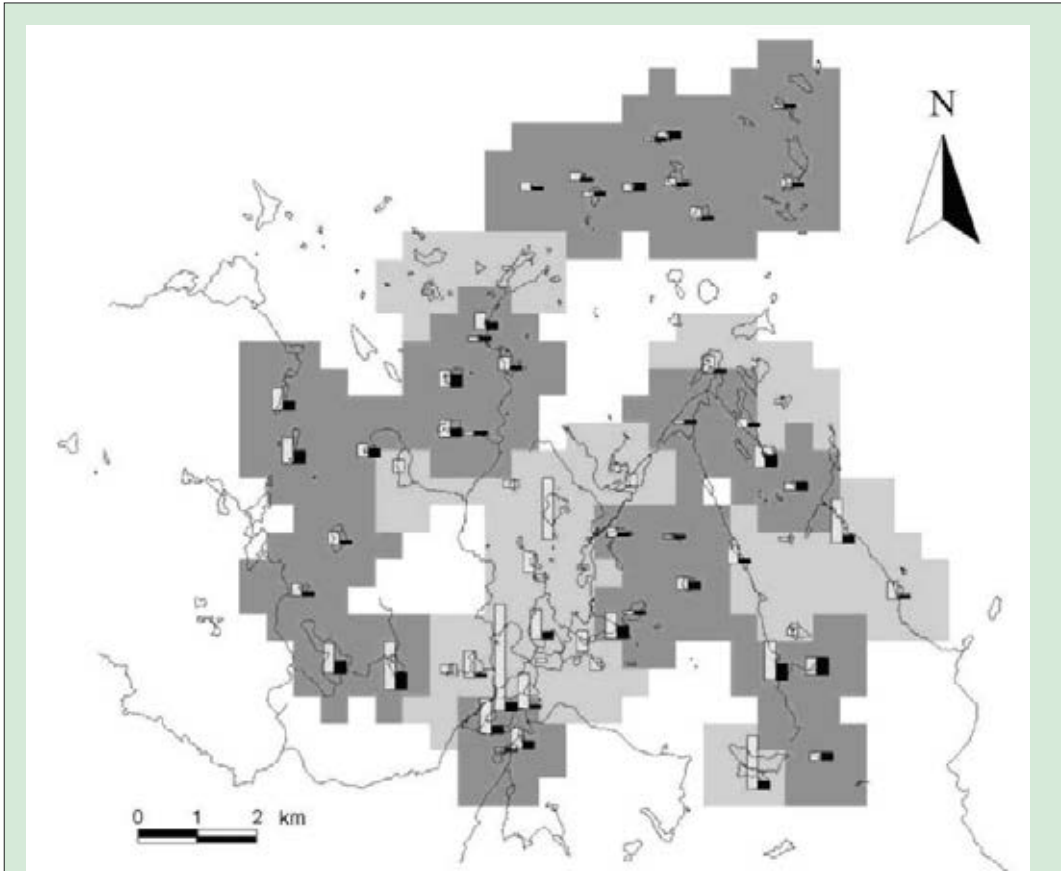
Aineisto ja menetelmät

Pesintä- ja poikueaineisto kerättiin Pohjois-Hämeessä sijaitsevan Evon riistantutkimusaseman ympäristöstä Lammin ja Padasjoen kuntien väliseltä karulta vedenjakanaseudulta (61°13'N, 26°06'E).

Alueen koko on noin 100 km² ja sitä hallitsee mänty- *Pinus sylvestris* tai kuusivaltaiset *Picea abies* sekametsät (mänty, kuusi, koivu *Betula* spp.). Vedet ovat yleensä pieniä vaihdellen alle hehtaarin kokoisista lampareista muutaman hehtaarin kokoihin järviin (vaihteluväli: 0.014–49,5 ha, kuva 1). Vesistöt vaihtelevat karuista metsä- ja suorantaisista lammista reheviin vesiin, joita reunustavat leveät korte- *Equisetum fluviatile*, sara- *Carex* spp. ja osmankäämivyöhykkeet *Typha* spp. Lisäksi vesistöjä muokkaavat kanadanmajavat *Castor canadensis* (Nummi 1992) ja veden laatuun vaikuttaa happamoituminen (Pöysä ym. 1994).

Pesintäaineisto

Vuosina 1989–2001 alueella oli 172 telkälle sopivaa pönttöä sijoitettuna kaikkiin pysyviin vesiin (yhteensä 82 järveä ja lampea; kuva 1) (Paasivara & Pöysä 2008). Lisäksi alueella on muutamia luonnokoloja. Jos pöntössä oli yksikin muna, se tulkittiin pesintäyritykseksi. Jokaisesta pesintäyrityksestä laskettiin munamäärä ja kuoriutumisaikataulu. Pesintäyritys tulkittiin joko onnistuneeksi (vähintään yksi poikanen lähtee pesästä) tai epäonnistuneeksi. Epäonnistuneet pesinnät tulkittiin hylätyksi tai tuhoutuneeksi. Yleisin pesätuhojen aiheuttaja oli näätä *Martes martes*, mutta myös minkki *Mustela vison* ja käpytikka *Dendrocopos major* saattoivat aiheuttaa pesätuhoja alueella.



Kuva 2. Pesintäyritysten, pesätuhojen ja pesätuhoriskin alueellinen jakauma Evon tutkimusalueella vuosina 1989–2001. Kunkin vesistön kohdalla pylväät esittävät pesintäyritysten määrää (vaalean harmaaa pylväs; 0–24 pesintäyritystä) ja tuhottujen pesien määrä (musta pylväs; 0–4 tuhottua pesää) vuosina 1989–2001. Näistä arvoista on ekstrapoloitu suhteellinen pesäpredaatoriski (%-osuudet tuhoutuista pesistä) yhden kilometrin säteelle pönttöjärvien ympäristöön 500x500 metrin ruudukolle. Vaalea harmaa tarkoittaa matalaa pesätuhoriskiä (alle 25% pesintäyrityksistä tuhottu) ja tumman harmaa korkeaa pesätuhoriskiä (25% tai enemmän pesintäyrityksistä tuhottu). Valkoiselta alueelta ei ole käytettävissä pesintäaineittoa.

Fig. 2. The spatial arrangement of nesting attempts, depredated nests and nest predation risk in the study area. The bar charts represent the total number of nesting attempts (light dotted grey bar; range 0–24 nesting attempt) and the total number of depredated nests (black bar; range 0–4 predated nests) for each patch between 1989 and 2001). Different shades of the grey in the background of the map (grid size 500x500 m) represent the relative nest predation risk interpolated from the nest predation risk of each patch: light grey means low nest predation risk (less than 25 % of nesting attempts depredated) and dark grey means moderate or high nest predation risk (25 % or more of nesting attempts depredated); white areas indicate no data.

Naaraiden merkintä, poikueiden seuranta ja säilyvyys

Naaraat otettiin kiinni poikueen kuoriutumisen aikana, rengastettiin ja merkittiin radiolähettimin sekä siipimerkein. Poikueita seurattiin heti pesätälhdön jälkeen ja sen paikka määritettiin ensimmäisellä viikolla yleensä kerran päivässä (havaintoväli keskimäärin 1.4 vrk, SD = 1.1 vrk, n = 401)

ja sen jälkeen 2–5 kertaa viikossa (havaintoväli keskimäärin 2.5 vrk, SD = 2.3 vrk, n = 931) siihen asti kunnes poikue oli tuhoutunut tai poikaset olivat noin 2 kuukauden ikäisiä. Naaraskohtaiset seurantajaksot vaihtelivat paljon: vaihteluväli 1–67 päivää kuoriutumisesta; keskiarvo 28.6 päivää. Jokaisella havaintokerralla pyrittiin laskemaan myös poikuekoko.

Poikueiden käyttämät liikkumisreitit ja oleskelupaikat tunnistettiin joko suoraan maastosta tai ne tulkittiin myöhemmin digitaalisista kartoista käyttäen lyhintä suoraa reittiä järvien välillä. Reitien ja oleskelupaikkojen tulkinnaassa käytettiin apuna kaikkia kustakin poikueesta tehtyjä havaintoja. Poikueiden käyttämien matkojen pituudet kuivalla maalla, ojissa, joissa ja järvillä laskettiin käyttäen ArcView GIS 3.2-pohjaista digitaalista karttaa. Jos poikue käytti järveä, lampea tai muuta aluetta enemmän kuin kaksi päivää peräkkäin, se tulkittiin poikueenhoitoon käytetyksi laikuksi. Muussa tapauksessa se tulkittiin vain väliaikaiseksi paikaksi. Näiden tietojen avulla pystyttiin laskemaan kunkin järven tai lammen pesintäyritysten määrä, pesintöjen onnistuminen, käyttötapa (väliaikainen/poikueenhoitoon käytetty laikku), poikueiden määrä ja poikuekoko eri ajankohtina.

Poikueiden säilyvyys (jäljempänä kuolevuus) laskettiin käyttäen Ringelman & Loncgoren (1982) esittämää sovellusta Mayfieldin menetelmästä (Mayfield 1975). Menetelmä ottaa huomioon sekä poikuekoon että seurantajakson pituuden. Näin pystyttiin laskemaan joustavasti sekä poikue- että järviokohtaisia kuolevuusarvioita eri ajanjaksoille. Analyysissä käytettiin osin ensimmäisen viikon kuolevuutta, joka oli selkeästi kaikkein voimakainta koko poikuekauden aikana (ks. Paasivaara & Pöysä 2006: kuva 2; ks. myös Gauthier 1987, Savard ym. 1991, Wayland & McNicol 1994, Milonoff ym. 1995, Pöysä ym. 1997b). Tutkittaessa hauen vaikutuksia eri ikäisten poikueiden säilyvyyteen laskettiin myös järviokohtaiset poikuekuolevuudet sekä 0–23 päivän ikäisille että yli 23 päivän ikäisille poikueille.

Ympäristöä ja sen rakennetta kuvaavat muuttujat

Järvien rehevyys ja ravintovarot

Järvien rehevyyttä kuvattiin kasvillisuuden määrää, rakennetta ja järven morfometriaa kuvaavilla muuttujilla (yhteensä 18 muuttujaa; ks. tarkemmin Nummi & Pöysä 1994). Kasvillisuuskuvaukset tehtiin vuosina 1988–1990. Muuttujat yhdistettiin pääkomponenttianalyysillä, jossa ensimmäinen pääkomponentti järjesti vesistöt mielekkäälle gradientille alkaen karuista metsä- ja suorantaisista lammista, reheviin ja runsaskasvustoisiin järviin. Järviokohtaisia arvoja ensimmäisellä pääkomponentilla käytettiin jatkoanalyysissä sellaisenaan kuvaamaan järven tai lammen rehevyyttä.

Laikkujen ravintovarot eli vapaasti uivien vesiselkärangattomien määrä mitattiin aktiivisuuspyydyksillä (Murkin ym. 1983) keskikesällä vuosina 1990–1995. Kaikki vesikirppuja *Cladocera* spp.

suuremmat selkärangattomat mitattiin ja luokiteltiin pituusluokkiin Nudds & Bowlbyn (1984) mukaan. Kunkin järven ravintovaraindeksissä otettiin huomioon selkärangattomien yksilöiden määrä, kokoluokka sekä rantaviivan rehevyys. Yksityiskohtaisen kuvauksen menetelmästä antavat Nummi & Pöysä (1993, 1994). Lisäksi yksityiskohtaisen analyysin rehevyysindeksin ja ravintoindeksin toistettavuudesta ja soveltuvuudesta tutkimukseen antaa Paasivaara & Pöysä (2004).

Hauen aiheuttama saalistusriski

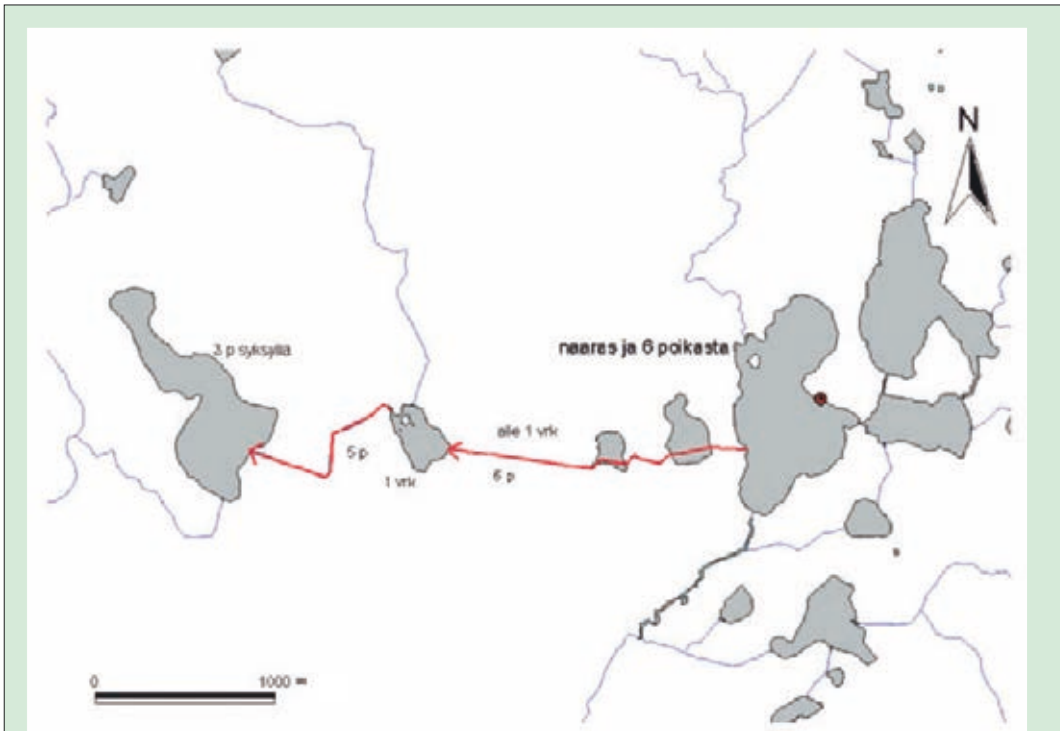
Poikueenhoitoon käytettyjen laikkujen suhteellista hauen aiheuttamaa saalistusriskiä mitattiin iskukoukkukentillä, joissa oli 4 iskukoukkuja. Koukut sijoitettiin noin yhden metrin päähän rantaviivasta ja 10–15 metrin päähän toisistaan satunnaisesti valitulle osuudelle rantaviivasta. Hauet suosivat vesialueiden matalia rantaosia (Casselman & Lewis 1996), joita varsinkin pienet telkänpoikaset käyttävät usein ruokailuun (Eriksson 1976). Iskukoukkuja pidettiin kolme päivää kussakin järvessä ja ne tarkastettiin vuorokauden välein. Lauennut iskukoukku tulkittiin hauen hyökkäykseksi ja hyökkäysten kokonaismäärää kolmen päivän jaksolla käytettiin kuvaamaan järven haukien telkänpoikasille aiheuttamaa saalistusriskiä (ks. Paasivaara & Pöysä 2004). Mittaukset tehtiin kesä–heinäkuun vaihteessa ja ne toistettiin samoilla poikuejärvillä ($n = 19$) vuosina 2001–2002. Järviokohtaiset hauen saalistusriskit korreloivat voimakkaasti vuosien välillä ($r_s = 0.885$, $n = 19$, $P < 0.001$).

Maiseman rakenne

Kaikki maiseman rakennetta kuvaavat muuttujat mitattiin digitaalisista kartoista ArcView3.2-ohjelmalla. Laikkujen välisiä suhteita tilassa mitattiin laskemalla kunkin kuoriutumijärven ympärillä olevien laikkujen määrä (patch number) ja niiden keskimääräinen etäisyys kuoriutumijärveen yhden kilometrin säteellä (mean patch distance). Lisäksi laskettiin ojen tai jokien määrä kultakin kuoriutumijärveltä (number of corridors)(ks. Pöysä & Paasivaara 2006).

Tulokset ja niiden tarkastelu

Evolutiivisen ekoman mukaan eläinten eri käyttäytymisen sanotaan olevan optimaalista. Optimaalisuus sisältää ajatuksen kustannusten ja hyötyn tasapainosta (Krebs ja Davies 1997) ja luonnonvallan oletetaan löytävän parhaiten sopeuneet eri käyttäytymispiirteiden yhdistelmät (Stearns 1992). Esimerkiksi ravinnonhankinnassa täytyy usein ottaa huomioon myös petojen välttäminen,



Kuva 3. Tyypillinen poikueen parin kilometrin siirtyminen kuoriutumijärveltä poikuejärvelle Evon tutkimusalueella. Pesäpönttö on merkitty punaisella pisteellä ja poikueen reitti punaisella nuolella. Pesästä lähti naaras kuuden poikasen kanssa ja poikue siirtyi vuorokauden aikana ensimmäiselle poikuejärvelle, jossa se vietti yhden vuorokauden. Sen jälkeen poikue siirtyi varsinaiselle poikuejärvelle, jossa se vietti lopun kesää. Elokuussa kolme poikasta pääsi lentoon.

Fig. 3. A typical movement pattern and survival of goldeneye brood shortly after hatching. The hatching (nesting) site is represented as a red point and movement route as a red line. Six ducklings were hatched and the brood moved through landscape ca. two kilometres within two days using patches and corridors. The brood lost one duckling during movement and three ducklings were fledged in the end of the season.

joka voi muuttaa tai estää ravinnonhankintaa vaikkapa tietystä korkean petoriskin omaavasta elinympäristöstä (Lima & Dill 1990). Elinympäristön valinnan taustalla evolutiivisen ekonomian ajatus on erityisen tärkeä, sillä se on pääasiallinen väylä eläinten sopeutumiselle vaihteleviin elinoloihin. Tutkittaessa habitaatin valintaan liittyviä vaihtoehtoja on otettava huomioon niiden seuraukset yksilöiden säilyvyyteen ja poikastuottoon (Jones 2001), mikä antaa ympäristönvalinnan tutkimiselle käytännön sovellusten lisäksi myös evolutiivista syvyyttä. Seurattaessa eläinten käyttäytymistä ja selviytymistä luonnonoloissa yksilöiden todellisia vaihtoehtoja ei yleensä pystytä suoraan osoittamaan, vaan useimmiten on tyydyttävä epäsuoriin todisteisiin vaihtoehtojen olemassa olosta sekä niihin liittyvistä hyödyistä ja haitoista (ks. Mysterud & Ims 1998).

Telkkäpoikueiden tilankäyttö ja liikkeet laikuttaisessa metsäympäristössä

Heti kuoriutumisen jälkeen telkkäpoikueiden tilankäyttö oli kaksijakoista: useimmat naaraat polueineen jättivät kuoriutumijärven (80 %, n = 67 poikuetta), mutta myös kuoriutumijärvi kelpasi joillekin naaraille poikueenhoitoon. Poikueiden liikkeet vesistöltä toiselle olivat suhteellisen suoraviivaisia, jolloin tavoitteeseen eli sopivaan poikuejärveen päästiin yleensä parin päivän sisällä kuoriutumisen jälkeen, usein jopa muutamassa tunnissa (keskiarvo = 1.5 vrk, SD = 1.1 vrk, n = 56 poikuetta) (kuva 3). Poikueet kulkivat yleensä pari kilometriä hakiessaan sopivaa poikuejärveä ensimmäisen viikon aikana (taulukko 1). Siirtymisen aikana poikueet käyttivät ojia, jokia ja järviä, mutta myös kuivaa maata käytettiin yllättävän

Kulkuympäristö, <i>surroundings where moving took place</i>	Mediaani (km) <i>Median</i>	Vaihtelu- väli <i>Range</i>
Vesistöt <i>water bodies</i>	0.25	0–2.70
Kulkureitit, <i>ditches</i>	0.85	0–6.80
Kuivan maan ylitykset, <i>other</i>	0.60	0–2.60
Kokonaismatkat, <i>total distances</i>	1.90	0.2–7.2

Taulukko 1. Poikueiden kulkemat matkat (km) ensimmäisen viikon aikana. Vesistöt tarkoittavat järviä tai jokia. Kulkureitit tarkoittavat erilaisia ojia, jotka voivat kuivua kesän mittaan. Kuiva maa tarkoittaa yleensä metsää, suota, peltoja ja teitä tai muita ihmisen rakenteita.

Table 1. Statistics of distances (km) moved during the first week for broods that left the hatching patch.

paljon (taulukko 1). Ennen asettumistaan ensimmäiselle poikuejärvelle, emo hylkäsi yleensä pari vesilaikkua (mediaani = 2 vesilaikkua, vaihteluväli 0–7 vesilaikkua, n = 77 poikuetta)

Poikueilla ei näyttänyt olevan mitään vaikeuksia liikkua kuivassa metsämaastossa, mutta vesikulkuväylät todennäköisesti vähentävät liikkeistä aiheutuvia energiakustannuksia ja nopeuttavat siirtymistä laikulta toiselle. Toisaalta poikueet ylittivät kuivaa maata järvien välillä vaikka ojakin olisi ollut tarjolla, joten kuivan maan ylitysten kustannukset eivät liene korkeita. Toisinaan poikueenhoitoon käytettiin muutamaa pientä lampea, jolloin naaras kuljetteli poikuetta lammelta toiselle useampaan kertaan, mutta usein yksi ja sama järvi kelpaisi pitemmäksi aikaa. Lähes kolmannes poikueista vaihtoi ensimmäisen viikon jälkeen poikuejärveä, joten koko poikuekautena (30 vrk) kuljetut matkat olivat keskimäärin 3 kilometriä (mediaani = 3 km, vaihteluväli = 0–16.1 km, n = 76 poikuetta). Nämä tulokset ovat yllättävän samalaiset kuin Sirén (1956) havaitsi Evon metsissä (ks. myös Pöysä 1995). Kuoriutumisjärvien ja poikuejärvien sijainti, liike ja liikkumistapa on muuttunut yllättävän vähän sitten 1950-luvun: samat pesintä- ja kuoriutumisjärvet on löydetävissä molemmista aineistoista ja vieläpä saman tyyppiset kulkumat ovat selkeästi havaittavissa Sirénin (1956) aineistosta.

Poikueiden määrätietoiset liikkeet viittavat siihen, että naaraalla on selkeä tieto mihin ollaan menossa. Badyaev ym. (1996) havaitsivat, että vilkalkkunanaaraat tekivät mahdollisille pesintä- ja poikuealueilleen tutkimusretkiä, joiden intensiivisyys ja laajuus olivat yhteydessä tulevaan lisäänty-

mismenestykseen. Todennäköisesti myös telkkänaaraat hankkivat tulevasta lisääntymisalueestaan tarkkaa tietoa etukäteen, joten poikueiden liikkeet tuskin olivat satunnaista harhailua vesistöstä toiseen. Kaiken kaikkiaan telkkänaaraat käyttivät ympäristöään joustavasti käyttäen eri taktiikoita yhdistäessään pesinnän ja poikueenhoiton erilaisia ympäristövaatimuksia.

Poikueiden tilankäyttöön, liikkeisiin ja ympäristönvalintaan vaikuttavat tekijät

Käytettävissä olevat ravintovarot (vesiselkärangattomien runsaus) olivat selkeästi korkeammat poikueenhoitoon kuin pesintään tai pelkkiin liikkeisiin käytettyjen järvien ravintovarot (Paasiavaara & Pöysä 2004). Tulos tukee aikaisempaa käsitystä, että ravinto on tärkein telkkänaaraiden poikuejärven valintaan vaikuttava tekijä (Eriksson 1978, 1979, Eadie & Keast 1982, Pöysä & Virtanen 1994, Wayland & McNicol 1994). Saatavilla olevan ravinnon eroilla voidaan helposti ymmärtää poikueiden runsasta liikkumista, koska suurin osa boreaalisen metsävyöhykkeen vesistöistä on ravintovaroiltaan köyhiä ja näin sopimattomia poikueenhoitoon (Sjöberg ym. 2000, Gunnarsson ym. 2004). Toisaalta tässä tutkimuksessa saatiin myös viitteitä siitä, että myös muut tekijät voivat vaikuttaa poikueiden järvalintaan, koska muutamat poikueet hylkäsivät suhteellisen nopeasti ravintovaroiltaan runsaita järviä. Tähän voi vaikuttaa vaikkapa petojen (esim. minkin *Mustela vison*) läsnäolo tai järvellä olleiden muiden telkkänaaraiden aggressiiviset hyökkäykset. Telkkänaaraat ovat territoriaalisia erityisesti poikueaikana (Savard 1984, Ruusila & Pöysä 1998), ja poikueellisten naaraiden välisiä yhteenottoja havaittiin myös tämän tutkimuksen aikana.

Evolaiset telkkänaaraat käyttivät poikueenhoitoon hyvin eri tyyppisiä järviä. Suosituimpia poikuejärviä olivat kasvillisuudeltaan rehevät järvet (1/3 naaraista) (Paasiavaara & Pöysä 2008), mutta lähes yhtä paljon käytettiin majavatulvikoita, jotka tarjoavat erityisen paljon vesiselkärangattomia pienille sorsanpoikasille (Nummi 1992). Lisäksi poikueet käyttivät jonkin verran happamoituneita lampia sekä kalattomia sulavesilammikoita (ks. Pöysä ym 1994). Näissä luenee paljon erityisesti kuollutta kasvillisuutta pilkkovia ja hajottavia vesiselkärangattomia.

Näitä tietoja vasten ei ollut erityisen yllättävää, että kasvillisuuden rakenteessa ei ollut yksittäisten poikueiden tasolla eroa poikueenhoitoon käytettyjen ja hylättyjen järvien välillä (Paasiavaara & Pöysä 2004). Toisaalta alueellisesti laajemman (populaation/maiseman taso) ja ajallisesti pidemmän tarkastelun perusteella järven rehe-

vyydellä on positiivinen vaikutus telkkäpoikueiden määrään (Paasivaara & Pöysä 2008). Tämä selittyy osin aineistojen eroavaisuuksilla ja erilaisilla analyysitavoilla. Naaraat vaihtoivat usein rehevänkin kuoriutumisjärven toiseen rehevään poikuejärveen, joten pelkäästään naaraskohtainen vertailu kuoriutumisjärven ja poikuejärven välillä ei paljastanut laajempien alueellisten mittakaavojen ilmiöitä (vrt. Paasivaara & Pöysä 2004, 2008). Lisäksi järven rehevyyden ja vesiselkärangattomien runsauden välillä ei ollut selkeää positiivista yhteyttä ja usein kaikkein ravintorikkaimmat järvet olivat kasvillisuudeltaan suhteellisen vaatimattomia.

Näistä eroista huolimatta voidaan olettaa, että kasvillisuuden rakenne heijastelee järven tuottavuutta erityisesti pitkällä (jopa vuosikymmenien) aikavälillä. Vaikka rehevät järvet eivät kaikkein ravintorikkaimpia, ne tarjoavat suhteellisen ennustettavan elinympäristön sekä eri ikäisille poikueille (Nummi & Pöysä 1994, 1995) että lisääntymisen rasituksista toipuvalle naaraalle (ks. Ruusila & Pöysä 1998, Milonoff ym. 2004). Poikasten kasvaessa niiden ravinnonkäyttö vaihtuu jonkin verran karkeamman eläinravinnon suuntaan kuten suurikokoisiin suursukeltajan *Dytiscidae* spp. tai sudenkorenon *Odonata* spp. toukkiin (Eriksson 1976). Rehevät järvet voivat tarjota yli kuukauden vanhoille poikasille monipuolisempaa ja sopivampaa ravintoa kuin esimerkiksi happamoituneet järvet, joissa vesiselkärangattomien lajiisto on yleensä yksipuolinen, joskin yksilömäärät voivat olla runsaita (Haines 1981).

Vesistön ominaisuuksien lisäksi myös lähivesien määrä vaikutti naaraiden järvalintaan, koska kuoriutumisjärvi hylättiin sitä helpommin mitä enemmän lähistöllä oli vaihtoehtoisia järviä (Pöysä & Paasivaara 2006). Sen sijaan laikkujen keskimääräisellä sijainnilla, kulkuväylien (joet ja ojat) määrällä tai lähtöjärven ominaisuuksilla esimerkiksi rehevyydellä ei ollut vaikutusta siihen hylättinkö kuoriutumisjärvi vai ei. Tämä on yksittäisenä tuloksena erityisen mielenkiintoinen, koska näin saatiin suoraa empiiristä todistetta maisematason vaikutuksista käyttäytymiseen: poikueelliset telkkänaaraat havainnoivat ympäröivää maisemaa ja reagoivat sen mukaisesti (ks. myös Andreassen ym. 1998, Bjornstad ym. 1998, Maurizen ym. 1999, Selonen ym. 2001). Toisaalta tulos ei ole yllättävä telkän kaltaiselle muuttavalle ja kotipaikkauskolliselle lajille (Dow & Fredga 1983), jolla on oltava hyvä oppimiskyky, alueellinen muisti ja kyky havainnoida ympäristöä ja sen ominaisuuksia (Healy & Braithwaite 2000), vieläpä useiden alueellisten mittakaavojen kokonaisuuksina.

Elinympäristön ominaisuuksien lisäksi on olemassa koko joukko sellaisia elinympäristön valin-

taan vaikuttavia tekijöitä, jotka ovat enemmän tai vähemmän riippumattomia ympäristöstä itsestään. Tällaisia tekijöitä voivat olla naaraan laatuun liittyvät ominaisuudet kuten naaraan ikä, kokemus ja kunto. Myös telkkänaaraiden poikueaikainen territoriaalisuus voi vaikuttaa naaraiden käyttäytymiseen ja järvalintaan (Morris 1995, Sutherland 1996). Lisäksi lajin sisäisellä tai lajien välisellä houkutuksella voi olla oma vaikutuksensa (Stamps 1988, Forsman ym. 1998), kuten on havaittu aikuisilla heinäisorsilla *Anas platyrhynchos* ja taveilla *Anas crecca* (Elmberg ym. 1997, Pöysä ym. 1998).

Yksilöiden alueellinen jakauma ja siihen vaikuttavat tekijät pesimäkauden eri vaiheissa

Yksilöiden alueelliseen jakaumaan vaikuttaa pääasiassa niiden tarvitsemat resurssit, mutta myös erot säilyvyydessä tai lisääntymisessä voivat olla tärkeitä tilankäyttöön vaikuttavia tekijöitä. Telkän pesintöjen ja poikueiden jakaumat ovat selkeästi kahden erillisen prosessin tulosta: pesintöjen jakaumaan vaikutti lähinnä pesäpredaatio ja poikueiden jakaumaan niiden tarpeet ravinnon suhteen (Paasivaara & Pöysä 2008). Lisäksi näiden kahden vaiheen välillä ei ollut alueellista yhteyttä: ne järvet, joita käytettiin pesintään eivät olleet erityisessä suosiossa poikueaikana (Paasivaara & Pöysä 2008). Toisaalta näiden vaiheiden välinen yhteys ei ollut myöskään negatiivinen, joten pesintä- ja poikuejärvet lienevät riippumattomia ainakin tutkitulla tilamittakaavan tasolla.

Pesinnän ja poikuejärvien välinen alueellinen jakauma oli selkeästi kaksijakoinen: tuottavat pesintäjärvet sijaitsivat tutkimusalueen keskellä ja poikuealueet puolestaan alueen reunamilla (kuvat 2 ja 4). Pesivän telkkäpopulaation tilankäyttöön liittyy alueellisesti laajempia kokonaisuuksia kuin järvitaso. Ajan myötä muodostui tutkimusalueelle erilliset pesintään ja poikueenhoitoon käytetyt järvikokonaisuudet. Toisaalta suosituilla poikuejärvillä yritettiin myös pesiä, mutta korkea pesätuhojen määrä mitä ilmeisimmin hillitsi näiden järvien käyttöä pesintään. Olennaista on huomata, että itse järven pesintämenestyksellä ei ollut juurikaan suoraa vaikutusta sen poikuemäärään, joten jakaumien muutoksen taustalla ovat nimenomaan pesintämenestys muilla järvillä ja sitä seuraavat poikueiden liikkumiset (Paasivaara & Pöysä 2008).

Tämä tutkimus antoi vesilintujen lisääntymisaikaisesta tilankäytöstä hyvin dynaamisen kuvan; naaraat liikkuvat eri vaiheiden välillä lisäten ja täydentäen tarvitsemiaan keskeisiä resursseja (vrt. Dunning ym. 1992). Telkkänaaraat käyttävät eri resursseja tarpeen mukaan myös kriittisessä poikuevaiheessa sijaitsivatpa ne sitten samassa tai eri laikussa. Tällainen käyttäytyminen on perusedellytys



Kuva 4. Poikueitten lukumäärät ja liikkeet Evon tutkimusalueella vuosina 1989–2001. Harmaan eri sävyt kuvaavat poikueiden yhteenlaskettua kokonaismäärää tutkimuksen aikana kussakin vesistössä: valkoinen = ei poikueita, vaalean harmaa = 1–3 poikuetta, tumman harmaa = 4–7 poikuetta, musta = 8–10 poikuetta. Eri vahvuiset nuolet kuvaavat liikkeiden suuntaa ja voimakkuutta kuoriutumisjärveltä poikuejärvelle ensimmäisen elinviikon aikana: ohut nuoli = yhden poikueen liikkeet, keskivahva nuoli = kahden poikueen liikkeet, paksu nuoli = 3–5 poikueen liikkeet.

Fig. 4. The occupancy and movement pattern of goldeneye broods among the patches in the study area between 1989 and 2001. Different shades of the grey in the polygons (patches, i.e. lakes and ponds) represent the total number of brood occupancies for each patch: white = no broods; light grey = 1–3 broods; dark grey = 4–7 broods; black = 8–10 broods. Arrows of different thickness represent the schematic direction and intensity of brood movements during the first week after hatching: thin arrow = movement of one brood; medium thick arrow = movements of two broods; thick arrow = movements of 3–5 broods.

sorsien menestymiselle meikäläisissä metsäympäristöissä, joissa turvallisen pesäpaikan löytäminen voi olla hankalaa (ks. Pöysä 1999, 2003, 2006) ja sopivat poikue-elinympäristöt ovat harvassa (Sjöberg ym. 2000). Voidaan perustellusti olettaa, että meikäläisten metsäsorsien menestyminen pitkällä aikavälillä vain sellaisilla alueilla, joissa turvalliset pesintäalueet ja poikueympäristöt sijaitsevat poikueille sopivan matkan päässä toisistaan.

Poikueiden menestyminen

Telkkänäaraiden kannattaisi valita sellaisia poikueenhoitoympäristöjä, joissa säilyvyys olisi mahdollisimman korkea (esim. Fretwell & Lucas 1969). Tässä tutkimuksessa havaittiin, että poikueiden

välillä oli suuria eroja kuolevuudessa erityisesti ensimmäisen viikon aikana (Pöysä & Paasivaara 2006, Paasivaara & Pöysä 2006). Koko aineistossa (vuodet 1989–2001 yhdistetty) ensimmäisen viikon aikana tuhoutui n. 45 % poikasista (n = 96 poikuetta, 748 poikasta), joista 19 poikuetta tuhoutui kokonaan. Kuukauden kuluttua jäljellä oli enää 25 % poikasista. Tällöin poikueista oli tuhoutunut jo 37 % (30/81 poikueesta). Kuvaavaa oli myös se, että useilla (noin puolet poikueista) kuukauden vanhoilla poikueilla poikuekoko oli pienentynyt alle puoleen alkuperäisestä koosta. Lisäksi poikueenhoitoon käytetyt vesilaikut vaihtelivat paljon poikueiden menestymisen suhteen erityisesti silloin kun poikasit olivat alle kolmi- viikkoisia (Paasivaara & Pöysä 2004).

Photo Esa Pienmunne



Poikuejärven valinnassa ravintovaroilla on suuri merkitys. Telkän untuvikot syövät muun muassa sudenkorenon toukkia.

In the space use and habitat selection of goldeneye broods the most important factor is the food reserves. Ducklings catch invertebrates, such as dragonflies.

Järven laadulla petoriskin suhteen oli suora yhteys poikuemenestykseen: nuorten poikasten kuolevuus lisääntyi haukien aiheuttaman petoriskin myötä, kun taas varttuneiden poikasten kuolevuuteen hauella ei näytänyt olevan vaikutusta (Paasivaara & Pöysä 2004). Hauen aiheuttama kuolevuus ilmeni tyypillisesti 1–2 poikasen katoamisena havaintojen välillä (havaintoväli keskimäärin 2.3 vrk, SD = 2.1 vrk, n = 1 263 havaintoa 96 poikueesta). Toisaalta myös kokonaisten poikueiden tuhoutuminen ja samanaikaiset maastohavainnot minkkien jäljistä viittasivat myös minkin suureen osuuteen poikueiden tuhoista.

Vaikka petojen vaikutuksia poikueiden järvelintaan ei tässä tutkimuksessa tarkasteltu, niin muutamat havainnot viittaavat esimerkiksi minkin vaikuttaneen poikueiden yllättäviin järven vaihtoihin. Toisaalta haukipetoriskin ja poikaskuolleisuuden selkeä yhteys viittaa siihen, että telkkänaaraat eivät ole kovinkaan hyviä petoriskin arvioinnissa ainakaan hauen osalta. Ravinnon saatavuuden ja

petoriskin välillä on havaittu olevan usein risti-riitatilanne, jolloin ne yhdessä muokkaavat saalisylöiden käyttäytymistä esimerkiksi niin, että ne siirtyvät ravinnon saatavuuden kannalta huonompaan, mutta petoriskiltään alhaisempaan ympäristöön (Lima & Dill 1990). On oletettavaa, että hauen ja telkän yhteiselo on jatkunut niin kauan, että telkkä olisi jollain tavalla sopeutunut hauen aiheuttamaan petoriskiin. Useat naaraat välttivät hauen aiheuttaman petoriskin siirtämällä poikueensa joko pienille kalattomille lampareille tai tulvikoille, jotka voivat kuivua kesän mittaan tai olla vaikeasti saatavissa. Tällainen yksityiskohtainen tieto vaatii naaraalta ympäristön havainnointia ja kokemusta pesimäalueesta (Padyaev ym. 1996). Tähän liittyy todennäköisesti kustannuksia, joihin osa naaraista ei ilmeisesti pysty panostamaan. Tähän viittaa myös Paasivaaran & Pöysän (2007) havainto, että hyväkuntoisten ja kokeneiden naaraiden poikueet säilyvät parhaiten (ks. kuitenkin Pöysä ym. 1997b).

Kaiken kaikkiaan borealisissa metsäympäristöissä vedet ovat karuja ja poikueenhoitoon sopivien paikkojen määrä on rajallinen (Sjöberg ym. 2000), joten useimmille poikueellisille naaraille ei jää aina kovinkaan paljon vaihtoehtoja haukien välttämiseksi. Lisäksi vuodesta toiseen poikueiden suosiossa olleissa rehevissä järvissä oli myös runsas haukikanta. Ilmeisesti naaraat eivät joko osaa tai niiden ei kannata ottaa valintatilanteessa huomioon tarjolla olevien potentiaalisten poikuejärvien haukien aiheuttamaa saalistusriskiä, koska ympäristön ja/tai ravinnon rajoitteet ovat liian voimakkaita. Käsillä olevan aineiston perusteella ei kuitenkaan pystytä arvioimaan sitä, miten ja kuinka voimakkaasti telkkänaaras reagoi hauen aiheuttamaan saalistusriskiin, vaikka emot yleisesti ottaen panostavatkin poikueensa turvallisuuteen (ks. Ruusila & Pöysä 1998).

Koska poikueet liikkuvat paljon säilyvyyden kannalta kriittisen ensimmäisen viikon aikana (Paasivaara & Pöysä 2007), olisi ollut luontevaa löytää yhteys liikkumisen ja poikueen säilyvyyden välille. Kuitenkaan tässä tutkimuksessa säilyvyyden ja liikkumisen määrän välillä ei ollut yhteyttä (Pöysä & Paasivaara 2006). Lisäksi poikueiden säilyvyys oli samanlainen riippumatta siitä, lähdeittiinkö kuoriutumisjärveltä vai ei (Pöysä & Paasivaara 2006). Erityisen yllättävää oli, että kuivan maan ylitykset eivät tuottaneet poikueille juurikaan tappioita; poikastappioita tapahtui vain harvoin juuri kuivan maan ylityksen aikana. Toisaalta jokien ja ojien saatavuus kasvatti poikueiden säilyvyyttä. Tämä voidaan selittää haukien puuttumisella, sillä yleensä nämä paikat ovat kalattomia. Lisäksi poikueet toisinaan viettivät joissa tai ojissa jonkin verran aikaa ruokaillen.

Myöskään Wayland & McNicol (1994) eivät havainneet yhteyttä säilyvyyden ja liikkumisen välillä. Heidän tutkimusalueellaan (boreaalinen metsäalue Kanadassa) poikueet säilyivät paremmin, jos ympäristössä oli useita vaihtoehtoisia järviä tai lampia, joita poikueet myös käyttivät. Toisaalta heidän tutkimuksessaan ei tarkasteltu ojien ja jokien vaikutuksia. Kaiken kaikkiaan poikueiden ja säilyvyyden välisestä yhteydestä sorsilla on saatu ristiriitaisia tuloksia (Ball ym. 1975, Rotella & Ratti 1992 vs. Dzus & Clark 1997), mikä saattaa johtua eroista ympäristöissä (borealiset metsät vs. preeria-alueet) tai sorsien pesimätiheyksissä.

Riistanhoidollisia näkökulmia

Tästä tutkimuksesta nousi esiin useita riistanhoitoon liittyviä näkökohtia. Tärkein tulos lienee se, että sorsien pesimäympäristön hoidon suunnittelussa on otettava huomioon koko maisema eikä pelkästään yksittäiset järvet. Pesimäalueet ja poikuealueet eivät välttämättä sijaitse samassa paikassa esim. yksittäisellä lintujärvellä. Telkkäkannan hoidossa tämä tarkoittaa sitä, että pönttöjä kannattaa sijoittaa kauaskin, yleensä parin kilometrin säteelle potentiaalisista poikueympäristöistä. Erityisen tuottavan lintujärven ympäristöön voi ripustaa pönttöjä jopa 5–6 kilometrin säteelle. Huomattavaa tässä on se, että nimenomaan pesintäjärvelle telkillä ei ole erityisvaatimuksia esim. kasvillisuuden suhteen (Danell & Sjöberg 1978, Eriksson 1983).

Pöntötyksessä tulisi suosia harvaa tiheyttä eli vain 1–4 pönttöä järveä kohti, jos järvet ovat alle 50 hehtaarin kokoisia. Pienelle ja karulle, alle 5 hehtaarin kokoiselle järvelle riittää mainiosti yksi pönttö. Useampia pönttöjä kannattaa ripustaa vain hyvillä poikuepaikoille. Toisaalta suurella pönttötiheydellä voi olla negatiivisia vaikutuksia muun muassa loismuninnan ja häirinnän kautta (Semel & Sherman 1995, Pöysä & Pöysä 2002), joten kaikkia käytettävissä olevia pönttöjä ei kannata sijoittaa saman lintujärven rantaan. Lisäksi edellistä näkemystä tukee se, että pesätuhoriskillä on usein laajempi alueellinen ulottuvuus ja se ulottuu usein useamman kuin yhden vesistön yli (Eadie ym. 1998, Paasivaara & Pöysä 2008). Koska pesäpredaatio on myös ajallisesti ennustettavaa (Pöysä 1999, 2003, 2006), alkaa ajan myötä muotoutua pesiville telkkänaaraille turvallisten pesintäjärvien joukko, joissa pönttöjä kannattaa jatkossa huoltaa ja jopa varovasti lisätä. Tällainen usein muutamasta järvestä koostuva maisemakokonaisuus saattaa tuottaa ajan myötä poikueita laajalle alueelle, kuten Evon tutkimusalueella havaittiin. Toisaalta telkille kannattaa antaa mahdollisuus pesiä myös uusissa ja vaihtoehtoisissa paikoissa, koska pesätuhot voivat siirtyä ympäristön muuttuessa metsän

ja rannan umpeenkasvun tai vaikkapa hakkuiden myötä. Tällöin saattaa kulua vuosia, ennen kuin uusi pönttö löydetään ja hyväksytään pesintään varsinkin jos paikallinen pesimäkanta on harva ja vesistöt karuja.

Poikue-elinympäristön ytimenä on yksi tai useampi tuottava vesialue. Borealisissa metsäelinympäristöissä näitä ovat muun muassa kasvillisuudeltaan rehevät järvet ja lammet, usein hiukan happamoituneet pienet metsälammet, erilaiset tulvikot (esim. majavatulvikot, luonnonravintolammikot ja kalankasvatyslammikot) tai muut keinotekoiset vesialtaat (esim. saostusaltaat) ja sulavesilammikot. Telkkänaaraat käyttävät myös virtaavia vesiä (jokia ja ojia) poikueenhoitoon, mutta ennen kaikkea kulkureiteinä vesistöjen välillä. Pönttöjen sijoittelussa kannattaa ottaa huomioon se, että pönttö- ja poikuejärvien välillä olisi kulkureitejä eli jokia tai ojia. Ojat voivat olla hyvinkin pieniä, jopa kesän mittaan kuivuvia kosteita painanteita. Siitä huolimatta ne kelpaavat poikueille kulkureiteiksi. Optimaalisella telkkien tuontantoalueella on useita vaihtoehtoisia pesintäjärviä sekä yhdestä muutamaa poikuealuetta, joita kaikkia yhdistää oja- tai jokiverkosto. Sama pätee myös muille yleisille sorsalajeille kuten heinäisorsalle ja taville. Pesimäalueilla kannattaa keskittyä näädän *Martes martes* pyyntiin, kun taas minkin pyynti on poikue-elinympäristöissä parasta riistanhoitoa; minkin aiheuttamista tuhoista tehtiin useita havaintoja poikueurannan aikana (Paasivaara & Pöysä 2007). Lisäksi ketun *Vulpes vulpes* ja supikoiran *Nyctreutes procyonoides* pyynti parantaa erityisesti puoluskelatajorsien pesintämenestystä.

Suunniteltaessa elinympäristöjä sorsien poikastuottoa ajatellen, poikuevesistöön ei tulisi istuttaa tai muuten päästää kaloja. Kalat ovat sekä ravintokilpailijoita (esim. ahven, *Perca fluviatilis*; Pöysä ym. 1994), että petoja (hauki; Paasivaara & Pöysä 2004). Lintuvesien kunnostuksissa on keskitytty samalla myös kalaston lisäämiseen ja hoitamiseen, mikä voi olla haitaksi sorsien poikastuotannon kannalta. Sen sijaan potentiaalisista poikuevesistä kalastoa tulisi mieluummin harventaa tai jopa kokonaan hävittää kalasto esimerkiksi kuivattamalla vesialue aika ajoin. Samalla menetelmällä voidaan myös lisätä poikueille sopivan ravinnon määrää.

Summary: Space use and habitat selection of breeding common goldeneye (*Bucephala clangula*)

Habitat selection is a most crucial process affecting space use and reproduction of waterfowls. In this study, I investigated spatial interactions between the crucial resources and breeding goldeneye females, i.e. spacing

and habitat selection of individuals during breeding at the level of individual and landscape, using a long-term data set from individually marked goldeneye females. This was an attempt to produce information to develop behavioural ecology of ecological landscapes. First, I concentrated on prevailing habitat use and movement pattern of the goldeneye at the brood stage in a patchy environment. Secondly, I studied habitat and landscape-related factors potentially affecting the habitat selection decisions of the females. Here, the characteristics of patch i.e. lake (food abundance and vegetation structure) and configuration and connectivity of habitat patches (patch density, patch isolation and usability of corridors) was included. Third, I investigated the survival consequences of habitat use and movements of broods. Here, the predation risk by northern pike *Esox lucius* of the patch, patch configuration and corridors were included in the analyses. Finally, I studied the spatial association between nesting and brood rearing patches in the landscape.

This study was conducted in a barren forested watershed area surrounding the Evo Game Research Station in Lammi and Padasjoki, southern Finland (ca. 100 km²) (Fig. 1). Goldeneye females were caught and equipped with a radio transmitter and wing tags during the breeding seasons 1989–2001.

The most important factor affecting space use and habitat selection of goldeneye broods was the amount of food. The role of vegetation structure was contradicted, and it may possibly vary according to spatial scales. However, safe nest sites and food requirements of ducklings were not usually met in the same patch, and females with broods adjusted their space-use tactics according to these critical resources (Fig. 2 and 3). Spatial divergence of these obligatory resources induced brood movements at various distances shortly after hatching (Table 1). During movements, broods used different landscape elements such as patches, corridors and dry land in a flexible way without any clear survival consequences of the ducklings. However, the broods suffered heavy losses during the early brood stage. The increasing predation risk by northern pike was associated with the decreasing survival of young ducklings, but frequent total brood losses suggest that other factors also affected duckling survival.

At the level of landscape, there was no association in patch occupation rate between the nest stage and the brood stage, indicating that all the critical resources needed to complete a successful breeding cycle were not met within the same habitat patch (Fig. 3). At the nest stage, patch occupation rate increased with nest site availability and decreased with nest predation rate but was not affected by vegetation luxuriance or patch size. Vegetation luxuriance had a positive effect on the patch occupation rate at the brood stage; whereas nesting success of the focal patch had no effect. Results suggest that nest site selection and brood-stage habitat selection are governed by different ecological factors. Indeed, breeding-stage-specific resource requirements redistributed individuals among habitat patches across the landscape, implying dynamic distribution of ducks between the nesting and brooding stages (Fig. 4).

Kirjallisuus/References

- Andreassen, H.P., Hertzberg, K. & Ims, R.A. 1998: Space-use responses to habitat fragmentation and connectivity in the root vole *Microtus oeconomus*. – Ecology 79: 1223–1235.
- Badyaev, V.A., Martin, T.E. & Etges, W. J. 1996: Habitat sampling and habitat selection by female wild turkeys; ecological correlates and reproductive consequences. – Auk 113: 636–646.
- Ball, I. J., Gilmer, D. S., Cowardin, L. M. 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. L. 1992: Ecology and management of breeding waterfowl. University of Minnesota press. Minneapolis.
- Bjornstad, O. N., Andreassen, H. P. & Ims, R. A. 1998: Effects of habitat patchiness and connectivity on the spatial ecology of the root vole *Microtus oeconomus*. – J. Anim. Ecol. 67: 127–140.
- Casselman, J. M. & Lewis, C. A. 1996: Habitat requirements of northern pike (*Esox Lucius*). – Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53: 161–174.
- Cody, M. L. 1985: Habitat Selection in Birds. Academic Press. Orlando.
- Danell, K. & Sjöberg, K. 1978: Habitat selection by breeding ducks in boreal lakes in northern Sweden. – Wiltrevy 10: 161–190.
- Dow, H. & Fredga, S. 1983: Breeding and natal dispersal of the Goldeneye *Bucephala clangula*. – J. Anim. Ecol. 52: 681–695.
- Dunning, J. B., Danielson, B. J. & Pulliam, H. R. 1992: Ecological processes that affect populations in complex landscapes. – Oikos 65: 169–175.
- Dzus, E. H. and Clark, R. G. 1997: Overland travel, food abundance, and wetland use by mallards: relationships with offspring survival. – Wilson Bull. 109: 504–515.
- Eadie, J.McA. & Keast, A. 1982: Do goldeneye and perch compete for food? Oecologia 55: 225–230.
- Eadie, J.M., Sherman, P. & Shemel, B. 1998: Conspecific brood parasitism, population dynamics, and the conservation of cavity nesting birds. – Teoksessa/In: Caro, T. (toim./eds), Behav. Ecol. and conservation biology. pp. 306–340. Oxford University Press, Oxford.
- Elmberg, J., Nummi, P., Pöysä, H. & Sjöberg, K. 1993: Factors affecting species number and density of dabbling duck guild in North Europe. – Ecography 16: 251–260.
- Elmberg, J., Pöysä, H., Sjöberg, K. & Nummi, P. 1997: Interspecific interactions and co-existence in dabbling ducks: observation and experiment. – Oecologia: 129–136.
- Eriksson, M. O. G. 1976: Food and feeding habits of downy Goldeneye *Bucephala glaucula* (L.) ducklings. – Ornith. Scand. 7: 159–169.
- Eriksson, M. O. G. 1978: Lake selection by goldeneye ducklings in relation to the abundance of food. – Wildfowl 29: 81–85.
- Eriksson, M. O. G. 1979b: Aspects of the breeding biology of the goldeneye *Bucephala clangula* (L.) for common prey. – Holarct. Ecol. 2: 186–194.
- Eriksson, M. O. G. 1983: The role of fish in the selection of lakes by nonbiscivorous ducks: mallard, teal and goldeneye. – Wildfowl 34: 27–32.
- Forman, R. T. T. & Godron, M. 1986: Landscape ecology. John Wiley & Sons, New York.
- Forsman, J. T., Mönkkönen, M., Helle, P. & Inkeröinen, J. 1998: Heterospecific attraction and food resources in

- migrants' breeding patch selection in northern boreal forest. – *Oecologia* 115: 287–286.
- Fretwell, S. D. & Lucas, H. L. 1969: On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution of birds. I. Theoretical development. – *Acta Biotheoretica* 19: 16–36.
- Gauthier, G. 1987: Brood territories in buffleheads. – *Can J. Zool.* 65: 1402–1410.
- 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.
- Haig, S. M., Mehlman, D. W. and Oring, L. W. 1998: Avian movements and wetland connectivity in landscape conservation. – *Cons. Biol.* 12: 749–758.
- Haineis, T. A. 1981: Acidic precipitation and its consequences for aquatic ecosystems: a review. – *Trans. Am. Fish. Soc.* 110: 669–707.
- Hario, M. 2008: Vaaran välttäminen pilkkasiipipoikueiden ravintovesillä. – *Suomen Riista* 54 (Summary: Anti-predator tools of brood-rearing velvet scoters (*Melanitta fusca*) in the northern Baltic Sea): 105–118
- Healy, S. & Braithwaite, V. 2000: Cognitive ecology: a field of substance? – *TREE* 15: 22–26.
- Jones, J. 2001: Habitat selection studies in avian ecology: A critical review. – *The Auk* 118: 557–562.
- Kauppinen, J. 1985: Temporal variation in the wetland waterfowl communities of the Finnish lake district. – *Ornis Fennica* 72: 145–153.
- Krebs, J. R. & Davies, N. B. 1997: *Behav. Ecol. An Evolutionary Approach*. Fourth edition, Blackwell Publishing, USA.
- Lima, S. L. & Dill, L. M. 1990: Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. – *Can J. Zool.* 68: 619–640.
- Lima, S. L. & Zollner, P. A. 1996: Towards a Behav. Ecol. of ecological landscapes. – *TREE* 11: 131–135.
- Maurizen, M., Bergers, P. J. M., Andreassen, H. P., Bussink, H. & Barendse, R. 1999: Root vole movement patterns: do ditches function as habitat corridors? – *J. Appl. Ecol.* 36: 409–421.
- Mayfield, H. 1975: Suggestion for calculating nest success. – *Wilson Bulletin* 87: 456–466.
- Milonoff, M., Pöysä, H. & Virtanen, J. 1995: Brood-size dependent mortality in common goldeneyes reconsidered: fact or artifact? – *Am. Nat.* 146: 967–974.
- Milonoff, M., Pöysä, H., Runko, P. & Ruusila, V. 2004: Brood rearing costs affect future reproduction in the precocial common goldeneye *Bucephala clangula*. – *J. Avian Biol.* 35: 344–351.
- Morris, D. W. 1995: Habitat selection in mosaic landscapes. – *Teoksessa/In: Hansson, L., Fahrig, L. & Merriam, G. (toim./eds), Mosaic landscapes and ecological processes*. pp. 111–135. Chapman and Hall, New York.
- Morris, D. W. 2003: Toward and ecological synthesis: a case for habitat selection. – *Oecologia* 136: 1–13.
- Murkin, H. R., Abbott, P. G. & Kadlec, J. A. 1983: A comparison of activity traps and sweep nets for sampling nektonic invertebrates in wetlands. – *Freshwater Biol.* 2: 99–106.
- Mysterud, A. & Ims, R. A. 1998: Functional responses in habitat use: availability influences relative use in trade-off situations. – *Ecology* 79: 1434–1441.
- Nudds, T. D. & Bowlby, J. N. 1984: Predator-prey size relationships in North American dabbling ducks. – *Can J. Zool.* 62: 2002–2008.
- Nummi, P. 1992: The importance of beaver ponds to waterfowl broods: an experiment and natural tests. – *Ann. Zool. Fennici* 29: 47–55.
- Nummi, P. & Pöysä, H. 1993: Habitat associations of ducks during different phases of the breeding season. – *Ecography* 16: 319–328.
- Nummi, P. & Pöysä, H. 1994: Sorsien ympäristönkäyttö pesimäkauden eri vaiheissa (Summary: Habitat use of waterfowl during various stages of the breeding cycle). – *Suomen Riista* 40: 72–81.
- Nummi, P. & Pöysä, H. 1995: Habitat use by different aged ducks broods and juvenile ducks. – *Wildl. Biol.* 1: 181–187.
- Orians, G. H. & Wittenberger, J. F. 1991: Spatial and temporal scales in habitat selection. – *Am. Nat.* 137. Suppl.: S29–S49.
- Paasivaara, A. 2008: Space use, habitat selection and reproductive output of common goldeneye (*Bucephala clangula*). – Ph. D. thesis, Univ. of Oulu, Oulu, 2008.
- Paasivaara, A. & Pöysä, H. 2004: Mortality of common goldeneye (*Bucephala clangula*) in relation to predation risk by northern pike (*Esox lucius*). – *Ann. Zool. Fennici* 41: 513–523.
- Paasivaara, A. & Pöysä, H. 2007: Survival of common goldeneye *Bucephala clangula* ducklings in relation to weather, timing of breeding, brood size and female condition. – *J. Avian Biol.* 38: 144–152.
- Paasivaara, A. & Pöysä, H. 2008: Habitat–patch occupancy of the common goldeneye *Bucephala clangula* at different stages of the breeding cycle: implications to ecological processes in patchy environment. – *Can J. Zool.* 86: 744–755.
- Patterson, J. H. 1976: The role of environmental heterogeneity in the regulation of duck populations. – *J. Wildl. Manage.* 40: 22–32.
- Pehrsson, O. 1984: Relationship of food to spatial and temporal breeding strategies of mallards in Sweden. – *J. Wildl. Manage.* 48: 322–339.
- Pöysä, H. 1995: Evon riistantutkimusaseman telkkätutkimuksen historiaa (Summary: History of common goldeneye research at the Evo Game Research Station). – *Suomen Riista* 41: 7–12.
- Pöysä, H. 1999: Conspecific nest parasitism is associated with inequality in nest predation risk in the common goldeneye (*Bucephala clangula*). – *Behav. Ecol.* 10: 533–540.
- Pöysä, H. 2003: Parasitic common goldeneye (*Bucephala clangula*) females lay preferentially in safe neighbourhoods. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 54:30–35.
- Pöysä, H. 2006: Public information and conspecific nest parasitism in goldeneyes: targeting safe nests by parasites. *Behav. Ecol.* 17:459–465.
- Pöysä, H. & Nummi, P. 1990: Sorsien pesimäaikainen ympäristön valinta (Summary: Habitat selection of ducks during the breeding season). – *Suomen Riista* 36:97–107.
- Pöysä, H., Rask, M. & Nummi, P. 1994: Acidification and ecological interactions at higher trophic levels in small forest lakes: the perch and common goldeneye. – *Ann. Zool. Fennici* 31: 397–404.
- Pöysä, H. & Virtanen, J. 1994: Habitat selection and survival of Common Goldeneye (*Bucephala clangula*) broods – preliminary results. – *Hydrobiol.* 279/280: 289–296.
- Pöysä, H., Virtanen, J. & Milonoff, M. 1997a: Nest predation in hole-nesting birds in relation to habitat edge: an experiment. – *Ecography* 20: 329–335.
- Pöysä, H., Milonoff, M. & Virtanen, J. 1997b: Common goldeneyes adjust maternal effort in relation to prior brood success and not current brood size. – *Behav. Ecol. Sociobiol.* 40: 101–106.
- 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. & 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. & Paasivaara, A. 2006: Movements and mortality of common goldeneye *Bucephala clangula* broods in a patchy environment. – *Oikos* 115: 33–42.
- Ringelman, J. K. & Longcre, J. R. 1982: Survival of juvenile black ducks during brood rearing. – *J. Wildl. Manage.* 46: 622–628.
- Rotella, J. J. and Ratti, J. T. 1992: Mallard brood movements and wetland selection in southwestern Manitoba. – *J. Wildl. Manage.* 56: 508–515.
- Ruusila, V. & Pöysä, H. 1998: Shared and unshared parental investment in the precocial goldeneye (Aves: Anatidae). – *Anim. Behav.* 55: 307–312.
- Savard, J. P. L. 1984: Territorial behaviour of Common Goldeneye, Barrow's Goldeneye and Buffleheads in Areas of Sympatry. – *Ornis Scand.* 15: 211–216
- Savard, J. P. L., Smith G. E. J. & Smith J. N. M. 1991: Duckling mortality in Barrow's goldeneye and bufflehead broods. – *Auk* 108: 568–577.
- Semel, B. & Sherman, P. W. 1993: Answering basic questions to address management needs: case studies of wood duck nest box program. – *T. N. Am. Wildl. Nat. Res. Conf.* 58: 537–550.
- Selonen, V., Hanski, I. K. & Stevens, P. C. 2001: Space use of the Siberian flying squirrel *Pteromys volans* in fragmented forest landscapes. – *Ecography* 24: 588–600.
- Silver, P., Cooper, J. K., Palmer, M. A. & Davis, E. J. 2000: The arrangement of resources in patchy landscapes: effects on distribution, survival, and resource acquisition of chironimids. – *Oecologia* 124: 216–224.
- Sirén, M. 1956: Telkän, *Bucephala clangula* (L.) lisääntymisbiologiaa. – Julkaisematon eläint. lisensiaattitutkielma, Helsingin Yliopiston Eläint. laitos/Unpubl. licensiate thesis in Zool., Univ. of Helsinki.
- 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: 329–355.
- Stamps, J. A. 1988: Conspecific attraction and aggregation in territorial species. – *Am. Nat.* 131: 329–374.
- Stearns, S. 1992: The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford.
- Sutherland, W. J. 1996: From individual behaviour to population ecology. Oxford University Press. New York.
- Turner, M. G. & Gardener, R. H. 1991: Quantitative methods in landscape ecology: an introduction. – Teoksessa/In: Turner, M. G. & Gardner, R. H. (toim./eds), Quantitative methods in landscape ecology. pp. 1–14 Springer, Berlin Heidelberg, New York.
- Wayland, M. & McNicol, D. K. 1994: Movements and survival of common goldeneye broods near Sudbury, Ontario, Canada. – *Can J. Zool.* 72: 1252–1259.
- Wiens, J. A. 1976: Populations responses to patchy environment. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7: 81–120.
- Wiens, J. A., Stenseth, N. C., Van Horne, B. & Ims, R. A. 1993: Ecological mechanism and landscape ecology. – *Oikos* 66: 369–380.

Hyväksytyt/Accepted 18.9.2009

Antti Paasivaara
 Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos
 Oulun riistan- ja kalantutkimus
 Finnish Game and Fisheries Research Institute, Oulu
 Game and Fisheries Research
 Tutkijantie 2 E
 FI-90570 Oulu, Finland