

Sorsien lisääntymisaikainen elinympäristön käyttö boreaalisilla järvillä: kasvillisuuden rakenteen, ravinnon ja majavatulvan vaikutukset

Sari Holopainen, Petri Nummi ja Hannu Pöysä



Photo: Veli-Matti Väänänen

Sorsien elinympäristön valintaan vaikuttavien tekijöiden tunteminen on tärkeää kannanhoitoa ajatellen. Samoin on elinympäristöissä mahdollisesti tapahtuvat muutokset tunnettava. Hämeessä Evolla tehdyt pitkäaikaiset tutkimukset ovat valottaneet eri sorsalajien elinympäristön valintaa sekä ympäristön vaihtelua ja vaikutusta poikuetuottoon.

Elinympäristön laatu vaikuttaa keskeisesti eläinten lisääntymismenestykseen sekä eläinkantojen tiheyteen ja kantojen vaihteluun. Laadukkaat ympäristöt voivat olla vakaita tai vaihtelevia riippuen siitä, millaisiin olosuhteisiin tarkasteltava laji elinkierto-ominaisuksiensa suhteen on sopeutunut (Benton & Grant 1996, Reznick ym. 2002, Ruokolainen ym. 2009). Boreaalisen havumetsävyöhykkeen vesilintuelinympäristöjä pidetään yleensä ottaen vakaina. Järvet ja lammet ovat sijainniltaan pysy-

viä ja niiden luontainen vesitaseen vaihtelu suhteellisen vähäistä (Nummi & Pöysä 1993). Paikakokoista vaihtelua kuitenkin esiintyy. Majavan aiheuttamien tulvien pienvesiä muokkaava vaikutus tunnetaan varsin hyvin (esim. Törnblom ym. 2011, Nummi & Kuuluvainen 2013), mutta esimerkiksi vesitaseen vaihtelun vaikutuksia keväällä tulvivien metsäjärvien ja -lampien vesilintuihin ei ole liiemmästi tutkittu. Myöskään kasvillisuuden rakenteesta pitkällä aikavälillä tapahtuneita



Kuorituvaissyödyksillä pyydyttiin vedestä kuorituvia hyönteisiä. Hyönteiset jäävät sankoon ansaan pyrkiessään ylöspäin.

Emergence traps were used to catch insects that emerge from water.

muutoksia ja niiden mahdollisia vaikutuksia vesilintuihin ei tarkemmin tunneta, vaikka järvien rehevöitymisen sekä maankäytössä tapahtuneiden muutosten tiedetään yleisellä tasolla vaikuttavan linnustoon ja lintukantojen muutoksiin (von Haartman 1973, Kauppinen & Väisänen 1993, Hilli-Lukkarinen ym. 2011, Pöysä ym. 2013).

Evolla on noin 50 järveä (koko 0.1–49.5 ha), joilla on seurattu sorsien lisääntymistä, veden selkärangatontuotantoa, kasvillisuutta ja majavien toimia jo yli neljännesvuosisata. Pitkäaikaisten tutkimusten tarkoituksena on ollut paneutua sorsien ympäristönvalintaan ja poikastuottoon vaikuttaviin tekijöihin. Ympäristötekijöistä keskeisimpinä ovat olleet kasvillisuuden rakenne ja ravinto. Näihin liittyen olemme selvittäneet myös tulva-alueiden merkitystä erityisesti sorsien poikueympäristöinä. Tarkastelun kohteina ovat olleet sinisorsa *Anas platyrhynchos*, tavi *A. crecca*, haapana *A. penelope* ja telkkä *Bucephala clangula*, jotka pesivät yleisesti alueella ja joita esiintyy laajalti pohjoisella havumetsävyöhykkeellä. Lisäksi olemme selvittäneet järvien vesikasvillisuuden rakenteessa, erityisesti ilmaversoiskasvustojen runsaudessa, kahden

vuosikymmenen aikana tapahtuneita muutoksia ja sorsien vastetta niihin. Luomme tässä artikkelissa katsauksen tuoreimpiin tutkimustuloksiin, jotka on julkaistu toisaalla (Suhonen ym. 2011, Nummi ym. 2013, Holopainen ym. 2014, Nummi & Holopainen 2014). Tutkimusten aineistot ja menetelmät on kuvattu yksityiskohtaisesti alkuperäisartikkeleissa, joten esittelemme ne vain yleisellä tasolla kunkin teemakappaleen alussa.

Evon järvien kasvillisuuden kehitys

Boreaalisen alueen järviökosysteemit muuttuvat ajan saatossa luonnollisen kehityksen myötä ja ihmisvaikutuksesta. Halusimme selvittää Evon järvillä tapahtuvia pitkäaikaisia elinympäristömuutoksia, ja tarkastella mahdollisia vaikutuksia sorsiin. Koska kasvillisuus indikoi järviökosysteemin tilaa, käytimme tarkasteluun kasvillisuusmittareita. Evon järvien kasvillisuus kartoitettiin ensi kertaa jo vuonna 1989 ja kartointu uusittiin 20 vuotta myöhemmin, 2009 (Nummi & Pöysä 1994, Suhonen ym. 2011). Tutkimuksessa määritettiin rannan kasvillisuustyyppit, vedessä olevan kasvillisuuden korkeus sekä leveys, kelluslehtisten vesikasvien peittävyys, rannan syvyys puolen metrin päässä rannasta sekä järven koko. Näistä tekijöistä muodostimme biologisesti mielekkään gradientin, joka kuvaa järven ympäristön rakennetta. Gradientilla positiivisessa päässä ovat matalarantaiset, suuret ja rehevän kasvillisuuden järvet (ns. lintuvedet). Negatiivisessa päässä taas ovat pienet ja syvärantaiset vähäisen kasvillisuuden järvet. Kun verrataan järven pisteytystä elinympäristögradientilla vuosilta 1989 ja 2009 voidaan päätellä, onko järvi rehevöitynyt vai karuuntunut.

Maisematasolla alueen järvien kasvillisuus on pysynyt vakaana ja keskimäärin alueen järvet olivatkin yhtä reheviä vuonna 2009 kuin vuonna 1989. Kun maisematasolta siirrytään yksittäisten järvien tarkasteluun, järvien kasvillisuuden rakenteissa on havaittavissa merkkejä sekä rehevöitymisestä että karuuntumisesta. Vastaavasti Hilli ym. (2007) havaitsivat maankäytön muutosten aiheuttaman erisuuntaisia muutoksia järvien kasvien runsaudessa ja lajistossa. Evolla yksittäisten järvien kasvillisuuksien muutoksia tarkastelemalla on tunnistettavissa joitain yhdistäviä tekijöitä rehevöitymisen ja karuuntumisen taustalla.

Evon tutkimusjärviä ympäröivät kasvatusmetsät, ja metsätalous on ainoa paikallinen tekijä, joka voi vaikuttaa alueen kaikkiin järviin. Vain muutamat järvet ovat ihmisasutuksen lähellä, ja asutuksesta johtuva hajakuormitus (ks. Meriläinen ym. 2000) lienee pääsyy näiden paikkojen kasvillisuuden rehevöitymiseen. Leimaavaa rehevöityneille järville on niiden koko, sillä Evolla ihmistoiminta on keskittynyt alueen suurimpien järvien ympärille. Yksittäisillä järvilla rehevyttä on lisännyt niille tehty käsittely kalkilla happamoitumisen ehkäisemiseksi (Rask ym. 1996). Rehevöityneissä järvissä kasvoi vuonna 2009 muun muassa enemmän saraa, ja vastaavasti kasvittoman metsäisen rannan määrä oli vähentynyt.

Aikaisempien tutkimusten mukaan metsänhoito voi lisätä järvien rehevyttä (Rask ym. 1998, Winkler ym. 2009). Metsänhoidolla ei Evolla kuitenkaan näyttäisi olevan vaikutusta järvien kasvillisuuteen, ainakaan tämän tutkimuksen aikavälillä. Lyhytaikaisia rehevöittäviä vaikutuksia ei tutkimuksessamme voitu jäljittää. Rehevöitymisen sijaan alueen metsäjärvien kasvillisuus osoittaa pikemminkin karuuntumisen merkkejä. Suuntaus voi mahdollisesti indikoida pistekuormittajien päästörajoitusten toimivuutta (Meriläinen ym. 2000, Arvola ym. 2010). Metsäjärvillä suorannan osuus järvien rantaviivasta on kasvanut, kun taas ilmaversoisikasveja kasvava rannan osuus on vähentynyt. Kyseessä voi olla myös luontainen umpeenkasvu. Tutkimuksen mukaan pitkän ajan kehitys johtaa siihen, että Evon alueen järvet voidaan yhä selvemmin asettaa gradientille, jossa toisen pään muodostavat suuret, rehevät järvet ihmisasutuksen lähellä ja toisen pään pienet ja karut metsäjärvet.

Majavan tulvasta aiheutuva kasvillisuuden muutos näyttää olevan suuruudeltaan omaa luokkaansa Evolla. Yhtä lukuun ottamatta kaikissa vuosina 1989 tai 2009 majavan tulvaamassa oलेissa 12 järvessä oli kasvillisuus tulvan aikaan runsaampaa kuin ennen tulvaa tai sen jälkeen. Majavan aiheuttamat muutokset ovat suuria ja nopeampia kuin tavallisissa järvissä, joilla majavaa ei esiinny. Majava onkin ollut voimakkain järvien kasvillisuutta muokkaavana tekijä Evolla tutkimustemme parin vuosikymmenen aikavälillä. Nopeat elinympäristönmuutokset asettavat sorsat vuosittain uuteen valintatilanteeseen; eräät sorsalajit, kuten tavi, reagoivat nopeasti tällaisiin muutoksiin (Nummi & Pöysä 1997, Nummi & Hahtola 2008, Holopainen ym. 2014).

Sorsien kannalta järvien karuuntuminen voi tarkoittaa sitä, että ainakin poikueaikana käytävissä olevien järvien määrä vähenee. Karuimmat suorantaiset järvet soveltuvat huonosti poikueympäristöiksi (Sjöberg ym. 2000, Gunnarsson ym. 2004). Karuuntuminen voi johtaa Evon sorsakannan pienentymiseen kokonaisuudessaan, elleivät rehevien järvien sorsatiheydet vastaavasti kasva. Majavien säätelemän tulvadynameikan merkitys järvien eliöyhteisöä muuttavana tekijänä korostuu, mikäli tulvan takia nopeasti etenevä rehevöityminen tuottaa uusia, sorsien lisääntymisen kannalta hyviä elinympäristöjä.

Majavan tulvaamisen vaikutus vesilintujen järvien käyttöön

Majavaa kutsutaan ekosysteemi-insinööriksi, sillä fyysisellä toiminnallaan se muuttaa ekosysteemien toimintaa (Jones ym. 1997). Majava on myös ”fasilitaattori”, joka vesistöä muokkaamalla voi hyödyttää muita eliölajeja ja jopa kokonaisia eliöryhmiä (Nummi & Kattainen 2006). Aikaisempien tutkimusten perusteella tiedämme, että majava lisää järvien rehevyttä, ja lisäksi majavakosteikot myös tarjoavat sorsapoikeuille runsaasti ravintoa. Halusimme selvittää, vaikuttaako järvien tulvaaminen vesilintujen määrään ja mitä lajeja tulvikot erityisesti houkuttelevat. Koska Evolla on tehty vesilintulaskentoja pitkään, pystyimme tekemään sekä sorsien että kahlaajien tulvajärvien käytöstä ennen–jälkeen-vertailun (Smith 2002, Nummi & Holopainen 2014). Vuosien 1988–2009 aikana majavat tulvasivat alueella 18 järveä, joista 14 soveltuivat tähän vertailuun. Järvet olivat tulvassa eri aikoina, ja tulva-ajan pituus vaihteli. Tutkimukseen otimme mukaan jokaiselta järveltä vain yhden tulvakerran, aina tutkimusjakson ensimmäisen. Tulvattujen järvien käyttöä kahden vuoden aikana ennen tulvaa ja kahden ensimmäisen tulvavuoden aikana tarkastelimme neljällä sorsalajilla (ks. edellä) ja kolmella kahlaajalajilla (rantasipi *Actitis hypoleucos*, metsäviklo *Tringa ochropus*, taivaanvuohi *Gallinago gallinago*).

Lintujen yksilö- ja lajimääriä mittasimme lisäksi myös kontrollijärvillä, jotka eivät olleet tulvassa tarkastelujakson aikana. Evon kaikki tutkimusjärvet käsittävän elinympäristögradientin (ks. edellinen jakso) perusteella valitsimme tulvatuille järville kontrolliksi lähimmän arvon omaavan järven. Kunkin järviparin järvet olivat siis

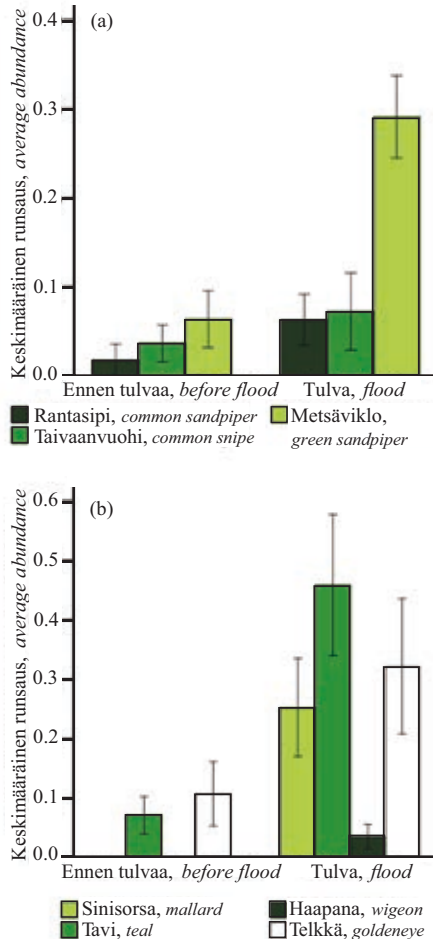
kasvillisuusrakenteeltaan mahdollisimman samanlaisia. Järvien sijainnilla tutkimusalueen sisällä ei tässä tapauksessa ollut merkitystä. Käytimme tutkimukseen sekä pari- että poikuelaskentoja ja yhdistimme niiden tiedot. Havainnot ovat sorsilla joko pareja tai poikueita ja kahlaajilla pareja.

Kaikilla lajeilla majava-altaiden käyttö lisääntyi järvien ollessa tulvassa (kuva 1a ja b). Lajimäärien lisäksi myös havaintomäärät kasvoivat tulva-alueilla selvästi. Samaan aikaan kontrollialtailla ei tapahtunut runsastumista lintulajien tai havaintojen määrissä. Tavin ja metsäviklon havaintomäärät kasvoivat selvästi tulvaamisen aikana verrattuna tilanteeseen ennen tulvaa. Sinisorsa ja haapana eivät käyttäneet tulvattuja järviä lainkaan ennen tulvaamista. Ilmeisesti majavan tulvan myötä lisääntynyt rehevyys tekee järvistä käyttökelpoisen myös näille lajeille.

Kun tarkastelimme miten tulva-aika vaikuttaa lintujen lajimäärään, havaitsimme, että suurin nousu tapahtuu heti tulvan alettua (kuva 2). Lajimäärä pysyi korkeana vielä pitkään tulvan jatkuessa, mutta vaihtelu järvien välillä kasvoi. Tutkimuksen mukaan majava toimi vesilintuyhteisöä hyödyttävästi muuttamalla elinympäristöjä suotuisampaan suuntaan. Majavan toiminta on hyvä esimerkki riistalajien positiivisesta vuorovaikutuksesta, joka tässä tapauksessa hyödyttää sorsia; samalla myös kahlaajat hyötyivät.

Sorsapoikueiden järvien käyttöä selittävät tekijät

Kuten edellä huomasiimme, sorsalajit eroavat elinympäristövalinnaltaan toisistaan, eikä esimerkiksi majavan tulva hyödytä kaikkia lajeja yhtäläisesti. Riistanhoidossa olisikin tärkeää ymmärtää lajien elinympäristövalintaa. Askeleena tähän suuntaan selvitimme elinympäristö gradientin (ks. *Evon järvien kasvillisuuden kehitys*) ja ravinnon vaikutusta edellä mainittujen neljän sorsalajin poikueiden elinympäristön valintaan vertaamalla lajeja myös keskenään (Nummi ym. 2013). Tutkimusta varten 12 järven (koko 0.6–37.1 ha) selkäranganton tuotanto oli tehoseurannassa vuosina 1989–1996. Valitut järvet edustavat tyypillisiä järviä alueella, ja oletuksemme mukaan myös koko boreaalisella vyöhykkeellä. Järvet valittiin niiden rehevyyden mukaan niin, että koko elinympäristögradientti tuli edustetuksi. Osa järvistä oli tutkimusajana maja-



Kuva 1. Sorsien (a) ja kahlaajien (b) keskimääräinen havaintomäärä ja keskivirhe laskentakierrosta kohti 14 majava-alueella ennen tulvaa ja tulvan aikana (kuva julkaisusta Nummi & Holopainen 2014).

Fig. 1. Average abundance of (a) ducks and (b) waders per survey for fourteen beaver patches before and during beaver occupancy. Error bars represent ± SE (from Nummi & Holopainen 2014).

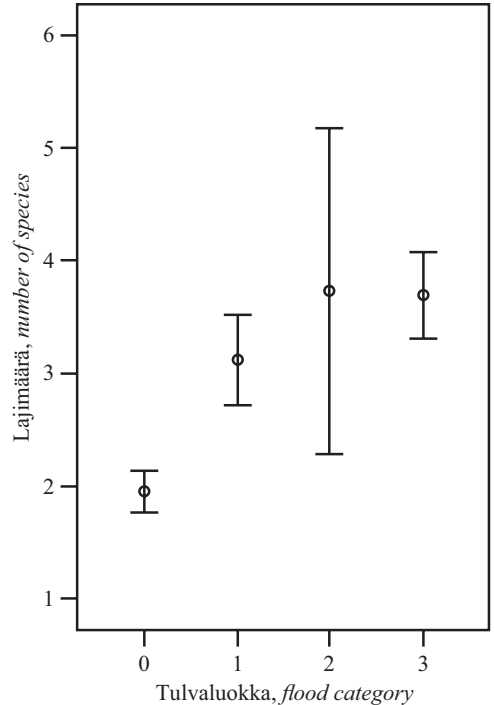
van tulvaamia, mikä heijastuu vuosittaiseen selkärangaton tuotantoon (Nummi & Hahtola 2008) sekä järven elinympäristögradienttiin (Suhonen ym. 2011). Tulvasta johtuva ravinnon vaihtelu tulee huomioitua jokavuotisessa selkärangattomien pyynnissä. Elinympäristögradientti oli laskettu kaikilta tutkimusjakson aikana tulvassa olleilta järviltä vain yhdeltä vuodelta, mutta kaikki majava-järvet olivat tulvattuna jo tutkimusvuonna 1989.

Valittujen järvien sorsapoikueet laskettiin joka toinen viikko kesäkuusta elokuulle. Jokaisella järvellä toteutettiin selkärangatonpyynti kesä-heinäkuussa neljän viikon mittaisen jakson ajan kahdenlaisilla pyydyksillä (Nummi & Pöysä 1994). Aktiivisuuspyydyksillä tavoiteltiin vedessä eläviä selkärangattomia. Nämä lasipurkkipyydykset, joiden suuaukolla on suppilo, asetettiin veden alle noin 20 cm syvyyteen ja puolen metrin päähän rannasta. Kuoriutumispyydykset ovat styroksin varassa kelluvia ylösalaisin asetettuja ämpäreitä, joissa pohjassa on verkko. Vedestä kuoriutuvat hyönteiset joutuvat ämpäriin sisään noustessaan veden pinnalle. Saaliiksi saadut kuoriutuvaiset jaettiin kokonsa puolesta kahteen luokkaan; suureen (korennot) ja pieneen (kaksisiipiset). Jokainen järvi sai siis kolme indeksiä kuvaamaan vuosittaista selkärangaton tuotantoa: vesirungon selkärangattomat, korennot ja kaksisiipiset.

Tutkimuksessa selvitimme minkälaisia järviä eri lajien sorsapoikueet käyttävät. Keskityimme poikuevaiheeseen, sillä parien on havaittu käyttävän useampia järviä kuin poikueiden, eli poikueiden elinympäristön käyttö on valikoivampaa (Sjöberg ym. 2000, Nummi ym. 2005).

Työhypoteesimme pohjautuivat aikaisempien tutkimusten tuloksiin. Telkän osalta ennusteemme oli, että elinympäristön käyttö olisi yhteydessä veden selkärangattomien määrään ja vähemmän elinympäristön rakenteeseen (Eriksson 1976, Paasivaara & Pöysä 2004). Haapanalla oletimme yhteyttä kuoriutuvien selkärangattomien kanssa (Sugden 1973, Nummi & Pöysä 1994). Tavin ja sinisorsan oletimme molempien olevan elinympäristönkäytöltään sidoksissa sekä kuoriutuviin selkärangattomiin että elinympäristön rakenteeseen (Monda & Ratti 1988, Nummi & Pöysä 1993).

Tulostemme mukaan sorsapoikueiden elinympäristöjen käyttö oli yhteydessä sekä elinympäristön rakenteeseen että ravintoon, mutta näiden tärkeys vaihteli lajeittain (kuva 3). Osa tuloksista tukee hypoteesejamme, mutta saimme myös niistä eroavia tuloksia. Telkän ympäristön käyttö oli ennusteen mukainen: poikueita esiintyi runsaasti järvillä, joissa oli runsaasti vesirungon selkärangattomia. Myös kuoriutuvien korentojen runsaus houkutteli telkänpoikueita järvien käyttöön, mitä ei ole aikaisemmin havaittu. Mikään yksittäinen tekijä ei noussut erityisen voimakkaaksi selittäjäksi haapanalla, mutta kaksisiipiset sekä elinympäristön rakenne olivat kuitenkin selittä-



Kuva 2. Majavatulvan keston vaikutus järven vesilintujen lajimäärään. Luokat on jaettu 0) ei majavatulvaa (272 havaintoa), 1) ensimmäinen ja toinen tulvavuosi (53 havaintoa), 2) kolmas ja neljäs tulvavuosi (11 havaintoa) ja 3) viides vuosi ja sitä vanhemmat tulvat (42 havaintoa). Ympyrät kuvaavat keskiarvoa ja viivat 95 % luotettavuusväliä (kuva julkaisusta Nummi & Holopainen 2014).

*Fig. 2. The effect of the duration of the beaver flood to the waterbird species richness. Categories represent 0) no beaver flood (lake*year = 272 observations), 1) first and second year flood (53 observations), 3) third and fourth year flood (11 observations) and 4) fifth year or older flood (42 observations). Circles indicate the mean and whiskers 95 % confidence intervals (from Nummi & Holopainen 2014).*

jistä tärkeimmät. Vesirungon selkärangattomien runsausvaihtelulla oli vähäisin vaikutus haapanapoikueiden esiintymiseen tutkimusjärvillä. Lisäksi tutkimuksemme paljasti mielenkiintoisia eroja tavin ja sinisorsan välillä: siinä missä tavin ympäristönkäyttö yhdistyi kaksisiipisten määrään, oli korentojen määrä tärkeämpi selittäjä sinisorsan järvien käytössä. Sinisorsalla myös elinympäristön rakenteen merkitys korostui. Uuden kosteikon syntyessä pienet kaksisiipiset hyönteiset yleistyvät nopeammin kuin korennot (Danell & Sjöberg 1982). Tämä selittänee myös sen, miksi tavit saapuvat uusille kosteikoille ensin ja sinisorsat vasta

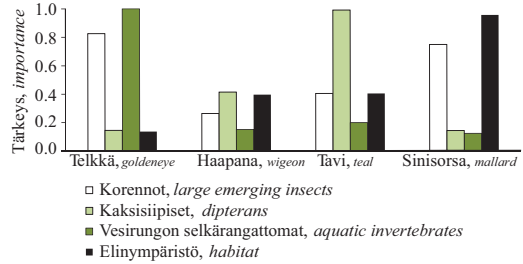


Majava-altailla on runsaasti kuolevan puuston ja runsastuvan vesikasvillisuuden tuomaa turvaa sorsille. Erityisesti tavit viihtyvät majava-altailla.

Plentiful vegetation formed by dead trees and aquatic vegetation offer cover for ducks in beaver-flooded ponds. Especially teals prefer beaver ponds.

myöhemmin (Nummi & Pöysä 1997, Nummi & Hahtola 2008). Toisaalta tämä tulos tukee aiempaa havaintoamme majavan hyödyllisestä vaikutuksesta sinisorsaan ja haapanaan: majavan tulva rehevöittää järviä, jolloin järvet kelpaavat paremmin myös näiden lajien käyttöön.

Sorsien kannanhoidossa olisikin otettava huomioon sekä ravinnon saatavuus että ympäristön rakenne. Ravinnon saatavuuteen vaikuttavat myös kalat, jotka kilpailevat sorsien kanssa samasta ravinnosta (Väänänen ym. 2012). Uusia kosteikoita perustettaessa olisikin tärkeää välttää kalojen tuomista kosteikkoon (Paasivaara & Pöysä 2004, Hornung & Foote 2006). Eri sorsalajien tarpeet voidaan usein ottaa huomioon samanaikaisesti uusia kosteikoita perustettaessa tai vanhoja kunnostettaessa, mutta jotkut lajit saattavat tarvita erityishuomiota. Ihmisen tai majavan tekemät kosteikot voivat esimerkiksi olla hyödyllisiä taville ja telkälle, mutta haapana ja sinisorsa hyötyvät vain jos kosteikolla on riittävän runsas kasvillisuus.



Kuva 3. Elinympäristön ja ravinnon tärkeys sorsapoikueiden järvien käytön selittäjinä. Tärkeysarvot ovat summa kaikkien niiden mallien tärkeysarvoista, jotka sisältävät ko. tekijän (ks. tarkemmin Nummi ym. 2013).

Fig. 3. Relative influence of habitat and food variables explaining the habitat use of brood-rearing female ducks. Importance value is the sum of the Akaike weights for each variable across all models where it occurred (for more details, see Nummi et al. 2013).

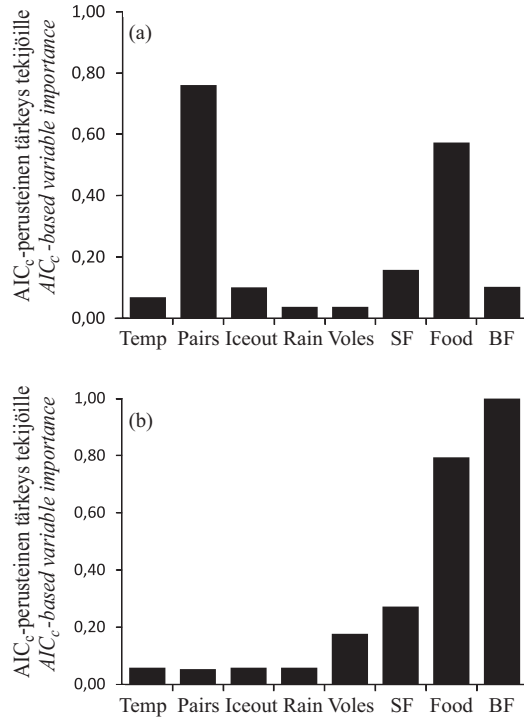
Tavin poikuetuoton selittäjät

Tavin poikuetuotto Evolla on ollut erityisen vaihtelevaa, ja koska se on osoittanut laskusuuntaa, paneuduimme tavin poikuetuottoon vaikuttaviin tekijöihin (Holopainen ym. 2014). Käytimme tutkimukseen sorsalaskentojen tuloksia vuosilta 1989–2008. Otimme huomioon vuosittaisen parimäärän, sillä se antaa raamit vuotuiselle poikastuotolle. Poikueet jaoimme kahteen ryhmään: ikäluokkaan I (1–12 vrk) ja II (13–29 vrk) ja määritimme keskeiset poikuemääriin vaikuttavat tekijät ikäluokittain. Ikäluokan I poikuemäärään vaikuttaa varsinkin paikallinen ravintotilanne, sillä muiden pienten sorsalintujen tapaan tavinaaras pystyy tankkaamaan pesintää ja munintaa varten vasta pesimäalueella (Krapu ym. 2004). Koska tavien oletetaan etsivän parhaita elinympäristöjä, kuten runsasravintoisia majava-altaita, ne pystyvät tuottamaan suuriakin poikueita. Poikasten kuolleisuuteen vaikuttaa ravinnonsaanti, jonka lisäksi ainakin saalistuspaineella ja ilmaston vaihtelulla on havaittu joissakin tutkimuksissa olevan merkitystä (Koskimies & Lahti 1964, Gunnarsson ym. 2004, Brook ym. 2005, Nummi & Hahtola, 2008). Aiempien tulosten perusteella ikäluokan I poikueiden määrä heijastelee nimenomaan syntyvyyttä, ja jos-sain määrin myös tavinaaraiden päätöstä pesiä ylipäätään alueella. Kun poikaskuolleisuus on suurinta ikäluokan I poikueilla, ikäluokan II poikueiden määrä heijastelee tilannetta, jossa suurin osa kuolleisuutta aiheuttavista tekijöistä on jo vaikuttanut.

Tavin vuotuista poikuetuottoa Evolla pyrimme selittämään elinympäristötekijöillä (selkärangan ravinnon määrä, majava-altaiden saatavuus, kevättulvien voimakkuus, saalistuspaine) ja säättekijöillä (kesäkuun sademäärä ja lämpötila, kevään aikaisuus). Varsinkin ravinnon ja laadukkaiden elinympäristöjen saatavuuden oletimme olevan voimakasta selittäjiä tavin kohdalla.

Selkärangan tuotannon mittasimme edellä kuvatulla tavalla (ks. *Sorsapoikueiden järvien käyttöä selittävät tekijät*), mutta tällä kertaa käytimme vain yhtä indeksiä, johon oli yhdistetty vesirungon selkärangattomien ja kuoriutuvien hyönteisten määrä. Tämä indeksi kuvaa alueen vuotuista keskimääräistä ravinnon tuotantoa. Majava-altaiden indeksinä käytimme tulvattujen järvien rantaviivan pituutta. Majavaindeksi kuvaa hyvälaatuisen elinympäristön määrää; siinä yhdistyvät ravinnon määrä ja saatavuus. Tulvaisuuden indeksi kertoo kevättulvien voimakkuudesta. Kevättulvat luovat ravintorikkaita matalikkoja järvien rannoille, sekä kausikosteikkoja (Larmola ym. 2004, Brooks 2005). Saalistuspainetta mittasimme keväisellä myyrärunsaudella. Myyräsyklin pohjavaiheessa maapedot, kuten kettu *Vulpes vulpes* ja näätä *Martes martes*, joutuvat vaihtamaan vaihtoehtoihin saaliseläimiin, kuten sorsiin (Brook ym. 2005). Tämä saattaa näkyä pesimisen epäonnistumisena ja kuolleisuuden kasvuna. Säävaihteluita kuvaamaan valitsimme kesäkuun keskilämpötilan ja kumulatiivisen sademäärän, sillä suurin osa tavin poikasista kuoriutuu kesäkuussa, jolloin ne ovat myös herkimmillään epäedullisille säilille (Koskimies & Lahti 1964). Kevään aikaisuus vaikuttaa tavin pesimäaikatauluun (Arzel ym. 2014), jolloin liian aikaisin kuoriutuvat poikueet voivat kärsiä epäsovivasta ajoituksesta altistuen herkimmissä vaiheissa alkukesälle tavanomaisten kylmäjaksojen aiheuttamalle kuolleisuudelle (Ludwig ym. 2010). Kevään aikaisuutta mittasimme jäidenlähtöajalla.

Ikäluokkaan I kuuluvien poikueiden määrää selitti parhaiten parimäärä ja ravinto (kuva 4a). Poikuemäärän riippuvuus parimäärästä on odotettua ja kertoo siitä, että taviin lisääntyminen ei ole voimakkaasti tiheydestä riippuvaa. Ravinnon määrä voi vaikuttaa syntyvyyden tai nuorten poikasten paremman selviytymisen kautta. Vanhempien poikueiden määrää parimäärä ei enää selitä (kuva 4b), mikä indikoi ympäristöön liittyvien kuolleisuustekijöiden merkityksen kasvua lisääntymiskauden edetessä. Tavilla ei ole havaittu Evolla



Kuva 4. Elinympäristön, parimäärän ja säättekijöiden tärkeys tavin poikuemäärän selittäjinä kahdessa ikäluokassa, (a) I ja (b) II. Tärkeysarvot ovat summa kaikkien niiden mallien tärkeysarvoista, jotka sisältävät ko. tekijän. Mallit (kaikkiaan 93 kpl) on järjestetty Akaiken informaatiokriteerin mukaan. Food = ravintoindeksi; Pairs = parimäärä; BF = majavarannan määrä; SF = kevättulvan voimakkuus; Iceout = jäidenlähtöaika; Temp = kesäkuun keskilämpötila; Rain = kesäkuun sademäärä; Voles = keväinen myyrämäärä (Holopainen ym. 2014).

Fig. 4. Relative influence of habitat, number of pairs and weather covariates in explaining the number of teal broods (a) in age class I and (b) in age class II. Importance value is the sum of the Akaike weights for each variable across all models where it occurred. Food = food index; Pairs = the number of pairs; BF = amount of beaver floods; SF = strength of spring flood; Iceout = ice break-out date; Temp = mean temperature in June; Rain = amount of rain in June; Voles = number of voles in spring (Holopainen et al. 2014).

olevan suoraa tiheysriippuvaisuutta, vaan tiheysriippuvuus poikuetuotossa tulee ilmi ravintokilpailun kautta (Nummi et al. 2014). Vanhempien poikueiden määrää selittivätkin parhaiten ravinto sekä majavatulvan laajuus. Mitä enemmän ravintoa ja tulvaisia elinympäristöjä (niin majavan kuin kevättulvan aiheuttamia), sitä enemmän alueella

oli poikueita. Tulvatekijät vaikuttivat nuorten poikueiden määrään vain vähän, mutta kuitenkin negatiivisesti. Ilmeisesti nuoret poikueet piilottelevat tulva-alueilla ja kausikosteikoilla, eivätkä tule havaituiksi. Saalistuspaineella oli myös jonkinlainen selitysarvo vanhempien poikueiden määrässä. Säätekijät sen sijaan eivät vaikuttaneet poikuemääriin kummassakaan ikäluokassa.

Tulokset korostavat elinympäristön laadun vaikutusta tavin poikueutuotoon. Vaikka tulvikot ovat boreaalisissa ympäristöissä yleensä pieni-alaisia, ja ajallisesti sekä paikallisesti epävakaita elinympäristöjä, jotkin lajit ovat sopeutuneet hyödyntämään niitä (Nummi & Pöysä 1995, Brooks 2005). Kausikosteikot ja majava-altaat ovat rakenteeltaan suotuisia ja selkärangattomien tuotoltaan hyviä tavin lisääntymisympäristöjä. Boreaalisten metsien kausikosteikot kuitenkin tunnetaan huonosti, varsinkin niiden linnustovaikutukset. Koska talvien lumisuuden ennustetaan vähenevän, vedenkierron dynamiikka muuttuu ja tämä voi sitä kautta aiheuttaa muutoksia kausikosteikkojen muodostumiseen (Corcoran ym. 2009, Räisänen & Eklund 2011). Majavan ekosysteemi-insinööri-toiminnan hyödyntäminen on yksi keino varmistaa sorsatuotantoa karuilla boreaalisilla metsäalueilla (Törnblom ym. 2011, Nummi & Kuuluvainen 2013), joille Evolta saamamme tutkimustulokset ovat hyvin yleistettävissä.

Yhteenveto

Tuloksemme tukevat sitä käsitystä, että boreaalisten alueiden järvet ovat kasvillisuuden rakenteeltaan suhteellisen vakaita. Pitkällä aikavälillä muutokset ovat vähäisiä, mutta majatulvat aiheuttavat voimakasta vaihtelua paitsi yksittäisten kohteiden vesitaseeseen myös niiden kasvillisuusrakenteeseen. Majavatulvien arvo Evon tyyppisillä karuilla alueilla järvien kasvillisuutta muokkaavana tekijänä korostuu, sillä ne voivat muuttaa karumpia järviä sorsille käyttökelpoisemmiksi. Tutkimuksemme perusteella majavan tulvaamat suppeatkin vesialueet houkuttelevat vesilintuja puoleensa, ja tulvan aikana ainakin tavin lisääntymismenestys paranee.

Tutkimuksemme paljasti selviä eroja lajien välillä elinympäristön käytössä. Tavin ja sinisorsan välinen ero todennäköisesti heijastuu myös siihen, kuinka nopeasti lajit ottavat tulvikot käyttöönsä; tavi ensin ja sinisorsa vasta myöhemmin kook-

kaampien kuoriutuvien hyönteisten runsastuessa ja ilmaversoiskasvillisuuden kehittyessä. Sinisorsan ja haapanan ympäristönkäyttö on yhteydessä myös järvien rehevyyteen, lähinnä ilmaversoiskasvillisuuden kehittyneisyyteen, joten on mahdollista, että Evolla todettu metsäjärvien karuuntuminen vähentää poikueille soveliaiden järvien määrää. Majavaa voidaankin pitää boreaalisilla alueilla tärkeänä vesilintuympäristöjen ylläpitäjänä.

Kiitokset. Pitkien aikasarjojen kerääminen Evolla on vaatinut monien laskijoiden työpanoksen, siitä suuri kiitos kaikille laskentoihin osallistuneille. Petri Timonen on ystävällisesti auttanut sorsalaskennoissa, pitänyt kirjaa majava-altaista, pyytännyt myyriä ja pelastanut pinteeseen joutuneet sorsatulkijat useaan kertaan, ja ansaitsee erikoiskiitoksemme. Heikki Koivusta haluamme kiittää suuresta avusta aineistojen keruussa. Koko Evon aseman henkilökunta, ensin omalla riistan tutkimusasemalla Kaitalammin rannalla ja sittemmin yhdistetyllä riistan- ja kalantutkimusasemalla on ollut valtavan avuliasta, ystävällistä ja hyvää seuraa läpi vuosikymmenten, lämpimät kiitokset ja hyvää jatkoa kaikille. Evon tutkimusasemat tarjosivat erinomaiset puitteet sorsatutkimukselle, siitä kiitos Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitokselle. Tässä jutussa käsiteltyjen artikkeleiden tekijöistä mainittakoon Antti Paasivaaran suuri panos sorsalajien elinympäristön käytön tutkimukseen, jonka julkaisimme Ibiksessä. Kiitos Jenny ja Antti Wihurin rahastolle SH:n tutkimuksen rahoittamisesta. Kiitos myös kahdelle refereelle käsikirjoituksen kommentoinnista.

Summary: Lake use of breeding ducks in a boreal landscape: the importance of habitat structure, food and beaver floods

In duck management, it is important to know factors affecting duck habitat selection. In addition, changes in the habitats must be recognised. Habitat use by ducks may be related to single or interacting features of habitat characteristics, food resources and predators, but little is known about factors affecting habitat use by wetland-associated species in boreal ecosystems. In this article, we give an overview of our studies addressing the habitat use of ducks in a boreal landscape in Häme, southern Finland (61°10' N, 25°05' E) (for data, methods and original results see Suhonen et al. 2011, Nummi et al. 2013, Holopainen et al. 2014, Nummi & Holopainen 2014).

Boreal lake ecosystems change because of natural succession and human impact. We studied long-term stability in habitat structure in terms of vegetation, lake size and shore



Vesilintulaskenta vanhalla majava-altaalla. Evolla on laskettu vuodesta 1989 alkaen vuosittain sekä sorsaparit että -poikueet noin 50 järvellä.

Waterbird survey at an old beaver pond. From 1989, both duck pairs and broods have been surveyed in 50 lakes at Evo each year.

depth in 51 lakes. Habitat measurements were made in 1989 and 2009. Habitat structure in the lakes had not changed systematically between the study years; hence, at the landscape level lake habitats seem to be stable. However, there were some notable lake-specific changes: lakes that had become more luxuriant are influenced by humans; lakes that had become poorer are small forest lakes. In addition, beaver flooding has caused pronounced alterations in the lakes, making them more luxuriant.

The Beaver *Castor canadensis* may have large impacts on aquatic ecosystems, being called an ecosystem engineer. We were interested in how beaver floods would affect the lake use of a waterbird community of tree waders and four ducks in boreal ponds. We used the before-after control-impact method and analysed the effect of the duration of the flood. For each flooded pond, one non-flooded pond was used as a control. The number of waterbird species per pond per year was significantly higher during beaver inundation than before beaver activity, as was the waterbird abundance per survey (Fig. 1 a,b). Changes were negligible in controls. All seven species of the study increased during the beaver flooding, although the increase was significant in only three species. Common Teal *Anas crecca* and Green Sandpiper *Tringa ochropus* showed numerically the most positive response to flooding. Mallard *A. platyrhynchos* and Wigeon *A. penelope* were new species entering the duck guild in the

flooded wetlands. The beneficial effect of the flood lasted the whole period of inundation, although the most substantial increase in species number appeared during the first two years of flooding (Fig. 2).

To study the habitat use of duck broods, we surveyed brood-rearing females and ducklings of four common boreal duck species during 1989–1996. We evaluated hypothesised effects of habitat structure and food resources on lake-use patterns. Although lake use by duck broods was related to habitat structure (wide belts of tall emergent plants) and food abundance (two size classes of emerging insects and aquatic invertebrates), their relative importance varied among species (Fig. 3). For ducklings of the Common Goldeneye *Bucephala clangula*, a diving duck, aquatic invertebrates and large emerging insects were the most important factors associated with wetland use. Observations of the Common Teal broods were more abundant on lakes with greater dipteran emergence, whereas for the Mallard, the habitat structure and large emerging insects were important. The occurrence of Eurasian Wigeon broods was related to emerging Diptera and habitat structure, but the associations were not strong. The varying habitat requirements of the common duck species could influence the success of wetland management programmes, and these factors may be particularly important for initiatives aimed at harvested species or species of conservation concern.

Boreal forest lakes are normally considered stable environments, but from a duck's point of view, both resource abundance and habitat quality in the lakes may differ from one year to another. Duck species differ in their flexibility to respond to variation in environmental factors, such as habitat quality, habitat variability and weather. The Common Teal has been suggested to be a species that can readily colonise newly formed habitat. We studied the effect of habitat quality (invertebrate food resources, amount of spring flood, beaver flood abundance, predation pressure), weather (temperature, precipitation and timing of ice break-up) and pair abundance on breeding success of teal on the landscape scale. For this study, we used 20 years of data (1989–2008). We measured breeding success as number of broods in two age classes, age class I (1–12 day old ducklings) and II (13–29 day old ducklings).

The number of broods in both age classes was explained well by habitat quality, but different variables seem to operate during different phases of the breeding season (Fig. 4). Increases in abundance of breeding pairs and of food led to increased production of younger broods. Habitat factors, including food and flood abundance, were the most important predictors for older broods, which are the more influential in terms of recruitment.

In a stable boreal environment, the beaver acted as a whole-community facilitator for waterbirds by modifying the habitat to a more productive and structurally favourable state. We conclude that promoting Beavers is a worthwhile tool in restoration of wetlands to promote waterbird communities. Our research underlines the importance of high-quality habitats for breeding Teal populations in the boreal forest landscape. The existence of these habitats depends substantially on human actions, such as managing Beaver populations and preserving seasonal pond habitats.

Kirjallisuus/References

- Arvola, L., Rask, M., Ruuhijärvi, J., Tulonen, T., Vuorenmaa, J., Ruoho-Airola, T. & Tulonen, J. 2010: Long-term patterns in pH and colour in small acidic boreal lakes of varying hydrological and landscape settings. – *Biogeochemistry* 101: 269–279.
- Arzel, C., Dessborn, L., Pöysä, H., Elmberg, J., Nummi, P. & Sjöberg, K. 2014. Early springs and breeding performance in two sympatric duck species with different migration strategies. – *Ibis* 156: 288–298.
- Benton, T. G. & Grant, A. 1996: How to Keep Fit in the Real World: Elasticity Analyses and Selection Pressures on LifeHistories in a Variable Environment. – *Am. Nat.* 147: 115–139.
- Brook, R. W., Duncan, D. C., Hines, J. E., Carrière, S. & Clark, R. G. 2005: Effects of small mammal cycles on productivity of boreal ducks. – *Wildl. Biol.* 11: 3–11.
- Brooks, R. T. 2005: A review of basin morphology and pool hydrology of isolated ponded wetlands: implications for seasonal forest pools of the northeastern United States. – *Wetl. Ecol. Manag.* 13: 335–348. DOI 10.1007/s11273-004-7526-5
- Corcoran, R. M., Lovvorn, J. R. & Heglund, P. J. 2009: Long-term change in limnology and invertebrates in Alaskan boreal wetlands. – *Hydrobiologia* 620: 77–89.
- Danell, K. & Sjöberg, K. 1982: Successional patterns of plants, invertebrates and ducks in a man-made lake. – *J. Appl. Ecol.* 19: 395–409.
- Eriksson, M. O. G. 1976: Food and feeding habits of downy Goldeneye *Bucephala clangula* (L.) ducklings. – *Ornis Scand.* 7: 159–169.
- 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.
- Hilli, M., Kuitunen, M. T. & Suhonen, J. 2007: The effect of land use change on the vascular plant species turnover in boreal lakes. – *Biodivers. Conserv.* 16: 3951–3962.
- Hilli-Lukkarinen, M., Kuitunen, M. & Suhonen, J. 2011: The effect of changes in land use on waterfowl species turnover in Finnish boreal lakes. – *Ornis Fenn.* 88: 185–194.
- Holopainen, S., Nummi, P. & Pöysä, H. 2014: Breeding in the stable boreal landscape: lake habitat variability drives brood production in the teal. – *Freshwater Biology* In press.
- Hornung, J. P. & Foote, A. L. 2006: Aquatic invertebrate responses to fish presence and vegetation complexity in western boreal wetlands, with implications for waterbird productivity. – *Wetlands* 26: 1–12.
- Jones, C. G., Lawton, J. H., Shachak, M. 1997: Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. – *Ecology* 78: 1946–1957.
- Kauppinen, J. & Väisänen, R. A. 1993: Ordination and classification of waterfowl communities in south boreal lakes. – *Finn. Game Res.* 48: 3–23.
- Krapu, G. L., Reynolds, R. E., Sargeant, G. A. & Renner, R. W. 2004: Patterns of variation in clutch sizes in a guild of temperate-nesting dabbling ducks. – *Auk* 121, 695–706.
- Koskimies, J. & Lahti, L. 1964: Cold-hardiness of the newly hatched young in relation to ecology and distribution in ten species of European ducks. – *Auk* 81: 281–307.
- Larmola, T., Alm, J., Juutinen, S., Saarnio, S., Martikainen, P. J. & Silvola, J. 2004: Floods can cause large interannual differences in littoral net ecosystem productivity. – *Limnol. Oceanogr.* 49: 1896–1906.
- Ludwig, G. X., Alatalo, R. V., Helle, P. & Siitari, H. 2010: Individual and environmental determinants of early brood survival in black grouse *Tetrao tetrix*. – *Wildl. Biol.* 16: 367–378.
- Meriläinen, J. J., Hynynen, J., Teppo, A., Palomäki, A., Granberg, K. & Reinikainen, P. 2000: Importance of diffuse nutrient loading and lake level changes to the eutrophication of an originally oligotrophic lake: a paleolimnological diatom and chironomid analysis. – *J. Paleolimnol.* 24: 251–270.
- Monda, M. J. & Ratti, J. T. 1988: Niche overlap and habitat use by sympatric duck broods in eastern Washington. – *J. Wildl. Manage.* 52: 95–103.
- Nummi, P. & Hahtola, A. 2008: The beaver as an ecosystem engineer facilitates teal breeding. – *Ecography* 31: 519–524.

- Nummi, P. & Kattainen, S. 2006: Majavan avainlajivaikutukset elämistöön (Summary: Keystone herbivore, the beaver *Castor* spp., affects other animals). – Suomen Riista 52: 31–43.
- Nummi, P. & Kuuluvainen, T. 2013: Forest disturbance by an ecosystem engineer: beaver in boreal forest landscapes. – *Boreal Environ. Res.* 18 (suppl. A): 13–24.
- Nummi, P. & Pöysä, H. 1993: Habitat association 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 of duck broods and juveniles of different age. – *Wildl. Biol.* 1: 181–187.
- Nummi, P. & Pöysä, H. 1997: Population and community level responses in *Anas*-species to patch disturbance caused by an ecosystem engineer, the beaver. – *Ecography* 20: 580–584.
- Nummi, P. & Holopainen, S. 2014: Whole-community facilitation by beaver: ecosystem engineer increases waterbird diversity. – *Aquat. Conserv. Online*.
- Nummi, P., Paasivaara, A., Suhonen, S. & Pöysä, H. 2013: Wetland use by brood-rearing female ducks in a boreal forest landscape: the importance of food and habitat. – *Ibis* 155: 68–79.
- Nummi, P., Holopainen, S., Rintala, J. & Pöysä, H. 2014: Mechanisms of density dependence in ducks: importance of space and per capita food. – *Oecologia*. Painossa.
- Nummi, P., Elmberg, J., Pöysä, H., Gunnarson, G. & Sjöberg, K. 2005. Varhaiset tavit asuttavat parhaat järvet ja menestyvät parhaiten. (Summary: Breeding success of teals *Anas crecca* varies for different lakes) – Suomen Riista 51: 27–34.
- Paasivaara, A. & Pöysä, H. 2004: Mortality of common goldeneye (*Bucephala clangula*) broods in relation to predation risk by northern pike (*Esox lucius*). – *Ann. Zool. Fennici* 41: 513–523.
- Räsänen, J. & Eklund, J. 2011: 21st century changes in snow climate in Northern Europe as simulated by regional climate models in the ENSEMBLES project: a high-resolution view from ENSEMBLES regional climate models. – *Clim. Dynam.* 38: 2575–2591.
- Pöysä, H., Rintala, J., Lehtikoinen, A. & Väisänen, R. A. 2013: The importance of hunting pressure, habitat preference and life history for population trends of breeding waterbirds in Finland. – *Eur. J. Wildl. Res.* 59: 245–256.
- Rask, M., Järvinen, M., Kuoppamäki, K. & Pöysä, H. 1996: Limnological responses to the collapse of the perch population in a small lake. – *Ann. Zool. Fennici* 33: 517–524.
- Rask, M., Nyberg, K., Markkanen, S.–L. & Ojala, A. 1998: Forestry in catchments: Effects on water quality, plankton, zoobenthos and fish in small lakes. – *Boreal Environ. Res.* 3: 75–86.
- Reznick, D., Bryant, M. J. & Bashey, F. 2002: r- and K-selection revisited: the role of population regulation in life-history evolution. – *Ecology* 83: 1509–1520.
- Ruokolainen, L., Lindén, A., Kaitala, V. & Fowler, M. S. 2009: Ecological and evolutionary dynamics under coloured environmental variation. – *Trends Ecol. Evol.* 24: 555–563.
- Sjöberg, K., Pöysä, H., Elmberg, J. & Nummi, P. 2000: Response of mallard ducklings to variation in habitat quality: an experiment of food limitation. – *Ecology* 81: 329–335.
- Smith, E. P. 2002: BACI design in *Encyclopedia of Environmetrics* Vol 1. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester; 141–148.
- Suhonen, S., Nummi, P. & Pöysä, H. 2011: Long term stability of habitats and use by ducks in boreal lakes. – *Boreal Environmental Research* 16 (suppl. B): 71–80.
- Sugden, L. G. 1973: Feeding ecology of pintail, gadwall, American wigeon and lesser scaup ducklings in southern Alberta. – *Can. Wildl. Serv. Rep. Ser.* 24.
- Törnblom, J., Angelstam, P., Hartman, G., Henrikson, L. & Sjöberg, G. 2011: Toward a research agenda for water policy implementations: knowledge about beaver (*Castor fiber*) as a tool for water management with a catchment perspective. – *Balt. For.* 17: 154–161.
- von Haartman, L. 1973: Changes in the breeding bird fauna of North Europe. – *Teoksessa/In: Farnes, D. S. (toim./ed), Breeding biology of birds*, pp. 448–481. National Academy of Sciences, Washington DC.
- Väänänen, V.-M., Nummi, P., Pöysä, H., Rask, M. & Nyberg, K. 2012: Fish-duck interactions in boreal lakes in Finland as reflected by abundance correlations. – *Hydrobiologia* 697: 85–93.
- Winkler, G., Leclerc, V., Sirois, P., Archambault P. & Bérubé P. 2009: Short-term impact of forest harvesting on water quality and zooplankton communities in oligotrophic headwater lakes of the eastern Canadian Boreal Shield. – *Boreal Env. Res.* 14: 323–337.

Hyväksytty/Accepted 15.10.2014

Sari Holopainen & Petri Nummi
Helsingin yliopisto, metsätieteiden laitos
University of Helsinki, Department of Forest Sciences
P.O. Box 27
FI-00014 Helsingin yliopisto, Finland
email: sari.holopainen@helsinki.fi

Hannu Pöysä
Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos
Finnish Game and Fisheries Research Institute
Yliopistokatu 6
FI-80101 Joensuu, Finland