

Avohakkuiden vaikutus maassa pesivien lintujen pesäpredaatioon – koepesätutkimus

Kotanen Janne, Holopainen Sari ja Väänänen Veli-Matti



Photo: Veli-Matti Väänänen

Lintujen lisääntymismenestykseen vaikuttavat monet tekijät. Pesien selviytyminen pedoilta on yksi tärkeimmistä, ja sitä on tutkittu vuosikymmeniä. Siitä huolimatta tietämys pesien ryöstön yleisyydestä ja ryöstäjistä erilaisissa ympäristöissä on vielä varsin puutteellista. Erityisesti vieraspetojen leviäminen ja runsastuminen ovat aiheuttaneet huolta suomalaisten metsäkanalintujen mahdollisuuksista selviytyä modernin metsätalouden muokkaamassa metsämaisemassa. Tässä artikkelissa selvitämme koepesien ja riistakameroiden avulla pesäpredaation voimakkuutta ja saalistajia karuilla yhtenäisillä metsäalueilla, joilla harjoitetaan tavanomaista metsätaloutta.

Pesien ryöstäminen eli pesäpredaatio on yksi tärkeimmistä lintupopulaatioiden menestykseen vaikuttavista tekijöistä, ja se kuuluu luontaisena osana peto–saalisvuorovaikutukseen (Newton 1998). Predaatio ohjaa lintujen elinkiertojen evoluutiossa muun muassa pesäpaikan valintaa, munamäärää, pesäpoikasajan pituutta sekä monia muita tekijöitä, jotka vaikuttavat lisääntymismenestykseen. Lintukannat ovat sopeutuneet saalistukseen, jolloin pitkällä aikavälillä lintukannan koko voi pysyä vakaana.

Pesien ryöstöä ja ryöstäjiä on tutkittu paljon, mutta vasta riistakamera-avusteiset tutkimukset paljastavat tarkkaa tietoa pesäpredaattoreista (esim. Andrén & Angelstam 1988, Andrén 1992, Larivière 1999, Jähren 2017, Krüger ym. 2018). Tuoreiden, riistakameroiden avulla tehtyjen, tutkimusten mukaan maassa pesivien lintujen pesiin kohdistuu pesäpredaatio, jonka suuruus eri ympäristöissä voi vaihdella paljon (Krüger ym. 2018, Holopainen ym. 2020a, 2021).

Pesäpredaation on havaittu olevan suurta kahden ympäristötyypin, kuten metsän ja pellon, reunalla, sillä reunan läheisyydessä olevat pesät joutuvat molempien alueiden petojen vaikutukselle alttiiksi (Andrén 1992, Kurki 1997). Andrénin (1992) mukaan tähän reunavaikutukseksi kutsuttuun ilmiöön vaikuttaa se, onko alue peltojen vai hakkuiden pirstomalla metsäalueella ja kuinka eri pedot käyttävät reunan rajaamia elinympäristöjä. Andrén (1992) ja Kurki ym. (1998) ovat todenneet, että metsien pirstoutuminen lisää mahdollisesti metsäkanalintujen pesiin ja poikasiin kohdistuvaa saalistusta. Saalistus voi lisääntyä joko petotiheyden kasvaessa tai sen myötä, että petojen todennäköisyys löytää pesiä on suurempi. Cox ym. (2012) havaitsivat, että osa petolajeista ryöstää pesiä enemmän reunan tuntumassa kuin metsässä tai avonaisella alueella.

Metsäkanalintuja uhkaavat monet nykyajan ilmentymät suoraan ja välillisesti. Esimerkkeinä ovat muun muassa elinympäristöjen pirstoutuminen eli fragmentoituminen sekä ilmastonmuutos, jotka ovat merkittäviä kanalintujen kuolleisuuteen epäsuorasti vaikuttavia tekijöitä (Kurki ym. 2000). Metsien pirstoutuminen tarkoittaa tapahtumasarjaa, jossa aiemmin yhtenäinen metsäalue jakautuu hakkuiden vuoksi pienemmiksi eri-ikäisten metsäkuvioiden laikuiksi. Metsokantojen vähenemisen ovat tutkimuksissa huomanneet muun muassa Wegge (1978) sekä Helle ja Helle (1991). Yhdeksi syyksi on arveltu metsätalouden aiheuttamaa vanhojen metsien pirstoutumista ja vähenemistä. Hakkuiden pirstoessa metsämaisemaa edellä esitetyt ilmiöt liittyvät tiiviisti yhteen. Avohakkuilla ei vain lisätä metsänreunan määrää, vaan kuten Henttonen (1989) on todennut, ne vaikuttavat ja mahdollisesti lisäävät myös myyrien ja niitä saalistavien petojen määrää. Metsät ovat monelle uhanalaiselle ja Punaisen listan lajille merkittäviä elinympäristöjä (Hyvärinen ym. 2019). Hakkuut, ja etenkin avohakkuut, köyhdyttävät metsäluonnon monimuotoisuutta ja muuttavat metsäekosysteemiä (Kurki 1997, Hyvärinen ym. 2019).

Metsäkanalinnut tekevät pesänsä maahan ja se voi sijaita lähes missä vain (Storaas & Wegge 1987). Usein pesiä löytyy hakkuualueilta, mutta syynä tähän on se, että hakkuualueilla työskennellään istutustyössä pesinnän aikaan, jolloin pesien löytymisen todennäköisyys kasvaa. Storaas ja Wegge (1987) ovat osoittaneet, että pesiä on hakkuuaukoissa samassa pinta-alaosuuden suhteessa, kuin muuallakin metsässä. Metsäkanalinnun

pesä on vain painauma maassa, ja usein piilossa katveessa.

Vuosittain ryöstettyjen kanalintujen pesien määrän on havaittu tutkimuksissa olevan kymmenestä prosentista jopa yli kahdeksaankymmeneen prosenttiin (Wegge & Storaas 1990), ja alueellinen vaihtelu on suurta (Kurki 1999). Holopainen ym. (2020b) ovat koepesihin ja riistakameroihin perustuvassa tutkimuksessa havainneet, että jos ensimmäinen pesää ryöstävä saalistaja on rikkonut vierailulle toissijaisina predaattoreina. Tämä lisää pesiin kohdistuvaa saalistusta, sillä pesää ryöstävä peto, kuten närhi *Garrulus glandarius* ei aina saa ryöstettyä koko pesyettä. Hajuvihjeen avulla nisäkäspeto voi löytää helposti ryöstön kohteeksi joutuneen pesän ja uhata munien lisäksi myös emoa.

Pesien tuhoutumisriskin on Etelä-Ruotsissa havaittu lisääntyvän pellon osuuden kasvaessa (Gunnarsson & Elmberg 2008). Peltoalueiden ravintoresurssija hyödyntävä varis *Corvus corone cornix* etsii ravintoa myös metsästä (Andrén 1992). Harakka *Pica pica* ja naakka *Corvus monedula* pysyttelevät saalistaessaan pääosin peltoympäristössä sekä metsän ja pellon reunavyöhykkeessä, eivätkä siten juuri aiheuta metsässä pesiville linnuille pesätappioita (Holopainen ym. 2020a). Sen sijaan närhi ja korppi *Corvus corax* elävät pääosin metsissä, eikä pelloilla ole kovin suurta merkitystä niiden ravinnonhankintaan (Andrén 1992).

Kanalintunaaraalla on mainio suojaväri, jonka avulla se pystyy hautoessaan naamioimaan pesässä olevat munat saalistavilta varislinnuilta (Kurki 1999). Näin ollen koepesätutkimuksessa varislintujen osuus saattaa korostua enemmän kuin se todellisessa luonnon tilanteessa olisi. Jahren (2017) huomauttaa, että hautova naaras kuitenkin luonnon oloissa houkuttelisi todennäköisesti enemmän nisäkäspetoja kuin koepesän munat.

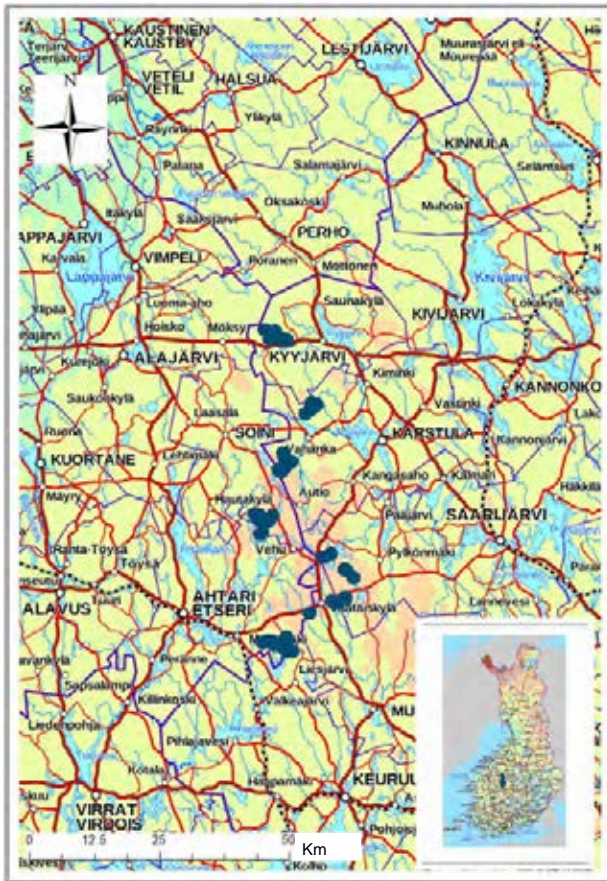
Utenua huolestuttavana piirteenä suomalaisessa ja laajemminkin eurooppalaisessa petoyhteisössä on vieraspetojen, kuten supikoiran *Nyctereutes procyonoides*, voimakas runsastuminen. Tästä kertoo hyvin supikoirasaaliin osuuden kasvu metsästyssaaliissa. Viimeisen 20 vuoden aikana vuosittainen saalis on kasvanut noin kolminkertaiseksi, nostaen supikoiran lukumäärällisesti eniten metsästettävien lajien joukkoon (Luke 2019). Silti vieraspetojen osuutta lintujen pesäpredaattorina on tutkittu niukalti (Salo ym. 2007, Krüger ym. 2018, Hakala ym. 2020).

Tässä tutkimuksessa tavoitteena oli selvittää pesien selviytymistä karuissa yhtenäisissä metsämaaisemissa, joissa ihmistoiminnan vaikutus on pääosin vain tavanomaisesta metsätaloudesta johtuvaa. Olimme erityisen kiinnostuneita siitä, vaikuttaako hakkuuaukon koko ja sijainti suhteessa metsän muihin tunnuspiirteisiin pesäpredaation määrään ja petolajistoon. Käytimme tutkimuksessa koepesiiä, joita riistakamerat seurasivat. Näin saimme tarkkaa tietoa pesien kohtaloista ja pesien röstäjistä.

Aineisto ja menetelmät

Tutkimusalueet

Tutkimusalueet sijaitsivat Metsähallituksen hallinnoimilla metsäalueilla Suomenselällä, Keski-Suomen ja Etelä-Pohjanmaan maakunnissa (kuva 1). Alueet olivat osa laajaa yhtenäistä boreaalista havupuuvältaista metsää, eikä niiden lähellä ollut asutusta tai peltoja. Tutkimusalueen maasto oli karua ja se sisälsi niin kivennäis- kuin turvemaata. Tutkimuksessa mukana olevat hakkuuaukot valittiin arpomalla.



Kuva 1. Tutkimuksessa mukana olleiden kohteiden sijainnit (Maanmittauslaitos, Esri Finland, peruskartta).

Fig. 1. Distribution of our study sites (blue dots) in the Suomenselkä study area.

Aineisto kerättiin metsäkanalintujen pesimäaikaan touko–kesäkuussa vuonna 2019, yhteensä 52 hakkuaukolta ja niiden välittömästä läheisyydestä. Kuvassa 2 on esitetty maisematyypiltään tutkimukselle tyypillisiä kohteita.



Kuva 2. Esimerkkejä tutkimuksen hakkuaukoista. Kuvat: Janne Kotanen.

Fig. 2. Typical clear-cuts in the study area. Photos Janne Kotanen

Tutkimuksessa käytettiin koespesiä, jotka oli sijoitettu jokaiselle tutkittavalle koealalle niin, että yksi pesä oli hakkuualueella mahdollisimman keskellä aukkoa, toinen metsän ja hakkuualueen reuna-alueella sekä kolmas metsässä. Pesät tehtiin maahan mahdollisimman luontaiselle paikalle pyörittämällä puukepillä maassa olevaa kasvustoa pesän näköiseksi (kuva 3). Koespesissä käytettiin fasaanin *Phasianus colchicus* munia ja niitä laitettiin neljä kuhunkin pesään. Munia käsiteltiin suojakäsineiden kanssa, joilla minimoitiin ihmisen hajua. Pesille asetettiin riistakamerat, jotka olivat

paikoillaan seitsemän vuorokautta, eikä tänä aikana pesien läheisyydessä liikuttu. Riistakamera sijoitettiin yleensä 1.5–2 metrin etäisyydelle pesästä. Kameroiden kiinnitysnauhat korvattiin rautalangalla vieraiden hajujen minimoimiseksi. Kaikissa riistakameroissa käytettiin samanlaisia asetuksia eli riistakamera otti kolme kuvaa peräkkäin, jonka jälkeen oli yhden minuutin tauko ennen seuraavan mahdollisen kuvasarjan ottamista. Seurattavia koespesiä tuli yhteensä 156, joista aukolla, reunassa ja metsässä oli kussakin 52 pesää.



Kuva 3. Neljä fasaanin munaa koespesässä hakkuuaukolla. Pesä on sijoitettu suojaiseen paikkaan, mutta metsäkanalinnuille tyypillisesti sitä ei ole peitetty. Kuva: Janne Kotanen.

Fig 3. Typical placement of a wildlife camera and an artificial nest with four pheasant eggs. Photo Janne Kotanen.

Aukolla oleva pesä sijoitettiin mahdollisimman keskelle avohakkuualueutta niin, että se oli metsäkanalinnulle luonnollisen näköisessä pesäpaikassa. Hakkuuaukoilla kamerat kiinnitettiin puukeppeihin (kuva 4).



Kuva 4. Hakkuuaukoilla riistakamerat kiinnitettiin puukeppeihin, koska sopivia puita ei ollut. Koesesät sijoitettiin suojaisiin paikkoihin. Tässä kuvassa pesä on katajan suojassa. Kuva: Janne Kotanen.

Fig. 4. Wildlife cameras in clear-cuts are fixed to wooden sticks. Photo: Janne Kotanen.

Reunavyöhykkeellä oleva pesä sijoitettiin siten, että se oli mahdollisimman lähellä hakkuuaukon ja metsän reunaa potentiaalisessa metsäkanalintujen pesimäpaikassa. Metsässä sijaitseva pesä oli aukon reunasta noin sadan metrin päässä. Tällöin voitiin olettaa, että pesä on riittävän kaukana aukosta, jolloin aukon mahdollinen vaikutus ei ulottunut pesään asti. Metsässä ja reunassa olevien pesien riistakamerat kiinnitettiin puihin (kuva 5).



Kuva 5. Reunassa ja metsässä olevat pesää kuvaavat riistakamerat kiinnitettiin sopivalla paikalla olleeseen puuhun. Kuva: Janne Kotanen.

Fig. 5. Wildlife cameras are fixed to trees at forest edges and within the forest. Photo: Janne Kotanen.

Aineiston käsittely

Maastossa kirjattiin muistiin pesän kohtalo ja mitä pesässä oli jäljellä. Riistakameran muistikortille tallentuneista kuvista tunnistettiin pesällä käyneet eläimet, joiden perusteella saatiin myös selville pesän ryöstäjä. Ensimmäinen pesän ryöstänyt eläin on ensisijainen predaattori. Pesä määritettiin ryöstetyksi, jos sieltä vietiin muna tai jos yhdenkin munan kuori rikottiin.

Tilastolliset analyysit tehtiin ohjelmalla R 3.6.3 (R Core Team 2020) paketteja lme4 (Bates ym. 2019) ja MASS (Ripley ym. 2019) hyödyntäen.

Selviytymisanalyysi ja ajankohdan vaikutus

Analysoimme pesien päivittäistä selviytymistä Schafferin (2004) logistisen altistuksen mallilla. Logistisen altistuksen malli on erityisesti pesäpredaatiokokeisiin soveltuva, yleistettyihin lineaar-

risiin malleihin kuuluva muunnos tavallisesta regressioanalyysistä. Mallin sisältämä linkkifunktio pitää sisällään havaintojakson pituudesta kertovan eksponentin. Mallin avulla voidaan näin ollen ottaa huomioon jokainen koevuorokausi omana havaintonaan. Selitettävänä tekijänä mallissamme oli pesän kohtalo ja selittäjänä vuorokaudet, jotka pesä on selvinnyt. Satunnaistekijänä on hakkuuaukon ID (1).

Kohtalo ~ Vuorokaudet+Satunnaistekijä (1)

Analyysiin on hyväksytty vain ne pesät, joiden ryöstöpäivä on varmasti tiedossa (N = 151). Taulukossa 1 on esitetty jokaisen päivän alussa olevien ryöstämättömien pesien määrä (N). Koeaika jokaisella pesällä oli yhteensä seitsemän vuorokautta.

Taulukko 1. Koespesien määrä jokaisen koepäivän alussa.

Table 1. The number of survived nests at the beginning of each study day.

Tutkimusvuorokausi, day	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.
Pesien määrä, number of nests (N)	151	151	147	145	144	141	137

Ajankohdan vaikutusta pesien selviytymiseen testattiin myös niin, että koeviikot olivat selittäjänä. Tässä mallinnuksessa käytettiin yleistettyä lineaarista mallia GLM (*Generalised linear model*), jossa ei ollut satunnaistekijää (2). Satunnaistekijän käytöllä ei olisi ollut vaikutusta tulokseen, koska jokainen pesä saa vain yhden arvon.

Kohtalo ~ Koeviikot (2)

Ympäristöanalyysi

Ympäristöanalyysi toteutettiin Metsähallituksen kuviokartan pohjalta. Siitä eroteltiin hakkuuaukot, metsät, tiet ja sähkölinjat. Vesistöt saatiin Suomen ympäristökeskuksen ladattavasta aineistosta Ranta10 (2018). Turvesuot, suot ja rakennusten pihat digitointiin tarvittavilta osin ilmakuvasta. Maankäyttöluokkia oli kaikkiaan seitsemän:

- 0 = aukko, *clear cut*
- 1 = metsä, *forest*
- 2 = turvesuo, *peat bog*
- 3 = vesistö, *waters*
- 4 = tie tai sähkölinja, *roads and power lines*
- 5 = rakennus ja sen piha, *building area*
- 6 = suo tai kosteikko, *bog*

Aukolla olevasta pesästä muodostettiin ArcGis:n avulla säteeltään 500 metrin ja 250 metrin ympyräalat. Ympyräalojen alueelta laskettiin maankäytön pinta-alat eri maankäyttöluokille siltä osin, kuin ne olivat pesän ympärille muodostetun alueen sisällä. Lisäksi mitattiin pesän etäisyys lähimpään metsän reunaan.

Tulosten analysoinnissa käytettiin yleistettyä lineaarista sekamallia GLMM (*Generalised linear mixed model*; Bolker ym. 2009, Zuur ym. 2009). Malli edellyttää, että muuttujat ovat normaalisti jakautuneita ja vaikutus on lineaarinen, minkä vuoksi malleista poistettiin turvesuon, vesistön, rakennusten ja suon pinta-alat. Näitä neljää luokkaa oli vain muutaman ympyräalan alueella, joten ne eivät olleet normaalisti jakautuneita. Tarkastelussa mukana olevat maankäyttöluokat olivat aukko, metsä ja tie tai sähkölinja. Näistä luokista laskettiin molempien ympyräalojen mukaiset pinta-alojen osuudet maankäytöstä.

Tutkimuksessa mukana olleet hakkuuaukot luokiteltiin pinta-alan mukaan kuuteen luokkaan:

- luokka 1 = 0.1–2.0 ha
- luokka 2 = 2.1–4.0 ha
- luokka 3 = 4.1–6.0 ha
- luokka 4 = 6.1–10.0 ha
- luokka 5 = 10.1–15.0 ha
- luokka 6 = > 15.1 ha

Pienin tutkimuksessa mukana oleva hakkuuaukko oli 0.3 ha. Luokittelu tehtiin, koska tarkalleen samankokoisia hakkuuaukkoja ei ole ja alustavassa analyysissä myös ilmeni, ettei aukon koon vaikutus ole välttämättä lineaarinen.

Pesän kohtalon selittäjinä käytettiin luokiteltua aukon kokoa, pesän sijaintia (aukolla, reunassa, metsässä), pesän ympäröivien maankäyttöluokkien pinta-aloja sekä pesän etäisyyttä lähimpään reunaan. Satunnaistekijänä oli aukon ID (3).

**Kohtalo ~ Selittäjä1 + Selittäjä2 +++++
Satunnaistekijä (3)**

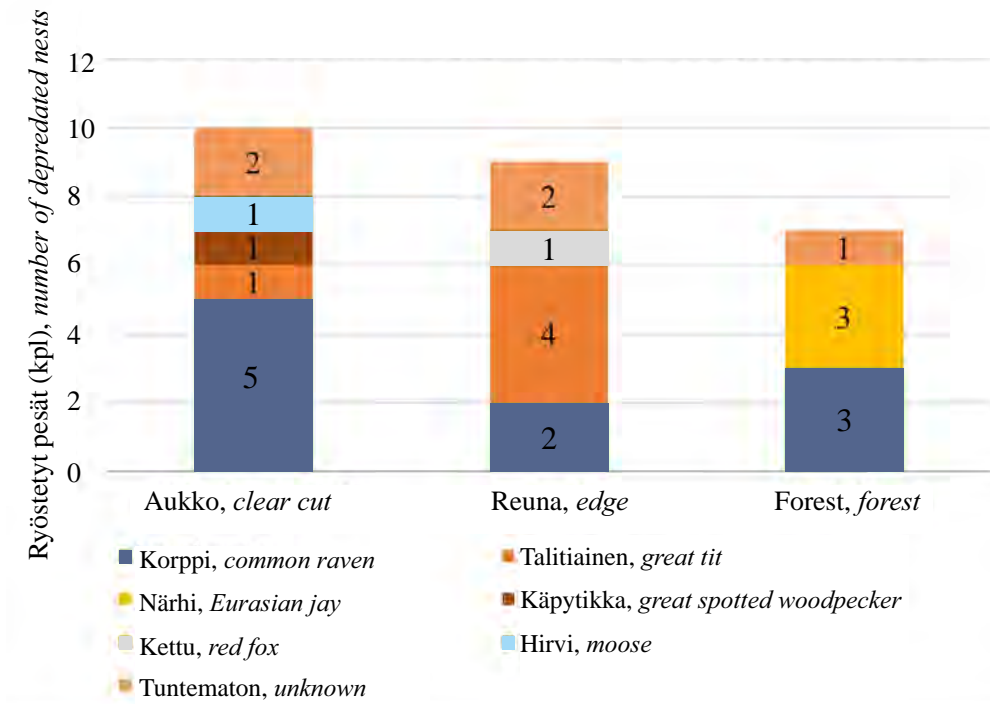
Kaikkiaan mallivaihtoehtoja tehtiin 35 erilaista (mukaan lukien ns. nollamalli, jossa selittäjänä mukana vain vakiotermin), jotka muodostuivat eri selittäjistä ja niiden yhdistelmistä. Vertailu tehtiin kahdessa osassa: aukkomallit ja ympäristömallit. Hakkuuaukkomalleja toistettiin niin, että jokainen pinta-alaluokka on ollut referenssiluokkana. Samassa mallissa ei selittäjinä käytetty kahden eri säteisen ympyräalan maankäyttöluokkien pinta-aloja.

Malleja vertailtiin keskenään Akaiken informaatiokriteerin (AIC) sekä muuttujien P-arvojen perusteella. AIC-arvon muutos oletettiin olevan merkityksellinen, jos $\Delta AIC > 2$.

Tulokset

Ryöstettyjä pesiä oli kaikkiaan 26 kpl (17 %). Hakkuuaukoilla pesiä predatoitiin 10 kpl (19 %). Vastaavasti reunoissa ryöstettyjen pesien määrä oli 9 kpl (17 %) ja metsissä 7 kpl (13 %) (kuva 6).

Pesiä ryöstävät lajit vaikuttavat käyttävän eri alueita pesien etsimiseen, mutta tulosta ei testattu tilastollisesti (kuva 6). Tutkimuksen aikana tunnistetuista pesien ryöstäjistä korppi oli ainoa predattori, joka ryösti pesiä kaikilla alueilla. Närhi ryösti vain metsässä olevia pesiä, talitiainen aukoilla ja reunavyöhykkeellä, mutta ei metsässä.



Kuva 6. Pesien ensisijaiset ryöstäjät aukolla, reunassa ja metsässä. Pylvään numerot kertovat havaintojen lukumäärän.

Fig. 6. The number of primary predators at the three habitats. The number of observations is shown using bars.

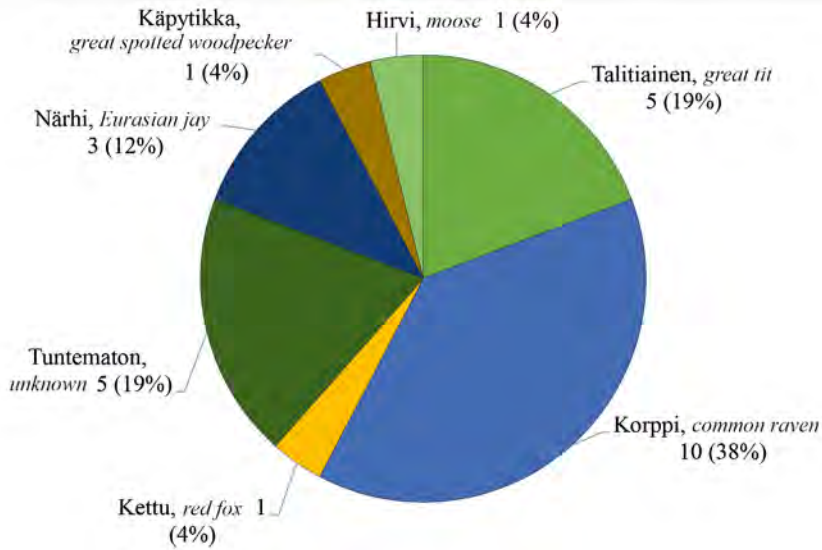


Kuva 7. Predatoitu pesä. Tutkimuksessa pesä katsottiin ryöstetyksi, jos sieltä oli viety muna tai munia tai jokin muna oli rikottu, kuten kuvassa. Kuva: Janne Kotanen.

Fig. 7. A depredated nest. We categorized a nest as depredated if at least one egg was broken or removed. Photo: Janne Kotanen.

Pesiä ryöstäneet lajit

Tutkimuksessa pesiä ryöstivät pääasiassa linnut (kuva 8). Ryöstettyjen pesien predaattoreista 50 prosenttia oli varislintuja, joista yleisin oli korppi (kuva 9). Ensisijaisena ryöstäjänä korpit tuhosivat kymmenen pesää, talitiainen *Parus major* viisi (kuva 10), närhi kolme ja käpytikka *Dendrocopos major* yhden pesän. Nisäkkäistä kettu ryösti yhden pesän ja hirvi *Alces alces* tallasi yhden pesän. Viiden pesän ryöstäjä ei tallentunut riistakameraan kuvaa.



Kuva 8. Pesien ensisijaiset ryöstäjät eli predaattorit ja niiden osuus ryöstettyjen pesien predaattoreina.

Fig 8. The number of primary predators and their percentages in all the predation events.



Kuva 9. Korppi ryöstämässä koesesää. Korppi oli tutkimuksessa eniten pesiä ryöstänyt peto. Kuva: Janne Kotanen.

Fig. 9. The common raven was the most common nest predator in our study. Photo: Janne Kotanen.



Kuva 10. Talitiainen ryöstämässä koesesää. Kuva: Janne Kotanen.

Fig. 10. A great tit predating an artificial nest. Photo: Janne Kotanen

Ajankohdan vaikutusta testattiin GLM-mallilla, mutta sillä ei ollut tilastollisesti merkitsevää vaikutusta. Koepesistä ryöstettiin tutkimuksen alkupuoliskolla, 13.5.–4.6., yhteensä viisi pesää ja loppupuoliskolla, 5.–27.6., yhteensä 21 pesää.

Selviytymisanalyysi

Aika ei vaikuttanut pesän selviytymistodennäköisyyteen. Pesän selviytymistodennäköisyys oli yli 99 % ensimmäisenä ja seitsemäntenä vuorokautena, eli vuorokaudella ei ollut merkitystä selviytyvyyteen (vuorokaudet estimaatti -0.037; Z = -0.286; P = 0.77; satunnaistekijän keskiahajonta s = 0.864).

Ympäristöanalyysi

Pesän sijainnilla tai hakkuuaukon kokoluokalla ei ollut tilastollista merkitsevää vaikutusta pesän selviytymiseen (taulukko 2, 3).

Pesien tuhoutumista selitimme myös pesän ympärille muodostettujen ympyräaloilla olevien maankäyttöluokkien ja pesän sijainnin avulla sekä pesän etäisyydellä reunaan. Parhaiten pesien tuhoutumista selitti Akaiken informaatiokriteerien perusteella kolme mallia. Kahdessa kolmesta parhaiten tuhoutumista selittävässä mallissa oli 250 metrin ympyräaloilla tehdyt selittäjät ja yhdessä selittäjänä oli etäisyys reunaan (taulukko 4). Tulosten perusteella vain malli, joka sisälsi 250 metrin säteellä olevat tiet ja sähkölinjat, toimi selittäjänä paremmin ($\Delta AIC > 2$) kuin vakiotermimalli. Siten muilla malleilla ei ole selitysarvoa (taulukko 4). Ympäristömuuttujia tutkittiin kahdella eri mittakaavalla, joista pienempi mittakaava (250 m säde) menestyi malleissa paremmin kuin suurempi mittakaava (500 m säde).

Taulukko 2. Predaation jakautuminen pesän sijainnin ja aukon koon mukaan.

Table 2. The distribution of nest predation according to nest site and size of the clear-cut.

Pinta-alaluokka, <i>area class</i>	Sijainti, <i>location</i>	Pesiä yhteensä, <i>nests in total</i>	Ryöstettyjä pesiä, <i>predated nests</i>	%
0.1–2.0 ha	aukko, <i>clear cut</i>	15	5	33
	reuna, <i>forest edge</i>	15	3	20
	metsä, <i>forest</i>	15	3	20
2.1–4.0 ha	aukko, <i>clear cut</i>	13	2	15
	reuna, <i>forest edge</i>	13	2	15
	metsä, <i>forest</i>	13	0	0
4.1–6.0 ha	aukko, <i>clear cut</i>	6	0	0
	reuna, <i>forest edge</i>	6	0	0
	metsä, <i>forest</i>	6	2	33
6.1–10.0 ha	aukko, <i>clear cut</i>	6	1	17
	reuna, <i>forest edge</i>	6	1	17
	metsä, <i>forest</i>	6	0	0
10.1–15.0 ha	aukko, <i>clear cut</i>	6	0	0
	reuna, <i>forest edge</i>	6	1	17
	metsä, <i>forest</i>	6	1	17
> 15.1 ha	aukko, <i>clear cut</i>	6	2	33
	reuna, <i>forest edge</i>	6	2	33
	metsä, <i>forest</i>	6	1	17

Taulukko 3. Pesän kohtaloa hakkuuaukon kokoluokalla selittävien mallien tulokset.

Table 3. Model estimates explaining artificial nest depredation in clear-cut areas in class-size categories 1–6.

AIC	df	selittäjät, <i>factors</i>	estimaatti, <i>estimate</i>	keskivirhe, <i>standard error</i>	z, <i>z</i>	p, <i>p</i>	satunnaistekijän keskihajonta, <i>random factor standard deviation</i>
143.7	2	vakiotermin, <i>intercept</i>	1.80	0.34	5.35	0.001	0.760
148.6	7	vakiotermin, <i>intercept</i>	1.20	0.41	2.90	0.004	0.504
		alaluokka 2, <i>area category 2</i>	1.07	0.67	1.59	0.112	
		alaluokka 3, <i>area category 3</i>	0.98	0.88	1.12	0.263	
		alaluokka 4, <i>area category 4</i>	0.98	0.88	1.12	0.263	
		alaluokka 5, <i>area category 5</i>	0.98	0.88	1.12	0.263	
		alaluokka 6, <i>area category 6</i>	-0.18	0.69	-0.26	0.793	
148.6	7	vakiotermin, <i>intercept</i>	2.27	0.60	3.78	0.001	0.504
		alaluokka 1, <i>area category 1</i>	-1.07	0.67	-1.59	0.112	
		alaluokka 3, <i>area category 3</i>	-0.09	0.96	-0.10	0.924	
		alaluokka 4, <i>area category 4</i>	-0.09	0.96	-0.10	0.924	
		alaluokka 5, <i>area category 5</i>	-0.09	0.96	-0.10	0.924	
		alaluokka 6, <i>area category 6</i>	-1.25	0.80	-1.56	0.120	
148.6	7	vakiotermin, <i>intercept</i>	2.175e+00	8.201e-01	2.65	0.008	0.504
		alaluokka 1, <i>category 1</i>	-9.801e-01	8.762e-01	-1.12	0.263	
		alaluokka 2, <i>area category 2</i>	9.174e-02	9.618e-01	0.10	0.924	
		alaluokka 4, <i>area category 4</i>	7.579e-06	1.113e+00	0.00	0.999	
		alaluokka 5, <i>area category 5</i>	5.827e-06	1.113e+00	0.00	1.000	
		alaluokka 6, <i>area category 6</i>	-1.161e+00	9.808e-01	-1.18	0.236	
143.8	7	vakiotermin, <i>intercept</i>	2.175e+00	8.201e-01	2.65	0.008	0.687
		alaluokka 1, <i>area category 1</i>	-9.801e-01	8.762e-01	-1.12	0.263	
		alaluokka 2, <i>area category 2</i>	9.174e-02	9.618e-01	0.10	0.924	
		alaluokka 3, <i>area category 3</i>	5.659e-06	1.113e+00	0.00	1.000	
		alaluokka 5, <i>area category 5</i>	8.454e-06	1.113e+00	0.00	0.999	
		alaluokka 6, <i>area category 6</i>	-1.161e+00	9.808e-01	-1.18	0.236	
148.6	7	vakiotermin, <i>intercept</i>	2.175e+00	8.201e-01	2.65	0.008	0.504
		alaluokka 1, <i>area category 1</i>	-9.801e-01	8.762e-01	-1.12	0.263	
		alaluokka 2, <i>area category 2</i>	9.174e-02	9.618e-01	0.10	0.924	
		alaluokka 3, <i>area category 3</i>	5.659e-06	1.113e+00	0.00	1.000	
		alaluokka 4, <i>area category 4</i>	8.454e-06	1.113e+00	0.00	0.999	
		alaluokka 6, <i>area category 6</i>	-1.161e+00	9.808e-01	-1.18	0.236	
148.6	7	vakiotermin, <i>intercept</i>	1.01	0.60	1.70	0.089	0.504
		alaluokka 1, <i>area category 1</i>	0.18	0.69	0.26	0.793	
		alaluokka 2, <i>area category 2</i>	1.25	0.81	1.56	0.120	
		alaluokka 3, <i>area category 3</i>	1.16	0.98	1.18	0.236	
		alaluokka 4, <i>area category 4</i>	1.16	0.98	1.18	0.236	
		alaluokka 5, <i>area category 5</i>	1.16	0.98	1.18	0.236	

Taulukko 4. Viiden parhaiten pesän kohtaloa selittävän mallin tulokset sekä vakioterminimalli.

Table 4. Model estimates for the five best models explaining nest fate in relation to landscape.

AIC	df	selittäjät, <i>factors</i>	estimaatti, <i>estimate</i>	keskivirhe, <i>standard error</i>	z, z	p, p	satunnaistekijän keskihajonta, <i>random factor standard deviation</i>
141.4	3	vakiotermin, <i>intercept</i>	2.28	0.48	4.76	< 0.001	0.686
		r = 250 m tiet ja sähkölinjat, r = 250 m <i>roads and power lines</i>	-13.73	7.17	-1.91	0.056	
142.3	3	vakiotermin, <i>intercept</i>	1.36	0.39	3.49	< 0.001	0.731
		etäisyys lähimpään reunaan, <i>distance to the nearest forest edge</i>	0.01	0.01	1.76	0.078	
143.4	4	vakiotermin, <i>intercept</i>	2.54	0.65	3.88	< 0.001	0.674
		r = 250 m aukot, r = 250 m <i>clear cuts</i>	-0.84	1.33	-0.63	0.526	
		r = 250 m tiet ja sähkölinjat, r = 250 m <i>roads and power lines</i>	-14.46	7.30	-1.98	0.048	
143.7	2	vakiotermin, <i>intercept</i>	1.80	0.34	5.35	< 0.001	0.760
143.8	4	vakiotermin, <i>intercept</i>	2.21	0.94	2.34	0.019	0.687
		r = 250 m metsät, r = 250 m <i>forests</i>	0.12	1.27	0.09	0.927	
		r = 250 m tiet ja sähkölinjat, r = 250 m <i>roads and power lines</i>	-13.71	7.17	-1.91	0.056	
145.1	5	vakiotermin, <i>intercept</i>	2.10	0.55	3.79	< 0.001	0.701
		pesän sijainti (reunalla), <i>nest location (forest edge)</i>	0.14	0.53	0.27	0.790	
		pesän sijainti (metsässä), <i>nest location (forest)</i>	0.47	0.56	0.83	0.408	
		r = 250 m tiet ja sähkölinjat, r = 250 m <i>roads and power lines</i>	-13.86	7.23	-1.92	0.055	

Tulosten tarkastelu

Tutkimuksemme mukaan 17 % pesistä ryöstettiin, mikä osoittaa, että maassa olevat pesät säilyivät tässä ympäristössä suhteellisen hyvin pedoilta (vrt. Krüger ym. 2018, Holopainen ym. 2020a). Tekopesän sijainti aukolla, reunassa tai metsässä ei ollut analyysin mukaan vaikutusta predaation määrään. Pesän selviytymistodennäköisyys ei muuttunut koejakson aikana. Tämä vahvistaa näkemystä, että pesä säilyy metsässä avoimia paikkoja paremmin pedoilta suojassa (ks. Krüger ym. 2018, Holopainen ym. 2020a).

Hakkuuaukon koko tai pesän sijainti ei vaikuta metsässä olevien pesien tuhoutumiseen. Pienten, eli enintään kahden hehtaarin, hakkuuaukkojen ympärillä pesien ryöstämistä tapahtuu myös metsässä tutkimuksen mukaan samassa suhteessa kuin reunavyöhykkeellä. Myös norjalaiset Storaas ym. (2001) ovat tutkimuksessaan huomanneet habitaatilla olevan hieman vaikutusta predaation määrään.

On mahdollista, että alle kahden hehtaarin hakkuuaukoissa reunavaikutus saattaa korostua vaikuttaen myös aukolla tapahtuvaan pesien ryöstämiseen. Henttosen (1989) mukaan suuret uudistusalat elättävät suuremman myyräkannan ja siten yhä suuremman petokannan. Myyräkantojen ollessa korkeita myyriä syövät pedot keskittyvät enimmäkseen saalistamaan jyrksijöitä. Kun myyräkannat romahtavat, niin pedot siirtyvät käyttämään vaihtoehtoista ravintoa, jolloin pesäpredaatio ja poikasten saalistus lisääntyvät voimakkaasti (Wegge & Storaas 1990, Savola ym. 2013). Muun muassa Andrén (1992) ja Kurki ym. (1998) ovat todenneet, että metsien pirstoutuminen voi lisätä erityisesti metsäkanalintujen pesiin ja poikasiin kohdistuvaa saalistusta. Lisääntynyt saalistus voi ilmentyä joko kasvaneella petotiheydellä tai petojen parantuneella mahdollisuudella löytää pesiä.

Malleista vain yhdellä on selitysarvoa, kun niitä verrataan vakiotermimalliin. Mallissa selittäjinä olivat 250 metrin säteellä olevalla ympyräalalla olevat tiet ja sähkölinjat. Teilläkään ei ollut enää tilastollista merkitsevyyttä, jos ympyräalan säteenä käytettiin 500 metriä. Näiden perusteella voidaan todeta, että etäisyydet reunaan selittävät pesän kohtaloa osittain. Tätä tukevat myös aiemmat tutkimukset, muun muassa Andrén (1992) ja Kurki ym. (1998), joissa reunavaikutuksen on todettu vaikuttavan negatiivisesti pesien selviytymiseen. Toisin sanoen pesien säilymistä ja petojen kykyä

löytää pesiä selittää pienemmän mittakaavan maisemarakenne isompaa paremmin.

Tässä tutkimuksessa predaattori oli lähes aina lintu, toisin kuin Norjassa on havaittu (Jahren 2017). Norjassa havainnoitiin aitoja metson pesiä, joita kettu ja näätä *Martes martes* ryöstivät eniten. Storaas ym. (2001) ovat kuitenkin havainneet, että pesien löytämisen todennäköisyys on pieni metsämaisemassa. He ovat saaneet myös tuloksia, jotka osoittavat, että kanalintupoikueisiin kohdistuva saalistus voi kasvaa maiseman pirstoutumisen vuoksi, vaikka petojen määrä ei olisi kasvanut (Storaas ym. 2001). Holopainen ym. (2020a) ovat todenneet, että jos petoja on paljon, niin myös maassa olevien pesien predaatioaste kasvaa. Nämä tukevat päätelmäämme, että tutkimuksemme karuilla metsäalueilla petojen määrä on ollut vähäinen, koska pesät säilyivät hyvin nisäkäspedoilta.

Tutkimus osoittaa, että nisäkäspedot eivät ole karuilla laajoilla metsäalueilla suurena uhkana metsäkanalintujen pesinnälle. Krüger ym. (2018), Hakala ym. (2020) ja Holopainen ym. (2020a, 2020b) ovat koepesiä ja kameroina käyttäen havainnet samoilla pesillä vieraillevan useita eri nisäkäspetoja ja toissijaisena pesien saalistajana juuri supikoira on esiintynyt ylivoimaisesti yleisimpänä predaattorina. Mikäli supikoira olisi karuilla metsäalueilla runsas, olisi ollut todennäköistä, että se olisi esiintynyt pesillä ainakin ensisijaisen predaatiotapahtuman jälkeen rikotuista munista lähtevien hajujen houkuttelemana. Nisäkkäistä pesiä tuhosivat tässä tutkimuksessa kettu ja hirvi (jälkimmäinen tallasi pesän). Huomion arvoista oli, että supikoira ei tuhonnut ainuttakaan pesää, vaikka niitä yleisesti pidetään suurena uhkana maassa pesivien lintujen pesille. Yleinen käsitys metsästäjien keskuudessa johtunee alan lehdistä esiintyvistä kirjoituksista, jotka eivät usein pohjaudu tutkimukseen. Tällaisia ovat esimerkiksi Svensberg (2006; artikkeli) ja Metsälä (2020; kolumni) sekä Jahti 1/2019-lehdessä oleva uutinen (Anon 2019), joissa supikoiran haitallisuutta myös metsäkanalintujen muniin ja poikasiin korostetaan. Tämän tutkimuksen mukaan supikoiran roolia metsäkanalintujen pesien tuhoutumiseen on mahdollisesti liioiteltu karussa metsämaisemassa, jossa ei juuri ole vesistöjä. Ympäristöllä, lähinnä vesistöjen määrällä, ja pesän maantieteellisellä sijainnilla on luultavasti paljon vaikutusta supikoiran osuuteen pesien saalistajana (ks. Krüger ym. 2018, Holopainen ym. 2020a). Supikoira onkin ollut yleisimpien

pesien ryöstäjien joukossa rehevimmissä ympäristöissä tehdyissä pesäpredaatiokokeissa (Krüger 2018, Hakala ym. 2020, Holopainen ym. 2020a, 2021), joten tulos viitanee supikoiran harvalukuisuuteen karuilla laajoilla metsäalueilla. Matalan pesäpredaation tulokset osoittavat ennemmin, että yksittäisen pesän löytämisen todennäköisyys ei ole kovin suuri, kun kyseessä on syrjäinen, kaukana asutuksesta ja pelloista oleva yhtenäinen metsäalue, vaikka se on tavanomaisten metsänhoitotöiden kohteena.

Johtopäätökset

Hakkuuaukon koolla, pesän sijaitsemisella hakkuulla, reunassa tai metsässä tai koejakson ajankohdalla ei ollut merkitsevää vaikutusta pesän kohtaloon, joten ne eivät tämän tutkimuksen mukaan vaikuta merkittävästi metsäympäristössä maassa olevien pesien tuhoutumiseen. Tämä on käyttökelpoinen tieto tulevia hakkuuta suunniteltaessa. Hakkuiden suunnittelussa on kuitenkin muistettava, että pesien tuhoutumista selittää maisemarakenteessa mittakaava. Tutkimuksessa mukana olivat ympyräalat 250 m säteellä ja 500 m säteellä pesästä, joista 500 m säteellä olevat mallit eivät selittäneet pesän kohtaloa niin hyvin kuin pienemmillä säteellä olevat. Lisäksi pesän tuhoutumista selitti yhtä hyvin myös sen etäisyys reunaan. Tästä voisi varovaisesti ajatella, että pitkät ja kapeat hakkuuaukot eivät paranna metsäkanalintujen pesien selviytymistä ja tähän seikkaan voisi kiinnittää huomiota hakkuuta toteuttaessa. Pitkissä ja kapeissa hakkuuaukoissa reunavaikutusalue kasvaa verrattuna neliön muotoiseen aukkoon, jolloin reunavaikutus ylittää koko hakkuuaukkoon (ks. Kurki ym. 1998).

Pesän ryöstäjä oli tässä tutkimuksessa lähes aina varislintu. Nisäkäspetojen määrä karuilla metsäalueilla on todennäköisesti ollut vähäinen, koska pesät säilyivät hyvin nisäkäspedoilta. Tämän perusteella nisäkäspedot eivät vaikuta olevan laajoilla karuilla metsäalueilla suurena uhkana metsäkanalintujen pesinnälle.

Pienpetopyynnin merkitys korostuu luultavasti enemmän lähellä asutusta metsä–pelto maisemassa kuin syrjäisillä metsäalueilla (ks. Krüger ym. 2018). Lintujen osuus predaattoreina saattaa koesäätutkimuksessa korostua, koska pesässä hauতো naaras ei peittänyt munia. Toisaalta hauতো naaras saattaisi houkutelaa paikalle enemmän nisäkäspetoja, joten tulos on suuntaa antava.

Tutkimus toteutettiin keskeisessä Suomessa, Suomenselällä, karuilla yhtenäisillä metsäalueilla, joten tulokset eivät välttämättä sovi suoraan esimerkiksi Etelä-Suomessa oleviin kohteisiin, jotka usein ovat pelto- ja metsälaikkujen mosaikkia. Maantieteellisellä sijainnilla saattaa olla vaikutusta ja sitä voisi jatkotutkimuksien avulla selvittää. Petojen määrä saattaa olla etelämpänä suurempi (Siivonen & Sulkava 2002), jolloin pesien ryöstöjen määrä voisi kohota (Väänänen ym. 2007).

Tutkimuksen tulokset olivat melko odotettuja, nisäkäspetojen vähyttä lukuun ottamatta. Pesien ryöstöaste jäi odotusten mukaisesti alhaiseksi, kun kyseessä oli yhtenäinen karu metsämaisema, jossa oli vain muutamia järviä ja lampia. Tutkimuksen kohtuullisen suuresta aineistosta huolimatta on tuloksista kuitenkin syytä tehdä varoen johtopäätöksiä, sillä matala pesäpredaatio aste saattoi rajoittaa ilmiöiden näkymistä analyyseissä. Useita muuttujia jäi mallinnuksessa hiukan tilastollisesti merkitsevän rajan alapuolelle. Siksi aiheesta kannattaisi tehdä lisätutkimuksia uusilla koealueilla.

Kiitokset. Haluamme kiittää Metsähallitusta mahdollisuudesta aineiston keräämiseen Suomenselän valtion mailla. Kiitos myös muille työtä tukeneille tahoille. Tutkimusta tukivat Suomen Riistanhoito-Säätiö ja Valwood Oy. Hanketta on rahoittanut myös Metsämiesten Säätiö.

Summary: The effect of forest clear-cutting areas on the nest depredation of ground-nesting birds – an artificial nest experiment.

Nest predation is one of the most important factors affecting the offspring production of birds. However, nest predation is not very well studied, and the actual roles of various predator species preying ground-nesting bird nests remain widely unclear. Particularly, we need more information of nest predation and predators in various habitat types such as boreal forests. The need is especially urgent because alien predator populations have rapidly increased in Finland and Europe during the past decades. Alien predators pose a potential enhanced risk to many native bird species such as forest grouse.

Here, we study the nest depredation of ground-nesting birds in barren coniferous forests located relatively far away from human settlements and fields. Our study area also has only a few lakes and ponds. The area is situated in the Suomenselkä region of central Finland. We assembled 156 artificial nests, with four pheasant eggs per nest, distributed them in the field at low densities in 2018, and monitored them for seven days after construction using wildlife cameras to record whether nest predators visited and preyed upon the nests.

Twenty-six out of the 156 artificial nests (17%) were depredated: 10 (19%) in clear-cuts, 9 (17%) in the forest edge,

and 7 (13%) within forest areas. The nests were mainly visited by avian predators, which predated 19 nests in total (10 predated by the raven *Corvus corax*, 5 by the great tit *Parus major*, 3 by the Eurasian jay *Garrulus glandarius*, and 1 by the great spotted woodpecker *Dendrocopos major*). Mammals depredated only two nests (one by the red fox *Vulpes vulpes* and one by the moose *Alces alces*). We were unable to identify the predator species involved in five nest depredation cases due to camera failure. Overall, the nest depredation rate in barren coniferous forests appears to be relatively low.

We used GLMM (Generalized linear mixed models) to find explanatory variables explaining the nest depredation risk at two landscape scale (250 m and 500 m wide radii around the nests). Results indicate that the 250-m wide buffer area around the nests may better explain the nest depredation risk, but results were not statistically significant. In our best model, small forest roads and electric power lines were the best at explaining nest depredation risk (250 m radius). Clear-cut area size did not affect the probability of a nest being depredated.

Although we had a relatively large number of artificial nest, only a few were depredated, and thus the sample size was too small to find significant results. Therefore, more data are needed to determine a more precise depredation risk level for ground-nesting birds in barren forests. The absence of raccoon dogs was surprising, as it is the most common nest predator in agricultural-forest landscapes and near lakes and ponds. Our results suggest that the nest depredation risk is low in forests far from human settlements and fields.

Kirjallisuus/References

- Andrén, H. 1992: Corvid density and nest predation in relation to forest fragmentation: a landscape perspective. – *Ecology* 73: 794–804. <https://search-proquest-com.libproxy.helsinki.fi/scholarly-journals/corvid-density-nest-predation-relation-forest/docview/218987451/se-2?accountid=11365>
- Andrén, H. & Angelstam, P. 1988: Elevated predation rates as an edge effect in habitat islands: experimental evidence. – *Ecology* 69: 544–547. www.jstor.org/stable/1940455
- Anon. 2019: Valot ja yöttäimet käyttöön supikoirajahdissa. – *Jahti* 1: 9.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Christensen, R.H.B., Singmann, H., Dai, B., Scheipl, F., Grothendieck, G., Green, P. & Fox, J. 2019: Viitattu: 9.4.2020. <https://cran.r-project.org/web/packages/lme4/lme4.pdf>
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H. & White, J.S.S. 2009: Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. – *Trends in Ecology & Evolution* 24:127–135. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.008>
- Cox, W.A., Thompson, F.R.III. & Faaborg, J. 2012: Landscape forest cover and edge effects on songbird nest predation vary by nest predator. – *Landscape Ecology* 27: 659–669. <http://dx.doi.org.libproxy.helsinki.fi/10.1007/s10980-012-9711-x>
- Gunnarsson, G. & Elmqvist, J. 2008. Density-dependent nest predation an experiment with simulated Mallard nests in contrasting landscapes. – *Ibis*, 150: 259–269. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2007.00772.x>
- Hakala, M. Holopainen, S. & Vehkaoja, M. 2020: Kettu ja supikoira sorsanpesien saalistajina pääkaupunkiseudulla (Summary: Fox and raccoon dog as nest predators in urban landscapes of South Finland). – *Suomen Riista* 66: 38–48.
- Helle, P. & Helle, T. 1991: Miten metsärakenteen muutokset selittävät metsäkanalintujen pitkän aikavälin kannanmuutoksia (How do changes in forest structure explain recent changes in Finnish grouse populations). – *Suomen Riista* 37: 56–66.
- Henttonen, H. 1989: Metsien rakenteen muutoksen vaikutuksesta myyräkantoihin ja sitä kautta pikkupetoihin ja kanalintuihin – hypoteesi (Does an increase in the rodent and predator densities, resulting from modern forestry, contribute to the long-term decline in Finnish tetraonids?). – *Suomen Riista* 35: 83–90.
- Holopainen, S., Väänänen, V-M. & Fox, A. D. 2020a: Landscape and habitat affect frequency of artificial duck nest predation by native species, but not by an alien predator. – *Basic and Applied Ecology* 48: 52–60. <https://doi-org.libproxy.helsinki.fi/10.1016/j.baec.2020.07.004>
- Holopainen, S., Väänänen, V-M. & Fox, A. D. 2020b: Artificial nest experiment reveals inter-guide facilitation in duck nest predation. – *Global Ecology & Conservation* 24, e01305. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01305>
- Holopainen, S., Väänänen, V-M., Vehkaoja, M. & Fox, A. D. 2021: Do alien predators pose a particular risk to duck nests in Northern Europe? Results from an artificial nest experiment. – *Biological Invasions*. <https://link.springer.com/article/10.1007/s10530-021-02608-2>
- Hyvärinen, E., Juslén, A., Kempainen, E., Uddström, A. & Luukko, U-M. (toim./eds.) 2019: *Suomen lajien uhanalaisuus – Punainen kirja 2019*. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus. Helsinki. 704 s. (in Finnish).
- Jahren, T. 2017: The role of nest predation and nest predators in population declines of capercaillie and black grouse. A PhD Thesis. <http://hdl.handle.net/11250/2469015>
- Krüger, H., Väänänen, V-M., Holopainen, S. & Nummi, P. 2018: New faces for nest predation – a wildlife camera survey with artificial nests in agricultural landscapes. – *Journal of European Wildlife Research* 64:76. <https://doi.org/10.1007/s10344-018-1233-7>
- Kurki, S. 1997: Spatial variation in the breeding success of forest grouse: The role of predation in fragmented boreal forest landscapes. – *Turun yliopiston julkaisuja*: 1–24.
- Kurki, S. 1999: Metsäkanalintujen poikastuotanto pirstoutuneessa metsämaisemassa (Summary: Effects of forest fragmentation on breeding success of grouse). – *Suomen Riista* 45: 16–24.
- Kurki, S., Nikula, A., Helle, P. & Lindén, H. 1998: Abundances of red fox and pine marten in relation to the composition of boreal forest landscapes. – *Journal of Animal Ecology* 67: 874–886. <https://www.jstor.org/stable/2647418>
- Kurki, S., Nikula, A., Helle, P. & Lindén, H. 2000: Landscape fragmentation and forest composition effects on grouse breeding success in boreal forests. – *Ecology* 81: 1985–1997. <https://www-proquest-com.libproxy.helsinki.fi/scholarly-journals/landscape-fragmentation-forest-composition/docview/219011428/se-2?accountid=11365>

- Larivière, S. 1999: Reasons why predators cannot be inferred from nest remains. – *The Condor* 101: 718–721. <https://www-proquest-com.libproxy.helsinki.fi/scholarly-journals/reasons-why-predators-cannot-be-inferred-nest/docview/211272865/se-2?accountid=1136>
- Luke 2019: Pienriistasaaalis metsästysvuosina 1976/1977–1994/1995 ja kalenterivuosina 1996–2019. Viitattu: 18.11.2020 (in Finnish). http://statdb.luke.fi/PXWeb/pxweb/fi/LUKE/LUKE_06%20Kala%20ja%20Riista_02%20Rakenne%20ja%20tuotanto_16%20Metsastys/9_Mets_saalis_aikasarja.px/?rxid=21289640-ded2-4672-8b4f-88454080c4d5
- Metsälä, H. 2020. Pieni suuri peto. *Metsästäjä* 6: 19. https://www.lehtiluukku.fi/lehti/metsastaja/_read/6-2020/263257.html?p=19 (in Finnish).
- Newton, I. 1998: Population Limitation in Birds. London: Academic Press Ltd. 597 s.
- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ranta10 2020: Rantaviiva 1:10 000 ja uomaverkosto. – Suomen ympäristökeskus Syke. Viitattu: 4.2.2020 (in Finnish). <http://metatieto.ymparisto.fi:8080/geoportal/catalog/search/resource/details.page?uuid={A40A94CB-4905-4489-9C03-52B6CE9F66CD}>
- Ripley, B., Venables, B., Bates, D.M., Hornik, K., Gebhardt, A. & Firth, D. 2019: Viitattu: 9.4.2020. <https://cran.r-project.org/web/packages/MASS/MASS.pdf>
- Salo, P., Korpimäki, E., Banks, P.B., Nordström, M. & Dickman, C.R. 2007: Alien predators are more dangerous than native predators to prey populations. – *Proceedings of the Royal Society. B, Biological sciences* 274: 1237–1243. <https://doi-org.libproxy.helsinki.fi/10.1098%2Frspb.2006.0444>
- Savola, S., Henttonen, H. & Lindén, H. 2013: Vole population dynamics during the succession of a commercial forest in northern Finland. – *Annales Zoologici Fennici* 50: 79–88. <https://doi-org.libproxy.helsinki.fi/10.5735/086.050.0107>
- Shaffer, T.L. 2004: A unified approach to analyzing nest success. – *Auk* 121: 526–540. <https://www-proquest-com.libproxy.helsinki.fi/scholarly-journals/unified-approach-analyzing-nest-success/docview/196444622/se-2?accountid=11365>
- Siivonen, L. & Sulkava, S. 2002: Pohjolan nisäkkäät. Otava, Helsinki (in Finnish).
- Storaas, T., Kastdalen, L. & Wegge, P. 2001: Metsien pirstoutuminen tehostaa metsäkanalintuihin kohdistuvaa saalistusta: hypoteesi (Forest fragmentation increases brood mortality of grouse by mammalian predators: a hypothesis). – *Suomen Riista* 47: 86–93.
- Storaas, T. & Wegge, P. 1987: Nesting habitats and predation in sympatric populations of capercaillie and black grouse. – *Journal of Wildlife Management* 51: 167–172. <https://www.jstor.org/stable/3801649>
- Svensberg, M. 2006: Supikoiran metsästys onnistuu kaikilta. – *Metsästäjä* 5: 50–53 (in Finnish). https://www.lehtiluukku.fi/lehti/metsastaja/_read/5-2006/37184.html?p=73
- Väänänen, V.-M., Nummi, P., Rautiainen, A., Asanti, T., Huolman, I., Mikkola-Roos, M., Nurmi, J., Orava, R. & Rusanen, P. 2007: Vieraspeto kosteikoilla – vaikuttaako supikoira vesilintujen ja kahlaajien poikueiden määrään (The effect of raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* removal on waterbird breeding success.)? – *Suomen Riista* 53: 49–63.
- Wegge, P. 1978: Status of capercaillie and black grouse in Norway. – *Woodland Grouse Symposium*. Inverness 1978: 16–26.
- Wegge, P. & Storaas, T. 1990: Nest loss in capercaillie and black grouse in relation to the small rodent cycle in southeast Norway. – *Oecologia* 82: 527–530. <https://www.jstor.org/stable/4219276>
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A. & Smith, G. 2009: Mixed effects models and extensions in ecology with R.

Hyväksytty/Accepted 18.11 2021

Janne Kotanen
Soinintie 208
FI-43500 Karstula
Finland
E-mail: ja-ko@outlook.com

Sari Holopainen
 Luonnontieteellinen keskusmuseo, LUOMUS,
Finnish Museum of Natural History
P.O. Box 17
FI-00014 University of Helsinki, Finland
E-mail: sari.holopainen@helsinki.fi

Veli-Matti Väänänen
 Metsätieteiden osasto, Helsingin yliopisto
University of Helsinki, Department of Forest Sciences
P.O. Box 27
FI-00014 Helsinki, Finland
E-mail: veli-matti.vaananen@helsinki.fi