

## Piisamin laidunnus – vierasherbivori vaikuttaa kasvillisuuteen ja selkärangattomiin

Petri Nummi, Veli-Matti Väänänen & Jere Malinen



Photo Veli-Matti Väänänen

*Suomalaisessa kosteikkoluonnossa piisamin läsnäolon huomaa helposti. Muukalaisjyrsijä parturoi järvien ilmaversoiskasvillisuutta abkerasti – karuista vesistöistä järvikorte ja -kaisla ovat usein kadonneet, ja reheville kosteikoille on syntynyt avonaisten ja umpeutuvien laikkujen mosaiikki ilmaversoisvesikasvillisuuden sekaan. Kasvillisuuden lisäksi piisamin laidunnuksella on vaikutusta vesiselkärangattomiin ja sitä kautta myös vesilintuihin.*

Ihminen on siirtänyt suuren määrän nisäkkäitä uusille alueille (Lever 1985) ja useita myös Suomeen (Nummi 1988). Saalistuksen ja kilpailun ohella laidunnus on ollut tärkeä tekijä, jonka kautta siirretyt lajit ovat voimakkaasti vaikuttaneet uusien asuinalueidensa luontoon (Ebenhard 1988, Nummi & Pienmunne 1998). Vaikutukset tunnetaan parhaiten valtamerten saarilta, missä muun muassa vuohet *Capra bircus* ja kaniinit *Oryctolagus cuniculus* ovat aiheuttaneet katastrofeja syömällä kasvilajeja sukupuuttoon tai häviön partaalle ja siten alentaneet luonnon monimuotoisuutta (Atkinson 1989, 1996).

Paitsi suoraan, laidunnus voi vaikuttaa ekosysteemiin myös epäsuorasti muuttamalla ympäristön rakennetta. Kasvit ja niistä riippuvaiset eläimet voivat ympäristön rakennemuutoksen vaikutuksesta tulla alttiimmiksi muille tekijöille, kuten kilpailulle ja saalistukselle (Atkinson 1989). Yksi erityisen huonosti tunnettu epäsuora vaikutus on vierasherbivorien vaikutus selkärangattomiin (Vazquez 2002).

Viime aikoina vieras- eli muukalais- eli tulokaslajien vaikutuksia on alettu yhä enemmän havaita myös mantereilla. Siellä ne eivät vielä ole aiheuttaneet paljon sukupuuttoja, mutta kylläkin selviä

Photo Esa Pienmunne



Vesiselkärangattomia tutkittiin puhtaasta järvikortekasvustosta, piisamien paljaaksi syömiltä laikuilta sekä laidunnuksen jälkeen kehittyneiltä sekakasvillisuuden laikuilta.

*The composition of aquatic invertebrate communities was studied in patches which were in different succession phases after muskrat grazing. The succession phases were: open clear-cut water area, mixed vegetation stands and undisturbed water borsetail stands.*

Photo Veli-Matti Väänänen



muutoksia ekosysteemien toiminnoissa. Mack & D'Antonio (1998) toteavat, että esimerkiksi Pohjois-Amerikan preerialla on useammin ruohotopaloja sen jälkeen kun alueelle on juurtunut laajoja vierasheinäkasvustoja. Tällaisten häiriöiden vaikutus ekosysteemien dynamiikkaan ja sitä kautta monimuotoisuuteen on suuri, joten vieraslajien vaikutuskin voi olla huomattava (Hobbs & Huenneke 1992, Williamson 1996).

Vedessä eläviä vierasherbivoreja ovat: etelä-amerikkalainen rämämajava eli coypu *Myocastor coypus*, jota on siirretty mm. Pohjois-Amerikkaan, Eurooppaan ja Afrikkaan (Lever 1985), pohjois-amerikkalainen piisami *Ondatra zibethica*, jonka Euroasian levinneisyys on nykyään laajempi kuin konsanaan alkuperäinen esiintymisalue sekä pohjoisamerikkalainen kanadanmajava *Castor canadensis*, jota on ainakin Suomessa ja Venäjällä (Danilov & Kanshiev 1983). Kanadanmajava laiduntaa samaan tapaan, joskin ehkä voimallisemmin, kuin meillä alun perin esiintynyt euroopamajava *Castor fiber*. Coypu ja piisami sen sijaan ovat ainakin Euroopassa aivan uudentyypisiä laiduntajia.

Coypun ja piisamin tiheydet voivat nousta melko korkeiksi. Pohjois-Euroopassa piisameja on laskettu 3–6 eläintä hehtaarille, Keski-Euroopassa peräti 28–55 (Nummi 2002). Sekä coypu että piisami vaikuttavat uuden alueensa kasvillisuuteen (Danell 1977, 1996, Gosling 1989) – jopa niin, että Englannista katsottiin parhaaksi hävittää molemmat lajit istutusten jälkeen (Gosling & Baker 1989). Piisamin ylilaidunnus, ”*muskrat eat out*” on alkuperäisillä Amerikan alueilla ollut pitkään tiedossa (Perry 1982, Fritzell 1989), mutta tarkempia kasvillisuustutkimuksia on tehty vasta viime aikoina (Gough & Grace 1998, Connors ym. 2000).

Kjell Danell on monipuolisesti kuvannut piisamin laidunnuksen vaikutusta kasvillisuuteen (Danell 1977, 1978, 1979, 1982, 1996). Sen sijaan epäsuorista vaikutuksista on vain spekulatioita. Niitä voisi olettaa olevan, sillä rantavyöhykkeen kasvillisuus vaikuttaa suuresti selkärangattomiin (Hanson ym. 1989, Downing 1990, Diehl & Kornijov 1998) ja sitä kautta mm. sorsiin (Nummi 1985). Keskeinen tekijä kasvillisuuden ja selkärangattomien välillä on kalojen saalistus, jonka tehoon kasvillisuuden tiheys vaikuttaa. Myös kasvillisuudella sinänsä on merkitystä: sellaisilla kasveilla, joilla on laaja pinta-ala (mm. tiheässä lehtiä ja versoja), elää tavallisesti enemmän pikkueläimiä (Krull 1970).

Tarkastelemme tässä artikkelissa miten piisamin laidunnus vaikuttaa rehevän järven rantavyöhykkeeseen, ja varsinkin eri laidunnuksen vaiheen selkärangattomyhteisöjen rakenteeseen.

Tämän tutkimuksen aineisto pohjautuu vesiselkärangattomien osalta Nummen ym. (2006) julkaisuun. Esittelemme tässä tutkimuksessa lisäksi myös kasvillisuuden koaloilla tapahtuneita muutoksia sekä paneudumme piisamin rooliin ”vesiriistanhoitajana”.

## Aineisto ja menetelmät

Tutkimusalueina olivat Maaningan Lapinjärvet (63°N, 27°E), joiden pinta-ala on noin 200 hehtaaria. Tutkimusjärvien, Ison ja Pienen Lapinjärven, pinta-alasta noin 60 % on avovettä. Lapinjärvet ovat viljelypeltojen ympäröimiä, reheväkasvuisia eli eutrofia kosteikoita, joissa esiintyy laajoja järvikortteen *Equisetum fluviatile*, järvikaislan *Scoenoplectrus lacustris* ja järviruonon *Phragmites australis* muodostamia kasvustoja.

### Piisamitiheys

Lapinjärvien piisamitiheyden määrittämiseksi käytettiin talvista kekopesälaskentaa (Danell 1982). Menetelmän käyttö edellyttää olosuhteita, joissa piisamit käyttävät onkaloita lisääntymiskautena ja kekopesiä talvikautena (MacArthur & Aleksiuk 1979). Samaten laskennan onnistuminen vaatii talvisen vedenkorkeuden vakautta, jolloin piisamit eivät siirry kekopesistä takaisin onkaloihin (Friend ym. 1964). Pesälaskentojen avulla ei pystytä määrittämään populaation absoluuttista kokoa, mutta niillä saadaan kuitenkin piisamin kannanvaihtelu ja runsausta kuvaava tunnusluku kekoa/hehtaari (Danell 1982, Proulx & Gilbert 1984).

Tutkimusalue täytti edellä mainitut ehdot hyvin, sillä kekopesien rakentaminen alkoi vasta elokuussa ja vedenkorkeus säilyi jääpeitteen ajan jotakuinkin muuttumattomana. Niinpä joulukuun lopun piisamien kekopesälaskennat kuvaavatkin hyvin Lapinjärvien piisamitiheyden muutoksia. Piisamien talvilaskennat aloitettiin tutkimusalueella jo 1992 ja niitä jatkettiin aina vuoteen 1998 saakka.

### Tutkimusalat ja niiden perustaminen

Tutkimusaineisto kerättiin Lapinjärvillä vuosina 1994 ja 1995. Kokeellinen asetelma koostui koe-kontrolliala-pareista, joita perustettiin 8 paria sekä puhtaaseen järviruoko- että järvikortekasvustoon. Alat perustettiin 20–21.5.1994, jolloin tutkimusaloiksi valituista pareista (rajattiin heti jäiden lähdeyttä kulmatolpilla) arvottiin lantilla koe- ja kontrolliala. Arvottiin koelaa ympäröitiin katiskaverkolla (ø 20 mm) siten, että verkon alareuna poljettiin pohjamutaan ja yläreuna jätettiin vähintään 50 cm vedenpinnan yläpuolelle, jotta vedenkorkeuden

vaihdellessa vedenpinta ei olisi ylittänyt aitausta. Kontrollialueiden merkiksi jätettiin kulmatolpat.

Alojen koko oli 2 x 2 m, ja niiden sisällä oli varsinainen näyteala 1 x 1 m, jolta kasvillisuusnäytteet kerättiin. Koe- ja näytealan väliin jäi siten puolen metrin levyinen suojakaista, jotta alojen perustaminen ei olisi vahingoittanut kasvillisuutta. Koe- ja kontrollialojen parit sijaitsivat rannan suuntaisesti (etäisyydet rantaviivasta 50–200 m), jotta rannan jyrkkeneminen ei olisi vaikuttanut mitattuihin kasvillisuusbiomassoihin. Parien välinen etäisyys vaihteli 50–300 m ja kontrolli- ja koealan etäisyys 5–20 m.

Vuonna 1994 kasvillisuusnäytteitä kertyi viidestä järvikortteen ja kahdeksasta järviruohon koeala-kontrolliala-parista; kolmeen järvikorteaikaukseen oli piisami tunkeutunut ja rakentanut kekomaisen talvipesän ja ne jouduttiin hylkäämään. Vuonna 1995 kasvillisuusnäytteet saatiin neljältä järvikortte- ja kuudelta järviruokoalalta. Järvikortenäytteiden määrää vähensi jälleen piisami, joka kaivautui yhteen aitaukseen. Järviruokoalojen määrä pieneni jäiden rikottua keväällä kaksi aitausta.

#### *Kasvillisuusmuutokset*

Piisamin laidunnuksen vaikutusta järvikortteeseen ja -ruokoon mitattiin kahdella kasvillisuusrakennetta kuvaavalla muuttujalla, kasvibiomassalla ja versotiheydellä. Kasvillisuusnäytteet kerättiin kasvukauden ollessa päättymässä jokaiselta näytealalta (1 m<sup>2</sup>) 21–22.9. 1994 ja 13.9.1995.

Kasvibiomassan ja versotiheyden määrittämiseksi leikattiin kontrolli- ja koealueiden kasvillisuus järven pohjasta 10 cm korkealle sängelle viikatteella. Sen jälkeen korsien lukumäärä (järviruokon ja -kortteen) laskettiin ja näytteeseen kuulumattomat kasvilajit poistettiin. Puhdas kasvillisuusnäyte säilöttiin 200 litran jätessäkkiin ja pakastettiin jatkotutkimuksia varten. Myöhemmin näyte sulatettiin huoneenlämmössä ja kuivattiin 48 tuntia uunissa (60°C). Tämän jälkeen näytteen kuivabiomassa punnittiin.

#### *Selkärangattomat*

Piisamin laidunnuksen vaikutusta kasvillisuusmuutosten kautta selkärangattomiin selvitettiin aktiivisuuspyydysten (Murkin ym. 1983) avulla, joilla pyydettiin pohjalla ja pohjan tuntumassa liikkuvia selkärangattomia (Elmberg ym. 1992). Pyydys on litran vetoinen läpinäkyvä lasipurkki, jonka suulla on nieluksi asetettu suppilo.

Vesiselkärangattomia pyydystettiin kasvillisuuden koe- ja kontrollialoilta heinä-elokuun vaihteessa vuosina 1994 ja 1995. Jokaisella koe- ja kontrollialalla oli yksi aktiivisuuspyydys, ja pyyn-

ti aika oli 48 tuntia. Vuonna 1995 pyydettiin selkärangattomia myös kolmelta erityyppiseltä kasvillisuusvyöhykkeeltä, jotka kuvasivat piisamilaidunnuksen aiheuttamaa sukkessiota Danellin (1977) esittämällä tavalla. Kasvillisuuden vaiheet olivat: 1. piisamin paljaaksi syövä laikku kortekasvustossa, 2. kortekasvustoon piisamin laidunnuksen jäljiltä muodostunut sekakasvillisuuden laikku ja 3. puhdas järvikortekasvusto. Näytteitä otettiin kymmenestä järvikortekasvustosta ja sekakasvillisuuden laikuista kummastakin sekä kahdestoista paljaaksi syödystä alueesta. Kuhunkin eri sukkessiovaiheita edustavaan näytealaan asetettiin yksi pyydys, ja pyyntiaika oli 2 vuorokautta (30.7.–1.8.1995). Paljaaksi syödyillä laikuilla olleista pyydyksistä kuudessa oli yksi tai useampi ahven *Perca fluviatilis*. Kaloja sisältäneet pyydykset jätettiin pois selkärangatonaineistosta, koska kalat saattavat syödä niistä selkärangattomia (Elmberg ym. 1992).

Pyydysten sisältö kaadettiin silmäkooltaan 1 mm siivilän läpi ja saalis säilöttiin 70 % alkolohliin. Myöhemmin laboratoriossa määritettiin jokaiselle selkärangattomalle taksoni ja eläimet sijoitettiin johonkin seuraavista pituuskokoluokista: 1. 1–2.5 mm; 2. 2.6–7.5 mm; 3. 7.6–12.5 mm; 4. >12.6mm (Nudds & Bowlby 1984).

Jokaisesta näytteestä laskettiin selkärangatonindeksi, joka kuvasi vesilinnuille sopivan ravinnon määrää. Laskettaessa indeksiä kunkin taksonin yksilömäärä kerrottiin keskimääräisellä kokoluokallaan. Näin saadut tulot summattiin yhteen. Lopuksi summa jaettiin kahdella, jotta indeksi vastasi selkärangattomien suhteellista määrää yhtä pyyntivuorokautta kohti.

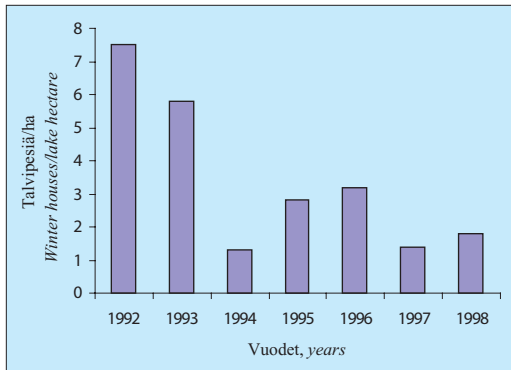
#### *Kalapredaatio*

Kalapredaation vaikutusta selkärangattomien määriin tutkittiin vertailemalla aktiivisuuspyydyksistä saatujen kalojen lukumääriä eri sukkessiovyöhykkeessä. Kaloja (kaikki ahvenia) sisältäneet näytteet hylättiin selkärangattomien osalta, mutta pyydyksissä olleiden kalojen koko ja määrä dokumentoitiin.

Jotta sukkessiovaiheita pystyttiin testaamaan keskenään kalapredaation osalta, otettiin korteaikainestoon mukaan kokeellisen osan kortenäytealat otoskoon kasvattamiseksi. Lisäys oli mahdollista, koska alueet olivat tasalaatuisia ja näytteet kerättiin samanaikaisesti.

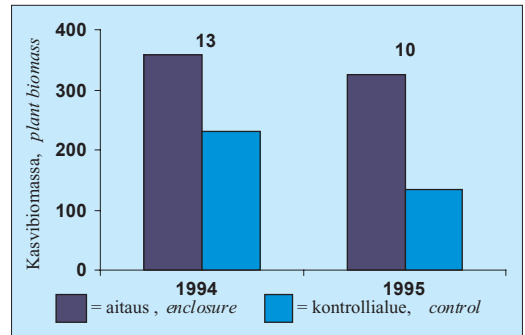
#### *Tilastolliset menetelmät*

Wilcoxonin testillä testattiin koeala-kontrollialaparien välisiä eroja kasvibiomassassa ja versotiheydessä. Piisamin laidunnuksen aiheuttamaa suk-



Kuva 1. Lapinjärvien piisamitiheydet (kekoa/hehtaari) vuosina 1992–98.

Fig. 1. Number of inhabited muskrat winter houses per lake-hectare at Lake Lapinjärvi in the period 1992–1998.



Kuva 2. Yhdistetyn kasvillisuusaineiston (järviruoko ja -korte) aidattujen ja kontrollialojen kuivabiomassojen keskiarvot vuosina 1994–95. Pylväiden päällä on esitetty otoskoot.

Fig. 2. Dry biomass of vegetation (data of *Phragmites* and *Equisetum* pooled) in the control and experimental plots in 1994–95. Number of control-experiment plots show above the bars.

kessiota kuvattiin kolmella erityyppisellä kasvillisuusvyöhykkeellä, joilta kerättyjen selkärangattomien määrien välisten erojen testaamiseen käytettiin Kruskall-Wallisin yksisuuntaista varianssianalyysiiä.

Eri sukkessiovaiheiden yhteisörakenteen testaamiseen käytettiin usean muuttujan järjestykskorrelaatiota eli konkordanssia. Viiden yleisimmän selkärangattomien vertailuun käytettiin  $G^2$ -testisuuretta (Ranta ym. 1989). Kalapredaatiota eri kasvillisuusvyöhykkeiden välillä testattiin Fisherin nelikenttätestillä, ja diversiteetti-indeksinä käytettiin Simpsonin diversiteetti-indeksiä (Ranta ym. 1989).

## Tulokset

### Piisamitiheys

Piisamikekojen määrä hehtaarilla vaihteli 1.3–7.5 välillä (kuva 1). Kenttäkokeiden ensimmäisenä vuonna (1994) Lapinjärvien piisamitiheys saavutti koko seurantajakson 1992–98 miniminsä (1.3 kekoa/hehtaari). Seuraavana vuonna kanta alkoi elpyä ja kekojen määrä kaksinkertaistui (2.8 kekoa/hehtaari).

### Kasvillisuusmuutokset

Koska menetimme tutkimusjakson aikana aidattuja piisamin laidunnukselta vapaita alueita (ks. menetelmät), yhdistimme pieneksi jääneet aineistot järviruoko- ja -kortteen koe- ja kontrollialueilta.

Yhdistetyssä aineistossa vuoden 1995 kuivabiomassat olivat merkitsevästi suurempia aidatuilla koelajoilla kuin aitaamattomilla kontrollialoilla (Wilcoxonin testi: 1994  $P = 0.376$ ; 1995  $P < 0.05$ , kuva 2). Myös versotiheydet olivat 1995 suurempia aidatulla aloilla kuin aitaamattomilla kontrollialoilla (Wilcoxonin testi: 1994  $P = 0.064$ ; 1995  $P < 0.05$ ).

### Selkärangattomien määrä ja yhteisörakenne eri sukkession vaiheissa

Eri vaiheessa olleiden piisamin laidunnuslaikujen selkärangattomien määrissä ei ollut eroja (korte- ja sekakasvusto,  $n = 10$ ; avovesi,  $n = 5$ ); Kruskall-Wallisin testi,  $F = 1.33$ ,  $df = 3$ ,  $P = 0.284$ ). Laidunnus kuitenkin vaikutti selkärangattomien yhteisöön. Yleisellä tasolla eri laidunnusvaiheiden yhteisöt olivat melko samankaltaisia (Kendallin konkordanssikerroin  $W = 0.721$ ,  $\chi^2 = 33.77$ ,  $P < 0.001$ ). Viiden yleisimmän taksonin (joihin kuului 70–89 % näytteiden selkärangattomista) runsaudessa eri sukkessiovaiheet poikkesivat selvästi toisistaan (taulukko 1).

Myös selkärangattomien kokojakaumat eri sukkessiovaiheissa poikkesivat toisistaan ( $G$ -testi,  $G = 55.8$ ,  $df = 6$ ,  $P < 0.001$ , kuva 3). Järvikortekasvustoissa oli eniten kookkaita selkärangattomia (kuva 3). Kortteessa ja sekakasvustossa kookkaat vesirungon eläimet, kuten sukeltajakuoriaiset ja pikkumalluaiset, olivat runsaampia kuin avoimilla laikuilla. Avoimiksi laidunnetuilla laikuilla

Taulukko 1. Aidattujen ja kontrollialojen sekä eri suknessiovaiheiden viiden runsaimman selkärangattontaksonin runsausjakaumien vertailu.

*Table 1. G-test values of five most numerous invertebrate taxa between experiment and control plots and three succession phases of water horsetail.*

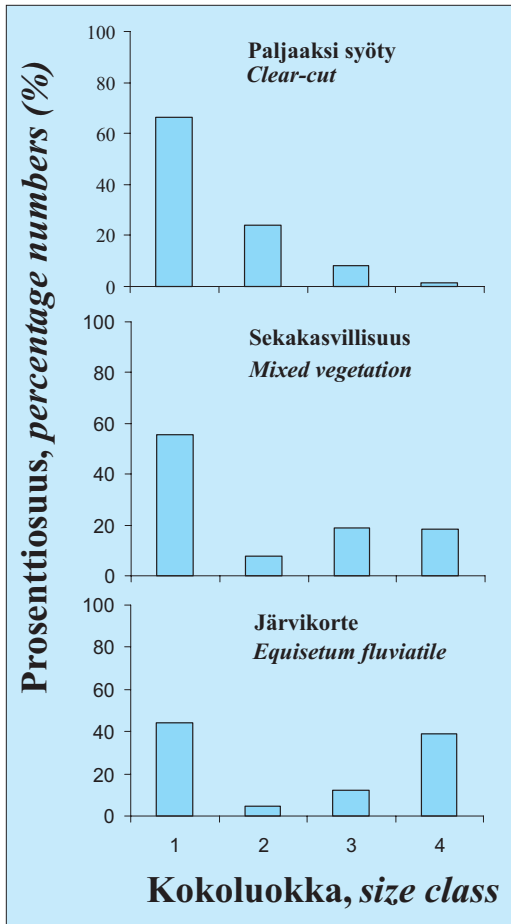
	G	df	P
Aitaus – kontrolli, <i>experiment – control</i>			
Järvikorte, <i>water horsetail</i>	21.75	4	< 0.001
Järviruoko, <i>common reed</i>	7.38	4	> 0.05
Kasvillisuussuknessio <i>The phases of succession of water horsetail</i>	100.1	8	< 0.001

Photo Veli-Matti Väänänen



Järvikortekasvustoissa voi piisamin kekopesiä olla tiheässä.

*In water horsetail stands there may be situated quite densely muskrat winter-houses.*

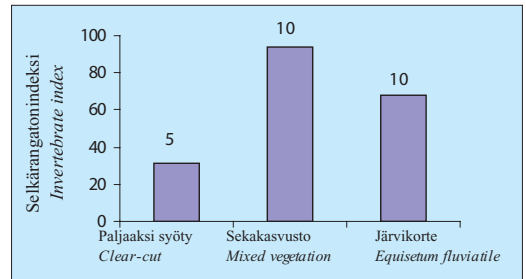


Kuva 3. Vesiselkärangattomien kokojakaumat kolmessa järvikortekasvuston sukcession vaiheessa.

Fig. 3. Size distribution of invertebrates in the three succession phases of water horsetail *Equisetum fluviatile*.

selkärangaton yhteisö koostui pääasiassa pienistä vesirungon eläimistä, kuten vesikirpuista, hankajalkaisäyriäisistä ja vesipunkeista sekä pohjassa elävistä harvasukasmadoista.

Piisamin laidunnuksen aiheuttaman kasvillisuuden sukcession kolmen eri vaiheen (paljaaksi syöty, mm. palpakoiden ja uposvesikasvien täyttämä sekakasvillisuuslaikku sekä puhdas kortekasvusto, ks. menetelmät) selkärangattomien indekseissä oli tilastollisesti merkitsevä ero (Kruskall-Wallis test,  $F = 4.10$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.05$ , kuva 4). Sekakasvillisuuden laikuissa selkärangattomien indeksi oli korkein.



Kuva 4. Eri sukcessionivaiheiden selkärangaton indeksien keskiarvot (pylväiden päällä otoskoot).

Fig. 4. Means of the invertebrates indices in the three succession phases of water horsetail *Equisetum fluviatile*. Number of samples is shown above the bars.

Syödyn alueen näytteiden selkärangaton indeksit (kuva 4) vaihtelivat 21.4–140.9 ( $SD = 24$ ) välillä. Vastaava vaihteluväli sekakasvustolla oli 70.2–435.4 ( $SD = 52$ ) ja kortteella 23.6–302.1 ( $SD = 55$ ). Simpsonin diversiteetti-indeksi oli korkein sukcession sekakasvustovaiheessa (kuva 5).

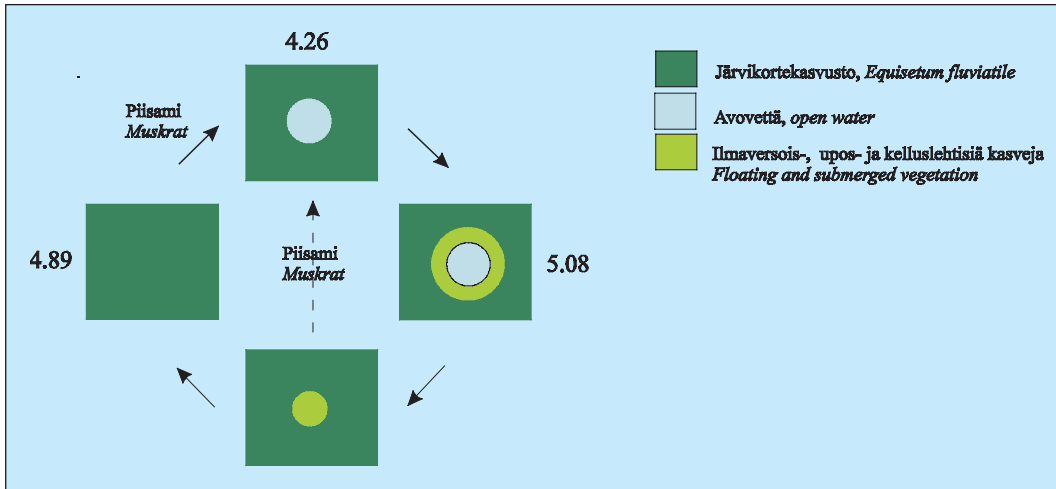
#### Kalapredaatio-indeksi

Kaloja tavattiin vain piisamin paljaaksi syömällä laikuilla, joissa joka toisessa aktiivisuuspyydyksessä oli vähintään yksi ahven. Sekakasvustovaiheessa tai puhtaassa kortekasvustossa kaloja ei saatu. Ero paljaaksi syödyn alueen sekä kahden muun sukcessionivaiheen välillä oli tilastollisesti merkitsevä (Fisherin nelikenttätesti,  $P < 0.033$ , molemmissa tapauksissa).

#### Tulosten tarkastelu

Tutkimuksemme alussa – talvella 1992/1993 – oli piisamikekojen määrä hehtaarilla 7.5, mikä on korkea arvo aikaisempiin suomalaisiin tutkimuksiin verrattuna (Pankakoski & Tiainen 1996). Koevuosina, varsinkin 1994, tiheydet olivat paljon alhaisemmat. Laidunnuksen vaikutus kuitenkin näkyi kasvillisuuskoelaloilla, mutta selvemmin vasta 1995. Alkuperäisalueellaan piisamin on havaittu vaikuttavan vain kasvibiomassaan (Connors ym. 2000), mutta me havaitimme eroja myös korsitiheydessä.

Aiempi laidunnuksen vaikutus erityisesti järvikortteeseen voimakkaasti. Laidunnuksen seurauksena alun perin yhtenäisiin kortekasvustoihin oli muodostunut kolme selkeää sukcessionivaihetta: 1. avovesi, 2. matalien ja hentojen ilmaverosivikasvien (mm. palpakot) sekä kellus- ja uposlehtisten (mm. vidat ja ärviät) muodostama sekakasvus-



Kuva 5. Järvikortekasvuston kehityksen vaiheet piisamin laidunnuksen seurauksena. Tumman vihreä alue on yhtenäinen kortekasvusto, vaalean sininen alue on piisamin laidunnuksen seurauksena syntyneitä avovettä ja vaalean vihreä alue on hentojen ilmaversoisikasvien ja upos- ja kelluslehtisten kasvien täyttämä alue. Simpsonin diversiteetti-indeksi on esitetty kunkin suksession vaiheen yhteydessä. Suksessio Danellin (1977) mukaan.

Fig 5. Schematic model (succession based on Danell 1977) of succession in *Equisetum fluviatile* caused by muskrat grazing. Dark green square, close *Equisetum*; light blue, open water; light green circle, floating and submerged vegetation. Numerical values are the Simpson's index of the invertebrate communities in the three succession phases.

to ja 3. puhdas järvikortekasvusto. Myös Danell (1977) sekä Toivonen & Meriläinen (1980) ovat osoittaneet, että piisamit aiheuttavat lyhytkestoisia (joskus myös pitkiä) muutoksia kasvillisuuteen laiduntamalla laukkuja ilmaversoisikasvillisuuteen. Kuten Danellin (1977) tutkimuksissa, meidänkin alueellamme uposkasvit ja kelluslehtiset kolonisoivat nopeasti avoimet laikut. Lisäksi vaikuttaa siltä, että piisami on auttanut yhden vieraskasvin, vesiruton *Eloidea canadensis*, juurtumista järvelle (ks. myös Meriläinen & Toivonen 1979). Tämä vesikasvi on tunkeutunut tehokkaasti niin Suomen (Nummi 2001) kuin muidenkin Pohjoismaiden luontoon (Weidema 2000). Vierasherbivorien tiedetään laajassakin mitassa edistävän vieraiden kasvien levittäytymistä (Holmgren 2002, Vazquez 2002).

Eri suksessiovaiheiden selkärangatonyhteisöt erosivat toisistaan niin määrällisesti kuin laadullisestikin. Selkärangattomien diversiteetti (kuva 5) oli korkein sekakasvustovaiheessa, jolloin kasvien ja vedenalaisten rakenteiden määrä oli kasvanut. Tämä käy yksiin sen teorian kanssa, että monimuotoisuus on suurimmillaan suksessiokierron puolivälissä (Connell 1978, Begon ym. 2005).

Järvikortekasvustoissa ja varsinkin sekakasvustoissa oli enemmän ja suurempia vapaan veden

selkärangattomia kuin piisamin laiduntamalla avovesilaikuilla. Tämä kuvastanee sitä, että kookkaat saaliit ovat avovedessä alttiimpia kalojen saalistukselle (Crowder & Cooper 1982, Diehl 1988). On myös osoitettu, että kalapredaatio vaikuttaa voimakkaammin vapaan veden eläimiin kuin pohjaeläimiin (mm. Strayer 1991, Rask ym. 2001).

Suurten selkärangattomien runsaus kasvillisuuden seassa voi kertoa yksinkertaisesti siitä, että siellä on niille enemmän ruokaa (Heck & Crowder 1990, Diehl & Kornijov 1998). Saimme kuitenkin sellaisia viitteitä, että ainakin osin kyse olisi peto-saalis-vaikutuksesta kalojen ja selkärangattomien välillä: vain avovesilaikkujen aktiivisuuspyydyksissä oli kaloja – pieniä ahvenia – ja vielä huomattavia määriä. Ahvensaalistuksen on havaittu vaikuttavan vesiselkärangattomiin, varsinkin kookkasiin vapaan veden eläimiin (Pöysä ym. 1994, Rask ym. 2001). Tiheässä kortekasvustossa kalojen on vaikea liikkua, joten selkärangattomat voivat myös hakea tuuheasta kasvustosta suojaa kalojen saalistukselta.

Piisami aiheuttama ekosysteeminmuutos muistuttaa uusille alueille siirrettyjen villisikojen *Sus scrofa* vaikutusta maaympäristöissä (Mack & D'Antonio 1998). Paitsi kasveihin ja selkärangattomiin, villisikojen (tai villiintyneiden sikojen)



tonkiminen aiheuttaa maakerrosten sekoittumista, kiihtynyttä ravinteiden mineralisoitumista sekä merkittävää typen huuhtoutumista (ks. myös Singer ym. 1984). Piisaminkin on havaittu aiheuttavan ainakin paikallista typen mineralisaatiota (Connors ym. 2000). Tuore taskurottia *Geomyiidae* käsittelevä tutkimus puolestaan osoitti, että jrsijät muuttivat ympäristöä sekä kasveja syömällä että maanmuokkauksella (Reichman & Seabloom 2002). Taskurottien toimien seurauksena maisemaan muodostui dynaaminen mosaiikki, joka kasvatti monimuotoisuutta ja ylläpiti kasvivyhteisön sellaisia lajeja, jotka ovat riippuvaisia häiriöistä. Nämä häiriöt joko lisäävät tai vähentävät eroosiota riippuen maan muodoista.

### Piisami – riistanhoitaja?

Piisamilaidunnuksesta muodostunut kasvillisuusmosaiikki heijastuu myös muuhun riistaan, ennen kaikkea sorsiin. Sorsat ruokailevat aktiivisesti ilmaversoiskasvillisuuden sisällä olevissa avoimemmissa laikuissa (Kaminski & Prince 1981, Ball & Nudds 1989). Vesilintujen määrä ja monimuotoisuus on suurimmillaan sellaisilla rikkonaisilla vesialueilla, joissa avoimempaa vettä ja ilmaversoiskasvillisuutta on yhtä paljon (Kaminski & Prince 1981, Murkin ym. 1982).

Lintujen kannalta otollinen tekijä on ilmaversoiskasvien ja kellus-uposlehtisten reunavyöhyke, jossa selkärangattomia on saatavilla niin veden alla, yllä kuin pinnallakin. Danellin (1977) järvikorttealueella piisamit söivät avoimemmiksi laikuiksi 4 % korttevyöhykkeestä, minkä seurauksena kasvustoon muodostui peräti 1.5 kilometriä reunaa hehtaarille.

Hentojen ilmaversoiskasvien sekä kellus- ja uposvesikasvillisuuden täyttämällä sekakasvillisuuden laikuilla oli havaintojemme mukaan runsaasti suhteellisen kookkaita selkärangattomia – muun muassa sorsien ravinnossa keskeiset vesisiirat *Asellus asellus* olivat hyvin edustettuina. Siirujen lisäksi aikuisille puoliskuseltajorsille haluttuja vesiselkärangattomia ovat mm. kotilot, simpukat sekä kaksisiipisten toukat (Väänänen & Nummi 2003).

Piisamin laidunnusvaikutuksen vuoksi aikuisille vesilinnuille tarjoutuu runsaasti hyviä ruokailuaitteita, jotka monipuolisen ravinnontarjonnan lisäksi ovat tiheitä korttekasvustoja turvallisempia ruokailuympäristöjä. Avoimilta laikuilta sorsilla on parempi näkyvyys ympäristöön, ja siten petojen välttäminen on helpompaa. Ruokailu tehostuu entisestään, kun sorsat ruokailevat tyypillisesti parvissa. Avoimilla laikuilla sorsat pystyvät hyödyntämään ryhmäruokailun edut – ryhmässä yksittäinen sorsa käyttää enemmän aikaa ruokailuun

ja vähemmän aikaa ympäristön tarkkailuun kuin yksin ruokaileessaan (ks. esim. Pöysä 1987). Tiheässä kortteikossa ryhmästä ei ole paljoa apua ruokailutehokkuuden kasvattamisessa, koska sorsat eivät pysty seuraamaan toistensa reaktioita. Niinpä tiheässä kasvillisuudessa sorsat joutunevat mukauttamaan käyttäytymisensä enemmän yksinruokailutilannetta vastaavaksi.

Sorsapoikueiden kannalta voi olla edullista, että piisamin vaikutuksesta ennen yhtenäisessä kortteikossa on sukkession eri vaiheissa olevia laikkuja, joilla on erityyppisiä selkärangattomia. Poikasethan eivät ole ruokailumenetelmässään yhtä joustavia kuin aikuiset, ja poikasten ruokailumenetelmät myös muuttuvat niiden kehityksen myötä (Pehrsson 1979, Nummi ym. 2000). Niinpä voi olla eduksi, että tarjolla on erityyppisiä, lähellä toisiaan olevia ruokailulaikkuja.

Vaikka rehevillä vesillä piisamin laidunnus tuo runsaasti uusia ja monipuolisia ruokailuympäristöjä vesilinnuille, karuilla kosteikoilla tilanne on päinvastainen. Monilla alueilla piisamin laidunnuksen vaikutuksesta kosteikon ainoat järvikorttekasvustot ovat kadonneet.

Rehevien, umpeen kasvavien vesien hoidossa voisi piisamin esimerkkiä käyttää hyväksi. Niittämällä korte- ja kaislakasvustoihin avoimia laikkuja hidastetaan umpeenkasvua ja luodaan samalla ruokailuympäristöjä niin aikuisille sorsille kuin poikasillekin. On kuitenkin syytä muistaa, että kasvillisuuden ja avonaisen vesialan suhde on otollisimmillaan puoliskuseltajorsille suhteessa 1:1 (Kaminski & Prince 1981). Liiallinen avoimuus alkaa huonontaa sorsaympäristöjä.

*Kiitokset.* Tätä tutkimusta varten Jere Malinen sai stipendin Kuopion luonnonystävään yhdistykseltä sekä Riistanhoitosäätiöltä. Piisamin talvipesiä oli laskemassa allekirjoittaneiden lisäksi Juha-Pekka Väänänen, Pekka Niemelän ja Erkki Pankakosken terävät kommentit selkeyttivät käsikirjoitusta. Lämpimät kiitokset!

### Summary: Muskrat grazing – an alien herbivore affects vegetation and invertebrates

Alien herbivores are known to have a profound effect on the vegetation of their novel environments, especially on oceanic islands. Grazing or browsing can themselves affect ecosystems, or, alien herbivores may change the habitat structure so that this change will result in indirect effects. One particularly poorly known aspect of indirect effects is the impact of herbivory on invertebrates.

In aquatic habitats of the continents, one of the most successful alien macroherbivores is the muskrat *Ondatra zibethica*. The general pattern of vegetation change caused by muskrat grazing is well documented, but

much less is known about the indirect effects caused by this aquatic macroherbivory. In this paper we discuss the effect of the introduced muskrat on the habitat structure of an eutrophic wetland. We focus on the effect of muskrat grazing on plant biomass, stem density and aquatic invertebrates after heavy muskrat grazing. Parts of the study have been published in English elsewhere (Nummi et al. 2006).

The data were collected from Lake Lapinjärvi in central Finland (63°N, 27°E) during the period 1992–1998. Plant biomass was collected over the years 1994–1995, and on invertebrates in 1995. During our study period the density of muskrat winter house varied between 1.3 and 7.5 per lake hectare (Fig. 1). Both the plant biomass (Fig. 2) and stem density were higher in enclosures in 1995 than in the control plots.

The numbers of invertebrates did not vary between the different phases of vegetation succession, but muskrat grazing affected the structure of the invertebrate community. At a general level, the composition of invertebrate communities of the three vegetation succession phases were quite similar (Table 1). But when the abundance of only the five most numerous taxa (including 70–89% of the invertebrates in the samples) were considered, the three succession phases differed clearly (Table 1).

The invertebrate size distributions in the three succession phases were different. The proportion of large invertebrates was greatest in water horsetail stands (Figure 3). The high proportion of large invertebrates in horsetail as well as in mixed vegetation stands also resulted in a higher invertebrate abundance index (size × numbers) in those succession types (Fig. 4). In water horsetail stands and in mixed vegetation large nektonic invertebrates, such as dytiscids and corixids, were more numerous than in the open water. In clear-cut open water areas the invertebrate community consisted mostly of small nektonic invertebrates, such as copepods and hydracarids as well as of small benthic invertebrates such as oligochaets. The invertebrate diversity index was greatest in the mixed vegetation phase and lowest in the open phase (Fig. 5). In open areas, 50 percent of traps contained small perch whereas no fish were found in the other two succession phases.

Mixed vegetation and *Equisetum* stands harboured more large and nektonic invertebrates than the open areas created by muskrats. This is consistent with the hypothesis that in open water larger prey are more vulnerable to predation, in this case to fish. Also the invertebrate diversity was highest in the mixed vegetation phase. This is in accordance with the general theory about diversity in dominance-controlled communities where diversity has been shown to be greater in mid-succession.

Habitat diversity produced by muskrat grazing also affects other invertebrate predators, namely ducks. It is known that open patches inside vegetation stands are used heavily by feeding waterfowl. The important factor behind this pattern may be the large amount of open water/emergent vegetation edge. An additional important structural feature of muskrat grazing is that it may create a mosaic of “muskrat patches” in different succession phases which are adjacent to one another in one wetland. This can be especially beneficial for young ducklings as it makes it possible for them to find feeding patches suitable for their age without having to travel long distances. These muskrat patches could be created artificially in wetland management for ducks.

Alien herbivores can make deep impact on the habitats of their novel areas, even if they are not known to have a notable effect on the vegetation in their original range.

It is quite obvious that muskrats will affect their novel habitats since they are considered to be an important factor affecting the vegetation in their original range in prairie wetlands. In this study we revealed indirect effects on aquatic invertebrates and fish, which can affect wetland communities of muskrats' original and novel habitats. In this study it appears that the impact of muskrat grazing pressure is not harmful to wetland diversity. More severe grazing, however, may lead to destruction of the vegetation shelter which macrophytes provide for larger nektonic invertebrates. The indirect effects described here point to the role of the muskrat as a keystone herbivore in rich wetlands. They also suggest that alien herbivores can affect many aspects of community structure.

## Kirjallisuus/References

- Atkinson, I. A. E. 1989: Introduced animals and extinctions. – Teoksessa/In: Western, D. & Price, M. (toim./eds), Conservation for the twenty-first century, pp. 54–75. Oxford University Press. New York.
- Atkinson, I. A. E. 1996: Introductions of wildlife as a cause of species extinctions. – *Wildl. Biol.* 2: 135–141.
- Ball, J. P. & Nudds, T. D. 1989: Mallard habitat selection: an experiment and implications for management. – Teoksessa/In: Sharitz, R. R. & Gibbons, J. W. (toim./eds), Freshwater wetlands and wildlife, pp. 659–671. Department of Energy Symposium Series Number 61. USDOE Office of Scientific and Technical Information. Oak Ridge, Tennessee, USA.
- Begon, M., Townsend, C. R. & Harper, J. 2005: Ecology: From Individuals to Ecosystems. – Blackwell Science, Oxford. 1068 pp.
- Connell, J. H. 1978: Diversity in tropical rainforests and coral reefs. – *Science* 199: 1302–1310.
- Connors, L. M., Kiviat, E., Groffman, P. M. & Ostfeld, R. S. 2000: Muskrat (*Ondatra zibethicus*) disturbance to vegetation and potential net nitrogen mineralization and nitrification rates in a freshwater marsh. – *American Midland Naturalist* 143: 53–63.
- Crowder, L. B. & Cooper, W. E. 1982: Habitat structural complexity and the interaction between bluegills and their prey. – *Ecology* 63: 1802–1813.
- Danell, K. 1977: Short-term plant succession for following the colonization of a northern Swedish lake by muskrat, *Ondatra zibethica*. – *J. Appl. Ecol.* 14: 933–947.
- Danell, K. 1978: Ecology of the muskrat in Northern Sweden. Report from the Swedish environmental protection board 1978, SNV PM 1043.
- Danell, K. 1979: Reduction of aquatic vegetation following the colonization of a northern Swedish lake by the muskrat, *Ondatra zibethica*. – *Oecologia* 38: 101–106.
- Danell, K. 1982: Muskrat. – Teoksessa/In: Davis, D.E. (toim./ed.), CRC Handbook of Census Methods for Terrestrial Vertebrates, pp. 202–203. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Danell, K. 1996: Introductions of aquatic rodents: lessons of the muskrat *Ondatra zibethica* invasion. – *Wildl. Biol.* 2: 213–220.
- Danilov, P. I. & Kanshiev, V. Ya. 1983: The state of populations and ecological characteristics of European (*Castor fiber* L.) and Canadian (*Castor canadensis* Kuhl.) beavers in the northwestern USSR. – *Acta Zool. Fennica* 174: 95–97.

- Diehl, S. 1988: Foraging efficiency of three freshwater fishes: effects of structural complexity and light. – *Oikos* 53: 207–214.
- Diehl, S. & Kornijov, R. 1998: Influence of submerged macrophytes on trophic interactions among fish and macroinvertebrates. – Teoksessa/In: Jeppesen, E., Sondergaard, M., Sondergaard, M. & Christoffersen, K. (toim./eds), *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*, pp. 24–46. Springer-Verlag, New York.
- Downing, J. A. 1990: The effect of habitat structure on the spatial distribution of freshwater invertebrate populations. – Teoksessa/In: Bell, S. S., McCoy, E. D. & Mushinsky, H. R. (toim./eds), *Habitat structure. The physical arrangement of objects in space*, pp. 87–106. Chapman and Hall, London.
- Ebenhard, T. 1988: Introduced birds and mammals and their ecological effects. – *Swedish Wildl. Res.* 13: 1–107.
- Elmberg, J., Nummi, P., Pöysä, H. & Sjöberg, K. 1992: Do intruding predators and trap position affect the reliability of catches in activity traps? – *Hydrobiologia* 239: 187–193.
- Friend, M., Cummings, G. E. & Morse, J. S. 1964: Effect of changes in winter water levels on muskrat weights and harvest at the Montezuma National Wildlife Refuge. – *New York Fish and Game Journal* 11: 125–131.
- Fritzell, E. K. 1989: Mammals in Prairie Wetlands. – Teoksessa/In: van der Valk, A. (toim./ed.), *Northern Prairie Wetlands*, pp. 268–301. Iowa State University Press, Ames.
- Gosling, M. 1989: Extinction to order. – *New Scientist*, 4 March: 44–49.
- Gosling, M. & Baker, S. 1989: The eradication of muskrats and coypus from Britain. – *Biological Journal of the Linnean Society* 38: 39–51.
- Gough, L. & Grace, J. B. 1998: Herbivore effects on plant species density at varying productivity levels. – *Ecology* 79: 1586–1594.
- Hanson, J. M., Prepas, E. E. & Mackay, W. C. 1989: Size distribution of the macroinvertebrate community in a freshwater lake. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 1510–1519.
- Heck, K. L. Jr. & Crowder, L. B. 1990: Habitat structure and predator-prey interactions in vegetated aquatic systems. – Teoksessa/In: Bell, S. S., McCoy, E. D. & Mushinsky, H. R. (toim./eds), *Habitat structure. The physical arrangement of objects in space*, pp. 281–299. Chapman and Hall, London.
- Hobbs, R. J. & Huenneke, L. F. 1992: Disturbance, diversity, and invasions: implications for conservation. – *Conservation Biology* 6: 324–337.
- Holmgren, M. 2002: Exotic herbivores as drivers of plant invasions and switch to ecosystem alternative states. – *Biological Invasions* 4: 25–33.
- Kaminski, R. M. & Prince, H. H. 1981: Dabbling duck and aquatic macroinvertebrate responses to manipulated wetland habitat. – *J. Wildl. Manage.* 45: 1–15.
- Krull, J. N. 1970: Aquatic plant-macroinvertebrate associations and waterfowl. – *J. Wildl. Manage.* 34: 707–718.
- Lever, C. 1985: *Naturalized mammals of the world*. – Longman, London. 487.
- MacArthur, R. A. & Aleksiuk, M. 1979: Seasonal microenvironments of muskrats (*Ondatra zibethica*) in a northern marsh. – *Journal of Mammalogy* 60: 146–154.
- Mack, M. C. & D'Antonio, C. M. 1998: Impacts of biological invasions on disturbance regimes. – *TREE* 13: 195–198.
- Meriläinen, J. & Toivonen, H. 1979: Lake Keskimäinen, dynamics of vegetation in a small shallow lake. – *Ann. Bot. Fennici* 16: 123–139.
- Murkin, H. R., Kaminski, R. M. & Titman, R. D. 1982: Responses by dabbling ducks and aquatic invertebrates to an experimentally manipulated cattail marsh. – *Can. J. Zool.* 60: 2324–2332.
- Murkin, H. R., Abbot, P. G. & Kadlec, J. A. 1983: Comparison of activity traps and sweep nets for sampling nektonic invertebrates. – *Fresh. Inv. Biol.* 2: 99–104.
- Nudds, T. D. & Bowlby, J. N. 1984: Predator-prey size relationships in North American dabbling ducks. – *Can. J. Zool.* 62: 2002–2008.
- Nummi, P. 1985: Eläinravinnon merkityksestä puolisukeltajorsorille (Summary: The role of invertebrates in the nutrition of dabbling ducks – a review). – *Suomen Riista* 31:43–49.
- Nummi, P. 1988: Suomeen istutetut riistaeläimet. – Helsingin yliopisto. Maatalous- ja metsäeläintieteen laitos. Julkaisuja 9, 40 s (In Finnish).
- Nummi, P. 2001: Alien species in Finland. – *The Finnish Environment* 466, Ministry of the Environment.
- Nummi, P. 2002: Introduced semiaquatic mammals and birds in Europe. – Teoksessa/In: Leppäkoski E., Olenin, S. & Gollash, S. (toim./eds), *European Invasive Aquatic Species: distributions, impacts and management*, pp. 162–172. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Nummi, P. & Piennunne, E. 1998: Riistatullokat menestyvät Pohjolassa – mutta millä hinnalla? (Summary: Success and effects of introduced wildlife in the Nordic countries). – *Suomen Riista* 44: 18–29.
- Nummi, P., Sjöberg, K., Pöysä, H. & Elmberg, J. 2000: Individual foraging behaviour indicates resource limitation: an experiment with mallard ducklings. – *Can. J. Zool.* 78: 1891–1895.
- Nummi, P., Väänänen, V.-M. & Malinen, J. 2006: Alien grazing: indirect effect of muskrats on invertebrates. – *Biol. Invasions* 8: 993–999.
- Pankakoski, E. & Tiainen, J. 1996: Piisami. – Teoksessa/In: Linden, H., Hario, M. & Wikman, M. (toim./eds), *Riistan jäljille*, pp. 34–37. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Edita, Helsinki (In Finnish).
- Pehrsson, O. 1979: Feeding behaviour, feeding habitat utilization, and feeding efficiency of mallard ducklings as guided by a domestic duck. – *Viltrevy* 10: 193–218.
- Perry, H. R. Jr. 1982: Muskrats. – Teoksessa/In: Chapman, J. A. & Feldhamer, G. A. (toim./eds), *Wild Mammals of North America*, pp. 282–325. The John Hopkins University Press, London and Baltimore.
- Proulx, G. & Gilbert, F. F. 1984: Estimating muskrat population trends by house counts. – *J. Wildl. Manage.* 48: 917–922.
- Pöysä, H. 1987: Costs and benefits of group foraging in the teal (*Anas crecca*). – *Behaviour* 103: 123–140.
- Pöysä, H., Rask, M. & Nummi, P. 1994: Acidification and ecological interactions at higher trophic levels in small forest lakes: the perch and the common goldeneye. – *Ann. Zool. Fennici* 31: 397–404.
- Ranta, E., Rita, H. & Kouki, J. 1989: *Biometria. Tilastotiedettä ekologeille*. – Yliopistopaino, Helsinki (In Finnish).
- Rask, M., Pöysä, H., Nummi, P. & Karppinen, C. 2001: Recovery of the perch (*Perca fluviatilis*) in an acidified lake and subsequent responses in macroinvertebrates and the goldeneye (*Bucephala clangula*). – *Water, Air, and Soil Poll.* 130: 1367–1372.
- Reichman, O. J. & Seabloom, E. W. 2002: The role of pocket gophers as subterranean ecosystem engineers. – *TREE* 17: 44–49.

- Singer, F.J., Swank, W. T. & Clebsch, E. E. 1984: Effects of wild pig rooting in a deciduous forest. – *J. Wildl. Manage.* 48: 464–473.
- Strayer, D. L. 1991: Perspectives on the size structure of lacustrine zoobenthos, its causes, and its consequences. – *J. N. Am. Benth. Soc.* 10: 210–221.
- Toivonen, H. & Meriläinen, J. 1980: Impact of the muskrat (*Ondatra zibethica*) on aquatic vegetation in small Finnish lakes. – *Developments in Hydrobiology* 3: 131–138.
- Vazquez, D. P. 2002: Multiple effects of introduced mammalian herbivores in a temperate forest. – *Biol. Invasions* 4: 175–191.
- Väänänen, V.-M. & Nummi, P. 2003: Puolisukeltajasorsien ravinto rehevillä vesillä (Summary: Diet of sympatric dabbling ducks in eutrophic wetlands). – *Suomen Riista* 49: 7–15.
- Weidema, I. R. (toim./ed.) 2000: Introduced species in the Nordic Countries. – Nordic Council of Ministers. Nord 2000, 13.
- Williamson, M. 1996: Biological Invasions. – Chapman & Hall. London, 256 pp.

Hyväksytty/*Accepted* 30.6.2006

Petri Nummi & Veli-Matti Väänänen  
Helsingin yliopisto, soveltavan biologian laitos  
*Department of Applied Biology*  
*P.O. Box 27*  
*FI-00014 University of Helsinki, Finland*  
*e-mail: petri.nummi@helsinki.fi*  
*veli-matti.vaananen@helsinki.fi*

Jere Malinen  
*Peltueentie 158*  
*FI-58940 Tuusmäki, Finland*