

Otso Suominen ja Pekka Niemelä

Muuttavatko kasvinsyöjänisäkkäät metsäkasvillisuuttamme?

Suominen, O. & Niemelä, P. 1996. Muuttavatko kasvinsyöjänisäkkäät metsäkasvillisuuttamme? *Folia Forestalia – Metsätieteen aikakauskirja* 1996(1): 41–49.

Artikkelissa esitellään tuloksia kasvinsyöjänisäkkäiden vaikutuksista boreaaliseen metsäekosysteemiin ja pohditaan niiden mahdollisia vaikutuksia Pohjoismaissa. Viime vuosina on yhä selvemmin käynyt ilmi, että kasvinsyöjänisäkkäiden valikoiva ravinnonkäyttö voi vaikuttaa ratkaisevasti havumetsäekosysteemin rakenteeseen ja toimintaan. Kasvinsyöjät muuttavat kasvilajistoa ja sitä kautta karikkeen laatua, ravinnekiertoja ja koko eliöyhteisöä. Toisaalta ravintokasvivalikoiman ja ravinnon määrän muutokset vaikuttavat eläinten ravinnonvalintaan. Kasvilajin yksilömäärän vähetessä sen häviämisen riski kasvaa, koska jäljellä olevien kasviyksilöiden syödyksi tuleminen todennäköisyys kasvaa. Ihmistoiminta muuttaa sekä kasvillisuutta että eläinkantoja mm. metsästyksen, metsätalouden, saasteiden ja ilmastonmuutosten kautta. Hirvieläin-kannat ovat Suomessa ja Ruotsissa olleet 1970-luvulta lähtien tasolla, jolla ekosysteemivaikutuksia on Pohjois-Amerikassa havaittu. Peltojen metsittäminen ja lehtipuiden suosion kasvu ovat lisänneet myös myyrien aiheuttamaa vahinkoa metsätaloudelle. Nisäkkäiden ja eri kasvilajien lukumääräsuhteista riippuen voivat eläimet joko parantaa tai huonontaa maaperän ravinteikkua sekä kasviston ja eläimistön monimuotoisuutta. Eri tekijät vaikuttavat toisiinsa ja voivat yhdessä muuttaa metsäluentoamme tavalla, jota on vaikea ennustaa ilman kokeellista tutkimusta.

Asiasanat: kasvinsyöjänisäkkäät, metsäekosysteemi, ravinnonvalinta, karike

Kirjoittajien yhteystiedot: *Suominen*, Biologian laitos, ekologian ja eläin-systematiikan laboratorio, 20014 Turun yliopisto. Faksi (921) 333 6550, sähköposti otso.suominen@utu.fi (osoite 31.7.1996 saakka: Institutionen för skoglig zoologi, Sveriges lantbruksuniversitet, S-901 83 Umeå, Sverige. Faksi +46 90 166 817, sähköposti otso.suominen@szoek.slu.se). *Niemelä*, Joensuun yliopisto, metsätieteellinen tiedekunta, PL 111, 80101 Joensuu. Faksi (973) 151 4444, sähköposti pekka.niemela@forest.joensuu.fi

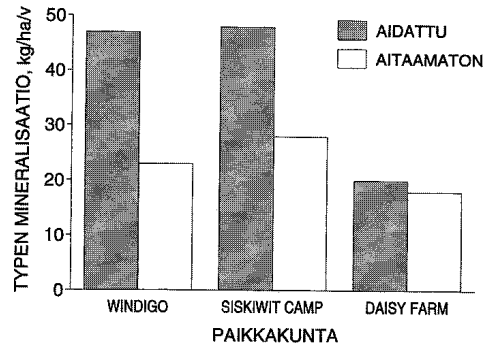
Hyväksytty 1.4.1996

1 Kasvinsyöjänisäkkäiden vaikutukset metsäekosysteemeihin

Kasvinsyöjänisäkkäät voivat vaikuttaa ratkaisevasti ekosysteemin rakenteeseen ja toimintaan ruokailukäyttäytymisellään. Parhaiten tunnetaan nisäkkäiden vaikutus Afrikan savanniekosysteemeihin (esim. McNaughton 1988, Skarpe 1991), joista Serengetin alue Tansaniassa lienee tutkituin isojen nisäkkäiden hallitsema ekosysteemi koko maailmassa. Eläimet säätelevät puuston, pensaston ja ruohoston suhteita vaikuttamalla suoraan kasveihin sekä sitä kautta tulipalojen esiintymistiheyteen ja ravinnekiertoihin (Laws 1970, McNaughton ym. 1988). Pohjoisen havumetsävyöhykkeen alueella nisäkkäiden vaikutus ei yleensä ole ollut yhtä merkittävää, mutta Pohjois-Amerikassa on todettu viime vuosina erityisestijäniksen (*Lepus americanus*), hirven (*Alces alces*) ja majavan (*Castor canadensis*) vaikutus pohjoisten metsäekosysteemien muovaajana (esim. Naiman 1988, Pastor ym. 1988, Bryant ym. 1991).

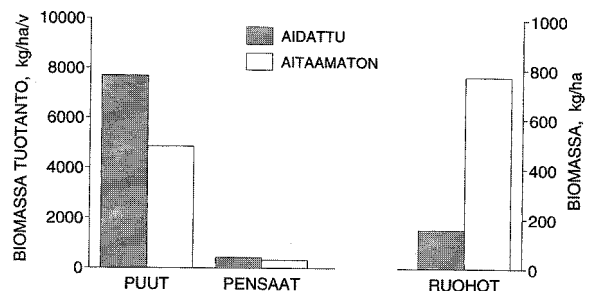
1.1 Hirvieläinten aiheuttamat muutokset kasvillisuudessa

Pohjois-Amerikan havumetsissä tehdyissä tutkimuksissa on voitu osoittaa, että hirven valikoivan ruokailukäyttäytymisen aikaansaamat muutokset sukkession alkuvaiheen kasvillisuudessa vaikuttavat monimutkaisten vuorovaikutusten kautta maaperän hajottajayhteisöihin ja ravinnekiertoihin (McInnes ym. 1992, Pastor ym. 1993). Nämä muutokset vaikuttavat koko ekosysteemin rakenteeseen ja toimintaan eli siten myös kasvinsyöjiin itseensä. Kasvinsyönnin aikaansaamat muutokset säilyvät ekosysteemeissä vielä vuosikymmeniä sen suoran vaikutuksen lakattua (Pastor ja Naiman 1992). Lähtökohdana kasvinsyöjänisäkkäiden vaikutuksille kasvillisuuteen on se, että niiden ruokailu kohdistuu epätasaisesti eri kasvilajeihin. Kasvien kemiallisen puolustuksen yhdisteet ohjaavat märehitjoiden ravinnonvalintaa ja vaikuttavat karikkeen hajoamisnopeuteen, sillä sekä märehitjoiden ruuan-sulatus että karikkeen hajotus perustuvat mikrobien toimintaan. Isle Royalen (paljon tutkittu Ylä-

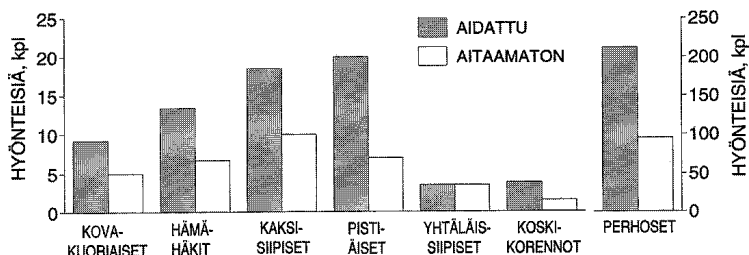


Kuva 1. Vuotuinen typen mineralisaatio aitauksissa ja viereisillä hirvien laiduntamilla kontrolialueilla Isle Royalella Michiganissa (Pastor ym. 1993 mukaan). Windigossa oli korkein ja Daisy Farmilla alhaisin laidunnuspaine. Kahdessa ensimmäisessä paikassa ero oli tilastollisesti merkitsevä.

järven saari ja kansallispuisto Michiganissa USA:ssa) boreaalisissa metsissä hirvet eivät syö kuusia (*Picea glauca*, *P. mariana*), mutta lehtipuut, pihta (*Abies balsamea*) ja marjakuusi (*Taxus canadensis*) kuuluvat niiden ruokavalioon. Alueilla, joilla hirvitiheys on suuri, hirvet estävät suosiemiensa puulajien kasvun latvuserrokseen (Brander ym. 1990). Tästä aiheutuva kilpailun (valosta ja ravinteista) väheneminen hyödyttää kuusia ja ruohovartisia kasveja. Kuusetuminen vähentää kertyvän karikkeen määrää verrattuna lehtipuuvoit-



Kuva 2. Puiden (rinnankorkeusläpimitta ≥ 4 cm) ja pensaiden (myös puiden taimet, rinnankorkeusläpimitta < 4 cm) biomassan tuotanto sekä ruohovartisten kasvien biomassa aitauksissa ja viereisillä hirvien laiduntamilla kocaloilla Isle Royalella Michiganissa (McInnes ym. 1992 mukaan). Hirviautausten vaikutus puiden tuotokseen ja ruohojen biomassaan oli tilastollisesti merkitsevä.



Kuva 3. Eri niveljalkaislahkojen yksilömäärät mustikanvarvikossa aitausten sisällä ja ulkopuolella saksanhirven laiduntamilla alueilla Skotlannissa (Baines ym. 1994 mukaan). Perhosten määrää kuvaavat pylväät tarkoittavat perhostoukkien määrää ja muiden niveljalkaislahkojen pylväät kokonaisyksilömäärää 125 haavinpyyhkäisyssä. Yhtäläissiipisiä lukuunottamatta kaikkien ryhmien määrät olivat merkitsevästi suurempia aitausten sisällä.

toisiin hirvettömiin alueisiin. Havupuukarke myös hajoaa hitaammin ja vapauttaa vähemmän tyypeä kasvien käytettäväksi alentaen näin koko metsän tuottavuutta (kuva 1). Hirvien ulosteet voivat osittain kompensoida karikkeen laadun heikkenemistä, mutta ainakin Isle Royalilla niiden vaikutus jäi pieneksi (Pastor ym. 1993). Hitaampikasvuiset ja niukemmilla ravinteilla toimeen tulevat havupuut hyötyvät maaperän köyhtymisestä yhä enemmän. Coleyn ym. (1985) mukaan hitaasti kasvavat puut sietävät hyvin ravinnestressiä ja niillä on vahva kemiallinen puolustus, koska ne ovat pitkään alttiina kasvinsyöjänisäkkäiden aiheuttamille tuhoille. Tuloksena on kuusten hallitsema metsä, jossa puuston monimuotoisuus ja tuotanto ovat pienempiä ja kenttäkerroksen lajisto aluksi runsaampi kuin alhaisemman laidunnuspaineen alueilla (kuva 2). Lehtipuiden varjostuksen ja kilpailun vähenemisestä johtuva kenttäkerroksen lajimäärän kasvu kestää siihen asti kunnes kuuset itse alkavat varjostaa metsän pohjaa. Pastorin ja Naimanin (1992) suorittamissa tietokonesimuloinneissa lievät hirvivauriot saivat haapojen (*Populus tremuloides*) kasvussa aikaan ylikompensaation. Sen seurauksena metsän nettoperustuotanto ja maaperän typen saatavuus olivat korkeampia alhaisen laidunnuspaineen alueilla kuin täysin hirvettömillä alueilla. Laidunnuspaineen kasvaminen taas tuotti muita vaihtoehtoja pienemmän tuotannon ja huonomman typpitilanteen. Risenhooverin ja Maassin (1987) Isle Royalilla tekemissä tutkimuksissa havaittiin hirvien kuitenkin hidastavan sukkessiota. Tulosten erilaisuus

johtuu siitä, että Risenhooverin ja Maassin mielenkiinto kohdistui metsiin, joissa hirvien ravinnokseen käyttämä balsamipihta oli sukkession loppuvaiheen hallitseva puulaji. Nisäkkäiden ruokailun vaikutus siis riippuu täysin alueen kasvinsyöjien ja kasviston lajivalikoimista ja lukumääräsuhteista (Jefferies ym. 1994).

Hyvä esimerkki kasvinsyöjänisäkkäiden ravinnonkäytön kauaskantoisista vaikutuksista on tuore tutkimus Skotlannista (Baines ym. 1994). Siinä saksanhirven (*Cervus elaphus*) lähinnä mustikkaan kohdistuvan ruokailun todettiin vähentävän huomattavasti kenttäkerroksen hyönteisten, varsinkin perhostoukkien, määrää (kuva 3). Koska mustikka ja sillä elävät hyönteiset ovat metsonpoikasten keskeistä ravintoa, pitävät Baines ym. (1994) saksanhirvikantojen kasvua yhtenä mahdollisena syynä Skotlannin metsokantojen laskuun.

Valkohäntäpeuran (*Odocoileus virginianus*) suuret tiheydet uhkaavat paikoin tiettyjä metsäkasvillisuustyypejä USA:n pohjoisissa osavaltioissa. Siellä on vakavasti esitetty laajojen (200–400 km²) yhtenäisten vanhojen metsien suojelualueiden perustamista, joissa voimakas metsästys olisi tärkein suojelukeino (Alverson ym. 1988). Peurojen aiheuttamat kasvillisuuden muutokset ovat vähentäneet myös metsälintujen laji- ja yksilömääriä (Decalesta 1994). Angelstam ja Andrén (1992) pitävät Ruotsin tiheitä hirvi- ja metsäkauriskantoja uhkana metsäluonnon monimuotoisuudelle. Hirvieläimet vähentävät täysikasvuisten pihlajien, haapojen ja pajujen määrää ja sitä kautta niistä riippuvaisia eliöi-

tä. He suosittelevat ratkaisuksi sorkkaeläinkantojen säätelyä metsästyksellä ja niiden petoja suosimalla.

1.2 Majavatkasvillisuudenmuokkaajina

Majavat suosivat samoja puulajeja kuin muutkin kasvinsyöjänisäkkäät, mutta ne kaatavat myös vartuneita puita. Koska ne lisäksi rakentavat patoja, niiden ravinnonkäytön vaikutus metsäekosysteemissä on ainutlaatuisia. Ne katkovat suhteellisen paksuja lehtipuita saaden aikaan aukkoja latvustoon. Siten ne parantavat valoa vaativien lajien kasvumahdollisuuksia ja saavat aikaan lehtipuuvesakon, joka lopulta korvautuu vähemmän maittavilla (havu)puilla. Majavat siis palauttavat sukkession paikallisesti takaisin aikaisempaan vaiheeseen (Pastor ja Naiman 1992). Jos lehtipuiden alla on jo ennen majavien aiheuttamia muutoksia alikasvustona havupuita, siirtyy metsä suoraan havupuuvaiheeseen (Naiman ym. 1988). Toisaalta majavat aiheuttavat metsän muuttumisen lammiksi ja kosteiksi niityiksi. Majavien vaikutus esiintyy laukuittain majavapatojen lähistöllä, mutta kannan ollessa tiheä voi niiden vaikutuksen alainen osuus metsämaiemasta olla merkittävä. Esimerkiksi Minnesotassa kasvava majavakanta muutti vuosina 1927–1988 Kabetogaman niemen metsäalasta 13 % niityiksi ja lammiksi (Naiman ym. 1994).

2 Kasvilajien runsaussuhteiden vaikutus

Kasvit puolustautuvat kasvinsyöjiä vastaan tuottamalla kemiallisia yhdisteitä (ns. sekundaariyhdisteet), jotka heikentävät niiden laatua ravintona. Erään kasvinsyöjänisäkkäiden ruokailukäyttäytymistä selittävän hypoteesin (Freeland ja Janzen 1974, Lundberg ym. 1990, Bryant ym. 1991) mukaan niiden pitää syödä useita kasvilajeja sekaisin minimoidakseen yksittäisestä kasvilajista kertyvien haitallisten yhdisteiden määrän. Oletuksena on siis eri kasvilajien sekundaariyhdisteiden erilainen vaikutus. Niiden vaikutuksia ei voi summata, jol-

loin eläin hyötyy mahdollisimman monipuolisen ruokavalion käytöstä (Freeland ja Janzen 1974). Vastaavasti kasvilajien ravinnesisällöt vaihtelevat ja saadakseen riittävästi kaikkia tarpeellisia ravinteita kasvinsyöjän tulee syödä monipuolisesti useita kasveja (Pulliam 1975, Oldemeyer ym. 1977, Risenhoover 1989). On esimerkiksi esitetty, että hirvet syövät vesikasveja tyydyttääkseen natriumin tarpeensa (Belovsky 1978, katsaus Jordan 1987).

Paitsi kasvilajien kemiallisen puolustuksen voimakkuudesta, kasvinsyöjien vaikutus lajistoon riippuu ravintokasvien lukumääräsuhteista. Kasvilajin harvinaisuessa alueella kasvaa kyseisen lajin yksilöiden todennäköisyys tulla syödyksi. Bryantin ym. (1991) mukaan eläimet pystyvät detoksifioimaan kunkin kasvilajin haitta-aineita tiettyyn rajaan saakka riippuen yhdisteen myrkyllisyydestä. Kun tämä rajabiomassa on saavutettu, eläin ei enää syö kyseistä kasvilajia. Pienemmällä määrällä ei juurikaan ole vaikutusta eläimeen. Koska harvinaisena esiintyvän lajin rajabiomassa saavutetaan hitaammin kuin yleisempien lajien, johtaa ruokailu vähäluokisten kasvien suhteellisesti suurempaan kuluutukseen. Mitä tehokkaammin kasvi on puolustautunut, sitä pienempi on rajabiomassa. Sen tähden vahvasti puolustautuneiden lajien todennäköisyys joutua nisäkkäiden eliminoimaksi on pieni ja valikoiva ruokailu yleensä suosii niitä. Maittavien ravintokasvien väheneminen kiihdyttää entisestään niiden vähenemistä, koska kasvinsyöjät ravinnon saatavuuden vähetessä syövät niitä suhteessa enemmän kuin niiden esiintyessä runsaina.

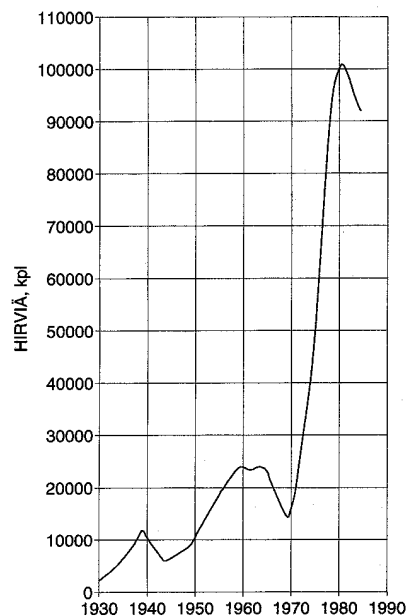
Kasvilajiston ja karikkeen laadun väliset vuorovaikutussuhteet saavat aikaan sen, että hidaskasvuisten vahvasti puolustautuneiden puiden lisääntyminen ja maaperän ravinteikkuuden väheneminen tukevat toisiaan (Bryant ym. 1991). Tämän kehityksen voi katkaista vain jokin häiriö, joka palauttaa sukkession varhaisempaan vaiheeseen, kuten metsäpalo, myrsky, hakkuu, hyönteisten tai tautien aiheuttama metsätuho (Bonan ja Shugart 1989, Bryant ym. 1991).

3 Kasvinsyöjänisäkkäiden vaikutukset Suomessa ja muissa Pohjoismaissa

Suomessa metsäkasvillisuuteen ja sitä kautta koko metsäekosysteemiin potentiaalisesti vaikuttavia nisäkkäitä ovat hirvi, poro (*Rangifer tarandus tarandus*), metsäpeura (*R. t. fennicus*), valkohäntäpeura, metsäkauris (*Capreolus capreolus*), kuusi-peura (*Dama dama*), villisika (*Sus scrofa*), jänikset (*Lepus timidus*, *L. europaeus*), majavat (*Castor canadensis*, *C. fiber*) sekä myyrät (*Microtus* spp., *Clethrionomys* spp., *Arvicola terrestris*) ja sopulit (*Myopus schisticolor*, *Lemmus lemmus*). Näistä lie-nee eniten merkitystä hirvellä, porolla ja myyrillä. Hirvet kuluttivat esimerkiksi talven 1989–90 aikana Viitasaarella (Suominen ym. julkaisematon) taimikoissa enemmän biomassaa hehtaaria kohden kuin Isle Royalen (McInnes ym. 1992) kulutetuim-milla koealoilla. Peltojen metsittämisen runsaus ja lehtipuiden kasvava suosio metsätaloudessa ovat lisänneet varsinkin peltomyyrän merkitystä Suomen metsätaloudelle. Tiheät myyräkannat voivat paikoin estää koivujen istutukseen perustuvan peltojen metsityksen (Henttonen ja Suominen, julkaisematon).

Karjan laidunnuksen aiheuttamat muutokset metsissämme vuosisadan alkupuolella antavat vihjeitä siitä, mitä kasvinsyöjänisäkkäät voivat saada aikaan. Vielä vuonna 1938 46 % viljelijöiden omistamasta metsämaasta oli laidunkäytössä (Heikkinen 1988). Laidunnus rikastutti kenttäkerroksen kasvillisuutta. Myös lepät, kataja ja kuusi hyötyivät lehtipuiden aiheuttaman kilpailun ja varjostuksen vähenemisestä. Luonnonvaraisten hirvieläinten ravinnonkäytön vaikutukset poikkeavat kuitenkin suuresti kotieläinten laidunnuksesta. Karjan laidunnuksessa ulosteiden ja tallauksen merkitys on suurempi kuin villieläimillä. Hirvieläimet, erityisesti hirvi, ovat erikoistuneet käyttämään oksaravintoa, joten niiden ravinnonvalinta metsäympäristössä on senkin vuoksi hyvin erilaista kuin ruohonsyöjä-ryhmän märehitjoihin kuuluvan lehmän.

Porot sijoittuvat ekosysteemi vaikutuksiltaan varsinaisten kotieläinten ja villieläinten välille. Suomessa on tutkittu poron vaikutusta varsinkin män-



Kuva 4. Hirvintalvikannan kehitys Suomessa vuosina 1930–84 (Nygrénin 1987 mukaan).

n kasvuun ja uudistumiseen (esim. Helle ja Nöjd 1992, Helle ja Moilanen 1993). Porot vahingoittavat taimia suoraan tallaamalla ja hankaamalla sarviaan taimiin. Merkittävämpää on kuitenkin porojen vaikutus jäkäläpeitteen määrään ja lajistoon sekä lumipeitteen ominaisuuksiin. Yksi jäkäläen erikoisominaisuus on se, että niistä erittyvät yhdisteet haittaavat männyn juuristosienten kehittymistä ja taimien menestymistä (Brown ja Mikola 1974). Jäkäläpeitteen poistaminen nostaa maaperän lämpötilaa kesällä sekä alentaa kosteutta ja ravinteiden määrää pintamaassa. Helle ja Moilanen (1993) havaitsivat yli 13-vuotiaiden männyn taimien kasvavan paremmin alueilla, joilla porot olivat poistaneet jäkäläpeitteen. Heidän mukaansa kuivuus ja ravinteiden huuhtoutuminen saivat kuitenkin aikaan sen, että nuoremmat taimet eivät hyötäneet jäkäläpeitteen vähenemisestä. Myös vanhempien mäntyjen parempi kasvu porojen laiduntamilla alueilla johtuu jäkäläpeitteen vaikutuksesta maaperän lämpötilaan (Helle ja Nöjd 1992). Sekä Suomessa että Ruotsissa on havaittu, että porot estävät koivujen kehitystä metsäpalon jälkeisessä sukkessiossa (Helle

1994, Engelmark 1993). On myös todettu ”koh- tuullisen” porolaidunnuksen lisäävän pohja- ja kent- takerroksen kasvillisuuden lajimäärää mäntykan- kailla, kun taas ”liikalaidunnus” vähentää moni- muotoisuutta (Helle ja Aspi 1983, Danell ym. jul- kaisematon). Suomen luonnonsuojelualueiden kansainvälisessä arvioinnissa (Eidsvik ja Bibelriether 1994) kiinnitettiin huomiota poronhoitoalueen kansallis- ja luonnonpuistojen suureen laidunnuspai- neeseen. Arvioijat suosittelivatkin nykyisen laidun- nuksen vaikutusten perusteellista tutkimista.

Suomessa hirvikannat olivat viime vuosisadalla ja tämän vuosisadan alkupuolella niin alaiset, et- tei hirvillä ollut suurta vaikutusta metsiin. Kanta kasvoi 1970-luvulla eksponentiaalisesti (Nygrén 1987) (kuva 4) ja on sen jälkeen pysytellyt tasolla, jolla ekosysteemivaikutuksia on Pohjois-Amerikas- sa ilmennyt. Tämän kasvun on aiheuttanut metsäs- tyksen kontrollointi ja metsien rakenteen muutos. Taimikoiden ja nuorten metsien osuuden huomattavan kasvun vuoksi hirville sopivaa laidunta on Suomen metsissä tarjolla enemmän kuin koskaan ennen. Myös karjan metsälaidunnuksen päättymi- nen on lisännyt hirville tarjolla olevan ravinnon määrää. Hirven lisäksi näitä ravintoresursseja käyt- tävät nykyään myös valkohäntäpeura ja metsäkauris. Hirvikantojen kehitys on ollut saman tapaista myös Ruotsissa ja Norjassa (Cederlund ja Markgren 1987, Østgård 1987). Myös Venäjän euroopanpuoleisissa osissa lisääntyneet hakkuut ja niiden seuraukse- na parantuneet ravintoresurssit ovat kasvattaneet hirvikantoja (Kuznetsov 1987). Muuttuneen laidun- nuspaineen pitkäaikaiset vaikutukset alkavat jo nyt näkyä täälläkin ja lisääntyvät tulevaisuudessa.

Tuore ruotsalainen tutkimus (Angelstam, julkai- sematon) osoitti, että Taalainmaalla hirvieläimet estävät mm. pihlajan uusiutumisen metsissä lähes täysin. Jopa kulttuuriympäristössä 84 % pihlajista oli syötyjä. Pohjois-Ruotsissa on havaittu, että hir- vien ruokailu voi estää pihlajaa, hieskoivua ja män- tyä kasvamasta latvuskerrokseen myrskyaukoilla (Hytteborn ym. 1987). Ruotsalaisessa hirvieläinten kasvillisuusvaikutuksia selvittävässä tutkimukses- sa (Edenius ym., julkaisematon) on todettu useim- pien puulajien paksuus- ja pituuskasvun olevan lai- duntamattomissa aituksissa paremman kuin niid- en ulkopuolella.

Sekä hirvieläimet että myyrät edistävät kuusettu-

mista lehtipuiden kustannuksella. Suomen oloissa kasvinsyöjänisäkkäiden vaikutuksista puhuttaessa ei kuitenkaan täysin päde se, että eläimet välttävät havupuita, jotka tuottavat huonolaatuista kariketta ja syövät vain nopeakasvuisia lehtipuita, jotka tuot- tavat runsaasti korkealaatuista kariketta. Täällä män- nyllä on keskeinen asema hirven talviravinnossa, kun taas lepät kärsivät harvoin hirvituhoista. Myös myyrät syövät männyntaimia ja välttävät leppää. Runsaasti typpipitoista kariketta tuottava leppä luul- tavimmin parantaa maaperän ravinteikkautta. Jos kasvinsyöjät suosivat lepän kasvua syömällä kil- pailevia lajeja, olisi niiden vaikutus aivan päinvas- tainen kuin kuusen kasvua suosiva kulutus, joka vähentää typen saatavuutta. Monet hirvien suosi- mat lehtipuut (haapa, pajut) kestävät kulutusta pa- remmin kuin mänty, joten ne saattavat jopa hyötyä hirven ruokailusta laidunnuspaineen ollessa tarpeek- si alhainen (Pastor ja Naiman 1992). Tässäkin tilan- teessa vaikutukset hajottajayhteisöihin ja karikkeen laatuun olisivat erilaiset kuin Isle Royalen kokeis- sa. Nisäkkäiden vaikutuksia metsiimme on vaikea ennustaa ilman Suomen oloissa saatuja tutkimustu- loksia, koska kasvinsyöjien vaikutukset riippuvat kulloisestakin lajikoostumuksesta ja lajien luku- määräsuhhteista.

4 Ihmistoiminnan vaikutus kasvi- kasvinsyöjä -vuorovaikutuksiin

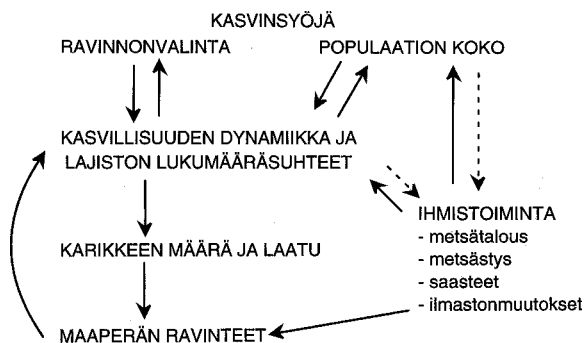
Ihminen aiheuttaa, sekä suoraan metsätalouden että epäsuorasti saastumisen ja ilmastomuutosten vai- kutusten kautta, muutoksia kasvillisuuden raken- teeseen ja monimuotoisuuteen. Ilmastomuutokset, kuten lämpeneminen, saasteet ja hiilidioksidipitoi- suuden kasvu, voivat vaikuttaa myös kasvien ai- neenvaihduntaan ja muuttaa niiden kemiallista koos- tumusta ja maittavuutta nisäkkäille. Muutokset sekä kasvien kemiassa että kasvilajien runsaussuhteissa vaikuttavat kasvinsyöjien ravinnonvalintaan, mikä puolestaan voi muuttaa eläinten ekosysteemivaiku- tuksia. Myös kasvinsyöjien populaatiokoot riippu- vat ihmistoiminnasta. Varsinkin hirvieläinkannat ovat Pohjoismaissa tarkoin säädeltyjä. Jefferies ym. (1994) mukaan kasvinsyöjien aiheuttamaa merkit-

tävää kasvillisuuden muutosta on aina edeltänyt ihmisten aiheuttama muutos kasvinsyöjien määrässä. Luonnollisissa olosuhteissa kasvinsyöjät eivät heidän mukaansa yleensä pysty muuttamaan yhteisöjen rakennetta pitkäaikaisesti ja laajoilla alueilla. Sen sijaan eläimet voivat vaikuttaa paikallisesti ja lyhemmällä aikavälillä kasvillisuuden koostumukseen, tuottavuuteen ja sukkessionopeuteen. Itse asiassa eliöiden välisten epäsuorien vuorovaikutusten, kuten kasvinsyöjien ekosysteemivaikutusten, luonteeseen kuuluu, että ne havaitaan yleensä vasta kun jotain systeemin osaa muutetaan (Wootton 1994).

Meillä ennustetun ilmaston lämpenemisen aiheuttama jalojen lehtipuiden leviäminen nykyistä pohjoisemmaksi lisäksi kasvinsyöjänisäkkäiden ravintokasvien lukumäärää. Luultavimmin kasvinsyöjät hidastaisivat niiden leviämistä, koska ne olisivat aluksi harvalukuisia ja useimmat näistä puista ovat nykyisellä levinneisyysalueellaan hirvieläinten suosimaa ravintoa. Toisaalta eläimet voisivat kiihdyttää ulkoisten tekijöiden aiheuttamaa harvinaistumista. Kasvinsyöjien vaikutuksen laatu ja merkitys riippuu siitä, mitkä kasvilajit ovat kyseessä, kasvinsyöjien ja ravinnontarjonnan suhteesta sekä siitä, miten eläimet muuttavat ravinnonvalintaansa suhteessa kasvien saatavuuteen.

5 Johtopäätökset

Kasvinsyöjänisäkkäät voivat toimia metsäekosysteemissä avainlajeina, joiden käyttäytymisen ja populaatiokoon muutokset heijastuvat koko muuhun eliöyhteisöön. Kun tähän monimutkaiseen vuorovaikutusverkkoon lisätään ihmisen aiheuttamat muutokset (kuva 5), päädytään systeemiin, jonka kehitystä on vaikea ennustaa. Koska nisäkkäiden ravinnonkäytön ekosysteemivaikutukset ovat pitkäaikaisia ja niiden vaikutus näkyy vielä vuosikymmenien päästä, vaatii niiden tutkiminen kymmeniä vuosia seurattavia koealoja. Esimerkiksi Isle Royalen viimeaikaiset tutkimukset perustuvat vuosina 1948–50 perustettuihin aitauskoealoihin. Muualla tehtyjen tutkimusten tuloksia ei voi suoraan soveltaa meidän oloihimme, mutta ne osoittavat,



Kuva 5. Suorien ja epäsuorien vuorovaikutusten verkko, jossa esimerkiksi hirvi avainlajina vaikuttaa valikoivan ruokailunsa kautta kasvillisuuteen. Tämä puolestaan vaikuttaa ravinteiden kiertoon ja siten koko ekosysteemin tuottavuuteen ja lajistoon. Ihmiset muuttavat tahtoen tai tahtomattaan sekä eläinkantoja että kasvillisuutta ja voivat muuttaa systeemiä tavalla, jota on vaikea ennustaa.

että kasvinsyöjillä voi olla laajoja ja yllättäviäkin vaikutuksia. Suomessa hirvieläinkannat ovat harvemmat kuin useimmissa niistä maista, joissa hirvieläimet ovat saaneet dramaattisia vaikutuksia aikaan, joten maamme metsät tuskin ovat vaaravyöhykkeessä. Kuitenkin esim. poronhoitoalueella, hirvien talvilaidunalueilla ja tiheillä myyräalueilla paikalliset vaikutukset tiettyissä elinympäristöissä voivat olla rajujakin. Pienemmätkin kannat voivat hitaasti vaikuttaa tiettyihin kasvilajeihin ja sitä kautta koko ekosysteemin lajistolliseen monimuotoisuuteen ja tuottavuuteen. Tällä hetkellä tutkittua tietoa kasvinsyöjänisäkkäiden vaikutuksesta suomalaisen metsäekosysteemiin ei ole riittävästi. Kuten Eidsvik ja Bibelriether (1994) Suomen luonnonsuojelualueiden arvioinnissaan toteavat, tällaisen tiedon hankkiminen on ehdottoman tärkeää.

Kiitokset

Haluamme kiittää Auli Immosta kuvien valmistamisesta sekä Timo Hellettä ja tuntematonta tarkastajaa hyödyllisistä kommentista.

Kirjallisuus

- Alverson, W.S., Waller, D.M. & Solheim, S.J. 1988. Forests to deer: edge effects in Northern Wisconsin. *Conservation Biology* 2: 348–358.
- Angelstam, P. & Andrén, H. 1992. För mycket älg hotar arterna? *Skogen* 1992(2): 42–43.
- Baines, D., Sage, R.B. & Baines, M.M. 1994. The implications of red deer grazing to ground vegetation and invertebrate communities of Scottish native pine-woods. *Journal of Applied Ecology* 31: 776–783.
- Belovsky, G.E. 1978. Diet optimization in a generalist herbivore, the moose. *Journal of Theoretical Population Biology* 14: 105–134.
- Bonan, G.B. & Shugart, H.H. 1989. Environmental factors and ecological processes in boreal forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 29–49.
- Brander, T.A., Peterson, R.O. & Risenhoover, K.L. 1990. Balsam fir on Isle Royale: effects of moose herbivory and population density. *Ecology* 71: 155–164.
- Brown, T. & Mikola, P. 1974. The influence of fruticose soil lichens upon the mycorrhizae and seedling growth of forest trees. *Acta Forestalia Fennica* 141: 1–23.
- Bryant, J.P., Provenza, F.D., Pastor, J., Reichardt, P.B., Clausen, T.P. & Dutoit, J.T. 1991. Interactions between woody-plants and browsing mammals mediated by secondary metabolites. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 431–446.
- Cederlund, G. & Markgren, G. 1987. The development of Swedish moose population, 1970–1983. *Swedish Wildlife Research Supplement* 1: 55–61.
- Coley, P.D., Bryant, J.P. & Chapin, F.S. III 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895–899.
- Decalesta, D.S. 1994. Effect of white-tailed deer on songbirds within managed forests in Pennsylvania. *Journal of Wildlife Management* 58: 711–718.
- Eidsvik, H.K. & Bibelriether, H.B. 1994. Finland's protected areas – a technical assessment. *Metsähallituksen luonnonsuojelujulkaisu*. Sarja A, No 33.
- Engelmark, O. 1993. Early post-fire tree regeneration in *Picea-Vaccinium* forest in northern Sweden. *Journal of Vegetation Science* 4: 791–794.
- Freeland, W.J. & Janzen, D.H. 1974. Strategies in herbivory by mammals: the role of plant secondary compounds. *American Naturalist* 108: 269–289.
- Heikkinen, O. 1988. Human impact on the forests in Finland. *Nordia* 22(1): 11–25.
- Helle, T. 1994. Poron laidunnuksen vaikutus metsänrajametsien primaarisuksessioon. *Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja* 539: 60–70.
- & Aspi, J. 1983. Effects of winter grazing by reindeer on vegetation. *Oikos* 40: 337–343.
- & Moilanen, H. 1993. The effects of reindeer grazing on the natural regeneration of *Pinus sylvestris*. *Scandinavian Journal of Forest Research* 8: 395–407.
- & Nöjd, P. 1992. Poron laidunnuksen vaikutus männyn kasvuun ja kuntoon. *Teoksessa: Nikula, A., Varmola, M. & Lahti, M.-L. 1992. Metsäntutkimuspäivät Rovaniemellä 1992. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja* 437.
- Hytteborn, H., Packham, J.R. & Verwijst, T. 1987. Tree population dynamics, stand structure and species composition in the montane virgin forest of Vallibacken, northern Sweden. *Vegetatio* 72: 3–19.
- Jefferies, R.L., Klein, D.R. & Shaver, G.R. 1994. Vertebrate herbivores and northern plant communities: reciprocal influences and responses. *Oikos* 71: 193–206.
- Jordan, P.A. 1987. Aquatic foraging and the sodium ecology of moose: a review. *Swedish Wildlife Research Supplement* 1: 119–137.
- Kuznetsov, G.V. 1987. Habitats, movements and interactions of moose with forest vegetation in USSR. *Swedish Wildlife Research Supplement* 1: 201–211.
- Laws, R.M. 1970. Elephants as agents of habitat and landscape change in East Africa. *Oikos* 21: 1–15.
- Lundberg, P. & Danell, K. 1990. Functional response of browsers: tree exploitation by moose. *Oikos* 58: 378–384.
- McInnes, P.F., Naiman, R.J., Pastor, J. & Cohen, Y. 1992. Effects of moose browsing on vegetation and litter of the boreal forest, Isle Royale, Michigan, USA. *Ecology* 73: 2059–2075.
- McNaughton, S.J., Ruess, R.W. & Seagle, S.W. 1988. Large mammals and process dynamics in African ecosystems. *BioScience* 38: 794–800.
- Naiman, R.J. 1988. Animal influences on ecosystem dynamics. *BioScience* 38: 750–752.
- , Johnston, C.A. & Kelley, J.C. 1988. Alteration of North American streams by beaver. *BioScience* 38: 753–762.
- , Pinay, G., Johnston, C.A. & Pastor, J. 1994. Beaver influences on the long-term biogeochemical characteristics of boreal forest drainage networks. *Ecology* 75: 905–921.
- Nygrén, T. 1987. The history of moose in Finland. *Swedish Wildlife Research Supplement* 1: 49–54.
- Oldemeyer, J.L., Franzmann, A.W., Brundage, A.L., Arneson, P.D. & Flynn, A. 1977. Browse quality and the Kenai moose population. *Journal of Wildlife Management* 41: 533–542.
- Pastor, J. & Naiman, R.J. 1992. Selective foraging and ecosystem processes in boreal forests. *American Natu-*

- ralist 139: 690–705.
- , Naiman, R.J., Dewey, B. & McInnes, P.E. 1988. Moose, microbes, and the boreal forest. *BioScience* 38: 770–777.
- , Dewey, B., Naiman, R.J., McInnes, P.E. & Cohen, Y. 1993. Moose browsing and soil fertility in the boreal forest of Isle Royale National Park. *Ecology* 74: 467–480.
- Pulliam, H.R. 1975. Diet optimization with nutrient constraints. *American Naturalist* 109: 765–768.
- Risenhoover, K.L. 1989. Composition and quality of moose winter diets in interior Alaska. *Journal of Wildlife Management* 53: 568–577.
- & Maass, S.A. 1987. The influence of moose on composition and structure of Isle Royale forests. *Canadian Journal of Forest Research* 17: 357–366.
- Skarpe, C. 1991. Impact of grazing in savanna ecosystems. *Ambio* 20: 351–356.
- Wootton, J.D. 1994. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25: 443–466.
- Østgård, J. 1987. Status of moose in Norway in the 1970's and early 1980's. *Swedish Wildlife Research Supplement* 1: 63–68.

41 viitettä