

Katsaus metsäkantalintukantojen vaihteluihin Suomessa viimeisten 50 vuoden aikana

Pekka Helle ja Harto Lindén



Photo: Veli-Matti Väänänen

Suomen metsäkantalintukantojen vaihtelut viimeisen puolen vuosisadan ajalta tunnetaan poikkeuksellisen hyvin. Jakson ensi vuosikymmeninä lajien tiheydet alenivat pääosassa maata, mutta viime aikoina tiheydet ovat pikemminkin kasvaneet. Alkuajan selvät syklit hävisivät tai ainakin häiriytyivät, mutta merkkejä niiden palaamisesta on. Myös lajien sisäisessä alueellisessa synkroniassa eli kannanmuutosten samanaikaisuudessa on ollut huomattavia vaihteluita seurantajakson aikana.

Suomalaisten metsästäjien vapaaehtoistyönä keräämä aineisto metsäkantalintujen runsaudesta yli 50 vuoden ajalta on vertaansa vailla oleva aikasarja, jota muualla voidaan vain ihailla ja kadehtia. Aluksi loppukesäinen laskenta tehtiin reiteillä, jotka sijoituivat parhaille poikuemaille ja vaihtuivat jossain määrin vuodesta toiseen (mm. Rajala 1974); vuodesta 1989 alkaen käytössä ovat olleet

pysyvät riistakolmioiden linjat (Lindén ym. 1996, www.riistakolmiot.fi). Seurannan tulokset ovat olleet arvokkaita metsästyksen säätelyssä. Näin on ollut erityisesti viime vuosina, kun loppukesän tuloksia on voitu uunituoreina käyttää hyväksi arvioitaessa tulevan metsästykskauden mahdollisia metsästyksrajoituksia. Tämän mahdollisti vuoden 2011 riistahallintolaki, jossa metsästyksrajoitusten

toimeenpanovalta siirtyi maa- ja metsätalousministeriölle. Vuonna 2014 annetun asetuksen mukaan lyhyt tammikuinen teeren *Tetrao tetrix* pyyntijakso on mahdollinen Keski- ja Pohjois-Suomessa, mikäli riistakolmiolaskennat osoittavat teerikannan olevan elinvoimainen.

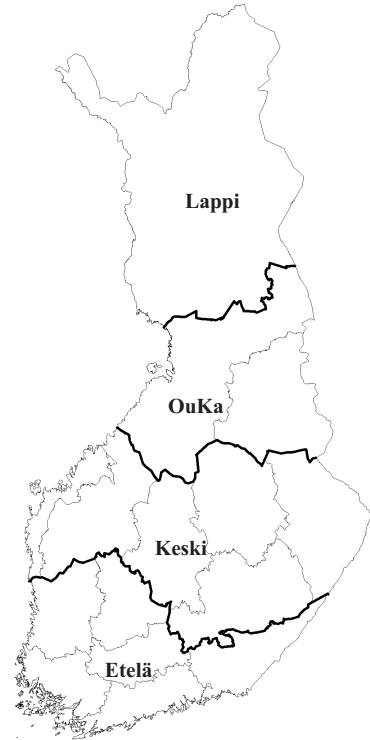
Seuranta-aineistoa on hyödynnetty korvaamattomana lähteenä monissa kansainvälisissä tutkimusjulkaisuissa, opinnäytetöissä, tietuolisissa suomenkielisisä kirjoituksissa ja harrastusalan lehdissä. Laskentatietoa on käytetty tutkittaessa kannanvaihtelujen dynamiikkaa (mm. Lindén 1988, Ranta ym. 1995, Lindström 1996), kantojen pitkäaikaismuutoksiin vaikuttavia tekijöitä (Helle & Helle 1991, Ludwig 2007, Sirkiä ym. 2010), vertailuissa naapurimaihin (Helle ym. 2003) sekä petojen vaikutuksen ja runsauden analyyseissä (Kurki 1999, Kauhala & Helle 2002, Kojola ym. 2014). Sitä riistakolmiolaskentojen arvokasta ominaisuutta, että jokainen havainto paikannetaan täsmällisesti kartalle, on käytetty hyväksi monissa elinympäristönvalinnan ja maisemaekologian tutkimuksissa (mm. Kurki 1997, Miettinen 2009).

Tässä kirjoituksessa tarkastelemme eräitä piirteitä tästä 52 vuoden mittaisesta kanalintujen runsauden laskenta-aineistosta. Lintutiheyksien ja kannan rakennetunnusten yleiskehityksen kuvaamisen lisäksi olemme kiinnostuneet kahdesta kysymyksestä. Vuosikymmeniä sitten kanalintukantoja luonnehti jaksoittainen kannanvaihtelu eli sykliisyys, joka kuitenkin hävisi tai ainakin vakavasti häiriytyi 1990-luvulla (esim. Ranta ym. 2004). Mitä uusin kertynyt aineisto kertoo sykliisyyden myöhemmästä kehityksestä? Toinen kiinnostuksemme kohde on se, miten lajin sisäinen alueiden välinen synkronia on ajan kuluessa muuttunut. Tällä tarkoitetaan sitä, miten samartyimisesti lajin tiheys on vaihdellut maan eri osissa. Ranta ym. (2004) analysoivat samaa aikasarjaa vuoteen 2003 asti ja he päätyivät siihen hämmästyttävään havaintoon, että 1960–70-luvuilla kaikilla lajeilla oli sängen korkea alueellinen synkronia, mikä sen jälkeen huomattavasti heikkeni.

Aineisto ja menetelmät

Laskennat ja aineisto

Reittilaskentojen (1964–1989) ja riistakolmioiden (1988–) menetelmät ovat Suomen Riistassakin useasti ja perusteellisesti kuvattu, emmekä kertaa aineistojen keruuta ja niiden vertailukelpoisuut-



Kuva 1. Tutkimusaluejako ja riistakeskusalueiden rajat (Etelä: Etelä-Häme, Kaakkois-Suomi, Pohjois-Häme, Satakunta, Uusimaa, Varsinais-Suomi; Keski: Etelä-Savo, Keski-Suomi, Pohjanmaa, Pohjois-Karjala, Pohjois-Savo, Rannikko-Pohjanmaa; OuKa: Oulu, Kainuu, Lappi; Lappi).

Fig. 1. Division of Finland into subareas used in the analyses. The boundaries of game administrative areas are shown.

ta tarkemmin (ks. Rajala & Lindén 1980, Lindén ym. 1989, 1996). Koko maan kattava 52-vuotinen aineistokokonaisuus on mittava ja kansainvälisestikin ainutlaatuinen: kolmihenkiset laskentaryhmät ovat vuosien mittaan liikkuneet maastossa yhteensä noin 900 000 km (taulukko 1).

Kannankehityksen yleismuutosten kuvaamisessa käytämme kolmea lintulaskenta-aineistoista saatavaa tietoa. *Kokonaistiheys* on laskennan tuloksesta suoraan johdettu yksilömäärä metsämaan neliökilometrillä; se pitää sisällään sekä aikuiset että poikaslinnut. Lisääntymisen onnistumista kuvaava *poikasosuus* on yksinkertaisesti samana kesänä syntyneiden osuus kaikista havaituista yksilöistä. *Säilyvyys* on loppukesän laskennassa havaittujen vanhojen lintujen osuus edellisvuoden



Pyyn lisääntymismenetyks on parantunut huomattavasti Etelä-Suomessa viimeisten 25 vuoden aikana, samoin metson ja teeren poikastuotanto on parantunut. Kuva: Veli-Matti Väänänen.

The reproductive success of hazel grouse has markedly improved during the past 25 years in Southern Finland, and the same holds true for capercaillie and black grouse. Photo: Veli-Matti Väänänen.

kaikista havaituista yksilöistä. Varsinkin säilyvyys on tilanneriippuvainen sikäli, että korkeiden lintutiheyksien vuosia, jolloin poikasten osuus on suuri, seuraa yleensä suhteellisesti heikompi säilyvyys nuoren ikäluokan korkeamman kuolevuuden takia. On menetelmiä tämän vaikutuksen kontrolloimiseksi, mutta pitäydymme tässä yksinkertaisessa ratkaisussa senkin vuoksi, että pitempää aikasarjaa tasapainottavat vuoroin heikommat ja vuoroin paremmat vuodet.

Alueellisten erojen esille saamiseksi olemme jakaneet Suomen neljään etelä-pohjois-suuntaiseen vyöhykkeeseen (kuva 1). Jakoon on useita erilaisia mahdollisuuksia, ja itä-länsi-suuntaistakin vaihtelua on (mm. Lindén & Rajala 1981, Ludwig ym. 2012). Päädyimme kuitenkin tässä monesti käytettyyn aluejakoon. Tarkastelumme kohteena ovat metsäkanalinnuista lähes koko maassa esiintyvät metso *Tetrao urogallus*, teeri ja pyy *Bonasa bonasia*, pohjoiseen keskittyvä riekko *Lagopus lagopus* ei.

Kannanvaihtelun jaksoittaisuus

Syklisyyden kuvaamisen perusmenetelmä on autokorrelaatioanalyysi (ACF, *autocorrelation analysis*, Nisbet & Gurney 1982). Siinä aikasarjaa läpikäydään siten, että ensin lasketaan korrelaatio perättäisten vuosien välillä (aikaviive yksi

vuotta), seuraavaksi siten että aikaviive on kaksi vuotta (ensimmäistä vuotta verrataan kolmanteen, toista neljanteen jne.), ja näin käydään läpi koko aikasarja (kanalintuanalyyseistä, ks. esim. Lindén 1989). Olemme jakaneet aikasarjan kolmeen yhtä pitkään jaksoon (17–18 vuotta), jotta mahdolliset muutokset dynamiikan luonteessa tulisivat esille. Syvemmälle aikasarja-analyyysiin emme tässä yhteydessä pureudu, eikä sen kysymyksen ratkaisu, onko populaatio ehdottomasti syklinen tai epäsyklinen, ole yksinkertainen (ks. Royama 1992). Tehokkaampiakin analyysimenetelmiä on (mm. vawelet-analyysi, Cazelles ym. 2008), mutta usein aikasarjan lyhyys on suurin puute myös edistyneempien menetelmien käytölle.

Esityksen tiivistämiseksi käytämme syklistyys-tarkastelussa metson, teeren ja pyyn yhteistiheyttä. Lajien tiheyden vaihtelu on tutkimusjakson aikana ollut huomattavan saman rytmistä, joten tämä on perusteltua. Yhteensopivuutta parantaa vielä se, että mahdollinen laskeva (tai nouseva) trendi on poistettu ja analysoitavana on ”puhdas” lyhyt-aikaisdynamiikka. Eri alueiden ja lajein aikasarjojen vertailussa (4 aluetta, 3 lajia) 12:sta lajiparin korrelaatioista 9 on tilastollisesti erittäin merkitsevää ja 2 merkitsevää; vain teeren ja pyyn aikasarjat Lapissa eivät ole merkitsevästi korreloituneet, mikä epäilemättä johtuu lajien vähälukuisuudesta (pienestä aineistokoosta) siellä (taulukko 2).

Alueiden välinen synkronia

Kuvaamme lajin sisäistä alueellista synkroniaa eli sitä miten samassa rytmisessä tiheydet vaihtelevat maan eri osissa, niin sanotun liukuva aikaikkuna -menetelmän (*sliding time window*) avulla (ks. Ranta ym. 1997). Ranta ym. (2004) analysoivat samalla menetelmällä vastaavaa aikasarjaa vuoteen 2003 asti ja he havaitsivat tuon aikajakson aikana huomattavaa kannan sisäisen alueellisen synkronian laskua kaikille kolmella metsäkanelintulajilla. Tästä analyysistä poiketen käytämme 10 vuoden liukuvaa ikkunaa (heillä 20 vuotta) tarkentaaksemme ajallisten muutosten kuvausta. Analyysi aloitetaan 10-vuotiskaudesta 1964–1973. Lähtöaineistona ovat eri lajien (trendipoistetut) tiheydet maan 15 riistankeskuksen alueella. Siitä lasketaan kaikki alueiden väliset parittaiset korrelaatiot, joita on 105; näiden keskiarvo kuvaa lajin keskimääräistä alueellista synkroniaa tuossa ajanjaksossa. Seuraavaksi sama toistetaan seuraavalle aikaikkunalle (1965–74), ja niin edelleen. Koko aikasarjan läpikäynti tuottaa 43 perättäistä ajanjaksoa eli 4 515 korrelaation informaation jokaiselle lajille.

Kantojen muutosten pääpiirteet

Kokonaistiheyttä voidaan jokseenkin turvallisesti kuvata koko jakson osalta, sillä vanha poikuearviointi- ja riistakolmiomenetelmä antavat siitä melko yhtäläisen kuvan (Lindén ym. 1989). Kokonaisuutena muutossuhteet ovat hyvin samat kuin tulokset Suomen pesivän maalinuston alkukesän lintulaskennoissa (mm. Väisänen & Lehikoinen 2012) tai talvilintulaskennoissa (ks. www.luomus.fi/talvilintulaskennat). Poikasosuus on riistakolmiolaskennoissa pysyvästi ja selvästi pienempi kuin vanhoissa poikuearvioinneissa. Ero johtuu siitä, että satunnaisemmin sijoittuvissa riistakolmioissa on myös lajien kannalta heikompi ympäristöjä (Lindén ym. 1989). Säilyvytydet sitä vastoin ovat kolmioilla keskimäärin hieman korkeammat kuin vanhassa aineistossa. Tulos on odottamaton, eikä yksinkertaista selitystä ole helppo löytää. Menetelmäeroista johtuen turvallisinta on tarkastella muutoksia kummankin ajanjakson sisällä. Tiivistetty esitys alla tukeutuu tietoon kuvassa 2 ja taulukossa 3.

Metsotiheydet laskivat tuntuvasti Lapin eteläpuolisissa Suomessa aikajaksolla 1964–88), mutta

Taulukko 1. Metsäkanelintujen linjalaskentakilometrien määrä tutkimusalueilla poikuearviointien (1964–88) ja riistakolmiolaskentojen (1989–2015) vuosina.

Table 1. Total lengths (km) of late summer line transect counts by regions during brood counts (1964–88) and wildlife triangle counts (1989–2015).

	Poikuearviointit Brood counts 1964–1988	Riistakolmiolaskennat Wildlife triangles 1989–2015
Lappi, Lapland	33 753	55 824
OuKa, Oulu–Kainuu	100 315	69 480
Keski, Central	242 618	82 776
Etelä, Southern	229 674	82 248
Yhteensä, Total	606 362	290 328

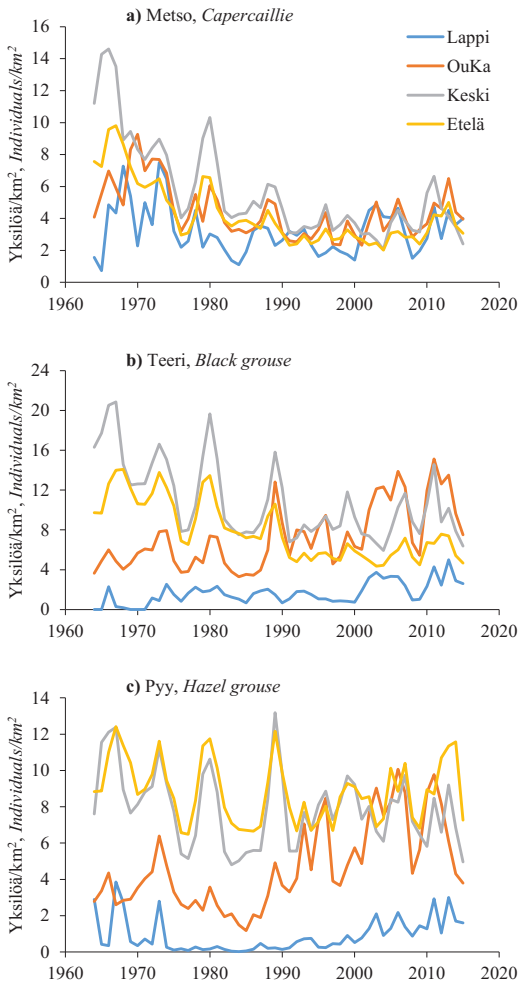
Taulukko 2. Metson, teeren ja pyyn parittaiset (trendipoistettujen) tiheyksien väliset korrelaatiot tutkimusalueilla (ks. kuva 1) vuosina 1964–2015 Korrelaatioiden tilastolliset merkitsevyydet osoitettu symbolein: ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

Table 2. Pairwise correlations between trend-eliminated time series of the studied species by sub-areas during 1964–2015. Statistical significance is shown by symbols: ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

	Metso vs. teeri, <i>Capercaillie</i> vs <i>Black grouse</i>	Metso vs. pyy, <i>Capercaillie</i> vs <i>Hazel grouse</i>	Teeri vs. pyy, <i>Black grouse</i> vs <i>Hazel grouse</i>
Lappi, Lapland	0.503 ***	0.451 **	0.153
OuKa, Oulu–Kainuu	0.572 ***	0.405 **	0.760 ***
Keski, Central	0.867 ***	0.714 ***	0.845 ***
Etelä, Southern	0.764 ***	0.718 ***	0.821 ***

kolmioiden kaudella suunta on ollut merkitsevästi toinen. Teeritiheydet alenivat Etelä- ja Keski-Suomessa aikaisemmalla jaksolla mutta kohosivat Lapissa. Kolmiokaudella kasvava suuntaus on vallitseva pohjoisessa. Pyytiheydet alenivat koko maassa 1960-luvulta 1980-jälkipuolelle, sen jälkeen kehityssuunta näyttää muuttuneen; Pohjois-Suomessa havaitaan vahvaa kasvua. Poikuearviointikauden trendit ovat hieman liian ”synkät” sen vuoksi, että tarkastelujakso päättyy vuoden 1988 syvään aallonpohjaan, juuri ennen viimeistä todellista syklistä huippuvuotta 1989.

Poikasosuuden vuosivaihtelu on ollut huomattavan suurta koko puolen vuosisadan seurannan aikana. Merkitseviä pitkäaikaismuutoksia ovat olleet vain metson, teeren ja pyyn poikasosuuden kasvu



Kuva 2. Metson (a), teeren (b) ja pyyn (c) keskimääräiset tiheydet (yksilöä metsämaan km²:llä) tutkimuksen neljällä osa-alueella aikajaksolla 1964–2015.

Fig. 2. Mean densities (individuals per km² forest land) of capercaillie (a), black grouse (b) and hazel grouse (c) in the four areas of Finland during 1964–2015.

riistakolmioiden aikakaudella eteläisimmässä Suomessa. Poikuearviointien vuosina poikasosuus pieneni 10 tapauksessa 12:sta (3 lajia, 4 aluetta) ja kasvoi kahdessa. Riistakolmiokaudella kasvuja ja vähenemisiä on yhtä paljon (6 ja 6).

Säilyvyys on poikasosuuden tapaan voimakkaasti vaihteleva. Pitkäaikaisuutoksia ei kuitenkaan ole, eikä merkitseviä muutossuuntia ole enempää kuin tuon kokoiseen mittausten joukkoon sattumaltakin tulisi (yksi 24:stä). Sellainen koko-

naiskuva kuitenkin aineistosta piirtyy, että vanhemmalla kaudella parantuneet (joskaan ei-merkitsevät) säilyvydyt olivat vallitsevia (10 kasvua vs. 2 pientymistä), kun taas kolmiokaudella laskevat suuntaukset ovat olleet enemmistönä (4 vs. 8).

Syklisyys

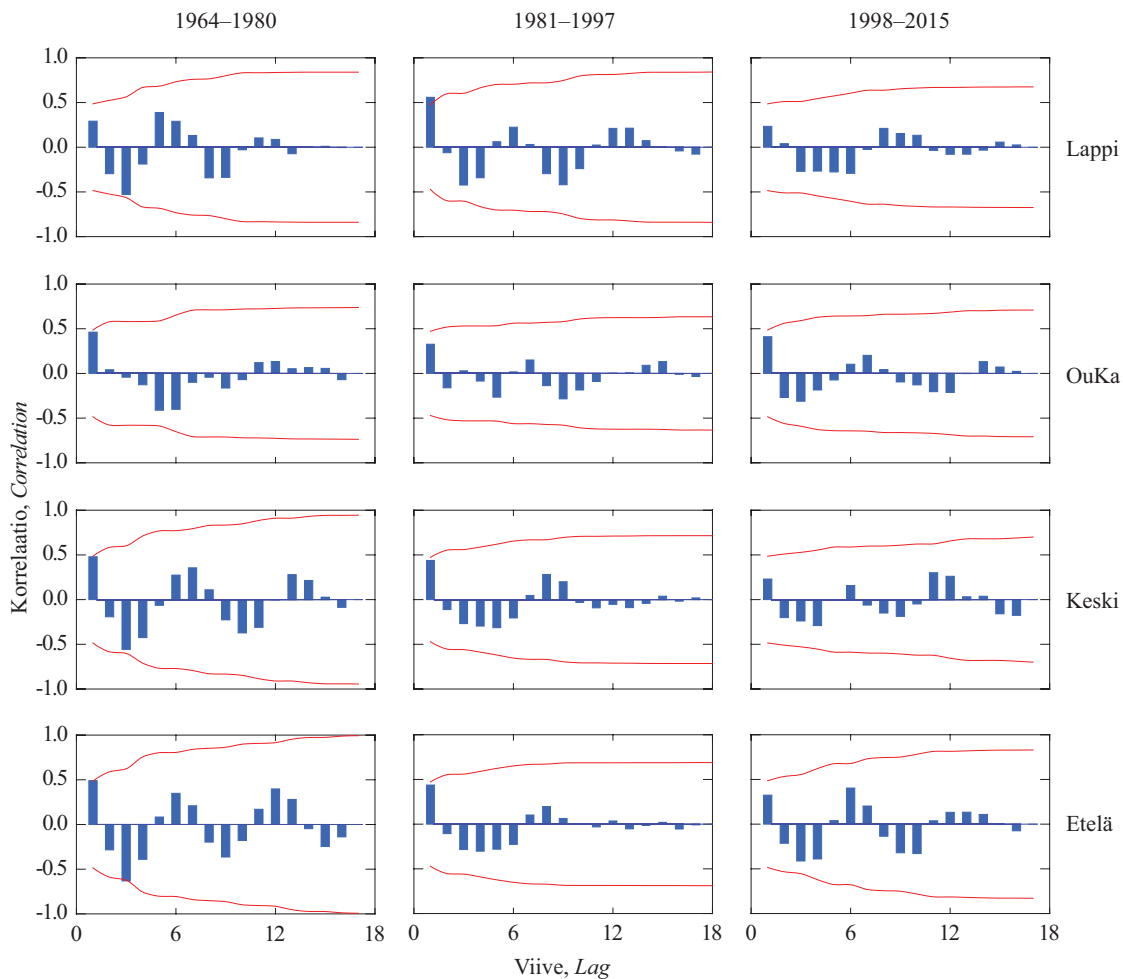
Varhaisimmalla vertailujaksolla (1964–80) syklisyys oli selkeää eteläisessä ja keskisessä Suomessa, ja kannanvaihteluajan pituus oli 6–7 vuotta (kuva 3). Perättäisten vuosien tiheydet olivat vahvasti positiivisesti korreloituneet ja kolmen vuoden aikaviiveellä negatiiviset korrelaatiot olivat voimakkaimmat. Myös Lappia luonnehti syklisen säännöllisyys, ja aineisto viittaa edellisiä hieman lyhempään sykkipituuteen, kuten on todettu aikaisemmissakin selvityksissä (mm. Lindén 1989). Sitä vastoin Oulun-Kainuun vyöhykkeellä jaksoittaisuus oli heikkoa, ja autokorrelaatiokeren viittaa pidempään vaihteluajalle.

Toisella tarkastelujaksolla (1981–97) Lapin tilanne oli entisen kaltainen: saman aaltopituuden sykli oli voimissaan. Oulun-Kainuun vyöhykkeellä kannanvaihtelun säännönmukaisuus oli edellistäkin jaksoa heikompaa. Keskisellä ja eteläisellä alueella, mitkä keskenään näyttävät hyvin samanlaisina, edeltävän jakson rytmi oli kadonnut; aivan säännötöntä se ei ollut vielä, mutta syklin pituus oli selvästi kasvanut.

Tuoreimmalla aikajaksolla (1998–2015) eteläisimmän vyöhykkeen sykli rytmitti näyttää palanneen, ja se on aivan yhtä selvää kuin aikavälillä 1964–80. Keskisessäkin Suomessa paluuta vanhaan malliin on havaittavissa, mutta se ei ole yhtä selvä kuin etelässä. Oulun-Kainuun osalta tilanne vaikuttaa edelleen yhtä epäsäännölliseltä kuin kahtena aikaisempanakin jaksona. Lapissa aikaisempien vuosikymmenten rytmisyys on jatkunut, mutta jakson pituus on pidentynyt selvästi noin 10 vuoden mittaiseksi.

Alueiden välinen synkronia

Liukuvan aikaikkuna -analyysin heijastama kuva lajien sisäisen synkronian muutoksista paljastaa mielenkiintoisia asioita (kuva 4). Eri lajien tulokset ovat sängen yhdenmukaiset lukuun ottamatta 1980-lukua ja 1990-luvun alkua. Metson ja teeren kuvaajat olivat tuolloin samansuuntaisesti kasvavia, vaikkakin selvästi eri tasoilla, kun taas pyyllä



Kuva 3. Metson, teeren ja pyyn yhteistiheyden autokorrelaatioanalyysin tulokset kolmelle eri ajanjaksolle ja neljälle tutkimuksen osa-alueelle (ks. yksityiskohdista teksti).

Fig.3. Results of the autocorrelation analyses of the combined density of capercaillie, black grouse and hazel grouse during three time periods of the study by sub-areas (see text for details).

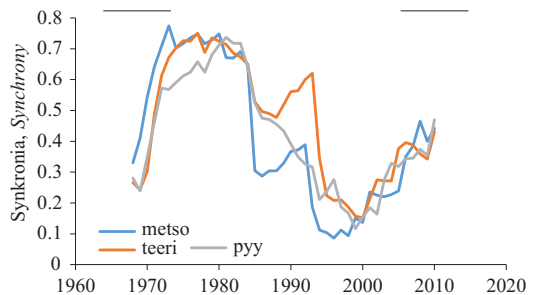
Taulukko 3. Yhteenvedo lintutiheyksien ja kannanrakenteen kehityssuunnista ja niiden tilastollisesta merkitsevyydestä erikseen jaksoille 1964–1988 (poikuearviointit) ja 1989–2015 (riistakolmiot). Trendin kasvava suunta on kuvattu ↗- ja lasku ↘-symboliilla. Trendin merkitsevä poikkeaminen nolasta on kuvattu symbolein: ⁰ = $P < 0.1$, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$ (TRIM-analyysi, Pannekoek & Strien 2005).

Table 3. Summary of trends in population density, percentage of young and survival by subareas separately for brood counts (1964–1988) and wildlife triangle counts (1989–2015). Decrease/increase of the trend shown by arrows and its significance by symbols ⁰ = $P < 0.1$, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$ (TRIM analysis, Pannekoek & Strien 2005).

		Lintutiheys		Poikasosuus		Säilyvyys	
		1964–88	1989–2015	1964–88	1989–2015	1964–88	1989–2015
Metso <i>Capercaillie</i>	Lappi	↘	↗*	↗	↘	↗	↗
	OuKa	↘**	↗**	↘	↘	↗	↗
	Keski	↘***	↗	↘	↗	↗*	↘
	Etelä	↘***	↗*	↘	↗*	↗ ⁰	↘
Teeri <i>Black grouse</i>	Lappi	↗**	↗***	↘	↘	↘	↗
	OuKa	↘	↗*	↗	↘	↘	↗
	Keski	↘***	↘	↘	↗	↗	↘
	Etelä	↘**	↘	↘	↗*	↗	↘
Pyy <i>Hazel grouse</i>	Lappi	↘	↗***	↘	↘	↗	↘
	OuKa	↘	↗ ⁰	↘	↗	↗	↘
	Keski	↘	↘	↘	↘	↗	↘
	Etelä	↘	↗	↘	↗*	↗ ⁰	↘

oli synkroniassa vahvasti laskeva suuntaus. Ranta ym. (2004) löysivät analyysin päätulokseksi (20 vuoden aikaikkunalla) synkronian asteen voimakkaan laskun 1970-luvulta 1990-luvulle, mutta tässä käytetty lyhyempi ikkuna välittää hienopiirteisemmän kuvan. Paitsi em. keskimääräinen synkronian lasku, selvinä erottuvat aikajakson alun huomattava sisäisen synkronia kasvu ja samoin voimakas kasvusuuntaus 1990-luvun lopulta lähtien.

Viimeisten 10 vuoden aikainen kannanvaihtelun alueellinen samankaltaisuus on suunnilleen samalla tasolla kuin 20 ja 40 vuotta aikaisemmin, mutta tällä välillä nähdään suuremman ja myös alhaisemman synkronian vaiheita. Heijastavatko kannanvaihtelun samanaikaisuuden muutokset lajien tiheyden muutoksia? Kun 10-vuotis-ajanjaksojen keskimääräistä synkronia-astetta ja keskimääräistä lintutiheyttä verrataan, löydetään voimakkaita yhteyksiä. Metsolla ja teerellä korrelaatio on positiivinen ja hyvinkin merkitsevä ($r = +0.597$, $P < 0.001$ ja $r = +0.415$, $P < 0.01$), pyyllä yhteys on myös merkitsevä mutta negatiivinen ($r = -0.390$, $P < 0.05$). Tulokset ovat vaikeasti selitettäviä; kuvien (2 ja 3) vertailukaan ei juuri syvennä ymmärtämistä.



Kuva 4. Metso-, teeri- ja pyykantojen sisäisen synkronia liukuva aikaikkuna -menetelmän (10 vuoden ikkuna) kuvaama ajanjaksolle 1964–2015. Kuvan jokainen piste vastaa riistanhoitopiireittäin (riistakeskusalueittain) laskettujen parittaisten korrelaatioiden keskiarvoa. Vaaka-asteikko on kohdistettu siten, että piste on vaaka-akselilla 10-vuotis-jakson puolivälissä. Kuvan yläosan kaksi vaakapalkkia havainnollistavat ensimmäistä (1964–73) ja viimeistä (2006–2015) 10-vuotista ikkunaa.

Fig. 4. Synchrony in capercaillie, black grouse and hazel grouse time series from 15 game management districts in Finland (see Fig. 1). The curves indicate averaged synchronies from 10-year sliding windows. The value for each window on the x-axis is placed to the mid-point of the time window. The horizontal bars above denote visualize the first (1964–73) and last (2006–2015) 10-year windows.



Teeri oli 50 vuotta sitten selvästi runsain metsäkanalintumme, mutta viime vuosina se on ollut jotakuinkin yhtä runsas kuin pyy. Kuva: Veli-Matti Väänänen.

Fifty years ago, black grouse was clearly the most abundant grouse species, but during recent years it has been as abundant as hazel grouse. Photo: Veli-Matti Väänänen.

Keskimääräisen synkronia-asteen muutokset jopa kahden perättäisen 10-vuotisjakson välillä ovat silmiinpistäviä. Metsolla jyrkät pudotukset (ks. kuva 4) ajoittuvat jaksojen keskikohdilta vuosien 1984 ja 1985 sekä 1992 ja 1993 välille ja teerellä välille 1993 ja 1994. Näihin arvoihin vaikuttavat siis aikasarjan viisi edeltävää ja viisi myöhempää vuotta. Suuri erotus kahden perättäisen jakson välillä on yllättävää sen vuoksi, että perättäisissä 10-vuotisjaksoissa aineistopohja on valtaosaltaan sama. Kun 10 vuoden aikaikkunasta siirrytään seuraavaan, alueet–vuodet-matriisiin 150 tiheysluvusta uusin vuosi korvaa vanhan eli vain 1/10 tiheysarvoista vaihtuu. Parittaisten korrelaatioiden laskemiseen tämä kuitenkin vaikuttaa, ja jokaisen korrelaation arvo muuttuu. Jyrkät alueellisen synkronian laskut eivät kuitenkaan näytä liittyvän runsauden välittömiin äkillisiin muutoksiin. Alueiden välisen synkronian muutosten huolellinen erittely ja ymmärtäminen vaativat selvästikin yksityiskohtaisempia analyysejä.

Johtopäätöksiä

Aikaisempien yhteenvetojen (mm. Helle ym. 2003, Ranta ym. 2004) päivitykseksi lintukantojen viimeisen 10 vuoden aikainen kehitys ei pidä sisällään mitään dramaattisia käänteitä. Kaikkien lajien selvä joskin lievä runsastuminen Pohjois-Suomessa, varsinkin Lapissa, on jatkunut. Metsolla maan eri osien välillä oli huomattavia eroja tiheydessä, jopa moninkertaisia, ennen 1980-luvun puoliväliä, mutta sen jälkeen eri alueiden tiheydet ovat olleet olennaisesti samalla tasolla. Tässä on kuitenkin hyvä muistaa se, että laskentatulokset kertovat lintutiheydestä laskenta-alueilla, metsämaalla, ei koko alueella keskimäärin. Teerellä huomattava pitkäaikaissuuntaus on se, että 1960–70-luvuilla sen tiheydet Oulun-Kainuun alueella olivat selvästi maan keskiarvoja alhaisempia, mutta useimpina viime vuosina valtakunnan korkein alueellinen tiheys havaitaan siellä. Kokonaisaineisto viittaa siihen, että tarkastelujakson alkuvuosikymmenten

aikainen poikastuoton alentuminen olisi jakson loppupuolella päättynyt mutta säilyvyys sitä vastoin heikentynyt.

Kannan koon muutos muotoutuu syntyvyyden ja kuolevuuden erosta, mikäli tulo- tai lähtömuuttoa ei ole. Laskentatuloksista saatava tieto (poikasosuus, säilyvyys) ei ole niin tarkkaa, että näiden muutosten pohjalta voitaisiin täysin ennustaa tuleva kannan kehitys. Vaikka poikasten osuus loppukesällä kuvaa hyvin edeltäneen lisääntymiskauden onnistumista, on vielä monta mutkaa ennen kuin tämä ikäluokka on lisääntymisiässä. Säilyvyys on edellistäkin epäsuorempi mitta, vaikka jotain se kuolevuudesta kertookin. Osaltaan tämä johtuu siitä, että se pitää sisällään sekä aikuisten että poikaslintujen säilymiseen seuraavaan kesään. Äärimmäinen esimerkki on pyy Lapissa, missä sen tiheys on riistakolmiojaksolla merkitsevästi kasvanut, vaikkei poikasosuus sen paremmin kuin säilyvyyskään ole merkitsevästi muuttunut.

Löysimme lievää tukea ajatukselle, että 1960–80-lukujen säännöllinen lintukantojen sykliisyys, joka häiriytyi joksikin ajaksi, osoittaa palautumisen merkkejä. Eri lähteistä on arvioitu, laskentahistorian alkupuolen sykliisyys olisi ollut vallalla ainakin 1920-luvulta alkaen (Lindström 1996). Myyräkantojen sykliisyys on hienosti dokumentoitu pitkältä ajalta Suomesta ja muista Pohjoismaista (mm. Hansson & Henttonen 1985). Näilläkin syklit häiriytyivät tai jopa katosivat 1980-luvun puolivälistä alkaen (Henttonen ym. 1987, Hanski & Henttonen 1996). Myös muilta alueilta ja muista eliöryhmistä on raportoitu säännöllisen kannanvaihtelun häviämisestä (mm. Ims ym. 2008). Syyt häiriöihin on haettu useasta suunnasta, mutta useimmiten on päädytty ilmaston muutoksen suoriin tai välillisiin vaikutuksiin (ks. Yoccoz ym. 2001). Viitteitä tästä on Ludwigin (2007) tutkimuksessa teerestä Keski-Suomessa. Yksinkertaista selitystä ei kuitenkaan ole vaan päinvastaistakin on esitetty. Etelä-Suomessa tehty tutkimus on osoittanut, että hävinnyt myyräsykli palasi entiselleen, vaikka ilmastossa jatkui sama muutos kuin niinä aikoina, jolloin säännönmukainen syklinen vaihtelu häiriytyi (Brommer ym. 2010).

Muutokset kannanvaihtelun alueellisessa samanaikaisuudessa ovat kiinnostavia. Tämän synkronia-asteen muutokset näyttävät aaltoilevan (kuva 4), mutta alueellisen kannanvaihtelun samanaikaisuuden syklistä on varhaista puhua, ja aallot ovat hyvin pitkiä. Keskimääräisen syn-

kronian vaihtelut näyttävät olevan yhteydessä lajien tiheyksien vaihteluihin. Vallitsevan käsityksen mukaan (Lindén 1989, Lindström 1997, Ranta ym. 2006) selkeä sykliisyys edellyttää – tai sitä vahvasti edesauttaa – voimakas lajinsisäinen ja myös lajienvälinen synkronia. Kannanmuutosten alueellista samanaikaisuutta muovaaviksi tekijöiksi on esitetty useita mahdollisuuksia. Näitä voivat olla esimerkiksi niin sanottu Moranin efekti (ulkoisen häiriön, kuten poikkeavat sääolot), dispersaali (yksilöiden levittäytyminen), pedot sekä taudit ja loiset (mm. Ranta ym. 2006). Kaikista näistä on esimerkkejä jostain lajista ja mittakaavasta, mutta hyväksytyä yleiskäsitystä ei ole. Aikasarjan piteneminen ja aineiston kärsivällinen analysointi voi tuoda lisävalaistusta tähän mielenkiintoiseen ja ekologisesti tärkeään kysymykseen. Alueellisen kannanvaihtelun säännönmukaisuuksien ymmärtäminen voi hyödyttää myös lintukantojen metsästysverotuksen suunnittelua.

Kiitokset. Lämpimät kiitokset kaikille jättiläismäisen aineiston keräämiseen osallistuneille, työ on vaatinut kolmihenkisiltä ryhmiltä lähes miljoonan kilometrin taivalluksen maastossa! Veli-Matti Väänänen ja kahden anonyymien arvioijan valppaat huomiot ja parannukset kohensivat tekstiä huomattavasti niin asiasisällön kuin ilmaisun osalta.

Summary: Changes in Finnish grouse populations during the past half-century

There is a long tradition in the nation-wide monitoring of forest grouse in Finland and the changes in species population densities are exceptionally well known. These data have been utilized in hunting regulations, but the accumulated data have also been used diversely in research. This article summarizes the main changes in the populations of capercaillie *Tetrao urogallus*, black grouse *Tetrao tetrix* and hazel grouse *Tetrastes bonasia* during the 52-year monitoring, from 1964 to 2015. In addition, we are interested in the cyclicality of populations. Cycles dominated the dynamics during the first decades of the period, but waned during the 1980s and 1990s. What has happened to the dynamics since then? The areal synchrony of the species is also one of our interests.

Three-person line transects have been used in the former (brood counts, 1964–88) and present monitoring (wildlife triangle counts, 1989–). The field teams have covered approximately 900 000 km during the entire monitoring period (Table 1). We concentrate here on density (inds/km² forest land), juvenile proportion (%) and survival, which is the density of adults compared with the previous year's total density (adults and juveniles combined). Finland is divided into four zones (Fig. 1). Cyclicality has been studied using autocorrelation function analysis (ACF). The whole period has been divided into three periods of equal length

(17–18 years) to describe temporal changes in dynamics. We use here the combined density of the three species, since their temporal dynamics are highly positively correlated (Table 2). The spatial synchrony within-species is analyzed using the 10-year sliding time window method. Within each time window the pair-wise correlations of densities between 15 game management districts are calculated and their mean is used as a measure of average synchrony for that period; the whole time series consists of 43 consecutive sliding 10-year windows.

Capercaillie densities decreased considerably in southern and central Finland during the 1960–1980s, but since then the trend has been rather the opposite. Black grouse densities similarly decreased first, but tended to increase in the north. Hazel grouse shows broadly the same pattern, but in northern Finland its density has increased strongly (Fig. 2, Table 3).

The only marked trends in juvenile proportions are increases in all three species in southern Finland during the wildlife triangles, i.e. from approximately 1990 to now. During the period 1964–88 there was a tendency towards smaller proportions of young, but with no significant single correlations. No statistically significant trends in survival have been observed during either of the counting periods. Increased survival trends (although non-significant) dominated the brood counting period, whereas decreasing trends tend to prevail during the wildlife triangles.

Cyclicity was clear in southern and central Finland during the period 1964–80, and the cycle length was 6–7 years (Fig. 3). Clear cyclicity was also observed in Lapland, whereas unregular dynamics dominated in Oulu–Kainuu. During the period of 1981–97, the same patterns remained in the two northern areas. In the southern and central part of the country, in turn, the regular cycles waned. During the most recent period, 1998–2015, the regular cyclicity pattern seems to return in the south, and some hints of the same can be seen in central Finland also. The two most northern areas remain as they used to be.

The within-species spatial synchrony of the species are basically similar and major changes have occurred in the average synchronies (Fig. 4). Synchrony first increased, then decreased considerably from the 1970s to the 1990s, and a steady increase has again been observed since then. Changes in average synchrony even between consecutive years (between two consecutive sliding 10-year time windows) can be striking. There are strong connections between average synchrony and mean species density: for capercaillie and black grouse the correlation is positive and highly significant, in hazel grouse also significant but negative. The results are difficult to explain, and the underlying causal mechanisms at various spatio-temporal scales calls for deeper research.

Kirjallisuus/References

Brommer, J.O., Pietiäinen, H., Ahola, K., Karell, P., Karstinen, T. & Kolunen, H. 2010: The return of the vole cycle in southern Finland refutes the generality of the loss of cycles through 'climatic forcing'. – *Global Change Biology* 16:577–586.

- Cazelles, B., Chavez, M., Berteaux, D., Ménard, F., Vik, J.O., Jenouvrier, S. & Stenseth, N.C. 2008: Wavelet analysis of ecological time series. – *Oecologia*: 156: 287–304.
- Hanski I. & Henttonen, H. 1996: Predation on competing rodent species: a simple explanation of complex patterns. – *Journal of Animal Ecology* 65: 220–232.
- Hansson L. & Henttonen H. 1985: Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover. – *Oecologia* 67: 394–402.
- Helle, P. & Helle, T. 1991: Miten metsäarakenteen muutokset selittävät metsäkanalintujen pitkään aikavälin kannanmuutoksia? (Summary: How do changes in forest structure explain recent changes in Finnish grouse populations?). – *Suomen Riista* 37: 56–66.
- Helle, P., Belkin, V., Bljudnik, L., Danilov, P.I. & Jakimov, A. 2003: Metsäkanalintukannat Suomessa ja Venäjän Karjalassa (Summary: Changes in grouse populations in Finland and Russian Karelia during recent decades). – *Suomen Riista* 49: 32–43.
- Henttonen, H., Oksanen, T., Jortikka, A. & Haukialmi, V. 1987: How much do weasels shape microtine cycles in the northern Fennoscandian taiga. – *Oikos* 50: 353–365.
- Ims, R.A., Hende, J.-A. & Killengreen, S.T. 2008: Collapsing population cycles. – *Trends in Ecology and Evolution* 23: 79–86.
- Kauhala, K. & Helle, P. 2002: The impact of predator abundance on grouse populations in Finland – a study based on wildlife monitoring counts. – *Ornis Fennica* 79: 14–25.
- Kojola, I., Helle, P., Heikkinen, S., Lindén, H., Paasivaara, A. & Wikman, M. 2014: Tracks in snow and population size estimation: the wolf *Canis lupus* in Finland. – *Wildlife Biology* 20: 279–284.
- Kurki, S. 1997: Spatial variation in the breeding success of forest grouse: the role of predation in fragmented boreal landscapes. – Ph.D. thesis, University of Turku, Turku, Finland.
- Kurki, S. 1999: Metsäkanalintujen poikastuotanto pirstoutuneessa metsämaisemassa (Summary: Effects of forest fragmentation on breeding success of grouse). – *Suomen Riista* 45: 16–24.
- Lindén, H. 1988: Latitudinal gradients in predator-prey interactions, cyclicity and synchronism in voles and small game populations in Finland. – *Oikos* 52: 341–349.
- Lindén, H. 1989: Characteristics of tetraonid cycles in Finland. – *Finnish Game Research* 46: 34–42.
- Lindén, H. & Rajala, P. 1981: Fluctuations and long-term trends in the relative densities of tetraonid populations in Finland, 1964–77. – *Finnish Game Res.* 39: 13–34.
- Lindén, H., Wikman, M. & Helle, E. 1989: Metsäkanalintukannat 1988 - riistakolmioiden ja reittiarviointien vertailu (Summary: Tetraonid populations in Finland in 1988: A comparison between the route censuses and the wildlife triangles). – *Suomen Riista* 35: 36–42.
- Lindén, H., Helle, E., Helle, P. & Wikman, M. 1996: Wildlife triangle scheme in Finland: methods and aims for monitoring wildlife populations. – *Finnish Game Research* 49: 4–11.
- Lindström, J. 1996: Modelling grouse population dynamics. – Ph. D. thesis, University of Helsinki, Helsinki, Finland.

- Ludwig, G. X. 2007: Mechanisms of population declines in boreal forest grouse. – Ph. D. thesis, Department of Biological and Environmental Science, University of Jyväskylä, Jyväskylä, Finland.
- Ludwig, G., Helle, P., Siitari, H., Lindén, H. & Nurmi, J. 2012: Metson, teeren ja pyyn kannanvaihtelun alueellisista piirteistä Suomessa (Summary: Regional patterns in Finnish grouse populations during recent decades). – Suomen Riista 58: 90–96.
- Miettinen, J. 2009: Capercaillie (*Tetrao urogallus*) habitats in managed forests – the current status, threats and possibilities. – Ph. D. thesis, Faculty of forest sciences, University of Joensuu, Dissertations Forestales 90, Joensuu, Finland.
- Nisbet, R.M. & Gurney, W.S.C 1982: Modelling population fluctuations. –Wiley, Chichester.
- Pannekoek, J. & van Strien, A. 2005: TRIM 3 manual (Trends and Indices for Monitoring data). – Statistics Netherlands, Voorburg, Netherlands.
- Rajala, P. 1974: The structure and reproduction of Finnish populations of capercaillie, *Tetrao urogallus*, and black grouse, *Lyrurus tetrix*, on the basis of late summer census data. – Finnish Game Research 35: 1–51.
- Rajala, P. & Lindén, H. 1980: Metsäkanalinnut 1974–77 sekä kannanmuutokset 1964 lähtien (Summary: Finnish tetraonid populations in 1974–77 and population trends in the period 1964–77 according to the August route-censuses). – Suomen Riista 28: 15–24.
- Ranta, E., Kaitala, V., Lindström, J. & Lindén, H. 1995: Synchrony in animal population dynamics. – Proceeding Royal Society London B. Biol. Sciences 262: 113–118.
- Ranta, E., Kaitala, V. & Lindström, J. 1997: Spatial dynamics of populations. – Teoksessa/In: Bascompte, J. & Solé, R.V. (toim./eds.), Modelling Spatiotemporal Dynamics in Ecology. Springer-Verlag, New York, pp. 45–60.
- Ranta, E., Helle, P. & Lindén, H. 2004: Kvantitatiivisten metsäkanalintuaineistojen neljä vuosikymmentä (Summary: Forty years of grouse monitoring in Finland). – Suomen Riista 50: 128–136.
- Ranta, E., Lundberg, P. & Kaitala, V. 2006: Ecology of populations. – Cambridge University press.
- Royama, T. 1992: Analytical population dynamics. – Chapman & Hall, London.
- Sirkiä, S., Lindén, A., Helle, P., Nikula, A., Knape, J. & Lindén, H. 2010: Are declining trends in forest grouse populations due to changes in the forest age structure? A case study of capercaillie in Finland. – Biological Conservation 143: 1540–1548.
- Väisänen, R.A. & Lehikoinen, A. 2012: Suomen pesivän maalinnuston pesimäkannan vaihtelut (Summary: Monitoring population changes of land bird species breeding in Finland in 1975–2012). – Linnut Vuosikirja 2012: 62–81.
- Yoccoz, N.G., 2001: Effects of food addition on the seasonal density-dependent structure of bank vole *Clethrionomys glareolus* populations. – Journal of Animal Ecology 70: 713–720.

Hyväksytty/Accepted 26.10.2015

Pekka Helle
Luonnonvarakeskus
Natural Resources Institute Finland
P.O. Box 413
FI-90014 Oulun yliopisto, Finland
e-mail: pekka.helle@luke.fi

Harto Lindén
Luonnonvarakeskus
Natural Resources Institute Finland
P.O. Box 2
FI-00791 Helsinki, Finland