

Metsoymmärryksen muuttuneet mittakaavat

Saija Sirkiä ja Harto Lindén



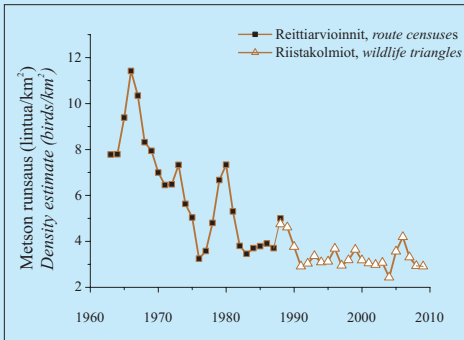
Photo: Veli-Matti Väänänen

Metson ja muiden metsäkanalintujen tutkimuksella on Suomessa pitkät perinteet. Tieto metsäkanalintujen pitkäaikaisesta vähenemisestä on siivittänyt etenkin metsosta koettua huolta ja antanut lisäperusteluja tutkimuksen kehittämiseksi. Ymmärrystä onkin karttunut etenkin soidinpaikoilta, mutta myös paljon metsikkötasoa laajemmilta maisemamittakaavoilta. Mittakaavan muutos on tuonut uusia näkökulmia myös metson kannanhoidon suosituksiin.

Tämän julkaisun lukijoille tuskin tarvitsee erikseen perustella, miksi metsoa *Tetrao urogallus* käsittelevä tutkimus ja sovellukset ovat tarpeen. Onhan kyseessä laji, jonka asema suomalaisen metsästäjän ja eränkävijän sielussa on vankkumatta riistan kärkikastissa (esim. Leinonen & Ermala 1995, Luhta 2001). Myös tieto metsäkanalintujen sotien jälkeisestä kannanromahduksesta on tavoittanut monet (Lindén & Rajala 1981, Helle ym. 2003, Sirkiä ym. 2010a). Metson osalta vuosien 1963–1988 reittiarviointit osoittavat keskimäärin 60 % laskun koko Suomen kannassa (kuva 1). Sittemmin kannankehitys on ollut melko tasaista, ilman rajuja ylä- tai alamäkiä.

Metso on myös aidosti Metsolan kuningas, monimuotoisuuden tunnus, niin kutsuttu sateenvarjolaji (Suter ym. 2002, Pakkala ym. 2003). Esimerkiksi metson soidinpaikkojen läheisyydessä pesii runsaammin vanhaan metsään erikoistunutta lintulajistoa kuin verrokkipaikoilla (Pakkala ym. 2003). Maisematasolla metson runsaus on positiivisessa suhteessa monien muiden metsän riistalajien kanssa, kuvastaen lajien yhteneväisiä elinympäristövaatimuksia (Pakkala ym. 2003, Sirkiä ym. 2010b) sekä osin myös niiden keskinäisiä vuorovaikutussuhteita (Pellikka & Lindén 2009).

Myös toinen puoli lajia käsittelevän ekologisen tutkimuksen kolikosta, metson tarvitsemat elin-



Kuva 1. Metson kannankehitys Suomessa 15 riistanhoitopiirin keskiarvona. Kanta-arvio perustuu vuosina 1969–1988 reitti-arviointeihin (lintuja/km² parhaissa poikueympäristöissä, mustat neliöt) ja vuodesta 1988 eteenpäin riistakolmiolaskentoihin (lintuja/km² metsää, avoimet kolmiot). Vuonna 1988 laskennat suoritettiin kummallakin menetelmällä. Kuva on julkaistu aiemmin väitöskirjassa (Sirkiä 2010).

Fig 1. The annual Capercaillie density estimate in Finland (mean of 15 game management districts) according to the route censuses (1963–1988, birds per km² in the best brood habitats) and the wildlife triangle data (1988–, birds per km² of forest). The estimate from the year 1988 was calculated twice, with both data collection procedures. The figure has been published earlier in a Ph. D. thesis (Sirkiä 2010).

ympäristöt, ovat kokeneet aikojen saatossa rajua muutoksia. Metsäkanalintujen kannanromahdus osuu ajallisesti yksiin metsätaloustoimien tehostumisen (ks. Leikola 2006) kanssa. Avohakkuut, soiden ojitus ja muut metsätalouteen liittyvät toimenpiteet ovat väistämättä jättäneet jälkensä suomalaiseseen metsämaiseen. Vaikka Suomen metsät kasvavat tällä hetkellä suorastaan humisten, on etenkin Etelä-Suomessa silti alueita, joilla yhtenäisemmät metsät erottuvat muusta maisemasta yksittäisinä saarekkeina (ks. myös Lindén ym. 2000). Tällainen elinympäristöjen pinta-alan väheneminen ja pirstoutuminen mainitaan usein yhtenä kanalintujen vähenemisen pääsyyinä (esim. Storch 2000, 2007). Toisaalta myös elinympäristöjen laadussa on tapahtunut muutoksia, muun muassa yksipuolistuneen metsien ikärakenteen ja mustikan vähenemisen myötä (esim. Lakka & Kouki 2009, Miettinen 2009).

Metson elinympäristötutkimuksiin sisältyy melkoinen määrä haasteita. Niistä vähäisin ei liene metson liikkuvuus; pelkästään yksilöiden vuodenaikaiset liikkeet voivat kattaa kymmeniä neliökilo-

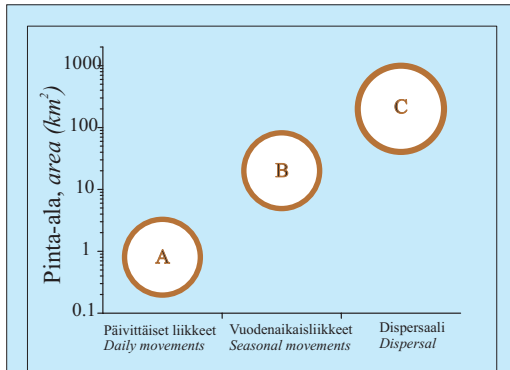
metrejä, populaatiotasolla puhutaan jo vähintään sadoista neliökilometreistä (kuva 2, Wegge & Rolstad 2002). Tämän katsauksen tarkoitus on valottaa hieman metson elinympäristötutkimuksen, etenkin soidinpaikkatutkimuksen, eri vaiheita, ja koota yhteen tuoreinta tutkimustietoa metson mitataaavoista (ks. myös Lindén 2002). Katsaus pohjautuu löyhästi kirjoittaja Saija Sirkiän väitöskirjaan (Sirkiä 2010).

Soidintutkimuksen perinne

Metsän hämyssä lymyvä metson soidin oli pitkään suomalaisille riistanutkijoille lähes ylikäymätön haaste vaikean havaittavuutensa vuoksi. Aluksi soidintutkimus käsitti lähinnä yksittäisten kukkojen käyttäytymisen kuvailua; eleitä, ääniä, paritteluja sekä säatekijöiden vaikutusta käyttäytymiseen (Koivisto & Pirkola 1961, 1964). Apuvälineistöä ei juuri ollut, lähinnä turvauduttiin optiikkaan, kompasseihin, karttoihin, synkronoituihin kelloihin ja miehitettyihin teltoihin. Riistanutkimuksen väki oli usein vapunvietossa Evon Kiiläisen metson soitimella. Tärkein oppi sieltä oli, että soitimen kokonaiskukkomäärän selvittäminen on turhauttavan vaikeaa. Evon valtionmetsien soidinten havaittiin myös esiintyvän varsin systemaattisesti kolmen kilometrin välein; mielenkiintoinen havainto, jonka tulkinta jäi tuolloin osin kesken.

Pohjoismaissa metson soidintietous lisääntyi nopeasti 1980-luvun alussa. Ensiksi ruotsalaistohotori Ingemar Hjorth ryhmineen ymmärsi päiväviirien laajuuden ja merkityksen: nykyinen kakkupalamalli sai ensimuotonsa (esim. Hjorth 1985, 1994). Norjalaiset olivat rikastuneet öljyllä, ja varoja oli käytettävissä myös kanalinututkimukseen. Eläinten radiotelemetria oli juuri lyönyt itsensä läpi Skandinaviassa, ja metsäkanalintutkimukseen ja nykytekniikkaan päätettiin panostaa. Päättökäytännöllä, Etelä-Norjan Varaldskogenissa, sai alkunsa koko eläinekologialle tärkeä metsotutkimus. Se on lisännyt tietoa itse lajista, mutta myös yleisemmin sen vuosikierrosta, populaatiodynaamiikasta ja ennen kaikkea tilan ja ajan käytöstä, maisemaekologiasta (esim. Wegge & Rolstad 1986, Rolstad & Wegge 1987). Metsoa pidettiin vielä tuolloin vahvasti sitoutuneena vanhoihin metsiin.

Suomessa, telemetriatekniikan puuttuessa, edettiin toisin. Pentti Valkeajärvi ja Lauri Ijäs tutkivat ja kuvailivat Keski-Suomessa soidinmetsien rakennetta, ja he tekivät myös joitakin kokeita soidinmetsävaatimusten selvittämiseksi. Tämä työ tuotti opaskirjan *Metson soidinpaikkojen boito* (Valkeajärvi & Ijäs 1987). Soidinpaikalla he tarkoittivat nimenomaan soidinareena, jolla kukot tappelevat ja parittelevat. Hieman myöhemmin soitimien ympäristöjä tutkittiin kartta-analyysin



Kuva 2. Metson tilankäytön kolme eri mittakaava-tasoa. A: Metsokukkojen päivittäiset liikkeet soiti-men ympäristössä, B: Vuodenaikaisliikkeet kesä- ja talvehtimisalueiden välillä, C: Nuorten koppeloiden dispersaali- eli levittäytymisetaisyys uusille elin-alueille. Piirretty uudelleen Rolstad ym. (1991) mu-kaan.

Fig 2. Three different levels of spatial scale in the spacing pattern of capercaillie. A: Daily movements of males between lek and day-territories, B: Seasonal movements between summer and winter ranges, C: Dispersal distance of young females. The figure has been re-drawn from Rolstad et al. (1991).

ja päädyttiin ilahduttavan samankaltaisiin tuloksiin norjalaiskollegoiden kanssa: soiti-men metsällinen vaikutus ulottuu vähintään kilometrin etäisyyteen soidinkeskukselta (Lindén & Pasanen 1987). Maisemaekologian vallattua alaa soidinta ja soi-dinympäristöjä opittiin ymmärtämään laajemmal-la mittakaavalla, ja näin syntyi lähinnä Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen ja Metsähallituk-sen yhteistyönä opaskirjanen *Metso ja metsien kä-sittely* (Helle ym. 1999). Tämä kirjoitus tarkastelee nykykäsitteiden kehitystä tästä eteenpäin.

Soidin ja metsän ikä – onko vaihtoehtoja jäljellä?

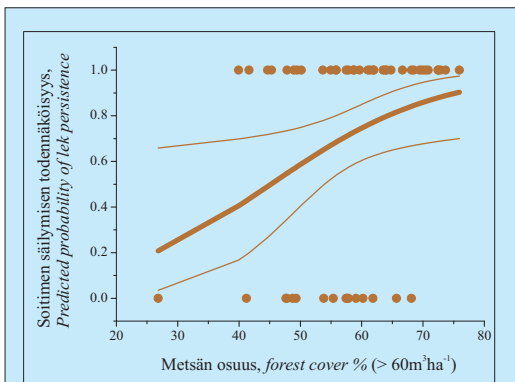
Kun vielä 1980-luvulla oli selvää, että metson soi-timia kannatti lähteä etsimään vain keski-ikäistä vanhemmista metsäluokista (ks. T. Helle ym. 1989, P. Helle ym. 1994), tuntuu nykyään olevan lähes yhtä ilmeistä, että soidinta kannattaa haeskella pikemminkin nuorista kasvatusmetsistä. Sama ilmiö on havaittu niin Suomessa kuin Norjassakin: uusia ja siirtyneitä soidinpaikkoja löytyy alle 40-vuotiaista metsäluokista (Rolstad ym. 2007, Valkeajärvi ym. 2007) ja metsokukat näyttävät kelpuuttavan nuoret kasvatusmetsät elinympäristökseen (Miet-tinen ym. 2005, 2008). Voimmeko siis huokaista

helpotuksesta ja todeta, että metsätaloudesta huo-limatta metso ja metson soidin voivat hyvin?

Osittain näyttää tosiaan siltä, että nykymetso on elinympäristön valinnassaan luultua joustavampi (ks. Seiskari 1962, Wegge & Rolstad 2011). Soiti-milla tehdyt pienialaiset hakkuut eivät välttämät-tä aiheuta soiti-men järkkymistä (Rolstad 1989), ja soidinkeskuksen siirtyminen hakkuiden tieltä voi olla sopeutuma, joka on taannut lajin kohtuullisen menestymisen (esim. Valkeajärvi & Ijäs 1991). Vanhan metsän määrän ja soiti-men säilymisen vä-lillä ei vaikutusta olevalta selkeää yhteyttä (Sirkkiä ym. painossa), ja etenkin Pohjois-Suomessa laajemman mittakaavan metsorunsaus näyttäisi olevan ajoit-tain jopa negatiivisessa suhteessa vanhan metsän määrän kanssa, kun taas nuoret kasvatusmetsät näyttävät selkeän positiivisina (Miettinen ym. 2009).

On kuitenkin erittäin tärkeää tutkia metsän eri ikäluokkien lisäksi maiseman rakennetta laajem-min. Yleisesti ottaen vaikuttaisi siltä, että metso kelpuuttaa elinympäristökseen sellaista metsää, jota on maisemassa nykyään eniten saatavilla, riit-tävän yhtenäisinä alueina (Valkeajärvi ym. 2007, Sirkkiä ym. 2010a, 2011, Wegge & Rolstad 2011). Etenkin soidinpaikkojen tilavaatimukset huomioi-den vanhan metsän määrä on todennäköisesti ny-kymaisemassa niin alhainen, että se ei voi selittää soiti-men esiintymistä, saati säilymistä (Mykrä ym. 2000, Sirkkiä 2010, Sirkkiä ym. painossa). Varmaa ei myöskään ole, onko sopeutumisen soimaan nuoremmissa metsissä todella eduksi, eli säilyykö metsopopulaation elinvoimaisuus pitkällä tähtäimellä muuttumattomana. Jos vaihtoehtoista on vain huonoja valittavissa, valitaan niistä vähiten huonoin.

Tiettyjen ikäluokkien karttelu voi sekin liittyä maiseman rakenteeseen: jos vanhojen metsien rippeet ovat pääosin hakkuiden ja taimikoiden ympäröimiä, niillä tuskin vierailaan yhtä paljon kuin yhtenäisemmissä kasvatusmetsiköissä (Miet-tinen ym. 2009). Toisaalta kyseessä voi olla myös aivan eri mittakaavataso ongelma: kenties met-sän sisärakenne on vanhemmissa metsäluokissa muuttunut metsolle epäedulliseksi (Miettinen ym. 2010). Vanhempien ikäluokkien metsät eivät enää nykypäivänä ole "aitometsiä", vaan metsätalouden muokkaamia, päätehakkuita odottavia alueita. Puunrunkojen ikä ei suinkaan ohjaa elinympäris-töjen suosintaa, vaan suoja, ravinto ja soidinten ta-pauksessa todennäköisesti myös se, missä naaraiden talviparvet liikkuvat (Gjerde ym. 2000). Liian usein suomalainen metsä on ensiharvennuksen jälkeen yhden puulajin valtaama, tasaikäinen ja -pituinen; puut sijaitsevat tasavälein, kaikki veden vaivaamat alueet on kuivattu, pensaat ja alipuusto on raivattu. Onneksi hallitun hoitamattomuuden



Kuva 3. Soitimen säilymisen todennäköisyys subteessa metsän (> 60 m³ha⁻¹, > 40 vuotta) osuuteen Varsinais-Suomessa, kolmen kilometrin säteellä soitimen keskustasta (n = 55, $\chi^2 = 5.69$, df = 1, P = 0.017). Logistisen regressiomallin todennäköisyyskuvaajaa ympäröivät obuemat viivat osoittavat 95 %:n luotamusvälejä; aineisto on esitetty avoimin ympyröin (0 = hävinnyt soidin, 1 = säilynyt soidin). Kuva on artikkelista Sirkkiä ym. (2011) ja käytölle on julkaisusarjan lupa.

Fig 3. The effect of forest cover (> 60 m³ha⁻¹, > 40 years) on the probability of lek persistence in southwest Finland on 3000 m spatial scale surrounding the lekking sites (n = 55, $\chi^2 = 5.69$, df = 1, P = 0.017). The 95 % confidence limits are shown around the probability line, and the data are shown with open markers (0 = vanished lek, 1 = persisted lek). The figure has been published in Sirkkiä et al. (2011) and used here with a permission of the publisher.

käsite on hiljalleen valtaamassa metsänhoidossa alaa, ja latvuserroksen ja maapohjan välille pyritään nykyään muodostamaan metsolle ja muille riistalajeille suojaa ja ravintoa riistatiheiköihin (Metsätalouden kehittämiskeskus Tapio 2006). Puoli vuosisataa sitten tämä oli selviö (ks. Valleala 1954), nykyään sitä pitää jälleen opettaa.

Soidinpaikkojen kannalta metsien laatu ja etenkin niiden yhtenäisyys, ei niinkään ikä, näyttäisivät olevan avainkysymyksiä. Jos soidinpaikkojen ympärillä on paljon metsolle sopivaa (pääosin yli 40-vuotiaasta) metsää, päiväreviirejä ja kukkoja mahtuu soitimelle runsaasti (Rolstad & Wegge 1989a, Rolstad ym. 2009) ja soidin säilyy todennäköisemmin käytössä (Rolstad & Wegge 1989a, Sirkkiä ym. 2011). Pellot, järvet, hakkuut ja nuoret taimikot "syövät" metsäalaa. Suomessa onkin metsiemme hurjasta kasvuvauhdista huolimatta laajoja alueita, missä riittävän metsäisyyden kynnyksen ylittyminen on vaikeaa, esimerkiksi Järvi-Suomessa, rannikkoseutujen viljelykulttuurin alueilla sekä suurten kaupunkien läheisyydessä.

Soidin säilyy jos metsää riittää

Metson soidinpaikat vaativat siis pikemminkin yhtenäisiä kuin vanhoja metsäalueita. Myös suot kelpuutetaan soitimen lähiympäristöön, jos erämaata on muutoin vähän (Lindén & Pasanen 1987). Etenkin Etelä-Suomessa soidinten on havaittu sijaitsevan paljon keskimääräistä suuremmissa metsämaissa laikuissa (Lindén & Pasanen 1987, Helle ym. 1994). Tavallista on, että metsän määrä alkaa tasoittua keskimääräiselle tasolle noin kilometrin tai puolentoista päässä soitimen keskustasta, osuen hyvin yksin kukkojen päiväterritorioiden keskimääräisen koon kanssa (esim. Wegge & Larsen 1987, Miettinen ym. 2005). Kuitenkin eteläisimmässä Suomessa metsäisyydellä on merkittävä vaikutus soitimille jopa 3–4 kilometrin päässä soitimen keskustasta (kuva 3, Lindén & Pasanen 1987, Sirkkiä ym. 2011).

Pelkkä soidin ei tietenkään tapahtumana vaa- di lähes 30 neliökilometriä kattavaa metsäaluetta. Näyttäisi pikemminkin siltä, että Etelä-Suomessa metsot ovat pakkaantuneet elelemään niille viimeisille alueille, joissa metsää vielä piisaa. Norjalaiskollegojen mukaan metsöyksilön vuotuinen elinpiiri (engl. *home range*) voi kattaa 30–80 km² (Wegge & Rolstad 2002, kts. myös kuva 2). Vähiten liikkuvia ovat vanhat kukot, jotka norkoilevat mielellään soidinten lähiympäristössä suuren osan vuodesta, kenties varmistellen jo tulevan soidinajan asemiaan (Wegge & Larsen 1987). Tässä mielessä Suomesta saadut tulokset istuvat hyvin norjalaisten arvioihin – soidinten ympäristö on siis tärkeää etelän soidinpopulaatioille, etenkin kukoille, ympäri vuoden.

Miten "yhtenäinen metsä" sitten määritellään? Tutkimuksissa on havaittu, että hienojakoinen, mosaiikkimainen pirstoutuminen ei ole soidinpaikalle pahasta, pikemminkin päinvastoin (Lindén & Pasanen 1987, Sirkkiä ym. 2011). Suuren kokonsa vuoksi metsokukko ei viihdy liian tiheässä metsässä, se ei kerta kaikkiaan mahdu lentämään siellä (Gjerde 1991). Hakkuukokeissa on huomattu, että pienialaiset hakkuut ylitiheällä soidinpaikalla voivatkin jopa parantaa soitimen houkuttelevuutta (Rolstad 1989, Rolstad ym. 2007). Hakkuun koko ei kuitenkaan saa olla kovin suuri: yli 20 hehtaarin avohakkuiden on todettu autoioittavan soidinpaikkoja (Rolstad & Wegge 1989b).

Mikä selittää metsokantojen romahdusta?

Soidinpaikan autoioitumisen mekanismit ymmärrettiin lähinnä norjalaisten hakkuukokeiden kautta. Niissä havaittiin, että jos soitimella on liian vähän varttunutta (yli 40-vuotiaasta) metsää, sinne ei mahdu montaa päiväreviiriä (Wegge & Rolstad 1986),

Photo: Veli-Pekka Väänänen



Metso tarvitsee laajoja yhtenäisiä metsäalueita.

Adequate connectivity of forest areas seems to be essential for capercaillie persistence.

jolloin soitimen intensiteetti vähenee, eikä soidin kiinnosta enää naaraitakaan. Kun nuoret linnut etsiytyvät elinvoimaisemmille soitimille, soidin pikkuhiljaa autioituu, ja lakkaa kokonaan olemasta kun viimeiset vanhat kukot kuolevat (Rolstad & Wegge 1989a). Tällaiset soidinkuolemat lienevät olleen hyvin tavallisia jyrkimpien metsokantojen alamäkien aikana, jolloin myös avohakkuiden laajuus oli ihan toista luokkaa kuin nykyään. Tämä mielessä testasimme aikasarja-analyysin avulla hypoteesia, jonka mukaan Suomen metsojen väheneminen vuosina 1965–1988 olisi ollut yhteydessä nuorten metsäluokkien osuuden runsastumiseen ja siitä seuranneisiin soidinkuolemiin (Sirkiä ym. 2010a). Jotta soidinkuolemista päästään aikuiskuolleisuuteen ja varsinaiseen kannan alamäkeen, käytimme analyysissämme seitsemän vuoden aikaviivettä, mikä laskennallisesti vastaa suunnilleen aikuisen metson elinikää (Sirkiä ym. 2010a, laskelma perustuu aikuisten metsojen keskimääräiseen vuotuiseseen selviämiseen, aineisto lähteestä Lindén 1981).

Analyysimme ei kuitenkaan löytänyt merkitsevää yhteyttä metsien nuorentumisen ja metso-kannan alamäen välillä (Sirkiä ym. 2010a). Metso-populaatioiden pieneneminen paljastui sekä ajallisesti että alueellisesti niin yhteneväiseksi, että asian selittäminen tilastollisesti on haastavaa (ks. myös Helle & Helle 1991). Norjalaiset kollegat havaitsivat yhtä lailla, että vanhojen metsien vähenemisellä ei ollut yhteyttä paikallisen metso-

populaation koon pitkäaikaismuutoksiin (Wegge & Rolstad 2011). Itse asiassa metso-kannan koko ei alueella juuri muuttunut, vaikka varttuneen metso-osuus puolittui tutkitun kolmenkymmenen vuoden (1979–2008) aikana (Wegge & Rolstad 2011).

Metsäkanalintujen kannanromahdusta on toki pohdittu pitkään ja hartaasti myös kokonaan eri näkökulmista. Esimerkiksi Gilbert Ludwigin väitöskirja (Ludwig 2007) paneutui aiheeseen lähinnä teeren *Tetrao tetrix* poikaskuolleisuuden selitysmallien kautta, ja nosti esille muun muassa epäsymmetrisen ilmastonmuutoksen merkityksen (Ludwig ym. 2006). Kevät lämpenee nykyään aikaisemmin, johtaen lintujen pesinnän aloituksen aikaistumiseen, mutta alkukesä ei olekaan lämmennyt samassa suhteessa. Niinpä yhä aikaisemmin kuoriutuvat poikaset joutuvat etsimään ravintoa erittäin kylmissä olosuhteissa, mikä huonontaa teerenpoikasten selviytymistä (Ludwig ym. 2006). Tavallaan aikaistuva kevät on linnuille ekologinen ansa, väärä ennuste tulevista olosuhteista. Metson osalta samankaltaisia selitysmalleja ovat ehdottaneet skotlantilaiset kollegat, painottaen kuitenkin osaltaan myös lisääntyneen aikuiskuolleisuuden merkitystä (Moss ym. 2000, 2001). Ilmastonmuutoksen vaikutukset voivat hyvinkin olla todellisia, mutta ajallisesti ne eivät oikein kohtaa Suomen metso-populaatioiden jyrkimmän alamäen kanssa (ks. kuva 1). Metson elinympäristön kantokyky on toisaalta voinut heikentyä myös jo aiemmin,

Photo: Pekka Helle



Metson ympäristönkäyttöä tutkittiin radiolähettimin merkittyjen metsojen avulla.

The habitat use of capercaillie was studied by using radio-marked birds.

jopa ennen reittilaskentojen aikaa (esim. Löfman & Kouki 2001). Paikkauskollisen metson reagointi elinympäristömuutoksiin on hidasta, joten populaatiotasolla muutokset voivat hyvinkin viedä kauemmin kuin karkeasti arvioimamme seitsemän vuotta.

Loppujen lopuksi todennäköisimmältä vaikuttaa, että tehostunut puuntuotanto on ainakin yksi osatekijä Suomen metsokantojen romahduksessa, monine välillisine vaikutuksineen (Helle ym. 2003). Tyypillisesti populaation radikaali pieneminen on useiden osatekijöiden summa, kuitenkin niin, että elinympäristömuutokset kummittelevat tapahtumasarjan keskiössä (esim. Storch 2000). Räjähdysmäisesti kasvanut metsäautoteiden verkosto, joka auttaa autoilevan metsästäjän saman illan aikana kaukaisillekin perukoille (Lindén & Rajas 1986, Lindén 1991), soiden laajamittainen ojitaminen (Ludwig ym. 2008), mustikan vähentyminen avohakkuiden seurauksena (Salemaa 2000, Wegge & Kastdalen 2008, ks. myös Lakka & Kouki 2009) ja metsien sisärakenteen yksinkertaistuminen sekä suojan puute (esim. Miettinen 2009) ovat kaikki tehostuneen puuntuotannon sivuvaikutuksia, joista mikään tuskin yksinään selittää metso-kannan romahdusta, mutta joiden yhteisvaikutus on jo melkoinen.

Kun metsämaiden muokkaukset ja ojitukset tuhoavat yhtenäiset ja siten turvalliset poikueiden elinympäristöt, nousee pirstaleisessa varvikkomosaiikissa petoriskin uudelle tasolle (Storaas ym. 1999). Maisematason metsien pirstoutuminen ja peltoisuuden lisääntyminen on puolestaan vaikuttanut petoyhteisön koostumukseen ja tätä kautta mahdollisesti tehostanut metson poikasten ja pesien saalistusta (Henttonen 1989, Kurki ym. 1997, 2000). Näin monien, laajoja mittakaavoja kattavien negatiivisten tekijöiden summa ylittää jo metso-kannan alamäen kriittisen kynnyksarvon menen tullen. Nykyinen metsiemme kasvuvauhti on voinut hieman helpottaa tilannetta tasoittamalla metsän eri kehitysvaiheiden välistä kontrastia ja pienentämällä näin jälleen poikueiden petoriskiä (Wegge & Rolstad 2011). Tosin tältä osin erilaisilla metsikkö- ja maisematason mittakaavoilla toteutettu vertaileva tutkimus on vielä suorittamatta.

Metson maisemassa viihtyy hirvikin

Lyhyessä ajassa yleistyneet satelliittikuva-aineistot maiseman rakenteesta ja monet kansalliset eläinten runsauslaskennat ovat mahdollistaneet yhä laajempia alueita kattavien analyysien yleistymisen. Tällainen niin kutsuttu makroekologinen

tutkimus (engl. *macroecology*) on perusteltua etenkin sellaisten lajien kohdalla, jotka vaeltavat laajalti (esim. metsäkaribu, *Rangifer tarandus caribou*, Fortin ym. 2008). Toisaalta useampien lajien tarkastelu samanaikaisesti laajoilla alueilla voi paljastaa mielenkiintoisia lainalaisuuksia maisemarakenteen ja lajien väliltä, vaikka lajit eläisivät suhteellisen paikallisestikin (esim. Mikusiński & Angelstam 2004). Suomessa kotoinen riistanrikkausindeksimme antaa tällaisiin tarkasteluihin oivallisen apuvälineen (Lindén ym. 1999, Pellikka ym. 2005, Pellikka ym. 2006, Pellikka & Lindén 2009, Lindén ym. 2010).

Ei liene yllättävää, että metsämaan määrä vaikuttaa metson runsauteen positiivisesti Etelä- ja Keski-Suomessa myös 50 x 50 km ruuduissa (Pellikka ym. 2006, Sirkkiä ym. 2010b). Huomionarvoista on, että näissä satoja neliökilometrejä kattavissa analyyseissä metson maisemissa viihtyy niinkin erilainen riistalaji kuin hirvi (Sirkkiä ym. 2010b). Metsän määrän lisäksi asutuksen vaikutus on lajeille samansuuntainen: eteläisessä ja keskisessä Suomessa selkeän negatiivinen, pohjoisempaan positiivinen. Pohjois-Suomi käyttäytyy näissä tarkasteluissa yleensäkin usein täysin päinvastaisesti kuin muu osa maata, todennäköisesti lähinnä maaperän heikkotuottoisuuden vuoksi (Pellikka ym. 2006, Sirkkiä ym. 2010b). Sekä asutus että peltoisuus kuvastavat pohjoisessa tuottavampia seutuja, kun taas etelässä ne syövät selkeästi tarvittavaa metsäpinta-alaa.

Metsän ikä ei metso-hirvi-vertailussa juurikaan erotellut lajien runsausvaihtelua – metso ei siis tällä tasolla (50 x 50 km ruuduissa) näyttäytynyt vanhempien metsien lajina, eikä hirvi esiintynyt runsaampana nuorissa metsäluokissa (Sirkkiä ym. 2010b). Molempien lajien runsauteen vaikuttavat toki myös monet muut seikat, etenkin hirvellä metsästyksessä lienee yksi merkittävimmistä tekijöistä. Metsikkötasolla lajien väliset erot elinympäristövalinnassa varmasti tulevat selkeämmin esiin, mutta kuten edellä on todettu, yhtenäinen metsäpeite vaikuttaisi metson kannalta olennaisemmalta kuin metsän ikä, myös astetta suppeammilla mittakaavoilla. Toisaalta voidaan hyvin ajatella, että satojen neliökilometrien mittakaavalla monien riistalajien liikkeet, etenkin siirtymät pois synnyinalueilta (ks. kuva 2) todennäköisesti seuraavat samankaltaisia metsäkäytäviä läpi Suomen, riippumatta metsän iästä (ks. myös Lindén ym. 2000). Pitkällä tähtäimellä liikkuvuus alueelta toiselle on yksi olennaisimmista populaatioiden verkoston elinvoimaisuutta ylläpitävistä voimista (esim. Hanski 1985).

Kohti maisematason kannanhoitoa

Metsätalous on nyt vierailut joka puolella, käynyt läpi lähes kaikki maamme talousmetsät, ja uusi käsittelykierros alkaa. Uusintakierroksella meillä on varaa parantaa paljon ja ottaa oppia koetuista virheistä. On ilahduttavaa huomata, että monia metsolle positiivisia piirteitä on melko helppo jäljitellä talousmetsissäkin. Metsiä voidaan jopa käsitellä metsolle sopivampaan muotoon, pääasiassa maltillisella ensiharvennuksella, joka toisaalta luo tilaa etenkin suurikokoisille metsokukoille, toisaalta säilyttää riittävän suojaisuuden (ks. myös Miettinen 2009). Hyvä vaihtoehto on myös sekametsien luominen, sillä sekametsissä monet metson vaatimukset täyttyvät luonnollisesti. Sekametsien synty metsän kehittymisen myötä kerrostuneisuutta, erikäisyttä, suojaa ja aukkoisuutta.

Vaikka metsänhoidon toimenpiteet toteutetaan jatkossakin metsikkötasolla, olisi laajemman mitakaavan näkemys tärkeää sisällyttää maankäytön suunnitteluvaiheeseen. Uusi mittakaavaymmärrys pitäisikin metson ja muiden riistalajien kohdalla tuoda seuraavaksi käytäntöön. Esimerkiksi nykyiset soidinpaikkojen hoito-ohjeet käsittelevät perinteisen kilometrin säteisen alueen (Heinonen ym. 2005), kun uusien tutkimusten valossa metsien käsittelyllä voi olla vaikutusta yksittäisen soitimen säilymiseen jopa kolmen kilometrin säteellä (Sirkkiä ym. 2011). Metsopopulaation onnistunut hoito vaatii vielä myös paljon laajempia aluekokonaisuuksia. Tämän tason metsänhoidon suunnittelu edellyttää jo useamman metsänomistajan, asian tuntijan ja päättäjän istumista saman pöydän ympärille. Itse asiassa tällaista on jo harjoiteltu ihan viime aikoina metsäkanalintujen hoitosuunnitelman laatimisen yhteydessä.

Laajempien alueiden riistanhoitoon kehitellään parhaillaan käytännön työkaluja. Suojelualuesuunnittelussa hyväksikäytetty Zonatiivis-ohjelmisto tarjoaa tähän hyvät mahdollisuudet (esim. Moilanen ym. 2005). Tieto riistalle tärkeistä elinympäristön ja maiseman ominaisuuksista syötetään paikkatietomuodossa ohjelmaan, joka näiden pohjalta priorisoi maiseman, eli erottelee esiin riistan kannalta parhaimmat (ja toisaalta myös huonoimmat) alueet. Ohjelmiston kapasiteetti on lähes rajaton: se voi käsitellä miljoonia elementtejä hyvin korkean resoluution paikkatietoaineistoa, ja kattaa hyvin laajoja alueita (esim. kokonaisia valtioita) kerrallaan (esim. Lehtomäki ym. 2009). Samaan analyysiin voidaan siis sisällyttää useita riistalajeja, näiden elinympäristön erikoispiirteitä, lajikohtaisia maiseman kytkeytyneisyysmittoja ja jopa lajien välisiä vuorovaikutussuhteita (Rayfield ym. 2009). Tuloksena on aina helposti tulkittava prioriteettikartta kiinnostuksen kohteena olevasta alueesta.

On toki muistettava, että kaikkien muiden analyysityökalujen rinnalla Zonation-ohjelmistokin tuottaa juuri sitä, mitä siltä pyydetään. Taustalla on oltava laadukasta tietoa riistan elinympäristövaatimuksista; perinteisempää ekologista tutkimusta ei siis ole mahdollista unohtaa. Tietokoneiden ja mallinnusteknisen kehityksen pyörteissä on välillä hyvä nöyrytyä huomaamaan, miten perustavanlaatuisia puutteita meillä yhä on lajien perusekologiasta. Esimerkiksi metson poikueista, niiden elinympäristövaatimuksista, mittakaavoista ja vaikkapa ravinnonhankintaan liittyvistä liikkeistä on edelleen yllättävän vähän tietoa (ks. kuitenkin Atlegrim & Sjöberg 1995, Wegge & Kastdalen 2008). Myös metsän sisärakenteen arvioimiseen vaaditaan edelleen kenttätöitä – satelliittikuviin perustuva puustontulkinta ei juuri kerro metsän laadusta, ainakaan puhtaasti ekologisessa mielessä.

Uskallamme kuitenkin väittää, että ymmärrystä laajempien mittakaavatasojen ilmiöistä on jo kertynyt riittävästi, jotta tietoa voisi alkaa soveltaa käytännössä. Metson kannalta tärkeää valtakunnan laajuista riistanhoitoa olisi mahdollista toteuttaa valtakunnan tason kaavoituksella (ks. myös Lindén ym. 2010). Näin voitaisiin taata riistan liikumista ja populaatioiden elinkykyä helpottavien metsäreittien säilyminen (Lindén ym. 2000, Sirkkiä 2010). Parhailtaan työn alla olevat metson elinympäristön Zonation-priorisoinnit tähtäävät tämän tason työkalujen tuottamiseen. Ideoita kuntatason ylittävistä riistatalousalueista esiteltiin myös Riistapäivien 2011 paneelikeskustelussa Vaasassa. Upouudella Suomen Riistakeskuksella olisi mahdollisuus toimia tämänkaltaisten suunnitelmien kehittämisessä, yhteistyössä muiden viranomaistahojen, metsänomistajien ja tutkijoiden kanssa.

Summary: New understanding of broad spatial scales in capercaillie habitat research and management

The special status and umbrella-species features of the capercaillie *Tetrao urogallus*, accompanied by the huge decline in its populations (Fig. 1), well justify the need for capercaillie habitat research and management in Finland. Fresh knowledge has been accumulated on capercaillie lekking sites, especially about the broader spatial scales and related ecological phenomena (Fig. 2). In this review, we present key points of that knowledge and relate it to previous research on capercaillie habitats and lekking sites. We also propose that information on wider spatial extents should be incorporated into capercaillie management.

Traditionally, capercaillie lekking sites were found predominantly in old forest stands. Nowadays it is more common to find new or resettled lekking sites in young thinning forests. In some studies, older forest stands seem to be avoided by the species. On one hand, it seems that capercaillie might be more flexible in its

habitat use than previously thought. Moving the lekking site from one forest patch to another can be seen as an adaptation to the dynamic forest environment. On the other hand, the species seems to select those habitat types that are most common in the landscape. It is still not known if long-term fitness remains the same no matter where the lekking site is situated. Avoidance of certain habitat types may be caused by the wider landscape structure – it seems that the continuity of the forests and their structural quality are more important lekking sites than forest age per se.

Especially in the southernmost Finland, lekking sites are located in forest areas that are much larger than average. The amount of forest affects lekking site persistence even up to 3–4 km from the lekking centre (Fig. 3). It is probable that the lekking populations, especially the males, stay in the vicinity of the lekking sites much of the year, using areas up to several tens of square kilometres for their home ranges (Fig. 2). Therefore, adequate connectivity of forest areas seems to be essential for species persistence. However, fine-grained, mosaic-like fragmentation inside forest patches does not seem to harm the lekking sites – quite the opposite: especially the large-sized males need space for escape flight.

On the contrary, coarse-scale forest fragmentation caused by clear-cutting may cause lekking sites to be abandoned. We tested the hypothesis that the increase in the proportion of young forest led to the abandonment of leks and finally caused the population decline of capercaillie in Finland from 1965 to 1988. We found no evidence to back up the hypothesis. It seems that several factors contributed to the decline, and most of them interacted with forestry. A larger number of forest roads might have helped hunters reach the most distant areas, thus increasing the hunting pressure. Large-scale drainage of peatlands and changes in the predation regime negatively affected grouse productivity. In addition, the decrease in the number of bilberry and other important structural characteristics inside the forest stands may have accelerated the negative population trajectory.

On spatial scales covering hundreds of square kilometres (so-called macroecological scales), the abundance of capercaillie positively correlates with many other game species, including moose. This may be due to common environmental requirements of the game fauna or interactions among the species. Measured in 50 x 50 km grids, in southern Finland the overall forest cover has a positive relationship with the abundances of capercaillie and moose, whereas human settlement has a negative impact. In the northernmost parts of the country, these relationships are often reversed, mainly because of the lower soil productivity in the north. At this scale, the abundance of capercaillie and moose did not differ in relation to forest age. The differences in habitat preference are probably more evident at local scales, and/or the species prefer continuous forest over the forest age, for instance for their dispersal.

From the management point-of-view, it would be important to incorporate the new understanding about larger spatial scales into game management planning. On the stand scale, increasing the structural variability of forests and favouring mixed forest would probably benefit capercaillie and other game species. Nationwide land use planning would offer a powerful tool to enhance the connectivity between forest areas in Finland, an aspect that is probably very important for the maintenance of long-term population viability. With the aid of Zonation, the spatial conservation planning software, we are creating tools for this kind of practical

large-scale planning problems. In these analyses, we can combine millions of elements of spatially explicit data, including species, their habitat preferences, species-specific connectivity levels and interactions, resulting in a priority map of the landscape that is easy to interpret. However, we need to rely on ecological information at every step of the analysis, so basic research on capercaillie (for instance on brood ecology) should continue and be fortified in the future.

Kirjallisuus/References

- Ategrim, O. & Sjöberg, K. 1995: Lepidoptera larvae as food for capercaillie chicks (*Tetrao urogallus*): a field experiment. – *Scand. J. For. Res.* 10: 278–283.
- Fortin, D., Courtois, R., Etcheverry, P., Dussault, C. & Gingras, A. 2008: Winter selection of landscapes by woodland caribou: behavioural response to geographic gradients in habitat attributes. – *J. Appl. Ecol.* 45: 1392–1400.
- Gjerde, I. 1991: Cues in winter habitat selection by capercaillie. I. Habitat characteristics. – *Ornis Scand.* 22: 197–204.
- Gjerde, I., Wegge, P. & Rolstad, J. 2000: Lost hotspots and passive female preference: the dynamic process of lek formation in capercaillie *Tetrao urogallus*. – *Wildl. Biol.* 6: 291–298.
- Hanski, I. 1985: Single-species spatial dynamics may contribute to long-term rarity and commonness. – *Ecology* 66: 335–343.
- Heinonen, P., Karjalainen, H., Kaukonen, M. & Kuokkanen, P. (toim./eds) 2005. Metsätalouden ympäristöopas. – Metsähallitus, Edita Prima Oy, Helsinki (in Finnish).
- Helle, P. & Helle, T. 1991: Miten metsärakenteen muutokset selittävät metsäkanalintujen pitkän aikavälin kannanmuutoksia? (Summary: How do changes in forest structure explain recent changes in Finnish grouse populations?). – *Suomen Riista* 37: 56–66.
- Helle, P., Helle, T., & Lindén, H. 1994: Capercaillie (*Tetrao urogallus*) lekking sites in fragmented Finnish forest landscape. – *Scand. J. For. Res.* 9: 386–396.
- Helle, P., Lindén, H., Aarnio, M. & Timonen, K. 1999: Metso ja metsien käsittely. Tietoa käytännön metsätaloudelle. – Metsähallituksen metsätalouden julkaisuja 20: 1–23.
- 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 the past decades). – *Suomen Riista* 49: 32–43.
- Helle, T., Helle, P., Lindén, H. & Kilpelä, S.-S. 1989: Metson soidinpaikkojen metsikkörakenteesta Pohjois-Suomessa (Summary: Stand characteristics of capercaillie lekking sites in northern Finland). – *Suomen Riista* 35: 26–35.
- Henttonen, H. 1989: Metsien rakenteen muutoksen vaikutuksesta myyräkantoihin ja sitä kautta pikkupetoihin ja kanalintuihin – hypoteesi (Summary: 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.
- Hjorth, I. 1985: The distribution of capercaillie males on leks in relation to the forest structure of the recruiting area. – *Teoksessa/In: Lovel, T. & Hudson, P. (toim./eds), Proceedings 3rd International Grouse Symposium, York 1984: 217–235.*
- Hjorth, I. 1994: Tjädern. En skogsfågel. – *Skogsstyrelsen, Jönköping* (in Swedish).
- Koivisto, I. & Pirkola, M. 1961: Metson ja teeren soitimesta sekä soidinarvioinneista keväällä 1960 kerätyn aineiston perusteella (Summary: Behaviour and numbers of capercaillie (*Tetrao urogallus*) and black grouse (*Lyrurus tetrix*) in display grounds). – *Suomen Riista* 14: 53–64.
- Koivisto, I. & Pirkola, M.K. 1964: Teeren ja metson soidinkäyttytymisestä ja soitimen merkityksestä (Summary: On the behaviour on the display ground and the importance of the social display of black grouse (*Lyrurus tetrix*) and capercaillie (*Tetrao urogallus*)). – *Suomen Riista* 17: 43–52.
- Kurki, S., Helle, P., Lindén, H. & Nikula, A. 1997: Breeding success of black grouse and capercaillie in relation to mammalian predator densities on two spatial scales. – *Oikos* 79: 301–310.
- 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.
- Lakka, J. & Kouki, J. 2009: Patterns of field layer invertebrates in successional stages of managed boreal forests: Implications for the declining Capercaillie *Tetrao urogallus* L. population. – *For. Ecol. Manage.* 257: 600–607.
- Lehtomäki, J., Tomppo, E., Kuokkanen, P., Hanski, I. & Moilanen, A. 2009: Applying spatial conservation prioritization software and high-resolution GIS data to a national-scale study in forest conservation. – *For. Ecol. Manage.* 258: 2439–2449.
- Leikola, M. 2006: The development of silviculture and forest management in 20th century Finland. – *Teoksessa/In: Rauhalahti, M. (toim./ed.), Vuosilusto 2004–2005: Essays on the history of Finnish forestry*, pp. 33–48. Vammalan Kirjapaino, Vammala.
- Leinonen, K. & Ermala, A. 1995: Metsästäjäprofiili 1993. Osaraportti 2. – Kala- ja riistaraportteja nro 33. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Tilastotoimi, Helsinki (in Finnish).
- Lindén, H. 1981: Estimation of juvenile mortality in the capercaillie, *Tetrao urogallus*, and the black grouse, *Tetrao tetrix*, from indirect evidence. – *Finnish Game Res.* 39: 35–51.
- Lindén, H. 1991: Patterns of grouse shooting in Finland. – *Ornis Scand.* 22: 241–244.
- Lindén, H. 2002: Metson elinympäristöt kolmella eri mittakaavalla (Summary: The capercaillie – a focal species in landscape ecology at three different scales). – *Suomen Riista* 48: 34–45.
- 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. & Raijas, M. 1986: Yliverotammeko metsäkanalintukantoja? (Do we overharvest our grouse populations? An educated guess). – *Suomen Riista* 33: 91–96.
- Lindén, H. & Pasanen, J. 1987: Metsien pirstoutuminen metsokantojen uhkana (Summary: Capercaillie leks are threatened by forest fragmentation). – *Suomen Riista* 34: 66–76.
- Lindén, H., Helle, E., Helle, P., Vuorimies, O. & Wikman, M. 1999: Metsäriistan monimuotoisuuden mittaaminen ja seuranta (Summary: Measuring and monitoring the diversity of wildlife with the aid of the Finnish wildlife triangle scheme). – *Suomen Riista* 45: 80–88.
- Lindén, H., Danilov, P.I., Gromtsev, A.N., Helle, P., Ivantier, E.V. & Kurhinen, J. 2000: Large-scale forest corridors to connect the taiga fauna to Fennoscandia. – *Wildl. Biol.* 6: 179–188.

- Lindén, H., Heinonen, M. & Pellikka, J. 2010: Pellon määrä ja riistanriikkaus (Summary: Amount of agricultural land and wildlife richness in SW Finland). – Suomen Riista 56: 85–94.
- Ludwig, G. 2007: Mechanisms of population declines in boreal forest grouse. – Ph. D. thesis, Jyväskylä University Printing House, Jyväskylä.
- Ludwig, G.X., Alatalo, R.V., Helle, P., Lindén, H., Lindström, J. & Siitari, H. 2006. Short- and long-term population dynamical consequences of asymmetric climate change in black grouse. – Proc. R. Soc. B 273: 2009–2016.
- Ludwig, G.X., Alatalo, R.V., Helle, P., Nissinen, K. & Siitari, H. 2008: Large-scale drainage and breeding success in boreal forest grouse. – J. Appl. Ecol. 45: 325–333.
- Luhta, J. 2001: Metsola. – Maahenki, Helsinki (in Finnish).
- Löfman, S. & Kouki, J., 2001: Fifty years of landscape transformation in managed forests of southern Finland. – Scand. J. For. Res. 16: 44–53.
- Metsätalouden kehittämiskeskus Tapio 2006: Hyvän metsänhoidon suositukset. – Metsäkustannus Oy, F.G. Lönnberg, Helsinki (in Finnish).
- Miettinen, J. 2009: Capercaillie (*Tetrao urogallus* L.) habitats in managed Finnish forests – the current status, threats and possibilities. – Ph. D. thesis, Dissertationes Forestales 90. <http://www.metla.fi/dissertationes/df90.htm>
- Miettinen, J., Helle, P. & Nikula, A. 2005: Lek area characteristics of capercaillie (*Tetrao urogallus*) in eastern Finland as analysed from satellite-based forest inventory data. – Scand. J. For. Res. 20: 358–369.
- Miettinen, J., Helle, P., Nikula, A. & Niemelä, P. 2008: Large-scale landscape composition and capercaillie (*Tetrao urogallus*) density in Finland. – Ann. Zool. Fennici 45: 161–173.
- Miettinen, J., Helle, P., Nikula, A. & Niemelä, P. 2009: Changes in landscape-scale habitat selection of capercaillie (*Tetrao urogallus*) in managed north-boreal forest. – Silva Fennica 43: 595–608.
- Miettinen, J., Helle, P., Nikula, A. & Niemelä, P. 2010: Capercaillie (*Tetrao urogallus*) habitat characteristics in north-boreal Finland. – Silva Fennica 44: 235–254.
- Mikusiński, G. & Angelstam, P. 2004: Occurrence of mammals and birds with different ecological characteristics in relation to forest cover in Europe – do macroecological data make sense? – Ecol. Bull. 51: 265–275.
- Moilanen, A., Franco, A.M.A., Early, R.I., Fox, R., Wintle, B. & Thomas, C.D. 2005: Prioritizing multiple-use landscapes for conservation: methods for large multi-species planning problems. – Proc. R. Soc. B 272: 1885–1891.
- Moss, R., Picozzi, N., Summers, R.W. & Baines, D. 2000: Capercaillie *Tetrao urogallus* in Scotland – demography of a declining population. – Ibis 142: 259–267.
- Moss, R., Oswald, J. & Baines, D. 2001: Climate change and breeding success: decline of the capercaillie in Scotland. – J. Anim. Ecol. 70: 47–61.
- Mykrä, S., Kurki, S., & Nikula, A. 2000: The spacing of mature forest habitat in relation to species-specific scales in managed boreal forests in NE Finland. – Ann. Zool. Fennici 37: 79–91.
- Pakkala, T., Pellikka, J. & Lindén, H. 2003: Capercaillie (*Tetrao urogallus*) – a good candidate for an umbrella species in taiga forests. – Wildl. Biol. 9: 309–316.
- Pellikka, J., Rita, H. & Lindén, H. 2005: Monitoring wildlife richness – Finnish applications based on wildlife triangle censuses. – Ann. Zool. Fennici 42: 123–134.
- Pellikka, J., Lindén, H. & Nikula, A. 2006: Onko riistanriikkaus yhteydessä maankäyttöön? (Summary: Does wildlife richness reflect the large-scale land use patterns?) – Suomen Riista 52: 62–76.
- Pellikka, J. & Lindén, H. 2009: Riistanrikkausindeksien suhde yksittäisten lajien ja lajiryhmien runsauksiin (Summary: The associations of wildlife richness indices and its components). – Riista- ja kalatalous – Tutkimuksia 5/2009, 23 pp.
- Rayfield, B., Moilanen, A. & Fortin, M.-J. 2009: Incorporating consumer-resource spatial interactions in reserve design. – Ecol. Model. 220: 725–733.
- Rolstad, J. 1989: Effects of logging on capercaillie (*Tetrao urogallus*) leks. I. Cutting experiments in Southcentral Norway. – Scand. J. For. Res. 4: 99–109.
- Rolstad, J. & Wegge, P. 1987: Habitat characteristics of capercaillie *Tetrao urogallus* display grounds in southeastern Norway. – Holarctic Ecol. 10: 219–229.
- Rolstad, J. & Wegge, P. 1989a: Effects of logging on capercaillie *Tetrao urogallus* leks. III. Extinction and recolonization on lek populations in relation to clearfelling and fragmentation of old forest. – Scand. J. For. Res. 4: 129–135.
- Rolstad, J. & Wegge, P. 1989b: Effects of logging on capercaillie *Tetrao urogallus* leks. II. Cutting experiments in Southeastern Norway. – Scand. J. For. Res. 4: 111–127.
- Rolstad, J., Rolstad, E. & Wegge, P. 2007: Capercaillie *Tetrao urogallus* lek formation in young forest. – Wildl. Biol. 13 (suppl. 1): 59–67.
- Rolstad, J., Wegge, P. & Gjerde, I. 1991: Kumulativ effekt av habitat fragmentering: Hva har 12-års storfuglforskning på Varaldskogen lært oss? (Summary: Cumulative impact of habitat fragmentation: Lessons from 12 years of capercaillie research at Varaldskogen, Norway). – Fauna 44: 90–104.
- Rolstad, J., Wegge, P., Sivkov, A.V., Hjeljord, O. & Storaunet, K.O. 2009: Size and spacing of grouse leks: comparing capercaillie (*Tetrao urogallus*) and black grouse (*Tetrao tetrix*) in two contrasting Eurasian boreal forest landscapes. – Can. J. Zool. 87: 1032–1043.
- Salemaa, M. 2000: *Vaccinium myrtillus* Mustikka. – Teoksessa/In: Reinikainen, A., Mäkipää, R., Vanha-Majamaa, I. & Hotanen, J.-P. (toim./eds), Kasvit muuttuvassa metsälunnonossa, pp. 128–130. Tammi, Helsinki (in Finnish).
- Seiskari, P. 1962: On the winter ecology of the capercaillie, *Tetrao urogallus*, and the black grouse, *Lyrurus tetrix*, in Finland. – Pap. Game Res. 22: 1–119.
- Sirkkiä, S. 2010: Effects of large-scale human land use on Capercaillie (*Tetrao urogallus* L.) populations in Finland. – Ph. D. thesis, Helsinki University Printing House, Helsinki. <http://urn.fi/URN:ISBN:978-952-10-6467-8>
- Sirkkiä, S., Lindén, H., Helle, P., Nikula, A., Knape, J. & Lindén, H. 2010a: Are the declining trends in forest grouse populations due to changes in the forest age structure? A case study of Capercaillie in Finland. – Biol. Cons. 143: 1540–1548.
- Sirkkiä, S., Pellikka, J. & Lindén, H. 2010b: Balancing the needs of capercaillie (*Tetrao urogallus*) and moose (*Alces alces*) in large-scale human land use. – Eur. J. Wildl. Res. 56: 249–260.
- Sirkkiä, S., Helle, P., Lindén, H., Nikula, A., Norrdahl, K., Suorsa, P. & Valkeajärvi, P. 2011: Persistence of Capercaillie (*Tetrao urogallus*) lekking areas depends on forest cover and fine-grain fragmentation of boreal forest landscapes. – Ornis Fennica 88: 14–29.

- Sirkiä, S., Nikula, A., Helle, P., Lindén, H., Norrdahl, K., Suorsa, P. & Valkeajärvi, P.: Contemporary mature forest cover does not explain the persistence of Capercaillie lekking areas in Finland. – *Ornis Fennica* (painossa/in press).
- Storaas, T., Kastdalen L. & Wegge, P. 1999: Detection of forest grouse by mammalian predators: A possible explanation for high brood losses in fragmented landscapes. – *Wildl. Biol.* 5: 187–192.
- Storch, I. 2000: Conservation status and threats to grouse worldwide: an overview. – *Wildl. Biol.* 6: 195–204.
- Storch, I., 2007: Conservation status of grouse worldwide: an update. – *Wildl. Biol.* 13 (suppl. 1): 5–12.
- Suter, W., Graf, R.F. & Hess, R. 2002: Capercaillie (*Tetrao urogallus*) and avian biodiversity: testing the umbrella-species concept. – *Cons. Biol.* 16: 778–788.
- Valkeajärvi, P. & Ijäs, L. 1987: Metson soidinpaikkojen hoito. – Metsästäjäin Keskusjärjestö, Keski-Suomen riistanhoitopiiri, Jyväskylä (in Finnish).
- Valkeajärvi, P. & Ijäs, L. 1991. Soidinkeskuksen hakkuun vaikutuksista metson soitimeen (Summary: The impact of clearcutting on a capercaillie lek centre). – *Suomen Riista* 37: 44–55.
- Valkeajärvi, P., Ijäs, L. & Lamberg, T. 2007: Metson soidinpaikat vaihtuvat – lyhyen ja pitkän aikavälin havaintoja (Summary: Capercaillie display grounds move – short and long term observations). – *Suomen Riista* 53: 104–120.
- Valleala, E. 1954: Metsänhoitotoimenpiteiden vaikutuksesta metsänriistan viihtyisyyteen. – *Suomen Riista* 9: 111–123 (in Finnish).
- Wegge, P. & Kastdalen, L. 2008: Habitat and diet of young grouse broods: resource partitioning between Capercaillie (*Tetrao urogallus*) and Black Grouse (*Tetrao tetrix*) in boreal forests. – *J. Ornithol.* 149: 237–224.
- Wegge, P. & Larsen, B.B. 1987: Spacing of adult and subadult male common capercaillie during the breeding season. – *Auk* 104: 481–490.
- Wegge, P. & Rolstad, J. 1986: Size and spacing of capercaillie leks in relation to social behavior and habitat. – *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19: 401–408.
- Wegge, P. & Rolstad, J. 2002: Storfuglen og skogbruket: et sammandrag fra 20 års undersøkelser i Varald statskog, Hedmark. – Teoksessa/In: Seminarrapport IBN-SEVU, pp. 15–23. Norges Landbrukshøgskole, Ås (in Norwegian).
- Wegge, P. & Rolstad, J. 2011: Clearcutting forestry and Eurasian boreal forest grouse: Long-term monitoring of sympatric capercaillie *Tetrao urogallus* and black grouse *T. tetrix* reveals unexpected effects on their population performances. – *For. Ecol. Manage.* 261: 1520–1529.

Hyväksytty/Accepted 30.5.2011

Saija Sirkiä
Biotieteiden laitos
Helsingin yliopisto
Department of Biosciences
P.O. Box 65
FI-00014 University of Helsinki, Finland
E-mail: saija.sirkiä@helsinki.fi

Harto Lindén
Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos
Finnish Game and Fisheries Research Institute
P.O. Box 2
FI-00791 Helsinki, Finland