

RIEKON (*LAGOPUS LAGOPUS*) TALVISYÖNNIN VAIKUTUS
POHJANPAJUN (*SALIX LAPPONUM*) KASVUUN JA
ARKKITEHTUURIIN

VILMA LEHTOVAARA

Pro-gradu tutkielma
Itä-Suomen yliopisto
Biologian laitos
2012

ITÄ-SUOMEN YLIOPISTO

Biologian laitos

VILMA LEHTOVAARA: Riekon (*Lagopus lagopus*) talvisyönnin vaikutus pohjanpajun (*Salix lapponum*) kasvuun ja arkkitehtuuriin

Pro gradu-tutkielma, 39 s., liitteitä 2

Huhtikuu 2012

Ilmaston lämpenemisen on ennustettu lisäävän kasvien kasvua ja tuottavuutta tundralla. On jo saatu selviä todisteita siitä, että puuvartinen pensaskasvillisuus on lisääntynyt subarktisilla ja arktisilla alueilla. Lämpöoloja ja abioottisia tekijöitä on pidetty tärkeimpinä, ellei ainoina, näiden alueiden kasvillisuutta ja sen levinneisyyttä säätelevinä tekijöinä. Sen sijaan herbivorien ja muuttuvan kasvillisuuden mahdollista vuorovaikutusta ei usein ole huomioitu. Toistaiseksi ei vielä tiedetä, miten erilaiset herbivorit vaikuttavat puuvartisten kasvien kasvuun, arkkitehtuuriin, lisääntymismenestykseen ja selviytymiseen.

Tämän tutkimuksen tarkoituksena on selvittää, mikä vaikutus riekolla (*Lagopus lagopus*) on pohjanpajun (*Salix lapponum*) kasvuun ja arkkitehtuuriin, sekä miten pajulla elävät hyönteisyhteisöt reagoivat riekon talviruokailuun pajulla.

Tutkimusaineisto on kerätty Suomen Käsivarren Lapissa, metsänraja-alueella (68° N92'E, 20° N95'E). Tutkimuksessa selvitettiin syönninestokokeella, miten pohjanpaju reagoi riekkoherbivorian poistamiseen. Koeasetelmassa 10 pajuyksilöä oli jaettu kahteen osaan, niin että toinen puoli oli suojattu häkillä ja toinen puoli, kontrolli, oli alttiina riekon luontaisille vaikutuksille. Porojen (*Rangifer tarandus*) tiedetään vaikuttavan voimakkaasti pajujen kasvuun, joten myös porojen suhteellista syöntivaikutusta arvioitiin tässä tutkimuksessa. Käsittely- ja kontrollipajuista tehtiin kasvua ja arkkitehtuuria kuvaavat mittaukset elokuussa 2011.

Riekon talvisyönnillä on tämän tutkimuksen perusteella vaikutus pohjanpajun kasvuun kyseisellä alueella. Riekon vaikutukselta suojassa kasvaneiden pajujen kasvu seurasi tehoisaa lämpösummaa ja pajut olivat merkitsevästi pidempiä, korkeampia, niillä oli paksumpi tyvi ja enemmän kukintoja kuin riekon vaurioitettavissa pajuissa. Talvisyönnillä saattaa täten olla vaikutus pajuyksilöiden suvulliseen kasvuun ja pajujen leviämiseen. Riekon vaikutuksesta pajun arkkitehtuuriin tai hyönteisherbivoriaan ei sen sijaan löytynyt todisteita. Tämä tutkimus vahvistaa jo aiemmin tehtyjä havaintoja, että herbivoreilla saattaa olla vastavaikutus ilmastonmuutoksen aiheuttamalle pensaston leviämisen ja herbivoria tulisikin huomioida tehtäessä malleja kasvillisuuden muutoksista subarktisilla ja arktisilla alueilla.

UNIVERSITY OF EASTERN FINLAND

Department of Biology

VILMA LEHTOVAARA: The effect of winter browsing by Willow Ptarmigan (*Lagopus Lagopus*) on the growth and architecture of Downy Willow (*Salix Lapponum*)

MSc. Thesis, 39 pp., Appendices 2

April 2012

It is predicted that the ongoing climate warming will enhance the growth and productivity of plants in the Arctic tundra. There is evidence that especially the shrub vegetation has increased in the subarctic and Arctic regions. Temperature and abiotic factors have been considered to be the most important, if not the only factors regulating the vegetation and its distribution in these areas. The possible interaction between herbivores and the changing vegetation is often disregarded. Thus, it is unclear what kind of effect the different herbivores have on the growth, architecture, productivity and persistence of the shrubs.

The aim of this thesis was to study the effects of winter browsing by willow ptarmigan (*Lagopus lagopus*) on the growth and architecture of downy willow (*Salix lapponum*) and the effects of browsing on the insect herbivore communities living on the willow. This study was conducted in the forest-tundra ecotone in Northern Finland (68° N92'E, 20° N95'E). The growth responses of *Salix lapponum* were studied when the browsing by ptarmigan was prevented. In the experimental design 10 willow individuals were divided so that one half was caged and the other half, the control, was exposed to the natural effects of ptarmigans. It is known that reindeer (*Rangifer tarandus*) have a substantial impact on the growth of the willows and thus their relative browsing effect was estimated. Measurements from treatment and control willows were performed in August 2011.

Results suggest that winter browsing by ptarmigan has an effect on the growth of the willow. The growth of the willows grown in the absence of ptarmigan followed the day degrees, the willows were significantly longer, taller, had wider shoot base and more catkins. Whereas, the growth of the browsed willows was more constricted. Winter browsing may inhibit the sexual reproduction and thus have an effect on the distribution of the willows. No evidence was found that the ptarmigan would change the architecture or the insect herbivore community living on the willow. These results give support to previous findings that herbivores may have counter effect on the spreading of shrubs and herbivore interaction should be included in the models predicting the vegetation changes in the subarctic and Arctic regions.

SISÄLLYSLUETTELO

1 JOHDANTO.....	2
2 TUTKIMUKSEN TAVOITTEET JA TUTKIMUSKYSYMYKSET	4
3 POHJANPAJU (<i>SALIX LAPPONUM</i>) JA RIEKKO (<i>LAGOPUS LAGOPUS</i>).....	5
3.1 Koekasvi pohjanpaju ja sen kasvu	5
3.2 Riekko ja pajut sen ravintona	6
3.3 Hyönteisherbivorien vaikutus pajuihin	8
4 AINEISTO JA MENETELMÄT	9
4.1 Tutkimusalue	9
4.2 Tutkimusasetelma.....	12
4.3 Mittaukset ja mittausmenetelmät	14
4.4 Tilastolliset menetelmät	15
5 TULOKSET	17
5.1 Pohjanpajuramettien kasvu ja arkkitehtuuri	17
5.2 Kasvukauden lämpösummien vaikutus pohjanpajun vuosittaiseen kasvuun.....	21
5.3 Herbivoria ja herbivoriyhteisö	23
5.4 Genettien kokonaisbiomassan muutokset	24
6 TULOSTEN TARKASTELO	24
6.1 Herbivorian vaikutus pohjanpajun kasvuun ja lisääntymiseen	24
6.2 Herbivorian vaikutus pohjanpajun arkkitehtuuriin	26
6.3 Kasvukauden lämpösummien yhteys pajun kasvuun.....	26
6.4 Riekon talvisyönnin vaikutus pajulla eläviin hyönteis- ja sieniyhteisöihin	27
6.5 Poron ja riekon suhteellinen syöntivaikutus.....	28
6.6 Virhelähteet ja jatkotutkimukset	29
6.7 Yhteenvedo	30
KIITOKSET	31
KIRJALLISUUSLUETTELO.....	32
LIITTEET	

1 JOHDANTO

Ihmisen aiheuttamat muutokset ilmakehässä alkavat jo nyt ja todennäköisesti lähitulevaisuudessa voimistuvasti vaikuttaa arktisiin ja subarktisiin ekosysteemeihin (ACIA 2004, McCarthy et al. 2001, IPCC 2007). Arktisten alueiden kasvit ovat sopeutuneet vallitseviin olosuhteisiin (Billings & Mooney 1968). Monet pohjoisessa esiintyvät yksilöt ovat lajinsa eteläisempiä yksilöitä pienempiä ja kitukasvuisempia. Lämpötila rajoittaa monin tavoin, sitä mitkä resurssit ovat arktisten alueiden kasvien käytössä ja näin ollen se vaikuttaa resurssien hankinnan ja kasvun määrään, jonka kasvit voivat ylläpitää arktisissa olosuhteissa (Chapin 1983). Ilmastomallinnukset ennustavat, että lämpenemisen vaikutukset tulevat olemaan voimakkaimpia juuri arktisilla alueilla. Arktisen kasvillisuuden tuottavuuden onkin ennustettu kiihtyvän ilmaston muutoksen myötä (ACIA 2004, IPCC 2007).

Talvien ja keväiden lämpeneminen on ollut erityisen voimakasta viimeisen kolmen vuosikymmenen aikana ja ilmiön on ennustettu ja todettu lisäävän kasvien kasvua ja tuottavuutta tundralla ja aiheuttavan puurajan siirtymistä pohjoisemmaksi (Epstein et al. 2000, Forbes et al. 2010, Hallinger & Wilmking 2011). Valokuvia vertailemalla, kaukokartoittamalla ja kasvillisuusruutujen avulla on saatu selviä todisteita siitä, että erityisesti puuvartinen pensaskasvillisuus on jo lisääntynyt ja sen levinneisyys on edelleen siirtymässä pohjoisemmaksi Alaskassa, Skandinaviassa ja mahdollisesti Venäjällä ja Siperiassa (Fung 1997, Zhou et al. 2001, Tape et al. 2006, Forbes et al. 2010, Rundqvist et al. 2011). Pidemmällä aikavälillä tämän vihertymisen oletetaan muuttavan tundra-alueet pensasalueiksi (Goetz et al. 2005, Verbyla 2008). Pensoittumisesta on havaintoja Pohjois-Fennoskandiastakin (Tømmervik et al. 2004), mutta porojen laidunnuspaineen on arveltu estävän tai hidastavan tätä kehitystä (Olofsson et al. 2009, Virtanen et al. 2010, Beck & Goetz 2011).

Chapin et al. (2005) esittävät että arktisten alueiden lämpenemisen tärkeimpänä syynä ovat muutokset albedossa ja että kasvillisuuden lisääntynyt määrä saattaa edelleen edistää ilmaston lämpenemistä (Blok et al. 2011). On esitetty, että pensaskasvillisuuden lisääntyminen voi nostaa kesälämpötiloja ja lisätä kasvillisuuteen imeytyneen auringon säteilyn määrää pohjoisilla leveysasteilla (Sturm et al. 2005). Tämä puolestaan voi toimia voimakkaana positiivisena takaisinkytkentänä, joka kiihdyttää ilmaston lämpenemistä. Jos kehitys jatkuu ennustetusti, Tape et al. (2006) uskovat, että muutos tulee vaikuttamaan arktisten alueiden ekosysteemien rakenteeseen, toimintoihin ja edelleen sen ilmastoon ja eliöihin.

Vaikka pensaskasvillisuuden leviämistä pohjoisemmaksi on tutkittu jo melko laajalti, ei tutkimuksissa ole useinkaan huomioitu mahdollista vuorovaikutusta herbivorien ja arktisen kasvillisuuden muuttumisen välillä (Tape et al. 2010). Puuvartiset kasvit ovat pohjoisilla alueilla herkkiä kasvinsyönnin vaikutuksille ja niiden runsaus voi muuttua nopeasti (Ravolainen et al. painossa, Pajunen et al. 2008, painossa). Kasvinsyöjillä on selviä vaikutuksia puuvartisten kasvien kasvuun, arkkitehtuuriin ja kasvillisuuden rakenteeseen (den Herder et al. 2008, Pajunen 2009, Speed et al. 2011, Tape et al. 2010). Euraasian tundralla herbivorien laidunnuksen on todettu aiheuttavan kasvillisuuden muutoksia ilmaston ohella (den Herder et al. 2004, Pajunen et al. 2008, Olofsson et al. 2009, Pajunen 2009, Speed et al. 2011, Ravolainen et al. painossa). Pajunen et al. (painossa) löysivät todisteita, että laidunnus ylläpitää tundrakasvillisuuden aukkoisuutta, antaen muulle kasvillisuudelle mahdollisuuden säilyä lämpenevässä ilmasto-oloissa. Laidunnus vaikuttaa myös lajirikkauteen (Suominen & Olofsson 2000). Se vähentää muutamien kasvien dominanssia ja täten lisää rinnakkain elävien lajien määrää.

Herbivoreilla saattaakin olla vastavaikutus ilmastonmuutoksen aiheuttamalle pensaston leviämiselle. Isojen nisäkkäiden, kuten poron (*Rangifer tarandus*), pienten jyrsijöiden, metsäkanalintujen ja kasvillisuuden vuorovaikutussuhteita on jo tutkittu (den Herder et al. 2004, 2008, Hakkarainen et al. 2007, Tape et al. 2010, Cahoon et al. 2011, Ravolainen et al. painossa). Kokeellisia tutkimuksia kanalintujen vaikutuksesta tundrapajujen kasvuun ja runsauteen ei sen sijaan juuri ole tehty. Tape et al. (2010) arvelevat että erityisesti riekon talviaikainen syönti voi rajoittaa pajujen runsastumista ilmaston lämmetessä. Riekon syönnin on havaittu vähentävän kukintojen määrää (Williams et al. 1980, Hakkarainen et al. 2007), mikä todennäköisesti vaikuttaa pajujen lisääntymismenestykseen. Onkin tärkeä saada kokeellista lisätietoa siitä, millainen vaikutus herbivoriolla on erityisesti puuvartisten kasvien kasvuun, lisääntymismenestykseen ja selviytymiseen (Oksanen et al. 1995). Tärkeää olisi myös ymmärtää miten, suurien laiduntavien herbivorien ohella, keskikokoiset herbivorit vaikuttavat kasvien nettotuotantoon, kasvillisuuden arkkitehtuuriin ja niillä elävien eliöyhteisöjen rakenteeseen (Starfield & Chapin 1996, den Herder et al. 2004, Tape et al. 2010). Olofsson et al. (2009) toteavat, että herbivorien vaikutus on otettava huomioon, kun yritetään ymmärtää muuttuvan ilmaston vaikutusta tundran ekosysteemeihin (myös Post & Pedersen 2008, Post et al. 2009). Huomioiminen auttaisi meitä tekemään tarkempia ennusteita siitä, miten arktisen tundran ekosysteemit tulevat muuttumaan lähitulevaisuudessa (Ehrich et al. painossa).

2 TUTKIMUKSEN TAVOITTEET JA TUTKIMUSKYSYMYKSET

Abioottisia tekijöitä ja ihmisen aiheuttamaa ilmaston lämpenemistä on pidetty tärkeimpinä, ellei miltei ainoana arktisen alueen kasvillisuutta ja ylipäänsä eliöiden levinneisyyttä ja runsautta säätelevinä tekijöinä (mm. Henry & Molau 1997, Smithson et al. 2002; 485, Kaplan et al. 2003, van der Welle et al. 2003, Naito & Cairns 2011). Herbivorien vaikutusta arktisten ja subarktisten alueiden kasvillisuuteen onkin vasta viime vuosina alettu tutkia. Toistaiseksi ei vielä tiedetä miten erilaiset laiduntajat ja muut kasvinsyöjät vaikuttavat muuttuvaan kasvillisuuteen.

Tässä tutkimuksessa pyrin selvittämään, mikä vaikutus riekolla on pohjanpajun kasvuun ja kuinka pajulla elävät hyönteisyhteisöt reagoivat riekon talviruokailuun. Lisäksi tutkin pohjanpajun versojen pituuden ajallisen vaihtelun suhdetta kasvukauden lämpösummaan ja riekon syöntiin. Tämän tutkimuksen avulla kartutetaan myös perustietoa pohjanpajun morfologiasta ja kasvusta.

Tutkimuksessa selvitän miten riekon talvisyönti vaikuttaa pajuramettien kasvuun ja arkkitehtuuriin. Tarkastelun kohteena ovat kokonaiskorkeus, kokonaispituus, biomassa, latvuksen rakenne ja versojen keskimääräinen pituus. Tarkastelussa on myös riekon talvisyönnin vaikutus pajun kukkimiseen. Vähentääkö syönti kukintojen määrää? Pyrin lisäksi selvittämään pajun kasvun yhteyttä kasvukauden lämpösummaan ja riekkokannan runsauteen. Hypoteesina on, että herbivorialta suojattujen versojen pituuden ajallisen vaihtelun tulisi selvemmin seurata lämpösummaa. Riekon talvisyönti sen sijaan voi heikentää tätä riippuvuutta.

Työssä tutkin myös sitä, miten riekon talvisyönti vaikuttaa pajulla eläviin hyönteisyhteisöihin. Kuinka riekon syönniltä suojassa kasvaneiden ja riekon syönnille altistuneiden ramettien hyönteisherbivoria eroaa toisistaan? Onko riekon laidunnuksella positiivinen vai negatiivinen vaikutus pajulla elävien hyönteisteisten herbivoriaan? Onko riekon syönnillä vaikutusta *Melampsora*-suvun sienten ja pajuntervatäpläsienien (*Rhytisma salicinum*) suhteen; eli onko laidunnetut rametit herkempiä sieni-infektioille?

Poron ja riekon suhteellisen syöntivaikutuksen arvioimiseksi vertailen pajugenettien kokonaisbiomassaa riekolta ja poroilta suojatuissa, riekon syönnille alttiina sekä riekon ja poron syönnille alttiina olleissa pajugeneteissä.

3 POHJANPAJU (*SALIX LAPPONUM*) JA RIEKKO (*LAGOPUS LAGOPUS*)

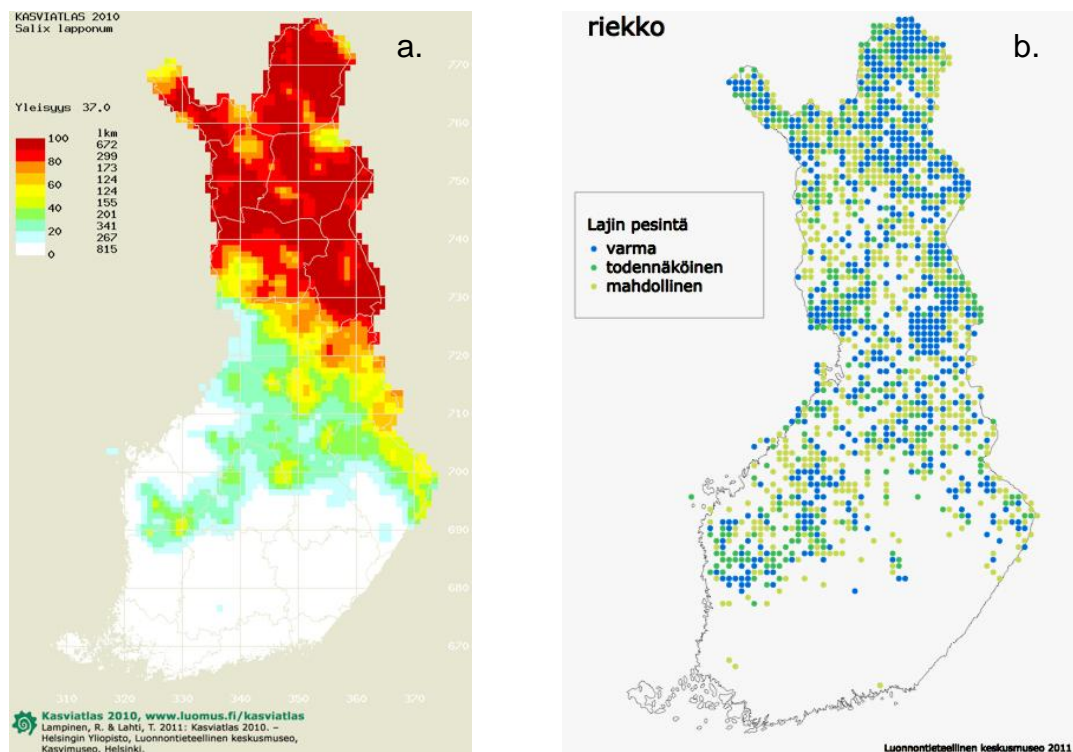
3.1 Koekasvi pohjanpaju ja sen kasvu

Pohjanpaju (*Salix lapponum*) kuuluu pajukasvien (Salicaceae) heimoon. Se on pysty, tiiviisti haarova pieni puuvartinen pensas (Newsholme 2000). Se kasvaa 0,5 – 1 metrin korkuiseksi. Pohjanpajua esiintyy Skandinavian tuntureilla, Lapissa, Puolassa, Luoteis-Venäjällä ja muutamilla vuoristoilla Keski- ja Kaakkois-Euroopassa. Se on yleinen Pohjois-Suomessa, mutta harvinainen Etelä-Suomessa (kuva 1a). Se muodostaa tunturipajun (*S. glauca*) ja villapajun (*S. lanata*) kanssa tunturialueilla vesistöjä reunustavia ”harmaapajukoita” (Pajunen et al. 2010). Paju on tyypillinen märillä kasvupaikoilla, joilla keväällä sulava lumi aiheuttaa paikallisia tulvia. Pohjanpajua kasvaa Luoteis-Enontekiöllä alle 1050 metrin korkeudessa (Väre & Partanen 2009).

Pajugenetti (eng. genet) eli pajuyksilö koostuu useista pajurameteista (eng. ramet). Rametit ovat geneettisesti identtisiä, mutta voivat olla itsenäisiä genetistä (Tirri et al. 2006). Pajujen pituuskasvu on sympodiaalista eli haarajatkoista, jolloin kärkisilmu ei aina jatka seuraavana vuonna kasvua, vaan varren pituuskasvu voi jatkua edellisvuoden sivusilmusta (Saska & Kuzovkina 2010). Pajut versovat myös leposilmuista erityisesti silloin kun latvaosa on vioittunut. Pajun kasvutapa ja -muoto vaikuttavat siihen kohdistuvaan herbivoriaan (Hakkarainen et al 2007, Tape et al. 2010). Edellä mainituissa tutkimuksissa todettiin, että matala ja vaakatasossa kasvava paju peittyy talvella suuremmalla todennäköisyydellä lumen alle ja säästyy syönniltä. Kasvumuoto vaikuttaa myös niiden kasvuolosuhteisiin, sillä pensaat vaikuttavat lumen korkeuteen. Ne kasaavat tuulen kuljettamaa lunta juurelleen aikaansaaden lumikinoksia (Sturm et al. 2000).

Verson katkeaminen herbivorian seurauksena vähentää apikaalidominanssia ja voi johtaa verson lakastumiseen (den Herder et al. 2004). Tämän seurauksena kukintosilmujen tuotanto ja sivuoksien kasvu voi kiihtyä (Cline 1991). Kasvin arkkitehtuuri muuttuu tällöin ja voi suosia sympodiaalista kasvumuotoa, jossa pääranan tilalle kasvaa nuorempi verso aktivoituneista hankasilmuista (Hakkarainen et al. 2007). Kasviensyöjien toistuva vaurioitus johtaa haaroittuvaan ja pensasmaiseen kasvumuotoon (McNaughton 1984). On havaittu, että pajujen kompensoivat vasteet eivät ehkä riitä korvaamaan herbivorian aiheuttamia menetyksiä metsä-tundra ekotoneissa, joissa abioottiset olosuhteet ovat vaativat (den Herder et al. 2004, Maschinski & Whitham 1989). Intensiivinen herbivoria voi johtaa tilanteeseen, jossa kasvi vaurioituu niin paljon, että se ei enää pysty palautumaan ennalleen (Crawley 1997).

Herbivorit voivat täten vaikuttaa sekä puurajan rakenteeseen, että sijaintiin (Oksanen et al. 1995).



Kuva 1. 1a. Pohjanpajun (*Salix lapponum*) levinneisyyskartta Suomessa (Lampinen & Lahti 2010). 1b. Riekkon (*Lagopus lagopus*) levinneisyys Suomessa (Valkama et al. 2011).

3.2 Riekko ja pajut sen ravintona

Riekko (*Lagopus lagopus*) kuuluu metsäkanojen (Tetraonidae) heimoon, johon kuuluu 17 lajia (Andreev 1991). Riekko on laajalle levinnyt sirkumpolaarisella metsä-tundra-alueella (Hakkarainen et al. 2007) (kuva 1b). Riekkotiheys on runsaimmillaan Pohjois-Lapissa ja se laskee etelää kohden. Kuten monilla muilla kanalinnuilla, myös riekkokantojen huippuvuosien on todettu toistuvan 5–7 vuoden sykleissä (Koskimies & Lokki 1996, katso kuitenkin Steen et al. 1988, Henden et al. 2011). Riekko käyttää ravinnokseen marjoja, lehtiä, silmuja, oksien ja varpujen kärkiosia (Seiskari 1957, Rajala 1966). Talvisin lumen korkeuden lisääntyessä sen ravinnonsaantimahdollisuudet vähenevät olennaisesti, sillä riekko ruokailee maan tai lumen pinnalla (Seiskari 1957). Tällöin se syö pääasiassa vaivaiskoivua (*Betula nana*) ja erilaisia varpuja ennen syvän lumen tuloa, ja vasta tämän jälkeen siirtyy syömään tunturikoivua (*Betula pubescens* ssp. *czerepanovii*) ja erilaisia pajuja (*Salix* spp.) (Seiskari 1957, Williams et al. 1980, Pulliainen & Iivanainen 1981, Chernov 1985). Syöntikokeiden

perusteella pajujen osuus riekon ravinnosta nousee merkittävästi talven mittaan ja se näyttää suosivan erityisesti pajujen silmuja talviravintonaan (Seiskari 1957, Rajala 1966, West & Meng 1966, Helle 1982).

Tape et al. (2010) löysivät todisteita, että metsäkanalinnut voivat vaikuttaa voimakkaasti lumen yläpuolelle jäävien puuvartisten kasvien vuosikasvujen, koko kasvin ja kasvulaikun arkkitehtuuriin. Syönte rajoittaa voimakkaasti korkeiden puuvartisten kasvien pituutta ja näin vaikuttaa myös kasvin arkkitehtuuriin luoden luutamaisen tynkiä versoja lumirajaan (kuva 2). Tape et al. (2010) esittävät, että riekon syönte voi olla merkittävä tekijä, joka vaikuttaa pensaslajiston rakenteeseen ja latvuston rakenteeseen koko arktisella alueella.



Kuva 2. 2a. Herbivorian aiheuttama ”varpaluutamallinen” pohjanpajuladvusto (*Salix lapponum*). 2b. Riekon (*Lagopus lagopus*) katkaisujäljet pohjanpajun versossa.

Riekon talvisyönnin on myös todettu vähentävän pajun kukintojen tuottoa estokokeissa ja mahdollisesti vaikuttavan pajun lisääntymismenestykseen. (Williams et al. 1980, Hakkarainen et al. 2007). Riekon vaikutus pajujen kukintaan oli suurempi alueilla, joilla pajut kasvoivat korkeammiksi ja näin paljastuvat lumen alta aikaisemmin keväällä ja ovat kauemmin tarjolla syksyllä (Williams et al. 1980). Vähentynyt kukintosilmujen määrä vähentää siementen määrää johtaen suvullisen lisääntymisen vähentymiseen (Eriksson 1993). Toisaalta muodostuvien siementen koko ja ravinnepitoisuus saattaa olla korkeampi, sillä kilpailu muodostuvien siementen välillä on vähäisempää (McNaughton 1983).

Riekkko on riippuvainen pajuista niin ravintona kuin suojanakin (Hakkarainen et al. 2007, Ehrich et al. painossa). On löydetty todisteita, että liian suuri porokanta vähentää riekolle tarjolla olevan ravinnon määrää ja saattaa olla yksi riekkokannan vähenemiseen (den Herder et al. 2004, den Herder et al. 2008, Henden et al. 2011). Porojen laidunnus voi vaikuttaa merkittävästi pajukasvuston peittävyteen ja korkeuteen (den Herder et al. 2004, den Herder et al. 2008, Olofsson et al. 2009). Riekkokantojen muutoksiin on esitetty muitakin tekijöitä. Esimerkiksi muutokset saalistuspaineessa voivat vaikuttaa riekkokantojen esiintymistiheyteen (Pedersen et al. 2011).

3.3 Hyönteisherbivorien vaikutus pajuihin

Nykyisin saatavilla olevan tiedon perusteella äkämiä muodostavilla hyönteisillä on vain vähäisiä vaikutuksia niiden isäntäkasviin (Hakkarainen et al. 2005). Tundra-alueilla hyönteisherbivorian vaikutuksista pajuihin tiedetään kuitenkin melko vähän. Kokeellisissa tutkimuksissa on havaittu hyönteisherbivorien negatiivisia vaikutuksia pajun selviytymiseen ja lehtibiomassaan (Hakkarainen et al. 2005), kukintosilmuihin (Sacchi et al. 1988), siementuotantoon (Silva et al. 1996), sekä kasvuun (Craig et al. 1986, Roininen et al. 1997). Allan & Crawley (2011) huomauttavat pitkäaikaistutkimuksensa tulosten valossa, että arvioitaessa kasviyhteisöjen rakennetta, tulisi selkärankaisherbivorien lisäksi ottaa huomioon selkärangattomat herbivorit. Niiden pitkäaikaisvaikutukset tunnetaan vielä huonosti ja hyönteisherbivorien laaja-alaisemmat vaikutukset saattavat tulla esiin vasta vähitellen.

Hyönteisherbivorien määrään kasvulla vaikuttavat kasvin genotyyppi (Marquis 1990) sekä erilaiset ympäristötekijät (Jones & Coleman 1991, Orians & Fritz 1996). Lisäksi on havaittu, että nisäkäsherbivorien laidunnuksella on positiivinen vaikutus hyönteisherbivorien määrään (Roininen et al. 1997, Olofsson & Strengbom 2000, katso kuitenkin den Herder et al. 2004). On löydetty myös todisteita, että kasviarkkitehtuuri vaikuttaa äkämiä muodostavien hyönteisten esiintymiseen kasvinpuolustusaineiden ohella (Espírito-Santo et al. 2007).

Pohjois-Suomessa joillain pajuilla esiintyy myös erilaisia sieniä. Pohjanpajulla esiintyy ruostesieniin kuuluvia *Melampsora*-sieniä (Basidiomycota, Uredinales) ja pajunvertäpläsientä (*Rhytisma salicinum*). *Melampsora*-suvun sienet tarttuvat pajuista toiseen väli-isännän kautta aiheuttaen massaesiintymiä (Abrahamson et al. 2002). Ruostesieniä pidetään erittäin haitallisena pajun kasvulle (McCracken & Dawson 1992, Dawson & McCracken 1994). Pajunvertäplän vaikutuksista pajujen kasvuun tiedetään hyvin vähän.

4 AINEISTO JA MENETELMÄT

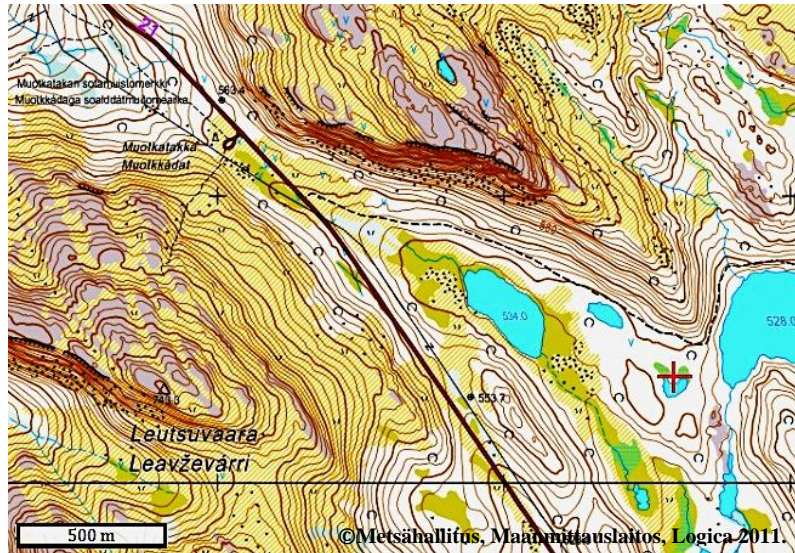
4.1 Tutkimusalue

Tutkimusalue sijaitsee Käsivarren Lapissa, 3 km lounaaseen Muotkatakkavaarasta (kuva 3 ja kuva 4), vaaran läntiseltä sivulta (68° N92'E, 20° N95'E). Alue on 530 metrin korkeudessa merenpinnasta Tunturi-Lapissa ja edustaa orohemiarktista metsänrajavyöhykettä (Ahti et al. 1968). Kumpuilevan maaston pääasiallinen kasvillisuus koostuu tunturikoivusta (*Betula pubescens* ssp. *czerepanovii*) (den Herder et al. 2008). Kuivemmillä alueilla vaivaiskoivu (*Betula nana*) on yleisempi ja kosteilla kasvupaikoilla taas erilaiset pajut (*Salix* spp.). Koealueen keskellä on sara-aro (*Carex* spp.), jota ympäröi tunturikoivikko (kuva 5). Aron ja koivikon vaihtumisvyöhykkeessä kasvaa pohjanpajua.

Alueen suurikokoisin kasvinsyöjä on poro (*Rangifer tarandus*). Poron pääasiallista ravintoa kesäisin ovat pajujen ja koivun lehdet, sekä erilaiset ruohot ja heinät (Nieminen & Heiskari 1989). Nils-Matti Vasaran porotokka on laiduntanut koealueella ympärivuotisesti ainakin 1990-luvun alusta vuoteen 2009 saakka. Vuosina 2010 ja 2011 alue ei ollut mainittavasti kesälaidunnusta.



Kuva 3. Yleiskartta koealan sijainnista Käsivarren Lapista (1:500 000). Punainen risti osoittaa tutkimusalueen paikan Käsivarrentien varrella. (Metsähallitus 2011).



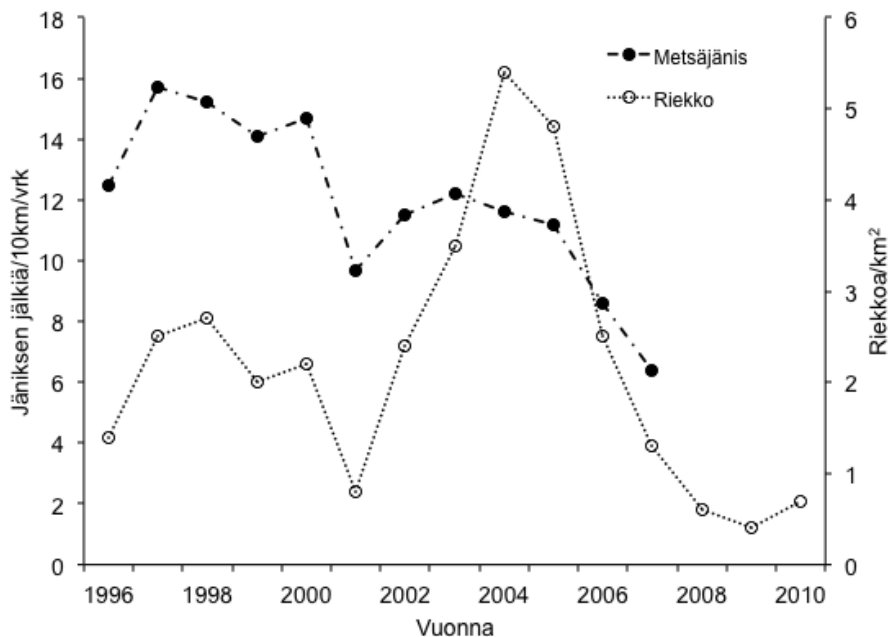
Kuva 4. Punainen risti osoittaa tutkimusalueen sijainnin Muotkatakkavaaran ja Leutsuvaaran välisessä laaksossa, Käsivarrentien itäisellä puolella (1:25 000) (Metsähallitus 2011).



Kuva 5. Yleiskuva tutkimusalueelta. Tutkimusalueen keskellä on sara-aro (*Carex* spp.), jota reunustavat tunturikoivut (*Betula pubescens* ssp. *czerepanovii*). Vaihtumisvyöhykkeessä kasvaa pohjanpajua (*Salix lapponum*). Kuvassa näkyvät lohkot 7 ja 8. Taustalla kohoaa Muotkatakkavaara.

Tutkimusalueella tavataan sen ekosysteemin merkittävimpiin lajeihin kuuluvaa riekkoa (Lindén 1996). Se on Pohjois-Lapissa erittäin yleinen ja Ylä-Lapissa sen tiheydet ovat muita kanalintulajeja korkeammat (Lindén 1996). Tällä hetkellä riekkokanta on ohittanut muutaman vuoden takaisen aallonpohjan, ja se on jo keskimääräisellä tasolla (Anon 2011a) (kuva 6). Riekko on selvästi runsastunut verrattuna edellisiin vuosiin Ylä-Lapissa. Enontekiöllä riekkokanta nousi tänä vuonna 12–13 riekkoon/km². Riekkokannan kasvu johtuu pääasiassa

erinomaisesta poikastuotosta. Etelään päin tultaessa riekkokannat pienenevät, mutta voivat kausiluontoisesti olla runsaita (Lindén 1996). Etelä-Suomessa riekkko on harvinainen. Tunturi-Lapissa kannan vaihtelut ovat suuria, eivätkä käytetyt riistakolmiolaskennat ole täysin soveltuvia tunturialueiden kantojen laskentaan. Riistakolmiolaskennoista saatuja lukuja pidetäänkin todellisuutta alhaisempina.

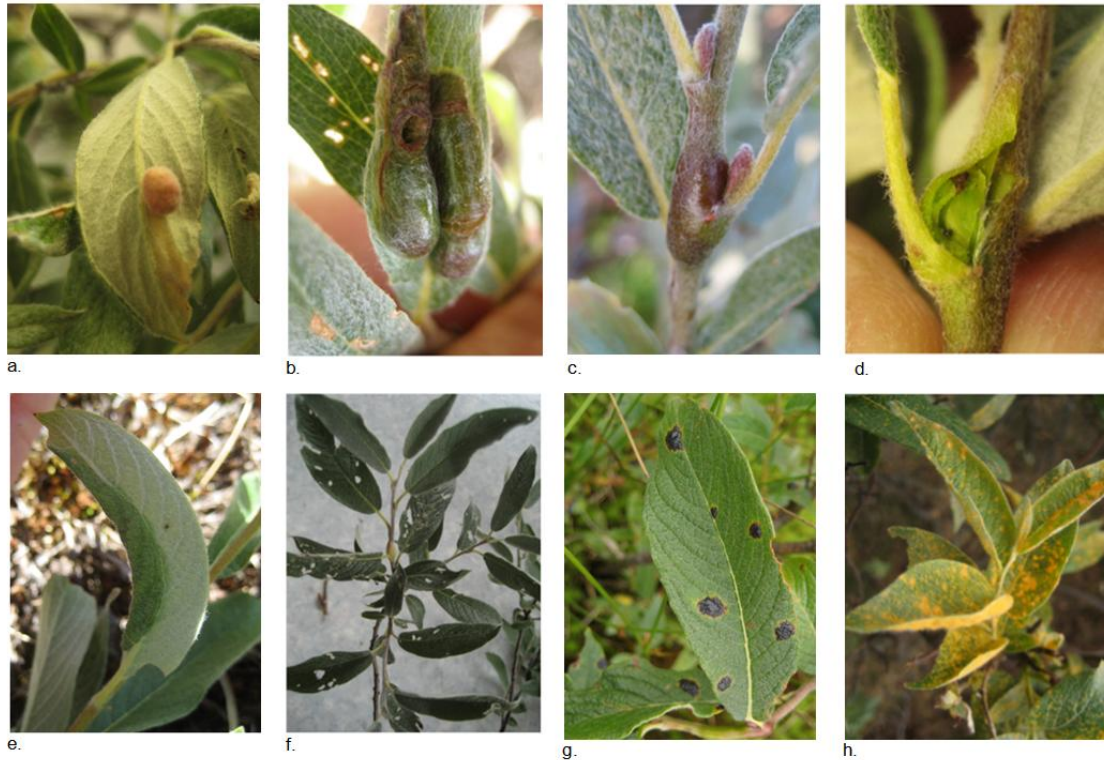


Kuva 6. Metsäjäniksen (*Lepus timidus*) jälkitiheys koko Lapin alueella (jälkiä/10km/vrk) ja aikuisten riekkokojen (*Lagopus lagopus*) tiheys koko Lapin alueella (yksilöä/km²). Metsäjäniksen tiheys on kuvaajassa yliarvioitu, sillä paikallisia tiheystietoja Käsivarren Lapin alueelle ei ollut käytössä. Helle E. (1996) esittää, että riistakolmiolaskennoissa Ylä-Lapin metsäjänis tiheys olisi vain 0-10 yksilöä/km².

Alueella tavataan myös kiirunaa (*Lagopus mutus*). Sen levinneisyys noudattaa korkeimpien tunturipaljakoiden esiintymistä Suomessa (Helle P. 1996). Toisin kuin muut metsäkanat, se ei talvisaikaan siirry käyttämään puuvartista ravintoa vaan käyttää vihreää varpukasvillisuutta paljakalla. Näin ollen sen vaikutus kokeeseen ei ole merkitsevä.

Muita alueen herbivoreja ovat metsäjänis (*Lepus timidus*), myyrät (*Microtus* spp, *Myodes* spp.) ja ajoittain erittäin runsaslukuisena, tunturisopulit (*Lemmus lemmus*). Pohjanpajulla tavataan koalueella erilaisia sahapistiäisiä (Hymenoptera: Tenthredinidae): lehdenkääntäjäsahapistiäisiä *Phyllocolpa* spp. Benson, silmusahapistiäisiä (*Euura mucronata*.) Hartig, versoja äkämöivää sahapistiäistä (*Euura atra*), lehtiäkämiä muodostavia sahapistiäisiä (*Pontania nivalis*), (*P. dolichura*) ja (*P. lapponica*) (kuva 7). Alueen pohjanpajuilla esiintyy

myös *Melampsora* –ruostesientä, sekä pajuntervatäpläsientä (*Rhytisma salicinum*). *Melampsora*-ruostesientä saattaa olla pohjanpajulla yhtä tai useampia lajeja.



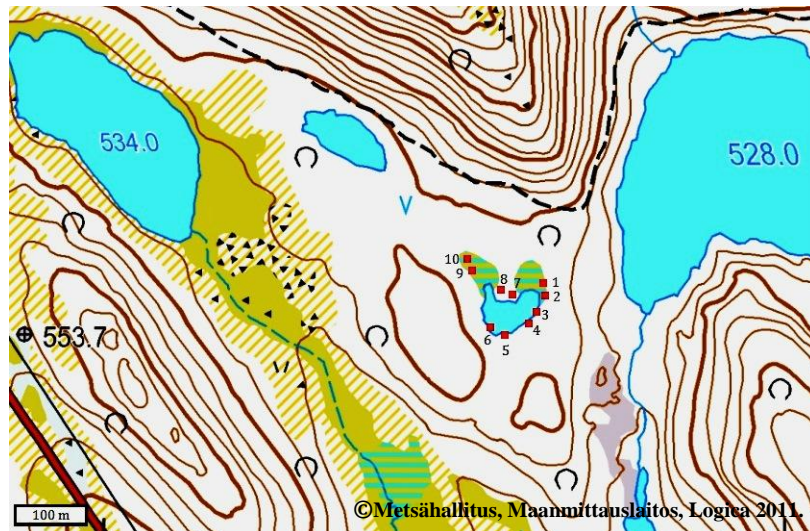
Kuva 7. Pajurameteilta määritettiin sillä esiintyvien hyönteis- ja sienilajien määriä. Kuvissa 7a. – 7f. on näiden hyönteisten muodostamia äkämiä ja pajun lehtiin jättämiä jälkiä. Kuvissa 7g. ja 7h. on kahden sienen aiheuttamia muutoksia pajunlehdissä. 7a. *Pontania nivalis*. 7b. *P. dolichura*. 7c. *Euura atra*. 7d. *E. mucronata*. 7e. *Phyllocolpa* ssp. 7f. Hyönteisherbivorian aiheuttamia syöntilaikkuja. 7g. Pajuntervatäplä (*Rhytisma salicinum*) 7h. *Melampsora*-suvun ruoste.

4.2 Tutkimusasetelma

Tässä tutkimuksessa selvitettiin syönnestokokeella miten koekasvi pohjanpaju reagoi riekkoherbivorian poistamiseen. Verrokkina tutkimuksessa oli kontrolli, jossa pajut olivat alttiina riekkojen luontaisille vaikutuksille.

Koe on perustettu 1996 osana muita alueelle perustettuja kokeiden sarjaa (den Herder et al. 2004, 2008, Pajunen et al. 2008). Tutkimuksessa käyttämäni koeasetelma koostuu kymmenestä satunnaisesti valitusta pohjanpajugenetistä (kuva 8). Kukin yksilö oli jaettu satunnaisesti kahtia, niin että toinen puoli genettiin kuuluvista rameteista oli suojattu verkolla riekolta (ei riekon eikä poron syöntiä eiR/eiP) ja toinen puoli rameteista oli jätetty alttiiksi riekon syönnille (vain riekon syönti R/eiP) (kuva 9). Verkolla suojattu puoli (tekstissä häkki) edustaa koeasetelmassa käsittelyä ja suojaamaton puoli (tekstissä riekkokontrolli) kontrollia.

Häkit oli tehty ullakkoverkosta (silmäkoko 38 mm), joka oli kiinnitetty neljään tolppaan muodostaen noin 2 m x 2 m x 2 m – kuution. Koska koealueella laiduntaa poroja (erityisesti kokeen alusta vuoteen 2009), häkin ulkopuoliset rametit oli suojattu poroaidalla (1.2 m korkea, silmäkoko n. 15 cm), joka estää poroja vaikuttamasta kontrollipajuihin. Pajuyksilöt oli jaettu kahtia, joten geneettiset erot eivät pääse vaikuttamaan tuloksiin. Elokuussa 2011 kaikki koeyksikön pajurametit kaadettiin jäljempänä kuvattavia mittauksia varten.



Kuva 8. Punaiset neliöt kartalla osoittavat kymmenen lohkon sijainnin koealalla (1:8 000). Kussakin lohkoissa on yksi pajugenetti, joka on jaettu kahtia. Toinen puoli on suojattu häkillä ja toinen puoli on jätetty alttiiksi riekon syönnille. Koealan keskellä on vuodenaikaislammikko, jonka kasvillisuus on kostea sara-aroa. (Metsähallitus 2011).



Kuva 9. 9a. Koeasetelmassa yksi pajugenetti jaettiin kahtia. Toinen puoli suojattiin riekon ja poron kestäväällä häkillä (ei riekon eikä poron syöntiä, eR/eP) ja toinen aidattiin poron laidunnuksen estävällä aidalla (vain riekon syönti R/eP). Tutkimusaineisto koostuu kymmenestä tällaisesta lohkoista kerätystä aineistosta. Häkin ja kontrollin välinen kokoero on paljaalla silmällä havaittava. Häkin pajurametit ovat riekkokontrollirametteja selvästi korkeampia. 9b. Poron (*Rangifer tarandus*) laiduntamia pohjanpajupensaikoita (*Salix*

laponum) (sekä riekon että poron syönti, R/P). Iso osa tutkimusalueen pajupensaikoista, joita ei ollut suojattu porolta, olivat kärsineet silmämääräisesti erittäin suuria vaurioita. Varsinkin pienemmät pensaikat olivat melkein tai täysin lehdettömiä ja kuolleita.

Koetta aloitettaessa v. 1996 koealueen pohjanpajut olivat verraten samankokoisia ja samanikäisiä. Kokeen alkuvaiheessa ilmeni, että poron vaikutus pohjanpajuun on huomattava. Kesäaikainen poron aiheuttama riivintä johti voimakkaaseen pajun kasvun taantumiseen (H. Roininen, R. Virtanen, julkaisematon aineisto). Tämän vaikutuksen selvittämiseksi määritettiin sekä poron että riekon syönnille (sekä riekon että poron syönti, R/P) alttiina olleiden pajugenettien biomassat lohkokohtaisista porokontrolleista (tekstissä porokontrolli) (kuva 9b). Biomassat määritettiin satunnaisesti valituista, vielä elossa olevista, viiden metrin päässä riekkohäkistä sijainneista pajugeneteistä. Kokonaan kuolleet genetit hylättiin.

4.3 Mittaukset ja mittausmenetelmät

Kussakin lohossa mitattiin useita muuttujia kaikista häkin (eiR/eiP) ja riekkokontrollin (R/eiP) rameteista. Niistä mitattiin korkeus (cm), tuorepaino (g), vuonna 2011 ja 2010 tarjolla olleiden versojen lukumäärä, kukintosilmujen määrä, *Phyllocolpa*-sahapistiäisten äkämien, silmusahiaisten äkämien (*Euura mucronata*), versoäkämien (*Euura atra*) ja lehtiäkämien (*Pontania nivalis*, *P. dolichura*) lukumäärät. Rameteista laskettiin myös vuoden 2010 versoissa olleiden riekon syöntien lukumäärä. Suurimmassa osassa tapauksista oli mahdollista selvästi erottaa riekon syönnit poron tai jyrsojen syöntijäljistä, tunnusomaisen terävän vinottaisen katkaisun ansiosta (kuva 2b). Rameteista arvioitiin asteikolla 0–5 hyönteisherbivoria, *Melampsora*-ruostesienten määrä ja pajunvertäplän määrä. Luokituksena käytettiin: 0 = ei lehtisyöntiä/ei sientä, 1= pieniä syöntijälkiä/muutamia sienilaikkuja muutamissa lehdissä, 2= pieniä syöntijälkiä/muutamia sienilaikkuja useissa lehdissä, 3= runsaasti tai kohtalaisesti syöntijälkiä/sienilaikkuja useissa lehdissä, 4= runsaasti syöntijälkiä/sienilaikkuja miltei kaikissa lehdissä ja 5= runsaasti syöntijälkiä/sienilaikkuja kaikissa lehdissä. Kunkin rametin vuosittaiset kasvut määritettiin selkeästi erotettavissa olevista nivelväleistä niin pitkälle kuin mahdollista. Näiden mittausten avulla laskettiin koko pajurametin pituus. Pajujen tyveltä (10 cm korkeudelta) otettiin ristimitat pajun rungon paksuuden määrittämiseksi. Suuren ramettien lukumäärän takia tarjolla olevien versojen määrä laskettiin neljälle satunnaisesti valitulle rametille ja neljälle ennalta määrätylle rametille sekä häkin ja riekkokontrollin osalta lohkoittain. Lisäksi suurimmasta osasta rametteja määritettiin kussakin lohossa, häkille ja riekkokontrollille, korkeimman oksan

latvuston arkkitehtuuri kolmen vuoden osalta. Latvuston oksien pituudet mitattiin ja niiden asema suhteessa toisiinoksiin määritettiin. Kullekin oksan asemalle annettiin sijaintikoodi, joiden perusteella kunkin rametin arkkitehtuuri voitiin myöhemmin rakentaa uudelleen.

Kunkin porokontrollin kaikki elävät rametit katkottiin ja niiden yhteistuorepaino (g) punnittiin tätä pro gradu- tutkimusta varten. Kriteerinä porokontrollin hyväksymiselle oli, että rametit olivat vielä hengissä. Tämä johtaa konservatiivisiin arvioihin, joissa herbivorian vaikutus on jonkin verran aliarvioitu.

Analyyseissä käytetyt riekon tiheysarviot on saatu riistan ja kalan tutkimuslaitoksen (RKTL) Marcus Wikmanilta (liite 1). Lämpötilatiedot on saatu Kilpisjärven biologiselta asemalta. Niiden pohjalta laskettiin lämpösumma, eli tehoisa lämpösumma ($^{\circ}\text{Cvrk}$). Se saadaan laskemalla yhteen niiden vuorokausien keskilämpötilat, jotka ylittävät viisi astetta (Anon 2011b). Tässä tutkimuksessa on käytetty touko-syyskuun välisen ajan keskilämpötiloja.

4.4 Tilastolliset menetelmät

Tilastollisilla analyyseillä verrataan häkeistä (ei riekon eikä poron syöntiä eiR/eiP) ja riekkokontroleista (vain riekon syönti R/eiP) mitattuja muuttujia. Analyysit on tehty SPSS-aineistonkäsittelyohjelmalla (versio 19.0 Mac OS X) ja PRIMER 6-ohjelmistolla. Jotta aineisto noudattaisi testien taustaoletuksia, muuttujien normaalijakaumia testattiin Kolmogorov-Smirnovin normaalisuustestillä ja tarvittaessa arvot muutettiin logaritmiasteikolliseksi.

Aineiston analysointiin käytettiin t-testiä, jolla testattiin otosten tilastollista eroavuutta toisistaan kontrollin ja häkin välillä tietyn muuttujan suhteen. Erilaiset t-testit ovat keskeisimpiä ja yleisimmin käytettyjä testejä (Ranta et al. 1991). T-testit ovat erittäin tehokkaita ja niillä saadaan otosten väliset todelliset erot varmimmin esiin. Aineisto analysoitiin käyttäen parittaista t-testiä (paired sample t-test), sillä kontrollin ja käsittelyn havainnot eivät ole toisistaan riippumattomia. Parittainen t-testin oletuksena on aineiston suhdeasteikollisuus, normaalijakautuneisuus ja otosten välinen riippuvuus. T-testit tehtiin käyttäen ramettien havaintoarvojen lohkoittaisia keskiarvoja ($n=10$).

Ne muuttujat, jotka ovat järjestysasteikollisia tai jotka eivät täyttäneet t-testien ehtoja, analysoitiin ei-parametrisiä menetelmiä käyttäen. Hyönteisherbivorialle ja sienten määrille laskettiin indeksi. Tämä saatiin summaamalla 0–5-välillä annetut luokitusarvot kunkin lohkon häkki- ja riekkokontrollirameteille. Wilcoxonin testi (Wilcoxon signed rank test) on ei-

parametrinen vastine parittaiselle t-testille (Conover 1971). Sitä voidaan käyttää myös silloin kun aineisto on järjestysasteikollinen tai kun se ei ole normaalisti jakautunut. Testi on tehokkaampi kuin merkkitestit, sillä se ottaa huomioon havaintoparien välisen eron suunnan lisäksi sen suuruuden (Ranta et al. 1991). Oletuksena on havaintoarvojen jakauman symmetrisyys.

Yksittäisten hyönteislajien yksilömäärien lisäksi tarkasteltiin eroaako pajugenettien hyönteisyhteisöt toisistaan ja vaikuttaako riekon talvisyönteiden niiden rakenteeseen. Yhteisöanalyysissä verrattiin esiintyykö hyönteislajeja samoissa suhteissa häkin- ja kontrollin välillä (PRIMER 6: PERMANOVA-monimuuttuja analyysi). Analyysissä käytettiin hyönteislajien yksilömääriä, jotka jaettiin lohkon puoliskojen ramettien tyvien kokonaispoikkipinta-alalla. Tyvien yhteispinta-ala on verrannollinen ramettien kokonaisbiomassaan ja lehvästön kokoon.

Ramettien korkeimmista latvoista määritettyjen 2009-2011 vuoden versojen pituuksille laskettiin mediaani kunkin oksansijainnin kesken. Mediaaneihin otettiin mukaan vain pisimmät 25 prosenttia rameteista. Riekon vaikutus näihin rametteihin on todennäköisesti ollut suurin. Näistä mediaaneista piirrettiin mediaanipuu. Kuvaajaa varten näistä mediaaneista valittiin ne oksansijainnit, joita esiintyi vähintään 50 prosentilla rameteista. Käyttäen näitä mediaanipituuksia piirrettiin sekä häkille, että kontrollille esimerkkioksa.

Tarjolla olevien versojen määrät vuonna 2010 ja 2011 olivat tiedossa vain neljälle satunnaiselle rametille. Tiedossa olevat määrät korreloivat lineaarisessa regressioanalyysissä ramettien tuorepainon kanssa ($R^2 = 0,14$) paremmin kuin versojen pituuden kanssa ($R^2 = 0,11$). Tarjolla oleville versoille laskettiin puuttuvat arvot hajontakuvaajan sijoitetun lineaarisen suoran avulla muodostetulla regressioyhtälöllä (2010; $Y = 0,3178x + 1,5519$ ja 2011; $Y = 0,3377x + 2,505$). Kuvaajassa selitettävänä tekijänä olivat versojen määrät (Y) ja selittävänä tekijänä tuorepaino (X).

Versojen vuosikasvujen pituuksia ja riekon tiheyden vaihtelua tarkasteltiin ajan funktiona. Lisäksi ilmastoaineistosta lasketuille kasvukauden lämpösummille ja verson vuosikasvuille piirrettiin pitkittäiskuvaajat ja hajontakuvio. Näiden muuttujien välistä korrelaatiota tarkasteltiin lineaarisella regressioanalyysillä. Se on analyysimenetelmä, jossa aineiston perusteella estimoidaan tarkasteltavan vastemuuttujan lineaarista riippuvuutta selittävästä muuttujasta; miten paljon lämpösummat selittävät vuosikasvujen pituuden vaihtelusta (Ranta et al. 1991). Vuoden 2011 vuosikasvujen pituuksia vertailtiin erikseen. Vertailuun otettiin vain neljä ramettia kustakin lohkon puoliskosta. Nämä rametit ovat olleet seurannassa vuodesta 1996 asti ja ne edustavat suurimpia rametteja.

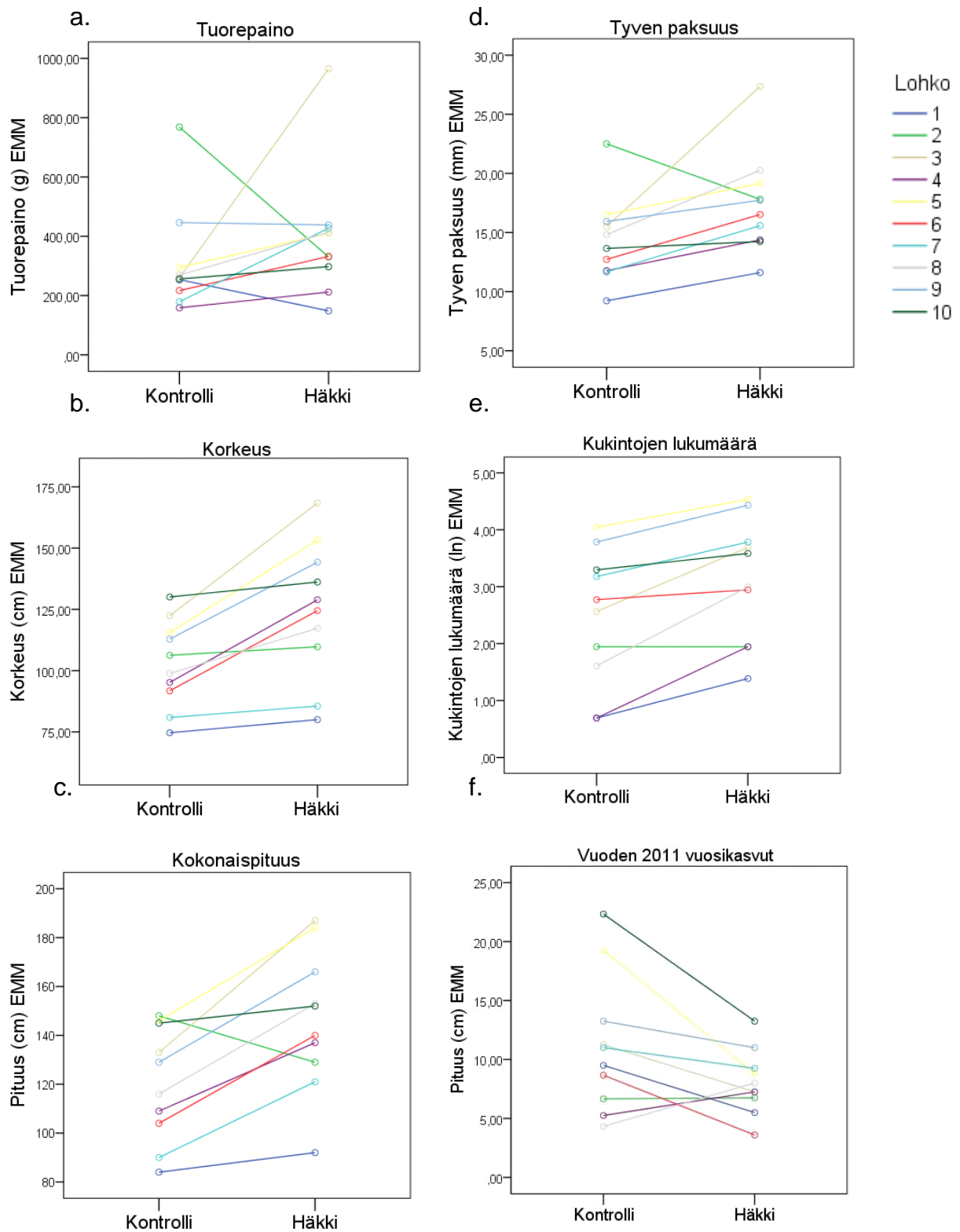
Lisätarkastelussa tuorepainoarvoja verrattiin varsinaisen tutkimusasetelman ulkopuolisiin porokontrolleihin (R/P). Vertailua varten kunkin lohkon häkki- ja kontrollipuoliskolle laskettiin arvioitu genettikohtainen kokonaisbiomassa. Tämä saatiin summaamalla kunkin puoliskon ramettien tuorepainot keskenään. Jotta saatu arvo edustaisi kokonaisen genetin biomassaa, se kerrottiin kahdella. Kokonaisbiomassa-arvioita verrattiin porokontrolleista laskettuihin arvioihin parittaisella t-testillä.

5 TULOKSET

5.1 Pohjanpajuramettien kasvu ja arkkitehtuuri

Riekon poissulkemisella oli merkitsevä vaikutus useisiin pajuramettien kasvua ja kokoa kuvaaviin parametreihin (kuva 10). Riekon poissulkeminen ei lisännyt merkitsevästi yksittäisten pajuramettien biomassaa (Wilcoxon; $Z = -2,191$, $P = 0,28$), mutta lisäsi selvästi latvuskorkeutta (Parittainen t-testi; $t = -4,299$, $df = 9$, $P = 0,002$) ja ramettien kokonaispituutta (Parittainen t-testi; $t = -3,892$, $df = 9$, $P = 0,004$). Lisäksi häkissä kasvaneiden ramettien tyvi oli paksumpi (Parittainen t-testi; $t = -2,944$, $df = 9$, $P = 0,016$) ja niissä oli merkitsevästi enemmän kukintoja (Parittainen t-testi; $t = -4,481$, $df = 9$, $P = 0,002$). Riekon talvisyönnillä ei ollut vaikutusta ramettien määrään (Parittainen t-testi; $t = -0,820$, $df = 9$, $P = 0,43$). Riekoilta suojatuista häkeistä (eiR/eiP) laskettiin yhteensä 178 ramettia (18 ramettia/häkki) kun taas riekon syönnille alttiina olleissa riekkokontrolleissa (R/eiP) oli 207 ramettia (21 ramettia/riekkokontrolli) (liite 2).

Vuosikasvujen pituudet eivät poikenneet merkitsevästi v. 1998-2010 välillä häkeissä ja riekkokontrolleissa (Parittainen t-testi; $t = -1,534$, $df = 12$, $P = 0,15$) (taulukko 1). Analyysihin otettiin vain ajanjakson 1998–2010 välisen ajan vuosikasvut, joilta vuosilta mittauksia oli riittävästi. Riekon esiintymistiheyden ja versojen vuosikasvujen pituuden ajallista vaihtelua tarkasteltiin pitkittäiskuvaajan avulla (kuva 11). Kun riekkokanta alkoi vuonna 1998 taantua, kontrolliramettien pituus jäi vuosittain pidemmäksi saavuttaen pituuskasvuhuipun 2001. Samana vuonna riekkotiheydessä oli selvä notkahdus.



Kuva 10. Pohjanpajun tuorepaino, korkeus, kokonaispituus, tyven läpimitta ja kukintojen lukumäärä riekkokontrollirameteissa (R/eiP) ja häkkirameteissa (eiR/eiP). Kuvassa 10f. on vuoden 2011 ramettien pisimpien latvusten vuosikasvujen pituudet. Muuttujista on käytetty keskiarvoja, joissa on huomioitu lohkojen vaikutus muuttujaan (EMM = estimated marginal means). Kuvaajien eriväriset viivat yhdistävät kunkin lohkon muuttujien keskiarvot häkin ja kontrollin välillä.

Riekkokannan alkaessa toipua vuodesta 2001 eteenpäin kontrolliramettien vuosikasvujen pituudet lyhenivät. Ramettien vuosikasvut jäivät kuitenkin vuosi vuodelta lyhyemmiksi vaikka riekkokanta alkoi taas taantua vuodesta 2005 alkaen. Häkkiramettien vuosikasvujen pituuksien vaihtelu on melko samanlaista kuin kontrollirameteilla. Kytkös riekkokannan vaihtelun ja vuosikasvujen välillä ei ole suoraviivainen.

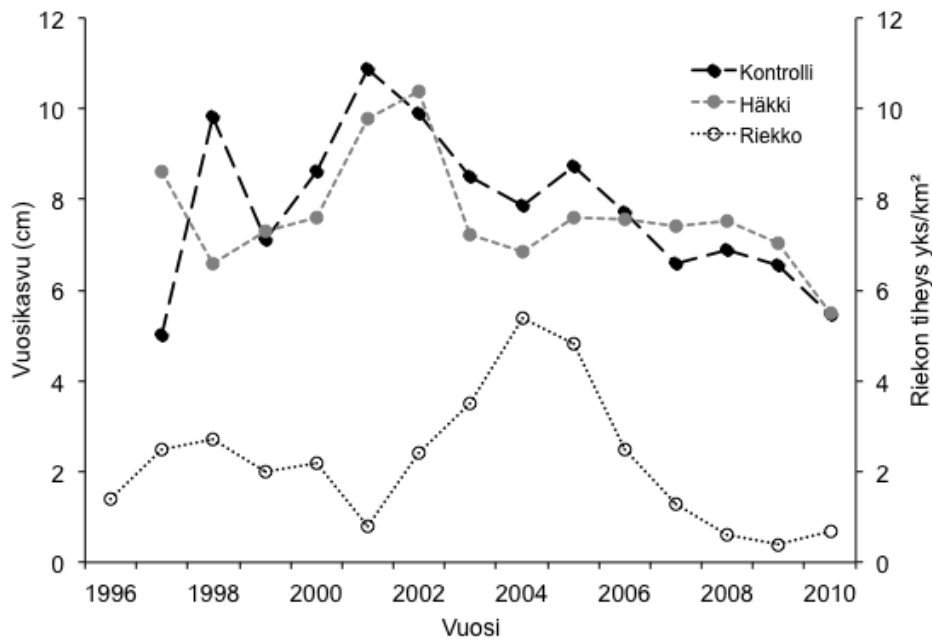
Taulukko 1. Vuosikasvujen pituus (cm, keskiarvo \pm SE) häkki- ja kontrollirameteille, sekä vuosikasvujen määrittämiseen käytettyjen ramettien lukumäärä. Ramettien lukumäärä suurenee vuosiluvun kasvaessa, sillä vuosikasvujen pituus määritettiin nykyhetkestä taaksepäin, niin pitkälle kuin mahdollista.

Vuosi	Häkkirametit		Riekkokontrollirametit	
	Ramettien lkm	Vuosikasvu (cm)	Ramettien lkm	Vuosikasvu (cm)
1997	5	8,60 \pm 1,20	2	5,00 \pm 1,00
1998	10	6,60 \pm 0,85	5	9,80 \pm 2,27
1999	23	7,30 \pm 0,87	8	7,13 \pm 1,19
2000	41	7,61 \pm 0,78	21	8,62 \pm 1,19
2001	57	9,77 \pm 0,67	44	10,89 \pm 0,84
2002	94	10,40 \pm 0,44	81	9,88 \pm 0,74
2003	122	7,23 \pm 0,44	117	8,52 \pm 0,57
2004	138	6,87 \pm 0,39	143	7,85 \pm 0,45
2005	149	7,61 \pm 0,35	168	8,72 \pm 0,43
2006	162	7,56 \pm 0,35	181	7,72 \pm 0,36
2007	170	7,40 \pm 0,40	194	6,57 \pm 0,34
2008	176	7,51 \pm 0,35	201	6,89 \pm 0,32
2009	179	7,03 \pm 0,37	206	6,53 \pm 0,35
2010	180	5,48 \pm 0,29	208	5,46 \pm 0,31
2011	180	10,43 \pm 0,44	209	12,08 \pm 0,48

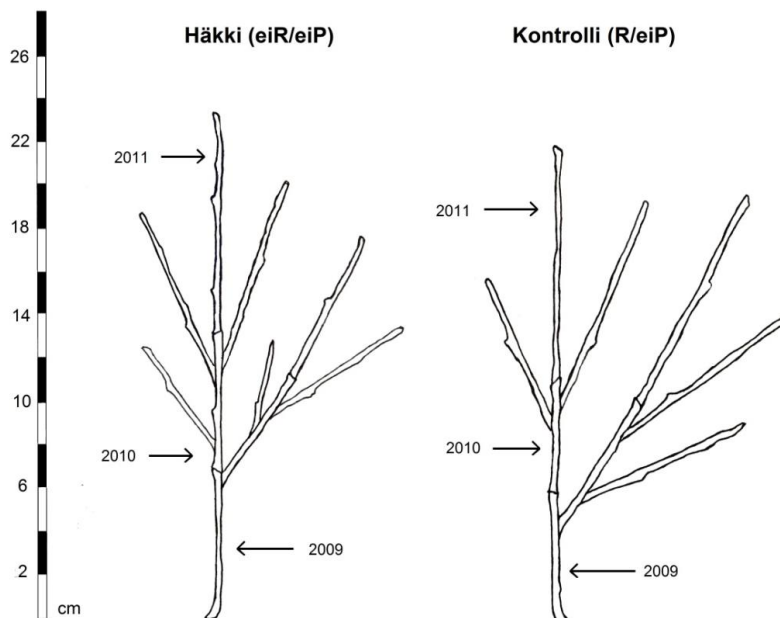
Vuoden 2011 vuosikasvuja tarkasteltiin erikseen, sillä riekkokanta ei ollut vielä ehtinyt vaikuttaa kesän aikana kasvaneisiin versoihin. Uusimpien versojen pituuksissa ei ollut tilastollisesti merkitsevää eroa häkin ja kontrollin välillä (Parittainen t-testi; $t = -2,183$, $df = 9$, $P = 0,057$) (kuva 10f). Kontrolliramettien vuosikasvut olivat kuitenkin keskiarvoltaan häkkiramettien vuosikasvuja pidempiä.

Tässä tutkimuksessa herbivorialla ei ollut merkitsevää vaikutusta ramettien latvusarkkitehtuuriin. Viimeisten kolmen vuoden (2009–2011) aikana kasvaneiden latvaversojen pituuksissa ei ollut tilastollisesti merkitseviä eroja (Wilcoxon; $Z = -0,850$, $P = 0,40$) (kuva 12). Riekkokanta ei myöskään vaikuttanut merkitsevästi vuonna 2010 tai 2011 tarjolla olevien versojen määrään (Parittainen t-testi; $t = -1,203$, $df = 9$, $P = 0,26$). Analyysin tulokset

ovat samat, vaikka keskiarvot ja keskihajonnat erilaisia, sillä puuttuvat tarjolla olevien versojen määrät on laskettu regressioyhtälön avulla tuorepainoa käyttäen molemmille vuosille.



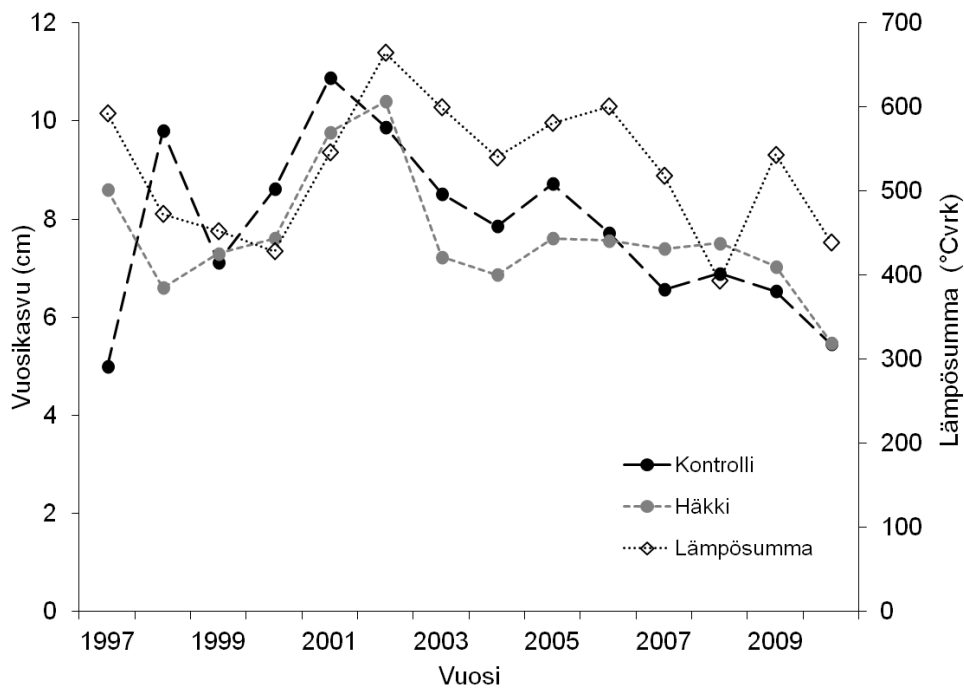
Kuva 11. Riekon (*Lagopus lagopus*) tiheyden vaihtelu koko Lapin alueella ja vuosikasvujen keskipituudet vuosina 1996–2010 häkissä (ei riekon eikä poron syöntiä, eR/eP) ja riekkokontrollissa (vain riekon syönti R/eP).



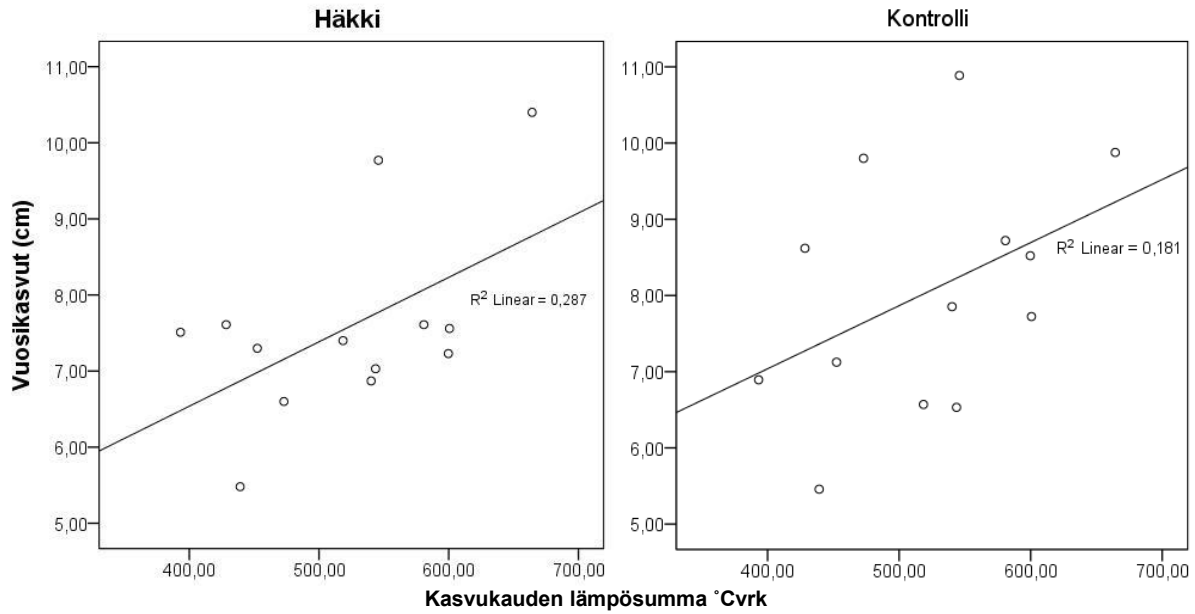
Kuva 12. Mediaanipuuhun. Kuvassa on esitetty häkkiramettien (eiR/eiP) ja riekkokontrolliramettien (R/eiP) kolmen viimeisen vuoden (2009-2011) latva-arkkitehtuuri. Mediaanipuuhun on valittu vain pisimmät 25 prosenttia pajurameteista ja näiden versojen pituuksille on laskettu mediaanit (cm). Oksanhaaroista kuvassa on esitetty vain ne, joita esiintyi 50 prosentilla rameteista. Häkki- ja kontrolliramettien latvuksen versojen pituudet (2009-2011) eivät eroa tilastollisesti merkitsevästi.

5.2 Kasvukauden lämpösummien vaikutus pohjanpajun vuosittaiseen kasvuun

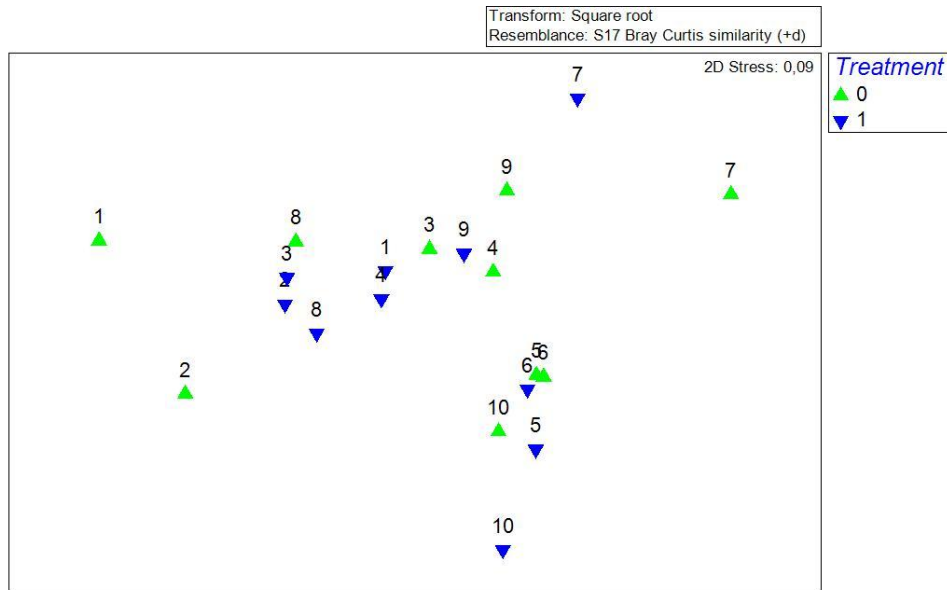
Pajuramettien vuosikasvujen pituuksia ja kasvukauden lämpösummia tarkasteltiin ajan funktiona (kuva 13). Häkissä kasvaneiden ramettien vuosikasvujen pituudet seuraavat lämpösumman vuosittaisia vaihteluja. Lämpösummien huippuvuosina pajujen pituuskasvu oli nopeampaa kuin vuosina, joina tehoisa lämpösumma jäi pienemmäksi. Lämpösumman vaikutusta tarkasteltiin myös hajontakuvion (kuva 14) ja regressioanalyysin avulla. Siinä selitettävänä tekijänä on vuosikasvujen pituudet ja selittävänä tekijänä kasvukauden lämpösummat. Kuvaajaan sovitettiin lineaarinen suora, jonka kerroin kuvaa muuttujien välistä lineaarista suhdetta. Lämpösumma selittää 28,7 % (Lineaarinen regressioanalyysi; $R^2 = 0,28$, $P = 0,059$) häkissä kasvaneiden ramettien vuosikasvujen pituudesta kasvukaudella. Riekkon vioittamien ramettien vuosikasvujen pituutta lämpösumma ei sen sijaan selitä merkittävästi (Lineaarinen regressioanalyysi; $R^2 = 0,18$, $P = 0,15$).



Kuva 13. Pajuramettien vuosikasvujen keskipituudet häkissä (ei riekon eikä poron syöntiä, eR/eP) ja riekkokontrollissa (vain riekon syönti R/eP) sekä kasvukauden lämpösummat vuosina 1997–2010. Lämpösumma on laskettu summaamalla yhteen touko-syyskuun yli viisi astetta ylittävien päivien keskilämpötila.



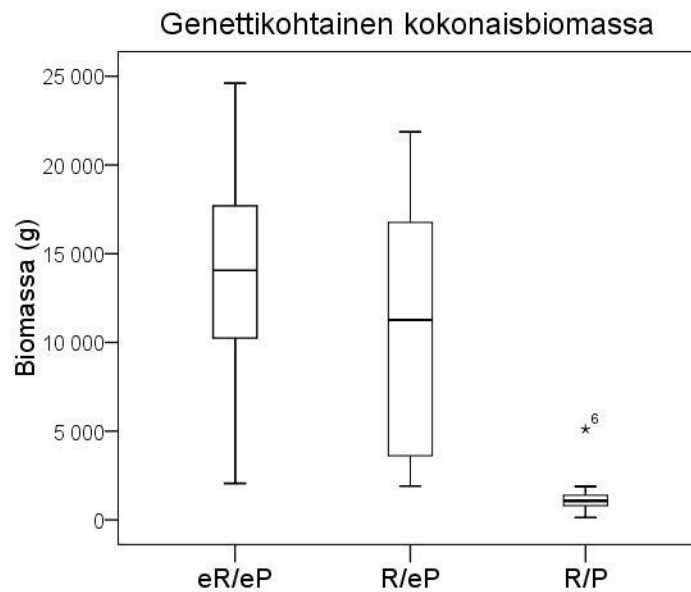
Kuva 14. Hajontakuviot häkissä kasvaneiden (eiR/eiP) ja riekkokontrolliramettien (R/eiP) vuosikasvujen pituudelle ja kasvukauden lämpösommille.



Kuva 15. Pohjanpajujen hyönteisyhteisöjen kaksiulotteinen ordinaatio (NMDS: Non-metric multi-dimensional scaling). Jokainen piste esittää pajugenetin puolikasta; siniset (1) esittävät häkkiramettien (eiR/eiP) ja vihreät (0) riekkokontrollien (R/eiP) hyönteisyhteisöjä. Numerot kuvaavat kutakin lohkoa. Yhteisöön on otettu mukaan *Pontania nivalis*, *P. dolichura*, *Phyllocolpa* ssp., *Euura mucronata* ja *E. atra*. Lajien yksilömäärät on suhteutettu lohkon puoliskojen ramettien kokonaistyypipinta-alaan.

5.3 Herbivoria ja herbivoriyhteisö

Riekon poissulkeminen ei lisännyt hyönteisherbivoriaa. Hyönteislajien esiintymisessä ei löytynyt tilastollisesti merkitseviä eroja riekolta suojattujen ja kontrollipajujen välillä: *E. atra* (Wilcoxon; $Z = -0,338$, $P = 0,74$), *E. mucronata* (Parittainen t-testi; $t = -1,841$, $df = 9$, $P = 0,99$), *Phyllocolpa* (Parittainen t-testi; $t = 1,555$, $df = 9$, $P = 0,15$), *P. nivalis* ($t = -1,257$, $df = 9$, $P = 0,24$) ja *P. dolichura* (Wilcoxon; $Z = -1,478$, $P = 0,14$). Hyönteisherbivoriassa ei ollut merkitsevää eroa häkin ja kontrollin välillä (Wilcoxon; $Z = -1,125$, $P = 0,26$). Riekon syönti ei myöskään vaikuttanut merkitsevästi hyönteisyhteisöjen rakenteeseen pajulla (Permanova: $F = 0,08$, $df = 1$, $P = 0,93$) (kuva 15). Sen sijaan pajuyksilöillä esiintyvien hyönteisyhteisöjen välillä oli tilastollisesti merkitsevä ero ($F = 4,827$, $df = 9$, $P = 0,002$). *Melampsora*-suvun sieniä esiintyi molemmin puolin genettii (Wilcoxon; $Z = -0,613$, $P = 0,54$), kun taas pajuntervatäplää esiintyi häkkirameteilla merkitsevästi enemmän kuin kontrollissa (Wilcoxon; $Z = -2,120$, $P = 0,34$).



Kuva 16. Pohjanpajugenettien kokonaisbiomassat häkeissä (ei riekon eikä poron syöntiä, eR/eP), poroidalla suojatuissa riekkokontrolleissa (vain riekon syönti R/eP) ja aitaamattomissa porokontrolleissa (sekä riekon että poron syönti, R/P). Kokonaisbiomassat on muunnettu ramettiaineistosta laskennallisesti genettikohtaiseksi. Porokontrolligenetin biomassa on merkitsevästi häkki- ja riekkokontrolligenettejä pienempi.

5.4 Genettien kokonaisbiomassan muutokset

Riekon ja poron yhteisvaikutus on voimakkaampi kuin yksin riekon talvisyönin vaikutus pohjanpajun kokonaisbiomassaan. Lisätarkastelussa pajugenettien tuorepainoarvoja verrattiin varsinaisen tutkimusasetelman ulkopuolisiin porokontrolleihin (kuva 16). Pelkästään riekon poissulkeminen ei lisännyt merkittävästi pajugenetin kokonaisbiomassaa (Parittainen t-testi; $t = 1,773$, $df = 9$, $P = 0,11$). Poron poissulkeminen sen sijaan lisäsi erittäin merkittävästi kokonaisbiomassaa niin riekolta suojatuissa geneeteissä (Parittainen t-testi; $t = 6,279$, $df = 9$, $P = 0,0001$), kuin riekon syömissä geneeteissä (Parittainen t-testi; $t = 4,613$, $df = 9$, $P = 0,001$).

6 TULOSTEN TARKASTELU

6.1 Herbivorian vaikutus pohjanpajun kasvuun ja lisääntymiseen

Herbivorien vaikutusta kasvien esiintymiseen ja levinneisyyteen on usein pidetty vähäisenä, vaikka herbivoreilla onkin kiistämättä voimakkaita vaikutuksia kasvien kasvuun ja selviämiseen (Crawley 1989). Löysin tässä tutkimuksessa todisteita siitä, että riekon talvisyönillä on vaikutus pohjanpajun kasvuun. Riekon syönti vaikuttaa negatiivisesti pajujen kokoon. Kun riekkoherbivoria poissuljettiin, pajugenetit kasvoivat korkeammiksi, pidemmiksi ja niiden biomassa oli suurempi. Myös Tape et al. (2010) havainnoivassa tutkimuksessa metsäkanalintujen syönti vähensi pajupensaan korkeutta (katso myös den Herder et al. 2004). Sen sijaan Hjältén & Price (1996) havaitsivat, että herbivorien laidunnus johti pidempien, mutta harvempien pajuversojen kasvuun. Joissain tapauksissa, herbivoria saattaa aiheuttaa ylikompensaatiota eli vaurioituksen jälkeen kasvin kasvu on nopeampaa (Danell & Bergström 1989) ja voi johtaa kasvustoon, jossa on vähemmän, mutta paksumpia, pidempiä ja isompilehtisiä versoja (Danell & Huss-Danell 1985, Roininen et al. 1997, Tape et al. 2010). Syynä on se, että versojen karsiminen vapauttaa johtoveron apikaalidominanssin ja vähentää siten kasvupisteiden välistä ravinnekilpailua. Mikäli vuoden 2011 vuosikasvut olisivat olleet merkittävästi pidempiä riekon vioittamissa rameteissa, tämä ilmiö olisi saattanut selittää sitä. Danell & Bergström (1989) mukaan laidunnus useimmiten aiheuttaakin kokonaispituuden lyhenemistä puuvartisilla kasveilla, sillä kompensointi ei ole riittävää.

Pajuramettien määrässä ei ollut eroa häkin ja kontrollin välillä. Tutkimuksen perusteella ei voida sanoa, että riekon talvisyönti lisäsi uusien ramettien muodostusta pajugenetillä.

Aineiston keruuvaiheessa vaikutti, että riekkokontrollirametit olisivat olleet nuorempia, mutta tiedon varmistaminen tietysti vaatisi iän määrittystä ja tilastollista tarkastelua. Tätä pro gradu-tutkimusta varten ei määritetty ramettien tyveltä niiden ikää eikä lustojen paksuutta. Häkissä kasvaneiden ja kontrollin ikärakenteen vertaaminen olisi tuonut lisätietoa siitä, miten riekon syönti vaikuttaa ramettien kuolleisuuteen ja uusiutumiseen. Roininen et al. (1997) löysivät todisteita siitä, että vanhojen ramettien kuihtuminen on nopeampaa luonnollisen laidunnuksen seurauksena. Laidunnus saattaa lyhentää yksittäisten ramettien elinkaarta ja nopeuttaa uusiutumista. Jatkotutkimuksissa riekon vaikutus ikärakenteeseen voitaisiin huomioida.

Kun riekko ei päässyt talvisin syömään tai vaurioittamaan kukintosilmuja, pystyi pajugenetti panostamaan suvulliseen kasvuun ja tuottamaan enemmän kukintoja. Myös Williams et al. (1980) ja Hakkarainen et al. (2007) tutkimuksissa herbivorian havaittiin vähentävän kukintojen määrää. Vähentynyt kukintojen määrä vaikuttaa negatiivisesti siementen muodostukseen ja täten kasvin leviämiskykyyn (Marquis 1984, Eriksson 1993). Herbivorian vaikutuksesta uusien taimien kasvuun tiedetään rajoitetusti, joten herbivorian kokonaisvaikutusta lisääntymiseen on vaikea arvioida (Myers-Smith et al. 2011). Lisäksi on vielä epäselvää vaikuttaako vähentynyt lisääntymispanos pajujen runsauteen (den Herder et al. 2004). Mikäli herbivorit laskevat pajujen lisääntymistehokkuutta, paju saattaa lisätä panostusta vegetatiiviseen kasvuun ja täten kompensoida herbivorian vaikutusta.

Herbivorian vaikutus pensaston esiintymiseen tundralla riippuu herbivoripopulaatioiden tiheydestä ja koosta, laidunnuksen voimakkuudesta sekä kasvien ja herbivorian kausittaisesta vaihtelusta (Myers-Smith et al. 2011). Riekkokantojen vaihtelulla on merkitystä pohjanpajun kasvun kannalta. Korkean riekkoitiheyden vuosina ilmenevä verson kuolleisuus (dieback) selittää heikompaa pituuskasvua. Tällöin versot kasvavat pituutta jopa normaalia enemmän, mutta kuolevat seuraavana talvena syöntivoitusten takia, jolloin jälkikäteen tehdyissä mittauksissa versojen vuosikasvu vaikuttaa vähäiseltä. Riekkokannan ja vuosikasvainten pituuskasvun vaihtelun suhdetta voisi selittää se että paju panostaa pituuskasvuun herbivorian heikentyessä ja voimakkaan herbivorian aikana. Toisaalta kun riekkokanta nousee, jäävät pajun vuosikasvut herbivorian takia lyhyiksi. Osan pituuskasvun vaihtelusta voivat aiheuttaa muiden herbivorian aiheuttamat vioitukset, abioottiset tekijät tai mittauksissa tapahtuneet virheet. Lustomäärittysten avulla voitaisiin tarkastella myös riekon vaikutusta sekundaari- eli paksuuskasvuun. On mahdollista, että pohjoisilla alueilla pajun paksuuskasvu on suhteellisen voimakasta, silloin kun pituuskasvu on rajoittunutta lämpötilan ja herbivorian aiheuttamien vaurioiden seurauksena (Speed et al. 2011).

6.2 Herbivorian vaikutus pohjanpajun arkkitehtuuriin

Kasveja syövät herbivorit vaikuttavat kasvien kasvunopeuden lisäksi kasvien arkkitehtuuriin sekä suoraan tuhoamalla kasvupisteitä ja epäsuorasti muuttamalla kasvin resurssiallokaatiota (Crawley 1989). Tämän tutkimuksen perusteella ei voida todeta riekon vaikuttavan pohjanpajun versoarkkitehtuuriin. Riekon vioittamien pohjanpajujen latva-arkkitehtuurissa tai tarjolla olevien versojen määrässä ei ollut eroa vaurioitukselta suojattuihin pajuihin. Tape et al. (2010) löysivät poikkeavia tuloksia ja heidän tutkimuksessa metsäkanalintujen syönte muutti pajun arkkitehtuuria. Lisäksi Hjältén & Price (1996) havaitsivat, että silmujen poistaminen vähentää kasvavien versojen määrää ja voi aiheuttaa versojen kuihtumista (dieback) tai pakkaskuivumista (Hakkarainen et al. 2007). Myös poron syönnin on todettu vaikuttavan merkittävästi pajujen arkkitehtuuriin (den Herder et al. 2008, Pajunen 2009).

Tässä tutkimuksessa riekon vaikutus arkkitehtuuriin jäi vähäiseksi, mahdollisesti koska latva-arkkitehtuuria tarkasteltiin vain rametin korkeimmasta latvuksesta kolmen viime vuoden ajalta. Näin ollen ramettien kokonaisrakenteesta ei muodostu selvää kuvaa. Lisäksi vuosina 2009–2011, joina latva-arkkitehtuuria tarkasteltiin, riekkojen tiheydet alueella olivat suhteellisen matalalla. Jos analyyseissä olisi poissuljettu iän vaikutus ja mikäli latva-arkkitehtuurimittaus olisi tehty riekon huippuvuonna 2004, riekon talvisyönnin vaikutus olisi saattanut olla merkittävä. Tarjolla olevien versojen määrä laskettiin vain kahdeksan rametin avulla kunkin lohkon häkki- ja riekkokontrollipuoliskolle. Otoskoko ei ollut ehkä riittävä luotettavan tuloksen saamiseksi.

Pajujen arkkitehtuuri vaikuttaa vuorostaan herbivoriaan. Pajuramettien asennon ja lumen paksuuden on havaittu vaikuttavan herbivoriatasoon (Hakkarainen et al. 2007). Lumen alla ja korkealla pystyssä olevat rametit ovat turvassa syönniltä, mutta lumi tarjoaa riekolle pääsyn juuri lumirajan tuntumassa oleville versoille. Nämä versot joutuvat siten kovimman herbivoriapaineen alaiseksi. Mikäli lumen korkeus vähenee ilmaston muutoksen myötä, saattaa riekon herbivoria tunturikoivua matalammilla pajuilla lisääntyä (Hakkarainen et al. 2007, Tape et al. 2010).

6.3 Kasvukauden lämpösummien yhteys pajun kasvuun

Lämpötila rajoittaa pensaslajien lisääntymistä ja kasvua tundraekosysteemeissä (Myers-Smith et al. 2011). Se onkin tärkeä tekijä metsä-tundra-ekotonin muokkaajana (Aune et al. 2011). Muutokset ovat kuitenkin aina kytköksissä abioottisiin ja bioottisiin tekijöihin, kuten

sadantaan, lumenpeittävyys, topografiaan, herbivoriaan ja maankäyttöön. Abioottisten ja bioottisten kontrollien vuorovaikutuksen merkitys pohjoisten alueiden kasvillisuusmuutoksissa on usein jätetty huomioimatta (Aune et al. 2011). Ilmaston muutoksen vaikutukset puuston leviämiseen saattavatkin olla yliarvioituja, koska niissä on vain huomioitu vain lämpötilan vaikutus.

Tässä tutkimuksessa oli hypoteesina, että herbivorialta suojattujen versojen pituuden ajallisen vaihtelun tulisi selvemmin seurata lämpösummaa, kuin niiden, joiden kasvua riekon syönteitä häiritsee. Tulokset antavat viitteitä siitä, että kasvukauden lämpösumma selittää paremmin riekon vioitukselta suojassa kasvaneiden pajujen kasvua kuin riekon vioittamien pajujen. Riekon vioittamissa pajuissa muut tekijät vaikuttivat pajun kasvuun lämpösummia enemmän. Pajunen et al. (2010) havaitsivat, että kohonneet kesälämpötilat vaikuttavat pajukasvillisuuden rakenteeseen. Heidän tutkimuksessaan pajujen korkeuden ja lämpöolosuhteiden välillä oli kuitenkin epälineaarisuutta.

Lämpötila ei kuitenkaan ole ainoa kasvuun vaikuttava tekijä, vaan myös muut abioottiset tekijät edistävät ja hidastavat kasvua. Bonhomme (2000) huomauttaakin, että käytettäessä kasvukauden lämpösummaa erilaisissa kasvun arvioissa, tulisi tulkintoja tehdessä muistaa suureen fysiologinen ja matemaattinen tausta.

6.4 Riekon talvisyönin vaikutus pajulla eläviin hyönteis- ja sieniyhteisöihin

Tämän tutkimuksen perusteella ei voida sanoa, että riekon talvisyönteitä vaikuttaisi pohjanpajulla esiintyvien hyönteisherbivorien määrään tai yhteisörakenteeseen. Erilaiset hyönteislajit eivät siis näyttäneet suosineen häkki- tai kontrollirakenteita, sillä lehtiensyöntijälkiä esiintyi tasaisesti molemmilla puolilla genetiikkaa ja pajuksilöiden väliset erot selittivät niillä esiintyvän hyönteisyhteisön rakennetta, mutta sen sijaan riekon talvisyönteitä ei. Muissa tutkimuksissa on havaittu poikkeavia tuloksia, joskin herbivorit ovat olleet suurikokoisia laiduntajia. Hjältén & Price (1996) havaitsivat, että pajun (*Salix lasiolepis*) karsinta lisäsi sillä esiintyvän *Euura lasiolepis*-sahapistiäisen yksilömäärää ja esiintymistiheyttä. Myös Danell & Huss-Danell (1985) ja Roininen et al. (1997) löysivät todisteita laidunnuksen positiivisesta vaikutuksesta hyönteisyhteisöihin.

Laiduntajien ja hyönteisherbivorien vuorovaikutus saattaa olla merkittävä luonnonvaraisissa systeemeissä ja hyönteisherbivorit saattavat olla riippuvaisia laiduntajista saavuttaakseen ja ylläpitääkseen korkean populaatiotiheyden (Danell & Huss-Danell 1985). Herbivorien aiheuttama kasvin uusiutuminen saattaa olla tärkeää äkämien muodostavien

hyönteisten resurssien laadun ja säätelyn kannalta (Roininen et al. 1997). Voimakkaalla herbivoriolla näyttäisi sen sijaan olevan päinvastainen vaikutus. Poron laidunnuksen on havaittu vähentävän äkämia muodostavien sahapistiäisten esiintymistä pajulla (den Herder et al. 2004). Se että hyönteisyhteisöjen rakenne riippui enemmän pajuyksilöstä kuin riekkoherbivoriasta ei ole yllättävä havainto. Pajuyksilöiden geneettisten erojen ja pajuyksilöiden sijainnista johtuvien erojen on havaittu vaikuttavan niillä esiintyviin hyönteisyhteisöihin (Fritz & Price 1988).

Riekon syönnillä ei näyttäisi olevan merkitsevää vaikutusta *Melampsora*-sienten esiintymiseen. Ruostesienen massaesiintymät ovat Lapissa yleisiä ja mahdollisesti *Melampsora*-suvun sienet pystyvät tarttumaan samanlaisella intensiteetillä pajuversoihin vaurioituksen asteesta riippumatta. Pajuntervatäplä-sientä esiintyi riekonsyönniltä välttyneillä häkkirameteilla merkittävästi enemmän. Tätä saattaisi selittää se, että sieni leviää todennäköisemmin korkeampiin rametteihin. *Rhytisma*-suvun sienten infektointikykyyn vaikuttavista tekijöistä tiedetään hyvin vähän. Pajugenettien välisillä geneettisillä eroilla saattaa myös olla vaikutus sieni-infektioiden syntyyn.

6.5 Poron ja riekon suhteellinen syöntivaikutus

Poron ja riekon yhteislaidunnus vaikuttaa genettien kokonaisbiomassaan voimakkaasti. Useassa tutkimuksessa on jo todettu poron muokkaavan voimakkaasti arktisten ja subarktisten alueiden pajukasvillisuutta (Suominen & Olofsson 2000, den Herder et al. 2004, 2008, Pajunen et al. 2008). Tälläkin tutkimusalalla oli selvästi nähtävissä poron vaikutus niissä pajupensaikoissa, joita ei oltu mitenkään suojattu (kuva 9b). Suuri osa tutkimusalueen porokontrolleista oli pahoin vaurioitunut ja osa pienemmistä pensaista oli täysin lehdettömiä ja jopa pystyyn kuolleita. Tilastollinen tarkastelu antoi vahvistusta silmämääräisesti havaittuihin eroihin. Poron ja riekon laidunnus yhdessä rajoittaa merkittävästi enemmän pohjanpajun kasvua kuin riekon talvisyönti yksinään. Poron laidunnus pajuilla saattaa paikoin olla jopa niin voimakasta, että se rajoittaa voimakkaasti riekolle tarjolle jäävien versojen määrää (den Herder et al. 2008). Porokontrolleista olisi voitu mitata muita muuttujia kuvaamaan poron kokonaisvaikutusta. Näin olisi saatu tietoa siitä, miten poro vaikuttaa pohjanpajun morfologiaan, kasvuun ja arkkitehtuuriin yhdessä riekon kanssa. Tämä olisi mahdollista perustuen toiseen alueella meneillään olevan kokeeseen.

On kuitenkin muistettava, että porojen laidunnuspaine on Suomessa muuta maailmaa huomattavasti korkeammalla tasolla. Tutkimuksen koealueella on paikallisen poroisäntien,

Vasaroiden, poronhoitomalli ollut vieläpä muusta Luoteis-Enontekiöstä poikkeava. Poroja on pidetty ympärivuotisesti samalla alueella. Täten muilla alueilla, joilla poroa esiintyy, sen vaikutus pajun kasvuun ei välttämättä ole yhtä voimakas ja siihen saattaa liittyä voimakkaita kannan vaihteluja. Tämä pro gradu-tutkimus voitaisiin toistaa esimerkiksi Puolassa. Siellä ei esiinny poroja, mutta pajut ovat silti kärsineet huomattavia herbivorivaurioita (Heikki Roininen suull. tied. 23.2.2012). Riekon vaikutus onkin huomattavasti merkittävämpi niillä alueilla, joilla ei esiinny poroa.

6.6 Virhelähteet ja jatkotutkimukset

Mahdollisia virhetekijöitä tutkimukseen saattavat aiheuttaa alueella esiintyvät metsäjänikset ja myyrät. Metsäjäniksen on todettu käyttävän ainakin metsäisillä tunturialueilla pajuja talviravintonaan, joskin suurin osa ravinnosta koostuu koivun oksista (Pulliainen & Tunkkari 1987). Sen tiheys Käsivarren Lapissa on matala (Helle E. 1996) (kuva 6), eikä sen syönnistä ollut selviä viitteitä rameteissa. Osassa rametteja oli kuitenkin selvästi nähtävissä myyrän vioitusjälkiä ramettien tyvellä. Vioitus saattaa mahdollisesti vaikuttaa rametin morfologiaan ja kasvuun. Myyrän syöntijälkiä esiintyi häkin ulkopuolella enemmän kuin sen sisällä (häkki; 53 rametilla, riekkokontrolli; 92 rametilla). Vuosien 1996–2010 välillä vastaavaa myyrien vaurioitusta ei ole havaittu, joten myyrien vaikutus ei ole ollut pitkäaikainen.

Yhden lohkon häkin katto oli romahtanut vuoden 2010–2011 talven aikana. Näin ollen riekkko oli päässyt syömään myös häkissä kasvaneiden ramettien latvuksia. Riekkko oli myös muissa lohkoissa päässyt syömään häkin ulkopuolelle kasvaneiden ramettien versoja. Tämä on myös selvä osoitus siitä, että riekkko on halukas käyttämään pohjanpajua talviravintonaan ja jopa kurottaa häkkiin etsiäkseen ravintoa. Tutkimustuloksiin saattaa toisaalta vaikuttaa myös se, että riekkko ei välttämättä ole vaikuttanut kaikkiin kontrollirametteihin.

Tutkimuksessa esitetyt riekon tiheysarviot ovat jokseenkin epäluotettavia, sillä ne ovat pitkälti laskennallisia arvioita. Enontekiön tunturialueella riistakolmioita on hyvin vähän, eikä Kilpisjärven alueella lainkaan. Lisäksi riistakolmiolaskennat eivät täysin sovellu riekon tiheyksien luotettavaan mittaukseen (Lindén 1996). Todellisuudessa riekontiheydet ovat luultavasti korkeampia kuin tässä tutkimuksessa on esitetty, mutta ajalliset vaihtelut ovat joka tapauksessa oikean suuntaisia.

Sekä häkki- että riekkokontrollirametit kussakin lohkoissa olivat geneettisesti samanlaisia. Tämä poistaa tutkimuksesta geneettisen vaihtelun aiheuttaman häiriön häkissä ja sen ulkopuolella kasvaneiden ramettien vertailussa. Toisaalta kyseinen asetelma saattaa aiheuttaa

ramettien välistä kilpailua häkin ja kontrollin välillä. Mikäli toinen puoli lohkosta on elinvoimaisempi, se saattaa vaikuttaa toisen puolen ramettien kasvuun joko negatiivisesti tai positiivisesti. On mahdollista, että elinvoimainen puoli kuihduttaa entisestään heikommin menestyvän puolen rametteja tai heikommin menestyvä vähentää myös toisen puoliskon kasvua. Lisäksi yhdessä lohkossa kontrollipajun kanssa resursseista kilpaili aidan samalle puolelle kasvanut koivuyksilö. Tutkimuksen pajugenetit edustivat sekä koiraita että naaraita. Sukupuolen vaikutus pajun kasvuun ja arkkitehtuuriin tunnetaan vielä huonosti, mutta se voi myös vaikuttaa resurssiallokaatioon (Dudley 2006).

Ilmaston ja herbivorien yhteisvaikutuksen arvioimiseksi pensaskasvillisuuden leviämisessä tarvitaan lisätutkimusta. Ilmaston muutoksen mahdollisesti aiheuttamat positiiviset ja negatiiviset kytkennät tunnetaan edelleen huonosti (Lawrence & Swenson 2011). Lämpenemisen aiheuttamia muutoksia ja vasteita tulisi tutkia laaja-alaisilla tutkimuksilla, useilla eri alueilla, sillä kasvillisuuden muutoksissa on todennäköisesti spatiaalisia eroja (Tape et al. 2006, Aune et al. 2011, Myers-Smith et al. 2011, Ravolainen et al. painossa). Tehtäessä laaja-alaisia tulkintoja tulisi huomioida kasvillisuuden fenotyypinen plastisuus ja mahdolliset paikalliset sopeutumet (Myers-Smith et al. 2011).

Nykyistä pensaskasvillisuuden muutosta tulisi tutkia lajitason vuorovaikutussuhteiden valossa (Myers-Smith et al. 2011). Erilaiset herbivorit ovat vuorovaikutuksessa toistensa kanssa yhteisen ravintokasvin kautta. Tällä saattaa olla vaikutus herbivoripopulaatioiden tiheyteen ja dynamiikkaan sekä edelleen ravintokasvin levinneisyyteen (Hjältén & Price 1996). Tape et al. (2010) ehdottavat, että koska metsäkanalintujen syönti näyttää vaikuttavan arktisiin pensaisiin samalla tavalla kuin rusakko vaikuttaa boreaalsiin pensaisiin (Bryant 1987), voitaisiin olettaa, että boreaalisella vyöhykkeellä kuvattu kasvi-herbivoria dynamiikka saattaisi päteä myös arktiseen herbivoriaan pensailta. Teoria kaipaa kuitenkin paljon lisätutkimusta tuekseen ja siinä tulisi ottaa myös huomioon muiden laiduntavien nisäkkäiden vaikutus dynamiikkaan.

6.7 Yhteenveto

Tässä pro gradu-tutkielmassa tutkittiin riekon (*Lagopus lagopus*) vaikutusta pohjanpajun (*Salix lapponum*) arkkitehtuuriin ja kasvuun. Tutkimuksessa löydettiin todisteita siitä, että riekon talvisyönnillä on vaikutus pohjanpajun kasvuun subarktisella alueella. Lisäksi riekko saattaa vähentää pajuyksilöiden panostusta suvulliseen kasvuun ja vaikuttaa pajun leviämiseen. Riekon vaikutuksesta pajun arkkitehtuuriin tai hyönteisherbivoriaan ei löytynyt

todisteita. Sen sijaan löytyi viitteitä, että riekolta suojassa olleet rametit pääsivät kasvamaan suuremmalla todennäköisyydellä lämpötilojen mukaisesti, kun taas riekon syömien ramettien kasvu oli rajoittuneempaa. Tutkimuksen perusteella ehdotan, että arvioitaessa ilmastonmuutoksen vaikutusta arktisten ja subarktisten alueiden kasvillisuuteen, kasvi-herbivoria vuorovaikutussuhteet tulisi myös ottaa huomioon. Pensaskasvillisuuteen kohdistuvalla herbivorialla voi olla vastavaikutus ilmaston muutoksen aiheuttamalle vihertymiselle.

KIITOKSET

Haluan erityisesti kiittää Itä-Suomen yliopiston professori Heikki Roinista ja Oulun yliopiston yli-intendentti Risto Virtasta tämän pro gradu -tutkielman ohjauksesta ja maastotyöskentelyyn opastamisesta. Ilman loistavaa assistenttiani Petra Junesta, aineiston keruu ei olisi onnistunut muutamassa viikossa. Kiitos kuuluu myös Kilpisjärven tutkimusaseman henkilökunnalle majoituksesta ja muonituksesta aineistonkeruun aikana. Lämmin kiitos kirjoitusvaiheen tuottamistuksen jakamisesta ATK-luokan porukalle; Anna-Maija Nakarille, Tiina Holopaiselle, Riikka Leväselle ja Pirita Latjalle. Kuvien käsittelyn avustamisesta kiitän Henna Honkasaloa ja ulkoasun tarkastuksesta Sari ja Mai Joutselaista. Muista tukitoimista kirjoitusvaiheessa kiitän vanhempiani Pirjo Toivosta ja Heikki Hietalaa.

KIRJALLISUUSLUETTELO

- Abrahamson, L., Volk, T., Kopp, T., White, E., & Ballard, J. 2002: Willow biomass producer's handbook. – 31 s. State University of New York. Yhdysvallat.
- ACIA. 2004: Impacts of a warming Arctic: Arctic climate impact assessment. – Cambridge University Press. Cambridge.
- Ahti, T., Hämet-Ahti, L. & Jalas, J. 1968: Vegetation zones and their sections in northwestern Europe. – *Annales Botanici Fennici* 5: 169-211.
- Allan, E. & Crawley, M.J. 2011: Contrasting effects of insect and molluscan herbivores on plant diversity in a long-term field experiment. – *Ecology Letters* 14 (12): 1246–1253.
- Andreev, A.V. 1991: Winter adaptations in the willow ptarmigan. – *Arctic* 44 (2): 106-114.
- Anon. 2011a. Riistan ja kalan tutkimus; Ylä-Lapin riekot 2011. – RKTL. http://www.rktl.fi/riista/riistavarat/yla_lapin_riekot.html. 30.12.2011.
- Anon. 2011b. Terminen kasvukausi. – Ilmatieteenlaitos. <http://ilmatieteenlaitos.fi/terminen-kasvukausi>. 17.01.2012.
- Aune, S., Hofgaard, A. & Söderström, L. 2011: Contrasting climate-and land-use-driven tree encroachment patterns of subarctic tundra in northern Norway and the Kola Peninsula. – *Canadian Journal of Forest Research* 41: 437-449.
- Beck, P.S.A. & Goetz, S.J. 2011: Satellite observations of high northern latitude vegetation productivity changes between 1982 and 2008: ecological variability and regional differences. – *Environmental Research Letters* 6: 4 [doi:10.1088/1748-9326/6/4/045501](https://doi.org/10.1088/1748-9326/6/4/045501) 18.3.2012.
- Billings, W.D. & Mooney, H.A. 1968: The ecology of Arctic and alpine plants. – *Biological Reviews* 43 (4): 481–529.
- Blok, D., Schaepma-Strub, G., Bartholomeus, H., Heijmans, M.M., Maximov, T. C. & Berendse, F. 2011: The response of Arctic vegetation to the summer climate: relation between shrub cover, NDVI, surface albedo and temperature. – *Environmental Research Letters* 6: 3 [doi:10.1088/1748-9326/6/3/035502](https://doi.org/10.1088/1748-9326/6/3/035502) 18.3.2012.
- Bonhomme, R. 2000: Bases and limits to using 'degree.day' units. – *European Journal of Agronomy* 13: 1-10.
- Bryant, J.P. 1987: Feltleaf willow-snowshoe hare interactions: plant carbon/nutrient balance and floodplain succession. – *Ecology* 68 (5): 1319-1327.
- Cahoon, S.M.P., Sullivan, P.F., Post, E. & Welker, J.M. 2011: Large herbivores limit CO₂ uptake and suppress carbon cycle responses to warming in West Greenland. – *Global Change Biology* 18 (2): 469-479.
- Chapin III, F.S. 1983: Direct and indirect effects of temperature on Arctic plants. – *Polar Biology* 2 (1): 47-52.
- Chapin III, F.S., Sturm, I.M., Serreze, M.C., McFadden, J.P., Key, J.R., Lloyd, A.H., McGuire, A.D., Rupp, T.S., Lynch, A.H., Schimel, J.P., Beringer, J., Chapman, W.L., Epstein, H.E., Euskirchen, E.S., Hinzman, L.D., Jia, G., Ping, C-L., Tape, K.D., Thompson, C.D.C., Walker, D.A. & Welker, J.M. 2005: Role of land-surface changes in Arctic summer warming. – *Science* 310 (5748): 657-660.
- Chernov, Y.I. 1985: The living tundra. – 288 s. Cambridge University Press. Cambridge.
- Cline, M.G. 1991: Apical dominance. – *The Botanical Review* 57: 318-358.
- Conover, W.J. 1971: Practical nonparametric statistics. – 462 s. John Wiley & Sons, Inc. Yhdysvallat.
- Craig, T.P., Price, P.W. & Itami, J.K. 1986: Resource regulation by a stem-galling sawfly on the Arroyo willow. – *Ecology* 67 (2): 419-425.
- Crawley, M.J. (toim). 1989: Plant ecology. – 496 s. Blackwell Scientific Publications. Englanti.

- Crawley, M.J. 1997: Plant-herbivore dynamics. – Teoksessa: Crawley, M.J. (toim.), Plant Ecology: 401-474. Blackwell Science. Oxford.
- Danell, K. & Huss-Danell, K. 1985: Feeding by insects and hares on birches earlier affected by moose browsing. – Oikos 44: 75-81.
- Danell, K. & Bergström, R. 1989: Winter browsing by moose on two birch species: impacts on food resources. – Oikos 54: 11-18.
- Dawson, W. & McCracken, A. 1994: The effects of *Melampsora* rusts on the growth and development of *Salix burjatica* Korso in N. Ireland. – European Journal of Plant Pathology 24: 32–39.
- Dudley, L.S. 2006: Ecological correlates of secondary sexual dimorphism in *Salix glauca* (Salicaceae). – American Journal of Botany 93: 1775-1783.
- Ehrich, D., Henden, J.A., Ims, R.A., Doronina, L.O., Killengren, S.T., Lecomte, N., Pokrovsky, I.G., Skogstad, G., Sokolov, A.A., Sokolov, V.A. & Yoccoz, N.G. 2011: The importance of willow thickets for ptarmigan and hares in shrub tundra: The more the better? – Oecologia. Painossa. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-011-2059-0>. 29.12.2011.
- Epstein, H.E., Walker, M.D., Chapin III, F.S. & Starfield, A.M. 2000: A transient, nutrient - based model of arctic plant community response to climatic warming. – Ecological Applications 10: 824–841.
- Eriksson, O. 1993: Dynamics of genet in clonal plants. – Trends in Ecology and Evolution 8: 313-316.
- Espírito-Santo, M.M., Neves, F.S., Andrade-Neto, F.R. & Fernandes, G.W. 2007: Plant architecture and meristem dynamics as the mechanisms determining the diversity of gall-inducing insects. – Oecologia 153: 353–364.
- Forbes, B.C., Fauria, M.M. & Zetterberg, P. 2010: Russian Arctic warming and 'greening' are closely tracked by tundra shrub willows. – Global Change Biology 16: 1542-1554.
- Fritz, R.S. & Price, P.W. 1988: Genetic variation among plants and insect community structure: willows and sawflies. – Ecology 69 (3): 845-856.
- Fung, I. 1997: A greener north. – Nature 386: 659-660.
- Goetz, S.J., Bunn, A.G., Fiske, G.J. & Houghton, R.A. 2005: Satellite-observed photosynthetic trends across boreal North America associated with climate and fire disturbance. – Proceedings of the National Academy of Sciences 102: 13521-13525.
- Hakkarainen, H., Roininen, H. & Virtanen, R. 2005: Negative impact of leaf gallers on arctic-alpine dwarf willow, *Salix herbacea*. – Polar Biology 28: 647–651.
- Hakkarainen, H., Virtanen, R., Honkanen, J.O. & Roininen, H. 2007: Willow bud and shoot foraging by ptarmigan in relation to snow level in NW Finnish Lapland. – Polar Biology 30: 619-624.
- Hallinger, M. & Wilmking, M. 2011: No change without a cause – why climate change remains the most plausible reason for shrub growth dynamics in Scandinavia. – New Phytologist 189: 902–908.
- Helle, E. 1982: Riekon talviravinnon koostumuksesta ja valinnasta Pohjois-Pohjanmaalla. – Suomen Riista 28:15-20.
- Helle, E. 1996: Metsäjänis. – Teoksessa: Lindén, H., Hario, M. & Wikman, M. (toim.), Riistan jäljille: 18-21. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos. Edita. Helsinki.
- Helle, P. 1996: Kiiruna. – Teoksessa: Lindén, H., Hario, M. & Wikman, M. (toim.), Riistan jäljille: 171-173. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos. Edita. Helsinki.
- Henden, J.A., Ims, R.A., Yoccoz, N.G. & Killengreen, S.T. 2011: Declining willow ptarmigan populations: The role of habitat structure and community dynamics. – Basic and Applied Ecology 12: 413–422.
- Henry, G.H.R. & Molau, U. 1997: Tundra plants and climate change: the International Tundra Experiment (ITEX). – Global Change Biology 3 (1): 1–9.

- Hjältén J. & Price, P.W. 1996: The effect of pruning on willow growth and sawfly population densities. – *Oikos* 77:549-555.
- den Herder, M., Virtanen, R. & Roininen, H. 2004: Effects of reindeer browsing on tundra willow and its associated insect herbivores. – *Journal of Applied Ecology* 41: 870-879.
- den Herder, M., Virtanen, R. & Roininen, H. 2008: Reindeer herbivory reduces willow growth and grouse forage in a forest-tundra ecotone. – *Basic and Applied Ecology* 9: 324-331.
- IPCC. 2007: *Climate change 2007: Impacts, adaptation and vulnerability*. – 841 s. Cambridge University Press. Cambridge.
- Jones, C.G. & Coleman, J.S. 1991: Plant stress and insect herbivory: toward an integrated perspective. – Teoksessa: Mooney, H.A., Winner, W.E. & Pell, E.J. (toim.), *Responses of plants to multiple stresses*: 249-280. Academic Press. San Diego.
- Kaplan, J.O., Bigelow, N.H., Prentice, I.C., Harrison, S.P., Bartlein, P.J., Christensen, T.R., Cramer, W., Matveyeva, N.V., McGuire, A.D., Murray, D.F., Razzhivin, V.Y., Smith, B., Walker, D.A., Anderson, P.M., Andreev, A.A., Brubaker, L.B., Edwards, M.E. & Lozhkin, A.V. 2003: Climate change and Arctic ecosystems: 2. Modeling, paleodata-model comparisons, and future projections. – *Journal of Geophysical Research* 108 (19): 1-17
- Koskimies, P. & Lokki, J. 1996: *Kotimaan linnut*. – 312 s. WSOY. Porvoo.
- Lampinen, R. & Lahti, T. 2011: *Kasviatlas 2010*. – Helsingin Yliopisto, Luonnontieteellinen keskusmuseo, Kasvimuseo. Helsinki.
<http://www.luomus.fi/kasviatlas/maps.php?taxon=41413&size=0&year=2010>. 29.12.2011.
- Lawrence, D.M. & Swenson, S. 2011: Permafrost response to increasing Arctic shrub abundance depends on the relative influence of shrubs on local soil cooling versus large-scale climate warming. – *Environmental Research Letters* 6: 4 [doi:10.1088/1748-9326/6/4/045504](https://doi.org/10.1088/1748-9326/6/4/045504) 18.3.2012.
- Lindén, H. 1996: Riekkö. – Teoksessa: Lindén, H., Hario, M. & Wikman, M. (toim.), *Riistan jäljille*: 167-170. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos. Edita. Helsinki.
- Marquis R.J. 1984: Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plants. – *Science* 226: 537-539.
- Marquis, R.J. 1990: Genotypic variation in leaf damage in *Piper arieianum* (Piperaceae) by a multispecies assemblage of herbivores. – *Evolution* 44: 104-120.
- Maschinski J. & Whitham, T.G. 1989: The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability, and timing. – *American Naturalist* 134: 1-19.
- McCarthy, J.J., Canziani, O.F., Leary, N.A., Dokken, D.J. & White, K.S. 2001. *Climate change 2001: Impacts, adaptation, and vulnerability*. – 967 s. Cambridge University press. Cambridge.
- McCracken, A.R. & Dawson, M. 1992: Clonal response in *Salix* to *Melampsora* rusts in short rotation coppice plantations. – *European Journal of Forest Pathology* 22 (1): 19-28.
- McNaughton, S.J. 1983: Compensatory plant growth as a response to herbivory. – *Oikos* 40: 329-336.
- McNaughton, S.J. 1984: Grazing lawns: animals in herds plant form and coevolution. – *American Naturalist* 124: 863-886.
- Metsähallitus. 2011: – [Retkikartta.fi](http://www.retkikartta.fi). <http://www.retkikartta.fi/retkikartta.php>. 29.12.2011.
- Myers-Smith, I.H., Forbes, B.C., Wilmking, M., Hallinger, M., Lantz, T., Blok, D., Tape, K.D., Macias-Fauria, M., Sass-Klaassen, U., Lévesque, E., Boudreau, S., Ropars, P., Hermanutz, L., Trant, A., Collier, L.S., Weijers, S., Rozema, J., Rayback, S.A., Schmidt, N.M., Schaepman-Strub, G., Wipf, S., Rixen, C., Ménard, C.B., Venn, S., Goetz, S., Andreu-Hayles, L., Elmendorf, S., Ravolainen, V., Welker, J., Grogan, P., Epstein, H.E. & Hik, D.S. 2011: Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research

- priorities. – Environmental Research Letters 6: 4 [doi:10.1088/1748-9326/6/4/045509](https://doi.org/10.1088/1748-9326/6/4/045509)
18.3.2012.
- Naito, A.T. & Cairns, D.M. 2011: Patterns and processes of global shrub expansion. – Progress in Physical Geography 35 (4): 423-442.
- Newsholme, C. 2000: Willows, the genus *Salix*. – 224 s. B.T. Batsford LTd. Iso-Britannia.
- Nieminen, M. & Heiskari, U. 1989: Diets of freely grazing and captive reindeer during summer and winter. – Rangifer 9: 17-34.
- Oksanen, L., Moen, J. & Helle, T. 1995: Timberline patterns in northernmost Fennoscandia. – Acta Botanica Fennica 153: 1-80.
- Olofsson, J. & Strengbom, J. 2000: Response of galling invertebrates on *Salix lanata* to reindeer herbivory. – Oikos 91: 493-498.
- Olofsson, J., Oksanen, L., Callaghan, T., Hulme, P.E., Oksanen, T. & Suominen, O. 2009: Herbivores inhibit climate-driven shrub expansion on the tundra. – Global Change Biology 15 (11): 2681-2693.
- Orians, C.M. & Fritz, R.S. 1996: Genetic and soil-nutrient effects on the abundance of herbivores on willow. – Oecologia 105 (3): 388-396.
- Pajunen, A. 2009: Environmental and biotic determinants of growth and height of Arctic willow shrubs along a latitudinal gradient. – Arctic, Antarctic and Alpine Research 41 (4): 478-485.
- Pajunen, A., Virtanen, R. & Roininen, H. 2008: The effects of reindeer grazing on the composition and species richness of vegetation in forest-tundra ecotone. – Polar Biology 31: 1233-1244.
- Pajunen, A., Kaarlejärvi, E.M., Forbes, B.C. & Virtanen, R. 2010: Compositional differentiation, vegetation-environment relationships and classification of willow-characterised vegetation in the western Eurasian Arctic. – Journal of Vegetation Science 21: 107-119.
- Pajunen, A., Virtanen, R. & Roininen, H. Browsing mediated shrub canopy changes drive composition and species richness in forest-tundra ecosystems. – Oikos. Painossa.
- Pedersen, Åshild Ø., Asmyhr, Lasse, Pedersen, Hans Christian, & Eide, Nina E. 2011: Nest-predator prevalence along a mountain birch–alpine tundra ecotone. – Wildlife Research 38: 525-536.
- Post, E. & Pedersen, C. 2008: Opposing plant community responses to warming with and without herbivores. – Proceedings of the National Academy of Sciences 105 (34): 12353-12358.
- Post, E., Forchhammer, M.C., Bret-Harte, M.S., Callaghan, T.V., Christensen, T.R., Elberling, B., Fox, A.D., Gilg, O., Hik, D.S., Høye, T.T., Ims, R.A., Jeppesen, E., Klein, D.R., Madsen, J., McGuire, A.D., Rysgaard, S., Schindler, D.E., Stirling, I., Tamstorf, M.P., Tyler, N.J.C., van der Wal, R., Welker, J., Wookey, P.A., Schmidt, N.M. & Aastrup, P. 2009: Ecological dynamics across the Arctic associated with recent climate change – Science 325 (5946): 1355-1358.
- Pulliaainen, E. & Iivanainen, J. 1981: Winter nutrition of the willow grouse (*Lagopus lagopus* L.) in the extreme north of Finland. – Annales Zoologici Fennici 18: 263-369.
- Pulliaainen, E. & Tunkkari, P.S. 1987: Winter diet, habitat selection and fluctuation of a mountain hare *Lepus timidus* population in Finnish Forest Lapland. – Holarctic Ecology 10 (4): 261-267.
- Rajala, P. 1966: Riekon ja kiirunan talvisesta kasviravinnon valinnasta ja puissa ruokailusta. – Suomen Riista 19: 79-83.
- Ranta, E., Rita, H. & Kouki, J. 1991: Biometria, tilastotiedettä ekologeille. 3. Painos. – 569 s. Yliopistopaino. Helsinki.
- Ravolainen, V.T., Bråther, K.A., Ims, R.A., Yoccoz, N.G., Henden, J-A. & Killengreen, S.T.

- Rapid, landscape scale responses in riparian tundra vegetation to exclusion of small and large mammalian herbivores. – *Basic and Applied Ecology*. Painossa.
- Roininen, H., Pierce, P.W. & Bryant, J.P. 1997: Response of galling insects to natural browsing by mammals in Alaska. – *Oikos* 80 (3): 481-486.
- Rundqvist, S., Hedenås, H., Sandström, A., Emanuelsson, U., Eriksson, H., Jonasson, C. & Callaghan, T.V. 2011: Tree and shrub expansion over the past 34 years at the tree-line near Abisko, Sweden. – *Ambio: A Journal of the Human Environment* 40 (6): 683-692.
- Sacchi, C.F., Price, P.W., Craig, T.P. & Itami, J.K. 1988: Impact of shoot galler attack on sexual reproduction in the Arroyo Willow. – *Ecology* 69 (6): 2021-2030.
- Saska, M.M. & Kuzovkina, Y.A. 2010: Phenological stages of willow (*Salix*). – *Annals of Applied Biology* 156 (3): 431-437.
- Seiskari P. 1957: Riekon talvisesta ruokailusta. – *Suomen Riista* 11: 43-47.
- Silva, I.M., Andrade, G.I., Fernandes, G.W. & Filho, J.P.L. 1996: Parasitic relationship between a gall-forming insect *Tomoplagia rudolphi* (Diptera: Tephritidae) and its host plant (*Veronia polyanthes*, Asteraceae). – *Annals of Botany* 78: 45-48.
- Smithson, P., Addison, K. & Atkinson, K. 2002: *Fundamentals of the physical environment; 3. painos.* – 656 s. Routledge. Lontoo. Iso-Britannia.
- Speed, J.D.M., Austrheim, G., Hester, A.J. & Mysterud, A. 2011: Browsing interacts with climate to determine tree-ring increment. – *Functional Ecology* 25: 1018-1023.
- Starfield, A.M. & Chapin III, F.S. 1996: Model of transient changes in Arctic and boreal vegetation in response to climate and land use change. – *Ecological Applications* 6 (3): 842-864.
- Steen, J. B., Steen, H., Stenseth, N.C., Myrberget, S. & Marcström, V. 1988: Microtine density and weather as predictors of chick production in willow ptarmigan, *Lagopus lagopus*. – *Oikos* 51: 367-373.
- Sturm, M., Holmgren, J., McFadden, P., Liston, G.E., Chapin III, F.S. & Racine, C. 2000: Snow-shrub conditions affect albedo with global implications. – *Journal of Climate* 14: 336-344.
- Sturm, M., Douglas, T., Racine, C. & Liston, G.E. 2005: Changing snow and shrub conditions affect albedo with global implications. – *Journal of Geophysical Research* 110 doi: [10.1029/2005JG000013](https://doi.org/10.1029/2005JG000013) 18.3.2012.
- Suominen, O. & Olofsson, J. 2000: Impacts of semi-domesticated reindeer on structure of tundra and forest communities in Fennoscandia: a review. – *Annales Zoologici Fennici* 37: 233-249.
- Tape, K.D., Sturm, M. & Racine, C. 2006: The evidence for shrub expansion in Northern Alaska and the Pan-Arctic. – *Global Change Biology* 12: 686-702.
- Tape, K.D., Lord, R., Marshall, H.-P., Ruess, R.W. 2010: Snow-mediated ptarmigan browsing and shrub expansion in Arctic Alaska. – *Écoscience* 17 (2): 186-193.
- Tirri, R., Lehtonen, J., Lemmetyinen, R., Pihakaski, S. & Portin, Petter. 2006: *Biologian sanakirja.* – 888 s. Otava. Keuruu.
- Tømmervik, H., Johansen, B., Tombre, I., Thannheiser, D., Høgda, K.A., Gaare, E. & Wielgolaski F.E. 2004: Vegetation changes in the Nordic mountain birch forest: the influence of grazing and climate change. – *Arctic Antarctic Alpine Research* 36 (3): 323-332.
- Valkama, J., Vepsäläinen, V. & Lehtinen, A. 2011: *Suomen III Lintuatlas.* Luonnontieteellinen keskusmuseo ja ympäristöministeriö. – <http://atlas3.lintuatlas.fi/tulokset/laji/riekko.29.12.2011>. Käyttö Creative Commons Nimeä-Epäkaupallinen-Tarttuva -lisenssillä.
- Verbyla, D. 2008: The greening and browning of Alaska based on 1982-2003 satellite data. – *Global Ecology and Biogeography* 17: 547-555.

- Virtanen, R., Luoto, M., Rämä, T., Mikkola, K., Hjort, J., Grytnes, J.-A. & Birks, H.J.B. 2010: Recent vegetation changes at the high-latitude tree line ecotone are controlled by geomorphological disturbance, productivity and diversity. – *Global Ecology and Biogeography* 19: 810–821.
- Väre, H. & Partanen, R. 2009: Suomen tunturikasvio. – 255 s. Metsäkustannus oy. Helsinki.
- van der Welle, M.E.W., Vermeulen, P. J., Shaver, G.R. & Berendse, F. 2003: Factors determining plant species richness in Alaskan Arctic tundra. – *Journal of Vegetation Science* 14 (5): 711-720.
- West, G.C. & Meng, M.S. 1966: Nutrition of willow ptarmigan in northern Alaska. – *The Auk* 84 (4): 603-615.
- Williams, J.B., Best, D. & Warford, C. 1980: Foraging ecology of ptarmigan at Meade River, Alaska. – *Wilson Bulletin* 92: 341-351.
- Zhou, L., Tucker, C., Kaufmann, R., Slayback, D., Shabanov, N., & Myneni, R. 2001: Variations in northern vegetation activity inferred from satellite data of vegetation index during 1981 to 1999. – *Journal of geophysical research* 106: 20069-20083.

LIITTEET

Liite 1. Enontekiön riistanhoitoalueen riekkotiheydet (lintuja/neliökilometri metsämaata). Tiheydet on laskettu riistakolmioista, joiden etäisyys yhtenäiskoordinaattipisteestä 7618:3329 on pienempi kuin 100 km. Taulukossa on esitetty sekä aikuisten tiheydet, että aikuisten (aikuiset) ja poikasten yhteistiheys (kaikki).

Vuosi	Kolmioita	Aikuiset	Kaikki
		ks/km ²	ks/km ²
1996	7	1,4	3,8
1997	9	2,5	6,2
1998	10	2,7	4,5
1999	11	2	4,4
2000	7	2,2	2,8
2001	7	0,8	3,8
2002	11	2,4	12,3
2003	8	3,5	10,6
2004	9	5,4	12,6
2005	9	4,8	22
2006	9	2,5	4,5
2007	10	1,3	4,1
2008	9	0,6	1,7
2009	11	0,4	1,3
2010	10	0,7	1,1

Liite 2. Lohkokohtaiset pohjanpajuramettien lukumäärät.

Lohko	Häkki	Kontrolli
1	6	11
2	22	8
3	5	7
4	12	17
5	21	28
6	31	51
7	13	7
8	16	32
9	26	13
10	26	33
Yhteensä	178	207