

HIRVIKÄRPÄSEN (*LIPOPTENA CERVI*) KOTELOT
SELKÄRANGATTOMIEN PETOJEN SAALIINA KESÄAIKANA

ILKKA RAUNISMAA

Pro gradu -tutkielma
Itä-Suomen yliopisto
Biologian laitos
2012

ITÄ-SUOMEN YLIOPISTO

Biologian laitos

ILKKA RAUNISMAA: Hirvikärpäsen (*Lipoptena cervi*) kotelot selkärangattomien petojen saaliina kesäaikana

Pro gradu -tutkielma, 27 s., liitteitä 2

Huhtikuu 2012

Hirvikärpänen (*Lipoptena cervi*) on Suomessa ensimmäisen kerran 1960-luvulla havaittu hirvieläinten (cervidae) ulkoloinen. Suomessa sen pääasiallinen isäntä on hirvi (*Alces alces*). Uutena pohjoisena lajina hirvikärpänen on mielenkiintoinen tutkimuskohde: sen biologiaa ei monilta osin tunneta tarkemmin ja toisaalta sen onnistunut invaasio herättää kysymyksiä. Tässä tutkielmassa selvitettiin hirvikärpäsen luontaisia selkärangattomia vihollisia kesäaikana. Maastokokeissa hirvikärpäsen koteloita oli tarjolla alustalla, johon pääsivät vain selkärangattomat eläimet. Koteloiden hävikkiä seurattiin kolme vuorokautta, jonka jälkeen paikalla liikkuvaa selkärangaton-lajistoa selvitettiin kuoppapyydyksin, jotka niin ikään olivat maastossa kolme vuorokautta. Maastokokeissa oli tutkimuskohteina kolme habitaattia: niitty, kostea hakkuuaukea ja kuiva hakkuuaukea, joissa kaikissa oli tavattu hirvikärpäsiä. Maastokoheet suoritettiin kesällä 2010 Konnevedellä Keski-Suomessa.

Tulosten perusteella selkärangattomat eläimet saalistivat hirvikärpäsen koteloita. Korrelaatiot kotelohävikin ja paikalla liikkuneiden selkärangattomien välillä antoivat viitteen, että merkittävimmät koteloiden saalistajista ovat Formicinae-alaheimon muurahaiset, Gnaphosidae-heimon hämähäkit ja Opiliones-lahko (lukit). Selkärangattomien saalistus vaihteli paljon habitaattien välillä ollen välillä voimakastakin. Saalistus on siten todennäköisesti vaikuttanut hirvikärpäsen yleisyyteen jonkin verran, ja ehkä myös invaasioon. Selkärangattomista pedoista saattaa parhailtaan olla kehittymässä hirvikärpäselle uusia (spesialisteja) luontaisia vihollisia.

Kolmesta erilaisesta habitaatista kuiva hakkuuaukea erottuu toisaalta siksi, että siellä oli määrällisesti vähiten selkärangattomia, mutta ennen kaikkea siksi, että siellä saalistuspaine oli voimakkainta. Niitty-habitaatissa oli eniten selkärangattomia, mutta koteloita saalistettiin vähiten. Kuivan hakkuuaukean voimakkain saalistus (33,3 % tarjotuista koteloista) saattoi olla seurausta sen heikosta tuottavuudesta ja ravintotilanteesta. Kuivalla hakkuuaukealla erityisesti *Formica*-ryhmän muurahaiset voivat olla merkittävä tekijä.

UNIVERSITY OF EASTERN FINLAND

Department of Biology

ILKKA RAUNISMAA: Summertime predation of the deer ked (*Lipoptena cervi*) pupae by invertebrate predators

MSc. Thesis, 27 pp., Appendices 2

April 2012

The deer ked (*Lipoptena cervi*) is an ectoparasite on cervids found first time in Finland at 1960s. In Finland, the main host is a moose (*Alces alces*). As a new northern invasive species the deer ked is an interesting research topic: the biology is not known in more detail, and on the other hand its successful invasion raises questions. In this thesis, I identified natural enemies of the deer ked among invertebrates. In the experiments deer ked pupae were offered on stations, which was allowed access only for invertebrate animals. The loss of pupae was monitored for three days. Then, the invertebrate species in the area were studied by pitfall traps for three days. In total of three habitats were included in the study: meadow, moist clear-cut area and dry clear-cut area. The experiments were conducted in Central Finland in summer 2010.

The results demonstrated that invertebrates prey on deer ked pupae. The correlations between loss of pupae and invertebrates of that area suggested that the most important predators are Formicinae subfamily (ants), Gnaphosidae tribe (spiders) and Opiliones order (harvestmen). Predation varied widely between habitats; at the dry clear cut area it was the strongest. Based on the present work, invertebrate predation has likely some effect on prevalence of deer keds. Moreover, it appears possible that invertebrate predators may have impact on the invasion. New species of natural enemies (specialists) can emerge by evolution and these can impact the deer ked more in the future.

The dry clear-cut area stood out because of its low amount of invertebrates but especially because of the strongest predation rate (33,3 % of offered pupae) among study sites. The meadow habitat had most invertebrates, but pupae were preyed the least. The strong predation of the dry clear-cut area may be a result of its low productivity and nutrition level. In dry clear-cut areas particularly the ants of the *Formica*-group can have a significant role as predators.

SISÄLLYSLUETTELO

1 JOHDANTO	2
2 TEOREETTINEN TAUSTA	3
2.1 Hirvikärpänen.....	3
2.1.1 Hirvikärpäsen elinkierto	3
2.1.2 Hirvikärpäsen yleisyys ja merkitys	4
2.2 Saalistus.....	5
2.2.1 Yleistä saalistuksesta	5
2.2.2 Saalistusmallit.....	6
2.2.3 Hyönteisiin kohdistuva saalistus	7
2.3 Invaasio	8
2.3.1 Invaasion eteneminen	8
2.3.2 Invaasion merkitys ja seuraukset.....	9
2.3.3 Saalistuksen vaikutus invaasiossa	9
3 TUTKIMUSKYSYMYKSET JA HYPOTEESIT	10
4 MATERIAALIT JA MENETELMÄT	11
4.1 Maastokokeet	11
4.1.1 Areenakoe.....	11
4.1.2 Kuoppapyynti	12
4.2 Selkärangattomien määrittäminen	13
4.3 Tilastolliset menetelmät	13
5 TULOKSET	14
6 TULOSTEN TARKASTELU	19
6.1 Hirvikärpäsen koteloihin kohdistuva saalistus.....	19
6.2 Saalistus erilaisissa habitaateissa	20
6.3 Korrelaatiot	21
6.3.1 Muurahaiset (Formicinae)	21
6.3.2 Hämähäkit (Gnaphosidae) ja lukit (Opiliones).....	22
6.4 Koeasetelman ja tulosten arviointia	22
6.5 Johtopäätökset hirvikärpäsen koteloiden saalistuksesta.....	23
KIITOKSET.....	24
LÄHDELUETTELO.....	25
LIITTEET	

1 JOHDANTO

Hirvikärpänen (*Lipoptena cervi*) on viime vuosikymmeninä Suomeen saapunut ja täällä tehokkaasti runsastunut ulkoloinen (Tiensuu 1966, Hackman 1977, Hackman 1983 ja Välimäki et al. 2010). Lajia pidetään invaasiolajina (Kaunisto et al. 2009). Se kuuluu kaksisiipisiin (Diptera) ja suomalaisessa luonnossa sen isäntänä on lähes yksinomaan hirvi (*Alces alces*). Yhdessä hirvessä on tavallisesti tuhansia yksilöitä (Paakkonen et al. 2010). Hirvikärpäsen elinkierrosta ajallisesti merkittävä osa kuluu koteloituneena, koska hirveen kiinnittyneenä naaras synnyttää lähes valmiita koteloidia, jotka passiivisina tippuvat maahan odottamaan seuraavan syksyn kuoriutumista ja isäntäeläimeen hakeutumista (Hase 1940, Hackman 1983).

Hirvikärpäsen biologiasta tiedetään vähän: muun muassa sen luontaisista vihollisista ei ole olemassa aikaisempaa tutkimustietoa. Peto-saalis -suhteiden tutkiminen on olennaista, jos halutaan ymmärtää lajin ekologiaa. Hirvikärpäsen kohdalla erityisen kiinnostavaa on tietää sen pitkän kotelovaiheen haavoittuvuus saalistuksen kannalta. On luultavaa, että kesällä hirvikärpäsen koteloiden yhtenä uhkana ovat selkärangattomat pedot. Borealisessa luonnossa mahdollisia selkärangattomia saalistajia ovat hämähäkit, lukit, juoksujalkaiset, muurahaiset ja monet kovakuoriaisten heimoista. Monien edellä mainittujen ryhmien lajien on aikaisemmissa tutkimuksissa havaittu käyttävän hyönteisten koteloidia ravintonaan (Frank 1967, Youngs & Campell 1984, Urbaneja 2006).

Hirvikärpänen on mielenkiintoinen ja hyvin ajankohtainen tutkimuslaji, jota on viime vuosina tutkittu intensiivisesti pohjoismaissa. Tämä tutkielmakin on osa laajempaa usean instituutin välistä tutkimusprojektia. Hirvikärpäsen leviäminen pohjoiseen on yltänyt jo Kemin ja Kuusamon tasalle (Välimäki et al. 2010) eikä leviämisen pysähtymisestä ole toistaiseksi merkkejä. Yhtenä uhkatekijänä on lajin edelleen leviäminen poronhoitoalueella ja sopeutuminen elämään poroissa. Hirvikärpänen harhautuu helposti myös luonnossa liikkuvaan ihmiseen (Kortet et al. 2010), mikä aiheuttaa laajaa keskustelua etenkin syksyisin.

Tutkielman aineisto kerättiin vuoden 2010 kesällä Konnevedellä Keski-Suomessa. Aineistonkeruu tehtiin kaksivaiheisissa maastokokeissa. Ensin suoritettiin areenakoe, jossa lastulevyn päällä oli tarjolla hirvien makuupaikoilta kerättyjä hirvikärpäsen koteloidia. Levylle pääsivät ainoastaan selkärangattomat. Areenaa pidettiin maastossa kolme vuorokautta ja koteloiden hävikkiä seurattiin 12 tunnin välein. Areenakoetta seurasi kuoppapydydysseuranta, jossa kuoppapydyksin kartoitettiin paikalla oleva selkärangattomien lajisto. Kuoppapydyksistä saatu materiaali tunnistettiin ja analysoitiin tilastollisin menetelmin. Tässä tutkielmassa pyrittiin selvittämään, saalistavatko selkärangattomat pedot hirvikärpäsen koteloidia. Mikäli kote-

lohävikkiä todettiin tapahtuneeksi, selvitettiin kuoppapyydysaineiston avulla potentiaalisten petojen lajikoostumus ja se, oliko elinympäristöllä vaikutusta saalistuksen voimakkuuteen.

2 TEOREETTINEN TAUSTA

2.1 Hirvikärpänen

Hirvikärpänen on kaksisiipinen (Diptera) ja kuuluu täikärpästen (Hippoboscidae) heimoon, jossa kaikki ovat verta imeviä ulkoloisia ja synnyttävät koteloasteelle kehittyneitä jälkeläisiä (Hackman et al. 1983). Sukunsa ainoana edustajana hirvikärpäsen voi Suomessa sekoittaa lähinnä linnuissa loisiviin *Ornithomya*-suvun kärpäsiin. Hirvikärpänen on hirvieläinten (Cervidae) ulkoloinen, joka elää isäntäeläimensä ulkopinnalla ja saa ravintonsa isännästä (Laakkonen 2008: 30). Suomessa hirvikärpäsen pääasiallinen isäntä on hirvi (Hackman et al. 1983, Välimäki et al. 2011), mutta se kykenee lisääntymään myös porolla (*Rangifer tarandus tarandus*) ja metsäpeuralla (*Rangifer tarandus fennicus*) (Kynkäänniemi et al. 2010). Sen voi kuitenkin sanoa olevan harvojen isäntiensä suhteen specialisti, eikä se isännästä riippuvaisena (obligatorisena) loisena selviä ilman isäntäeläintä (Laakkonen 2008: 30). Muualla Euroopassa ja Skandinaviassa isäntäeläimenä on tavattu myös metsäkauris (*Capreolus capreolus*), saksanhirvi (*Cervus elaphus*) ja kuusipeura (*Dama dama*) (Haarløv 1964, Välimäki et al. 2011).

2.1.1 Hirvikärpäsen elinkierto

Hirvikärpänen kuoriutuu kotelosta heinäkuun lopulta alkaen, suurimpien tiheyksien ollessa kuitenkin vasta elokuun lopun ja syyskuun puolivälin tienoilla (Hackman 1983). Hirvikärpänen ei lennä kuoriutumispaikaltaan kauas vaan asettuu odottamaan korsien ja oksien kärkeen ohikulkevaa isäntäeläintä (Hase 1940), jossa se elääkin koko loppuelämänsä. Isäntään päästyään loinen pudottaa siipensä, hakeutuu iholle ja tarttuu tiukasti aluskarvaan (Haarløv 1964). Sekä naaras että uros imevät verta. Imukärsä on lyhyt ja pistos ulottuu vain noin millimetrin syvyydelle ihoon (Haarløv 1964).

Olosuhteet isännän ihon pinnalla ovat tasaiset ja hirvikärpänen kykenee lisääntymään ympäri vuoden, jonka kuluessa naaras synnyttää 20 - 32 jälkeläistä, yhden kerrallaan (Popov 1965, Ivanov 1981 Paakkonen et al. 2010 mukaan). Hirvikärpänen on pupipaarinen (pupiparous) eli sen elinkierrossa muna kuoriutuu jo naaraan sisällä samoin kuin tapahtuu toukan

kehittyminen ja koteloituminenkin. Syntyneet kotelot tippuvat maahan, etenkin hirvien maakuupaikoilta niitä voi löytyä runsaastikin (Kaunisto et al. 2009). Kotelot ovat mustia, halkaisijaltaan noin 3 mm, noin 10 mg painoisia ja soikeita. Kitiinistä muodostuneen kovan ja liukkaan kotelon voi olettaa olevan selkärangattomille haastava käsiteltävä. Kotelovaihe voi kestää kotelon syntymän ajankohdasta riippuen jopa yhdeksän kuukautta, ja on oletettavasti kriittisin vaihe loisen elinkierrossa saalistuksen kannalta.

2.1.2 Hirvikärpäsen yleisyys ja merkitys

Hirvikärpänen on verrattain uusi tulokas Suomessa, sillä ensimmäiset havainnot tehtiin Kaakkois-Suomessa vuonna 1960 (Tiensuu 1966). Tämän jälkeen se on levinnyt tasaisesti ensin maan itä- ja eteläosiin 1980-luvulle tultaessa (Hackman 1977, Hackman 1983) ja sittemmin koko eteläiseen Suomeen levinneisyyden pohjoisrajan ollessa tällä hetkellä jo Kemi ja Kuusamon tasalla (Välimäki et al. 2010). Hirvikärpästä tavataan myös muissa Pohjoismaissa, joskin leviäminen on ollut huomattavasti hitaampaa ja levinneisyysraja on jäänyt etelämmäksi. Laji on tunnettu jo pitkään laajalti etelämpänä Euroopassa sekä myös Aasiassa ja paikoin Pohjois-Amerikassa (Maa 1969, Dehio et al. 2004, Matsumoto et al. 2008).

Hirvikärpäsen invaasion taustalla on useita tekijöitä, jotka näyttäisivät mahdollistaneen sen. Ilmeisen hyvä kylmänsieto ja sopeutuma pitkään talveen ovat epäilemättä ominaisuuksia, jotka ovat voineet mahdollistaa lajin leviämisen niinkin pohjoiseen (katso Härkönen et al. 2010). Myös hirvikärpäsen muuton voimakkuus (propagule pressure / introduction effort) on suuri: yhdessä hirvessä on helposti tuhansia hirvikärpäsiä (Paakkonen et al. 2010), jotka saavat yhteensä kymmeniätuhansia, jopa satojatuhansia jälkeläisiä, koteloiden tipahdellessa hirvien toisinaan pitkienkin vaellusten aikana maahan. Hirvikärpäsen nopeassa leviämisessä ihminen on tietävästi avustanut korkeintaan välillisesti muuttamalla sen isäntäeläimen, hirven, yleisyyttä tai ilmastollisia olosuhteita lämpimämmiksi (Balashov 1996, Härkönen et al. 2010).

Yhdessä hirvessä on hirvikärpäsiä enimmillään jopa yli 17000 yksilöä (Paakkonen et al. 2010). Sonneilla näitä ulkoloisia on eniten ja vasoilla vähiten. Hirvikärpäsen pistos paksuun hirven nahkaan ja veren imeminen ei todennäköisesti tuota kipua eikä ainakaan vähäisellä loismäärällä näyttäisi olevan vaikutusta hirven hyvinvointiin. Porolla sen sijaan on todettu voimakkaita oireita, kuten muutoksia käyttäytymisessä ja vaurioita karvapeitteessä (Kynkänniemi et al. 2010), vaikka toisaalta kokeellisissa tartunnoissa ei ole havaittu fysiologisia oireita (Paakkonen et al. 2011). Loisen aiheuttaman kutinan raapiminen voi johtaa sekundaari-

risiin tulehduksiin sekä lämmönhukkaan ihon ja karvapeitteen vaurioituessa. Hirvikärpänen on myös potentiaalinen vektori mikrobi-taudinaiheuttajalle (Dehio et al. 2004). Mahdollinen leviäminen pohjoisemmaksi voi aiheuttaa ongelmia poronhoidon kannalta, joskin tartuntaan tehoava lääkitys on jo löydetty (Kynkäänniemi et al. 2010).

Hirvikärpänen harhautuu usein myös luonnossa liikkuvaan ihmiseen (Kortet et al. 2010), jossa se ei kuitenkaan voi lisääntyä. Se aiheuttaa epämiellyttävää kutinaa pyrkiessään vaatteiden alle ja hiuksiin, mutta suuremman ongelman muodostaa puremista mahdollisesti aiheutuva yliherkkyysoire, hirvikärpäsihottuma (Reunala et al. 2008). Hoitona tähän käytetään kortisonivalmisteita. Vaivan ehkäisyssä ainoa tehokas tapa on pysytellä poissa metsästä tietynä aikana syksystä, mikä häiritsee suuresti metsien virkistyskäyttöä ja joidenkin ammattien harjoittamista.

2.2 Saalistus

2.2.1 Yleistä saalistuksesta

Saalistuksen tutkiminen on olennaista, mikäli halutaan ymmärtää eliöeläinten ekologiaa. Saalistus on yhtenä lajien välisenä vuorovaikutussuhteena tärkeä osa biologiaa. Evoluutiobiologisesti näkökulmasta saalistus on merkityksellinen tekijä, koska se on yksi tärkeimmistä evoluutiota ohjaavista voimista eläinkunnassa (Price 1997: 141). Saalistus on luonnossa yleinen tapa elää ja saada energiaa, sillä varsinaisen saalistuksen, jossa eläin tappaa toisen eläimen (karnivoria), ohella saalistusta on myös kasvien käyttäminen ravintonaan (herbivoria). Ensin mainittu saalistusmuoto kuvaa tutkielman asetelmaa, jossa saaliina on hirvikärpänen ja petona jokin toinen selkärangaton eläin. Pedon ja saaliin välinen suhde on epäsymmetrinen, jonka vuoksi myöskään niiden runsaussuhteet eivät käytännössä koskaan ole tasapainossa (Hanski et al. 2003: 321), mikä näkyy esimerkiksi pikkunisäkkäiden ja niitä syövien petojen kantojen syklisenä vaihteluna. Useimmiten toisiinsa kytkeytyneet runsaussuhteet kertovat siitä, että peto on erikoistunut käyttämään saaliseläimiä vain tiettyä tai harvoja eli on spesiaalisti (Crawley 1992: 42). Generalisti sen sijaan on yleispeto, jolla ei vastaavaa erikoistumista ole. Generalistin kantoihin vaikuttaa enemmän sopivien (muussa mielessä kuin saalistilanteen suhteen) elinympäristöjen saatavuus (Crawley 1992: 42).

2.2.2 Saalistusmallit

Teoreettisilla saalistusmalleilla pyritään kuvaamaan lajien välistä suhdetta luonnossa. Mallissa peto- tai saalistiheyksien isokliinikäyrät kuvaavat rajaa, jonka toisella puolella kanta kasvaa ja toisella pienenee, mutta täsmälleen rajaviivalla kanta on tasapainossa. Käyrän muoto riippuu siitä, mitä tekijöitä malliin on otettu mukaan. Yksinkertaisimmissa malleissa etsitään tilannetta, jossa lajiparin runsaudet ovat tasapainossa samalla kun muita ympäristötekijöitä ei oteta huomioon. Parhaiten todellisuutta vastaavat kuitenkin sellaiset mallit, joissa sekä saaliin että saalistajan runsauteen vaikuttavat mahdollisimman monet todellisessa luonnossakin vaikuttavat tekijät. Eri tekijöillä on vakauttava, epävakauttava tai neutraali vaikutus populaatioiden dynamiikkaan. Esimerkiksi perinteisessä Rosenzweig-MacArthur -mallissa saaliin kanta on tiheysriippuvainen ja isokliiniviiva on siitä johtuen kupera (Rosenzweig & MacArthur 1963 Krebs 2009: 192 mukaan). Siinä saalispopulaatio kasvaa niin ikään runsastuvista petokannoista huolimatta, mutta kohta kasvua alkaa petojen lisäksi rajoittaa saaliseläimen oma korkea tiheys eli luonnon kantokyky (ravinnon puute, taudit, lajinsisäiset vuorovaikutukset) saalislajin saavuttaessa lopulta maksimikohtansa. Myös saalistajan kanta voi olla tiheysriippuvainen (Arditi et al. 1991 Krebs 2009: 194 mukaan).

Saalistajan kokonaisvaikutus suhteessa saaliiseen tarkoittaa saaliiksi jääneiden yksilöiden määrää ja se koostuu toiminnallisista ja numeerisista vasteista (Hanski et al. 2003: 326, Krebs 2009: 201). Vaste on reaktio saalispopulaation tiheyden muutokselle. Toiminnallinen vaste tarkoittaa saalistustehokkuuden muuttumista, jossa perustyyppinä on kolme: ensimmäisessä tyypissä saalistustehokkuus ei muutu, vaikka saalistiheys muuttuisi; toisessa suhteellinen saaliiksi jääneiden määrä kasvaa aluksi saalistiheyden mukana, mutta saavuttaa kohta maksiminsa; ja kolmannessa tyypissä saalistajalla on tietty saalispopulaation optimitiheys, jossa se saalistaa tehokkaimmin (Hanski et al. 2003: 326, Krebs 2009: 200). Numeerinen vaste tarkoittaa muutosta saalistajien määrässä ja se voi aiheutua saalistajan (kiihtyneestä) lisääntymisestä tai aktiivisesta muuttamisesta saalistiheydeltään parempaan laikkuun (Krebs 2009: 202).

Isokliinikäyrien muodostamassa kuviossa on siis osa-alueita, joissa saalis- ja saalistajapopulaatiot joko kasvavat tai taantuvat (mm. Crawley 1992: 66). Saalispopulaation tiheyden muutokset ja niistä johtuvat vastaavat muutokset saalistajien populaatioissa johtavat malleissa pääsääntöisesti joko tiettyyn tasapainotilanteeseen, kantojen sykliseen vaihteluun tai populaatioiden häviämiseen (mm. Hanski et al. 2003: 325). Luonnossa peto- ja saalis populaatioiden dynamiikkaan vaikuttavat mainittujen tiheysriippuvuuksien ja vasteiden lisäksi ainakin ympäristön monimuotoisuus, populaation yksilöiden väliset erot, saaliin turvapaikka, petojen tila-

jakauma ja muuttoliike. Saaliin turvapaikka tarkoittaa konkreettisen suojan lisäksi esimerkiksi suojaavaa morfologista rakennetta, kemiallista yhdistettä tai väriä, joka estää lajin yksilöiden joutumista saaliiksi (Crawley 1992: 74). Kaikkien tekijöiden yhteisvaikutuksesta johtuen luonnossa ei mallien mukaisia nopeita lajien häviämisiä juurikaan tapahdu, vaan kannat vaihtelevat säännöllisesti tai epäsäännöllisesti vaihtelevalla voimakkuudella (Crawley 1992: 42). Lopulliseen populaatioiden kokoon vaikuttavat käsitellyn peto-saalis dynamiikan lisäksi ainakin sääolosuhteet ja ympäristön muutokset, mikä aiheuttaa toisinaan suuria vaikeuksia arvioida luonnon populaatioita mallien avulla.

2.2.3 Hyönteisiin kohdistuva saalistus

Koteloituminen on yleinen kehitysaste hyönteisillä. Niin ikään koteloihin kohdistuva saalistus on yleistä (mm. Hastings et al. 2002) ja sillä voi olla populaatiota säätelevä vaikutus (Roland 1988). Kokonaiskuvan kannalta kotelosaalistusta olisi hyvä tarkastella yhdessä muihin kehitysvaiheisiin kohdistuvan saalistuksen kanssa, sillä eri kehitysvaiheiden riskit joutua saaliiksi vaihtelevat. Hyönteisten kohdalla on tavallista, että ensimmäiset toukkavaiheet ovat elinkierrossa kaikkein haavoittuvimmat vaiheet (Timbergen 1960 Price 1997: 144 mukaan). Hirvikärpänsaaraan synnyttäessä lähes valmiita koteloita, on hirvikärpäsellä käytännössä kolme näkyvää elinkierron vaihetta: kotelovaihe, aikuinen isäntää etsivä vaihe ja aikuinen loisiva vaihe. Näistä isännästä vapaa aikuisvaihe on lyhyt, mutta toisaalta mahdollisesti haavoittuva ja tästä vaiheesta selviäminen on erittäin riippuvainen isäntäeläimen tiheydestä, joka myös on oletettavasti saalistusta merkittävämpi kuolleisuuteen vaikuttava tekijä. Loisivaan aikuiseen kohdistuvasta saalistuksesta ei ole viitteitä. Näin ollen on perusteltua olettaa, että hirvikärpäsellä kotelovaihe on saalistuksen kannalta kaikkein kriittisin.

Borealisessa luonnossa merkittäviä selkärangattomia petoja ovat hämähäkit, lukit, juoksu-jalkaiset, muurahaiset ja monet kovakuoriaisten heimoista. Etenkin muurahaisilla on suuren lukumääränsä vuoksi kattava vaikutus, ja niin ikään yleiset hämähäkit ovat puolestaan kaikki petoja (Foelix 1996: 3). Monien näistä on todettu käyttävän hyönteisten koteloasteita ravintonaan: Useiden boreaalisten muurahaislajien on todettu syövän Pohjois-Amerikassa tuhoja aiheuttavan kääriäisen (*Choristoneura occidentalis*) koteloita (Youngs & Campell 1984). Kovakuoriaisista Carabidae ja Staphylinidae heimoihin kuuluvien lajien on varmuudella todettu käyttävän eri hyönteisten koteloita ravintonaan (Frank 1967, Urbaneja et al. 2006) samoin kuin hämähäkkien (Urbaneja et al. 2006). Hirvikärpästen koteloiden saalistuksesta ei kuitenkaan ole aikaisempaa tutkimustietoa.

2.3 Invaasio

2.3.1 Invaasion eteneminen

Eliölaajien levinneisyyttä rajoittavat bioottiset ja abioottiset tekijät (mm. Krebs 2009: 54). Totuttujen levinneisyysrajojen ulkopuolelle levinnyttä eliölaajia kutsutaan tällä alueella vieraslajiksi, jolloin usein tarkoitetaan erityisesti ihmisen tahallaan tai tahattomasti levittämiä. Lajin invaasiosta voidaan puhua, kun vieraslaji on levinnyt uudelle alueelle nopeasti ja sillä on vaikutuksia paikallisen luonnon ekologiaan (Davis 2009: 101). Usein vieraslaji aiheuttaa harmia myös ihmiselle esimerkiksi taloudellisesti (Krebs 2009: 300). Vastavuoroisesti ihminen on monin tavoin vaikuttanut eläin- ja kasvilajien sekä muiden eliöiden levinneisyyteen; lajien invaasiot ovat yleisempiä ja luonteeltaan vaikuttavampia esihistorialliseen aikaan verrattuna (Ricciardi 2007). Keskityn tässä luvussa eläinten ja etenkin selkärangattomien invaasioon.

Invaasion eteneminen voidaan jakaa kolmeen vaiheeseen: 1) leviäminen uudelle alueelle, 2) vakiintuminen sekä 3) populaation kasvun ja edelleen levittäytymisen vaihe (Kolar & Lodge 2001, Jesche & Strayer 2005, Davis 2009). Leviäminen voi tapahtua eläimelle tavantavanlaisen liikkumisen seurauksena myös esimerkiksi tuulien ja merivirtojen mukana tai eläinten ja ihmisten kuljettamana (Vermeij 1996). Loiset voivat levitä isäntäeläintensä mukana, mikä on havaittavissa hirvikärpäsien kohdallakin. Uudelle alueelle levittäytyvän ja etenkin siellä oloaan vakiinnuttavan lajin on ylitettävä esteitä, jotka aikaisemmin estivät lajin leviämisen uudelle alueelle. Tällaisia esteitä ovat lajityypillinen käyttäytyminen tai muiden eläinten muodostama rajoite kilpailun, saalistuksen tai tautien muodossa, mutta niitä ovat myös fyysinen este, pitkä etäisyys sekä maan ja ilman fysikaaliset ja kemialliset ominaisuudet (Kotiaho & Sulkava 2007, Krebs 2009: 61-98). Invaasion vakiintumisessa kriittisiä vaiheita ovat näiden mainittujen bioottisten ja abioottisten olojen sietämisen lisäksi eläimen oman kasvun ja lisääntymisen onnistuminen (Davis 2009: 30).

Yksilön näkökulmasta invaasio on jo toteutunut kahden ensimmäisen vaiheen jälkeen, onnistuneessa levittäytymisessä uudelle alueelle ja olemisensa vakiinnuttamisessa (Davis 2009: 73). Kolmas vaihe onkin populaation kasvua ja leviämistä sekä uusien metapopulaatioiden muodostumista. Invaasion vaiheiden rajat ovat tietenkin keinotekoisia ja niistä on olemassa useita tulkintoja (Vermeij 1996). Hirvikärpänen on selkeästi onnistunut invaasiossaan ja on populaationa vakiinnuttanut asemansa Suomessa ja muualla eteläisessä Fennoskandiassa (Välimäki et al. 2010).

2.3.2 Invaasion merkitys ja seuraukset

Evoluutiolla on olennainen osa invaasioissa ja lajien leviämisessä laajemminkin. Jo itsessään joidenkin yksilöiden periytyvä kyky muuttaa alkuperäisen levinneisyysalueen ulkopuolelle voi olla valintatekijä ja siten kiihdyttää evoluutiota, mutta myös muissa invaasion vaiheissa ympäristötekijöihin sopeutumista tapahtuu luonnonvalinnan kautta (Davis 2009: 82). Toisaalta lajien välisistä uusista yhteyksistä johtuvaa evoluutiota voidaan pitää vain invaasion viimeiseen vaiheeseen kuuluvaksi (Vermeij 1996). Kaikki sopeutuminen ei kuitenkaan ole evoluutiota, jossa tapahtuu geneettisiä muutoksia. Osa sopeutumisesta voi olla seurausta epigeneettisestä vaikutuksesta, jolla tarkoitetaan ympäristötekijöiden vaikutusta geenien aktiivisuuden säätelyssä (Youngson & Whitelaw 2008). Myös fenotyypillisellä joustavuudella (phenotypic plasticity) on olennainen osa invaasion alkuvaiheissa kohdattaessa uudenlaisia ympäristötekijöitä (Agrawal 2001, Yeh & Price 2004). Välittömästi vaste uudenlaisiin ympäristötekijöihin on eläimen oma sietokyky, joka määräytyy perimässä.

Invaasion syntyyn vaikuttavia tekijöitä ovat 1) leviävän lajin oma invaasiopotentiali (invasiveness), 2) vastaanottavan ympäristön ominaisuudet (invasibility) ja 3) muuton voimakkuus (propagule pressure / introduction effort) (Davis 2009: 83). Kaksi ensimmäistä tarkoittavat sellaisia lajin ja ympäristön ominaisuuksia, joilla on vaikutusta invaasion käynnistymiseen. Eläinlajeilla voi olla esimerkiksi laaja ruokavalio helpottamassa sopeutumista, mutta toisaalta uuden ympäristön suuri petotiheys voi vaikeuttaa sitä. Muuton voimakkuus tarkoittaa uudelle alueelle muuttavan joukon suuruutta sekä muuttojen määrää. Käsitteet ovat erittäin laajoja ja tekijöiden vaikutus luonnossa on erittäin tapauskohtainen. Yksittäisen lajin kohdalla on mahdollista havaita tekijöitä, jotka edesauttavat invaasion käynnistymistä ja onnistumista, mutta ne eivät välttämättä toimi enää toisessa ympäristössä. Invaasioon vaikuttavat edellä mainitut kolme tekijää yhdessä muodostavat invaasiopaine-käsitteen (invasion pressure) (Davis 2009: 88). Tuloksena on kolmiulotteinen kuvaaja, jossa z-akselin arvo kuvaa invaasiopaineen suuruutta välillä 0,0 - 1,0. Hirvikärpäsen kohdalla näitä tekijöitä ei ole tutkittu vielä.

2.3.3 Saalistuksen vaikutus invaasiossa

Saalistus on uuden lois- ja patogeenilajiston ohella yksi merkittävimmistä ympäristötekijöistä, joita muuttava laji kohtaa uudessa ympäristössä. Se on yksi merkittävä eläinten kantoihin ja evoluutioon vaikuttava tekijä (Price 1997: 141), jolloin se luonnollisesti vaikuttaa myös

invaasion etenemiseen (Schoener & Spiller 1995, Kotiaho & Sulkava 2007). Vaikka vieraslajeihin kohdistuvan saalistuksen puutetta on perinteisesti yhteisö- ja invaasioekologiassa pidetty avainmekanismina invaasioiden synnyssä (Enemy release hypothesis) (Elton 1958 Zuharah & Lester 2011 mukaan), muun muassa ei-alkuperäisiin hyönteisiin on havaittu kohdistuvan päinvastaisesti voimakasta saalistuspainetta paikallisten petojen taholta (Zuharah & Lester 2011). Mekanismi tällaisen saalistuksen muutoksen taustalla voi olla oppiminen, sosiaalinen viestintä yksilöiden välillä ja fenotyyppinen joustavuus, jotka kaikki ovat nopeita vasteita ympäristön muutokseen (Carlsson et al. 2009). Esimerkiksi sammakoiden ja kalojen on todettu muuttavan saalistustaan oppimalla kohdatessaan uusia potentiaalisia saaliseläimiä (Nelson et al. 2011, Greenlees et al. 2010). Myös selkärangattomilla (esimerkiksi *Salticidae*-suvun hämähäkeillä) saalistuksessa kokemuksista oppimisella on havaittu olevan merkitystä (Edwards & Jackson 1994). Evoluutiiviset muutokset ovat aina hitaampia, mutta kuitenkin jo muutaman vuosikymmenen aikana mahdollisia (Magurran et al. 1992, Krebs & Barker 1993). Vieraan lajin invaasio voi vaikuttaa habitaatin eliöstöön paljonkin, mutta ravintoverkkojen muokkautumisen jälkeen populaatioiden runsaussuhteiden palautuminen tavanomaisemmalle tasolle on mahdollista (Morrison 2002). Tällöinkin vieraslaji voi tosin jäädä pysyväksi osaksi eliöyhteisöä.

3 TUTKIMUSKYSYMYKSET JA HYPOTEESIT

Kuten jo teoriakatsauksestani käy ilmi, lajien invaasiossa ja yleisemminkin ekologiassa saalistuksella on usein merkitystä. Hirvikärpäsen ekologisista vuorovaikutussuhteista, mukaan lukien saalistus, muihin lajeihin ei kuitenkaan tiedetä toistaiseksi juuri mitään. Tämän tutkielman tutkimuskysymykset koskevat hirvikärpäsen kotelovaiheeseen kohdistuvaa mahdollista saalistusta.

Onko hirvikärpäsellä luontaisia vihollisia muiden selkärangattomien joukossa? Jos on, millaista lajistoa saalistajat ovat?

H₀: Hirvikärpäsen kotelovaiheeseen ei kohdistu saalistuspainetta muiden selkärangattomien taholta.

H_A: Hirvikärpäsen kotelovaiheeseen kohdistuu saalistuspainetta muiden selkärangattomien taholta.

Mikäli koteloiden saalistusta esiintyy selkärangattomien taholta, onko habitaattien (esimerkiksi niityt, metsänreunaiset hakkuuaukeat) välillä eroa saalistuksen voimakkuudessa?

H₀: Habitaattien välillä ei ole eroa saalistuksen esiintymisessä ja voimakkuudessa.

H_A: Habitaattien välillä on eroa saalistuksen esiintymisessä ja voimakkuudessa.

4 MATERIAALIT MENETELMÄT

4.1 Maastokokeet

Maastokokeet, joissa tutkielman aineisto on kerätty, suoritettiin Keski-Suomessa Konnevedellä (62° 41'N, E 26° 16'E) vuoden 2010 kesä-, heinä- ja elokuussa. Kokeissa oli kolme erilaista habitaattia: kostea hakkuaukea, niitty ja kuiva hakkuaukea. Kostealla hakkuuaukealla kasvoi tiheähköjä pajupusikkoja sekä männyn taimia. Niitty-habitaatti oli avoin, pajuja kasvoi oijen ympärillä. Samoin kuiva hakkuaukea oli avoin. Metsänreuna sijaitsi kaikissa habitaateissa vähintään 30 metrin päässä. Jokaisessa kolmenlaisessa habitaatissa suoritettiin kaksi rinnakkaista koetta. Maastokoe oli kaksivaiheinen: Ensin suoritettiin areenakoe, jolla tutkittiin hirvikärpäsien koteloiden saalistusta. Areenakokeen päätyttyä selvitettiin samalla paikalla liikkuvien eläinten määrää ja lajistoa kuoppapyyynnillä.

Habitaattien valintaperusteena oli luontainen hirvikärpäsien ja hirvien esiintyminen alueella ja tarkoituksena oli saada näin koe vastaamaan oikeaa tilannetta luonnossa. Aikuisia hirvikärpäsiä oli aikaisemmin havaittu kaikissa habitaateissa loppukesäisin. Myös hirvien liikkumisesta ja oleskelusta alueilla oli havaintoja. Havaintoja oli hirvien makuupaikoista ja jätöksistä sekä purujäljistä pajuissa ja männyn taimissa, joita hirvet olivat käyttäneet ravintonaan.

4.1.1 Areenakoe

Hirvikärpäsien koteloiden saalistusta tutkittiin tarjoamalla maastosta kerättyjä koteloita rajatuille eläinryhmille (selkärangattomat, pikkunisäkkäät ja linnut). Tutkielmassani käyttämä selkärangatonaineisto on vain osa maastokokeista saatua aineistoa, sillä yhtäaikaaisesti tutkittiin myös pikkunisäkkäiden sekä lintujen osuutta saalistuksessa. Käytettävät kotelot oli kerätty vuoden 2010 maaliskuuhun hirvien makuupaikoilta. Ennen koetta kotelot oli tarkastettu ja varmistettu, että ne olivat mustia ja niiden kitiinikuori oli ehjä. Yhteensä rinnakkaisia

kokeita oli kuusi, kaksi jokaisessa kolmenlaisessa habitaatissa. Kukin kuudesta kokeesta koostui 8 - 10 osakokeesta. Osakokeet jakaantuivat edelleen kolmeksi erilliseksi osioksi (areenat), jotka muodostivat tripletin. Tripletin kolme areenaa erosivat toisistaan sen mukaan, millä kaikilla eläinryhmillä siihen oli pääsy (Jacob et al. 2002). Tripletin areenat sijoitettiin 1,5 - 2 metrin päähän toisistaan kolmion muotoiseen asetelmaan. Tripletin etäisyys toisistaan oli vähintään 50 metriä, jotta mahdollisuus samojen eläinryhmien vierailuihin eri triplettien areenoissa olisi pieni ja tuloksiin ei näin pääsisi valettoista.

Areenan pohjana oli 7 mm paksu lastulevy, kooltaan 50 cm * 50 cm. Tarvittaessa kattona ja eläinjoukkojen valikoijana toimi 4 mm paksu pleksilasi. Areenoista yksi oli tarkoitettu kaikille eläinjoukoille, linnuille, pikkunisäkkäille ja selkärangattomille, eikä sen päällä ollut pleksilasia. Toisessa areenassa pleksilasi oli 3 cm korkeudella, jolloin siihen pääsivät pikkunisäkkäät ja selkärangattomat. Tripletin kolmanteen areenaan pääsivät vain selkärangattomat, siinä pleksilasi oli 8 mm korkeudella pohjalevystä. Hirvikärpäsen kotelot asetettiin areenan keskelle. Lisäksi pohjalevyn päälle laitettiin hiekkavana kiertämään keskustaa. Hiekkavanavan leveys oli noin 6 cm, paksuus 2 mm ja ulkoringin mitat 30 cm * 30 cm. Hiekan tehtävänä oli tuoda epätasaisuutta levyn pintaan mallintamaan maaston epätasaisuuksia ja esteitä, ja tuoda näin eläimille haastetta koteloiden kuljettamiseen ja käsittelyyn.

Kokeet aloitettiin jokaisessa habitaatissa aamulla noin klo 7.00 - 8.00. Kokeita tarkkailtiin säännöllisesti 12 tunnin välein, jolloin kirjattiin ylös koteloiden määrä. Viimeinen tarkistuskäynti tehtiin 72 tunnin kohdalla, jolloin koe myös lopetettiin. Näin areenat olivat olleet maastossa kolme kokonaista vuorokautta ja välikirjauksia suoritettiin kuusi kappaletta lopputilanne mukaan luettuna. Kokeet ajoitettiin sääennusteiden mukaan, jotta jokaisen kokeen aikana olisi aurinkoista ja lämmintä. Ajoitus tehtiin toisaalta siksi, että kokeissa olisi toisiaan vastaavat olosuhteet ja toisaalta siksi, ettei mahdollinen sade pilaisi koetta.

4.1.2 Kuoppapyynti

Kuoppapyynti on yleisesti käytössä oleva menetelmä selkärangattomien tutkimuksessa ja pyydysten asettelu maastokokeessa tehtiin Woodcock'in (2005) suositusten mukaisesti. Kuoppapyydyskoe aloitettiin heti areenakokeen päätyttyä ja jokaisen areenan tilalle asetettiin yksi kuoppapyydys. Pyydyksenä toimi muovinen kuppi (korkeus: 11,5 cm; pohjan halkaisija: 11 cm; suuaukon halkaisija 12,5 cm). Pyydystä varten kaivettiin maahan maakairalla kuoppa ja se asetettiin kokonaan kuoppaan siten, että pyydyksen reuna jäi hieman ympäröivää maata alemmaksi. Näin kohdalle sattuvat selkärangattomat eivät lähde kiertämään pyydystä vaan

tipahtavat sinne. Pyydyksen pohjalle laitettiin noin 3 cm vettä ja veteen lisättiin astianpesuainetta poistamaan pintajännityksen. Pesuainevesi sekä pyydyksen sileä pinta ja korkea reuna estävät pudonneita eläimiä kiipeämästä pois pyydyksestä.

Pyydyksiä pidettiin maassa kolme vuorokautta, jonka jälkeen näytteet seulottiin ja säilöttiin 70 % etanoliin. Tripletin kolme toisiaan lähellä (1,5 - 2 m) olevan pyydyksen sisältö yhdistettiin kokeen loputtua. Näin yhteensä analysoitavia näytteitä saatiin 57 kappaletta (kolmenlaisessa habitaatissa yhteensä kuusi koetta, joissa kussakin 8 - 10 triplettiä).

4.2 Selkärangattomien määrittäminen

Kuoppapyynnistä saatu aineisto analysoitiin vuoden 2011 kesä - lokakuun aikana. Määrittäminen tehtiin laboratoriossa mikroskoopeilla (7,9 - 40x). Näytteet olivat koko analysoinnin ajan 70 % etanolissa. Pyynnistä saadusta materiaalista eroteltiin todennäköisimmät hirvikärpäsen koteloiden ravintonaan hyödyntävät eläimet. Herbivoreja ei pääsääntöisesti määritetty luokka- tai lahkotasoa tarkemmin. Varsinaisten petojen osalta tavoitteena oli päästä jokaisen yksilön määrittämisessä sukutasolle. Juoksujalkaisten (Chilopoda), lukkien (Opiliones), muuraahaisten (Formicidae) ja pääosin hämähäkkienkin (Araneae) kohdalla tähän tavoitteeseen päästiin hyvin. Sen sijaan kovakuoriaisiin (Coleoptera) kuuluvat maakiitäjäiset (Carabidae) määritettiin heimotasolle ja lyhytsiipiset (Staphylinidae) alaheimotasolle. Lukeista, hämähäkeistä ja lyhytsiipisistä jäi tunnistamatta suku-, heimo- tai alaheimotasolle yhteensä 28 selkärangattomaa. Nämä luokiteltiin oman luokkansa/lahkonsa muiden edustajien yhteyteen omaksi joukoksi (esimerkiksi Araneae sp.), jota käsitellään tilastollisissa testeissä itsenäisenä ”heimona” tai ”alaheimona”.

4.3 Tilastolliset menetelmät

Tilastolliset testit suoritettiin IBM SPSS Statistic 19 -ohjelmalla. Käytettyjä testejä olivat parametrisen One-Way ANOVA, Tukey'n testi, ei-parametrisen Kruskalin-Wallis -testi, Bivariante-testi sekä Life Table -analyysi. Aineiston käsittely ja taulukointi tehtiin Microsoft Office Excel -ohjelmalla. Kruskalin-Wallis -testin jatkoksi tehtävä Dunn-testi tehtiin samoin Excel-ohjelmalla. Testien tulokset katsottiin tilastollisesti merkitseviksi, kun $p < 0,005$.

5 TULOKSET

Areenakokeesta saadusta aineistosta käytettiin tässä tutkielmassa ainoastaan selkärangaton-areenan tuloksia. Selkärangattomille tarkoitettuja areenoita oli 57 kappaletta, joihin jokaiseen laitettiin 10 hirvikärpäsien koteloa tarjolle. Näistä 570 kotelosta oli hävinnyt tai tuhottu 116 kappaletta (20,4 %). Mittaustulokset esitetään syötyjen koteloiden määränä (Liite 1). Saaduissa tuloksissa pienin arvo oli 0 ja suurin 10. Keskiarvo oli 2,0 ja mediaani 1,0. Kuten mediaanin ja keskiarvon ero kuvaa, yleisesti ottaen syötyjen koteloiden määrät olivat pieniä joi-takin poikkeuksia lukuun ottamatta. Areenoita, joiden koteloiden ei oltu syöty ollenkaan kolmen vuorokauden aikana, oli 27 kappaletta ja areenoita, joiden kaikki 10 koteloa olivat hävinneet, oli kolme kappaletta.

Kuoppapyynti suoritettiin heti areenakokeen jälkeen siten, että kolmen erilaisen areenan (tripletti) tilalle laitettiin niin ikään kolme kuoppapyydyistä, mutta jotka yhdistettiin yhdeksi näytteeksi ennen selkärangattomien määrittämistä. Saaduissa 57 näytteessä oli yhteensä 16434 selkärangattontaa. Niistä 6845 kappaletta katsottiin mahdollisiksi hirvikärpäsien koteloiden saalistajiksi (Liite 2) ja otettiin mukaan tilastollisiin analyyseihin. Nämä kuuluivat neljään luokkaan/lahkoon: juoksujalkaiset (Chilopoda), lukit (Opiliones), hämähäkit (Araneae) ja hyönteiset (Insecta). Yhteensä löydettyjä heimoja oli 15, alaheimoja 8 ja sukuja 37 kappaletta. Määrittämisessä luokka- tai lahkotasolle aineistosta jäi 9, heimotasolle 854 ja alaheimotasolle 231 selkärangattontaa, mutta suurin osa, 5751 kappaletta, määritettiin sukutasolle. Runsaimpia taksoneita olivat muurahaisiin (Formicidae) kuuluvat *Myrmica*- (2391 kappaletta) ja *Formica*-suvut (1470 kappaletta), juoksuhamähäkkeihin (Lycosidae) kuuluva *Pardosa*-suku (1202 kappaletta) sekä kovakuoriaisiin (Coleoptera) kuuluvat Staphylinidae- (250 kappaletta) ja Carabidae-heimot (249 kappaletta).

Kolmen eri habitaatin, kostean hakkuuaukean, niityn ja kuivan hakkuuaukean, eroja testattiin yksilömäärän ja habitaatissa tavattujen heimojen määrän (diversiteetti) suhteen parametrisella One-Way ANOVA -testillä (Taulukko 1). Jotta diversiteetti täyttäisi muuttujana normaalijakaumaoletuksen, tehtiin sille ensin muunnos luonnollisella logaritmillä (ln). Diversiteetti ei vaihdellut habitaattien välillä ($F = 1,848$, $p = 0,167$), mutta yksilömäärä vaihteli tilastollisesti merkitsevästi ($F = 10,597$, $p < 0,001$). Eniten selkärangattomia yksilöitä oli niittyhabitaatissa ja vähiten kuiva hakkuuaukea -habitaatissa. Kuiva hakkuuaukea erosi tilastollisesti merkitsevästi sekä kosteasta hakkuuaukeasta ($p < 0,001$) että niitystä ($p = 0,001$), kuten Tukey'n testi ANOVA-analyysin jatkoksi osoitti (Taulukko 2).

Taulukko1. Yksisuuntaisen varianssianalyysin (ANOVA) tulokset. Muuttujina olivat selkärangattomien petojen yksilömäärä ja diversiteetti eri habitaateissa. Tuloksissa ovat neliösumma (SS), vapausasteet (df), keskineliöt (MS) sekä F- ja p-arvot.

Muuttuja	Vaihtelun lähde	SS	df	MS	F	p
Yksilömäärä	Habitaattien välinen	9,34	2	4,67	10,60	,000
	Habitaattien sisäinen	23,80	54	0,44		
	Kokonaisvaihtelu	33,14	56			
Diversiteetti	Habitaattien välinen	14,32	2	7,16	1,85	,167
	Habitaattien sisäinen	209,19	54	3,87		
	Kokonaisvaihtelu	223,51	56			

Taulukko 2. Tukey'n testin tulokset, kun muuttujana olivat selkärangattomien petojen yksilömäärä. Vertailussa eri habitaatit. Tuloksissa ovat keskiarvon keskivirhe (Mean Difference) ja p-arvo.

Vertailtavat habitaatit		Mean Difference	p
Kostea hakkuuaukea	Niitty	0,087	,912
	Kuiva hakkuuaukea	0,912	,000
Niitty	Kostea hakkuuaukea	-0,087	,912
	Kuiva hakkuuaukea	0,825	,001
Kuiva hakkuuaukea	Kostea hakkuuaukea	-0,912	,000
	Niitty	-0,825	,001

Koko tutkielman kannalta olennainen kysymys on, erosivatko habitaatit syötyjen koteloiden määrän suhteen. Tätä tutkittiin ei-parametrisella Kruskalin-Wallis ja Dunnin testeillä. Kruskalin-Wallis testi osoitti, että habitaattien välillä oli eroa ($\chi^2 = 9,545$, $p = 0,008$) (Taulukko 3a ja 3b), ja Dunnin testi edelleen osoitti, että ero oli kuivan hakkuuaukean ja niityn välillä ($p = 0,013$) (Taulukko 4). Saalistuksen voimakkuus vaihteli siis siten, että kuivalla hakkuuaukealla koteloida saalistettiin eniten, seuraavaksi eniten kostella hakkuuaukealla ja vähiten niityllä.

Taulukko 3a. Kruskalin-Wallis testin tulokset, kun habitaatteja vertailtiin koteloiden häviön suhteen. Keskimääräiset järjestysluvut (Mean Ranks) eroavat sen mukaan, kuinka paljon selkärangattomat pedot ovat koteloiden saalistaneet. (N = areenoiden määrä)

Habitaatti	N	Mean Rank
Kostea hakkuuaukea	19	30,61
Niitty	20	20,88
Kuiva hakkuuaukea	18	36,33

Taulukko 3b. Kruskalin-Wallis testin tulokset, kun habitaatteja vertailtiin koteloiden häviämisen suhteen. Tuloksissa ovat testisuurena Chi:n neliö (χ^2), vapausasteet (df) ja p-arvo.

χ^2	9,54
df	2
p	0,008

Taulukko 4. Dunnin testin tulokset. Testillä vertaillaan habitaatteja pareittain, kun muuttujana on koteloiden häviäminen. Testissä käytettiin Kruskalin-Wallis testistä saatuja arvoja (Mean Rank). P-arvo osoitti, että merkitsevä ero on niityn ja kuivan hakkuuaukean välillä.

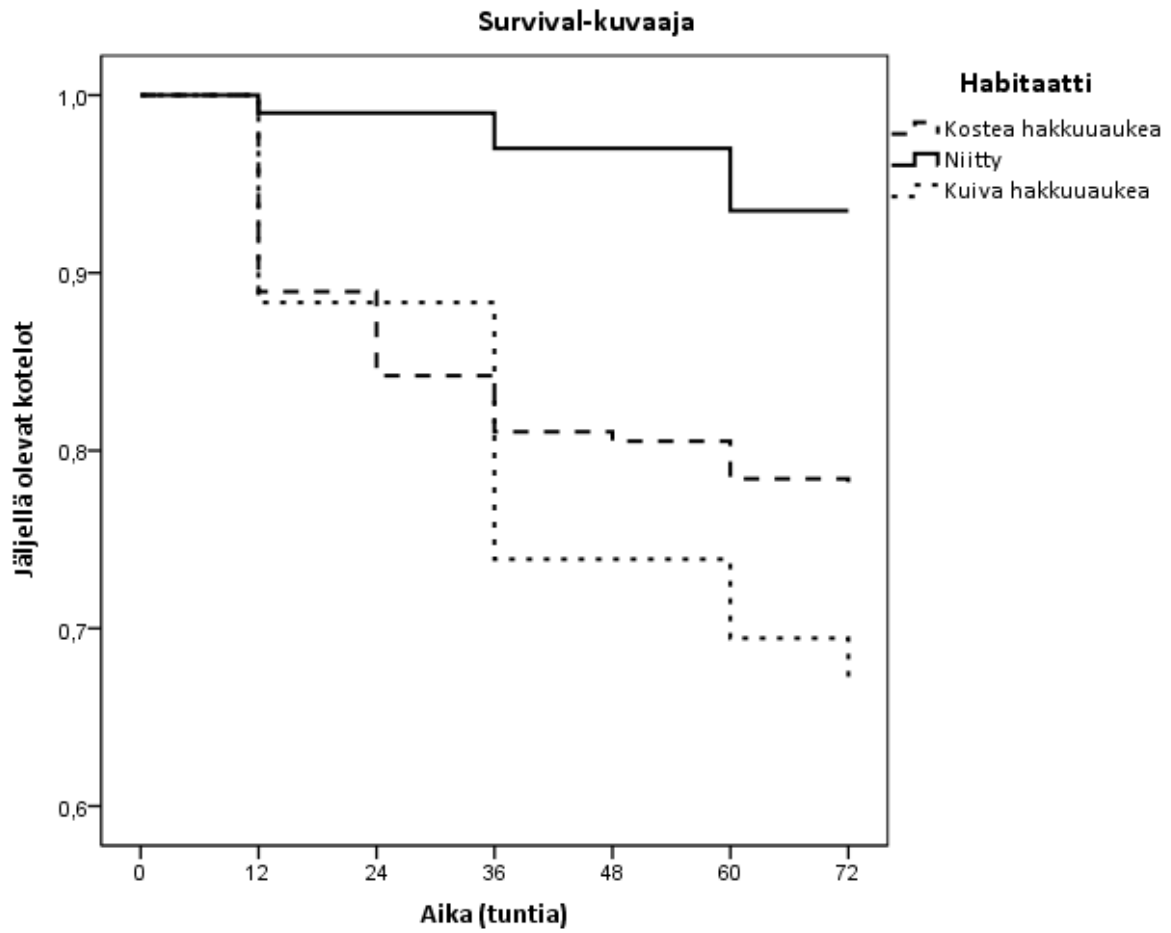
habitaatti	Mean Rank	habitaatti	Mean Rank	R-R	p
Kostea hakkuuaukea	30,61	Niitty	20,88	9,73	0,202
Kostea hakkuuaukea	30,61	Kuiva hakkuuaukea	36,33	5,72	0,884
Niitty	20,88	Kuiva hakkuuaukea	36,33	15,45	0,013

Toinen olennainen kysymys on, oliko joillakin tietyillä selkärangatonryhmillä yhteyttä havaittuihin kotelohävikkeihin. Tätä tutkittiin Bivariate-korrelaatiotestillä, jonka tulokset esitetään matriisissa (Taulukko 5). Koteloiden määrä -muuttuja on syötyjen koteloiden määrä, joten viittaus saalistukseen tarvitsee positiivisen korrelaation ryhmän ja kotelomäärän välillä. Tilastollisesti merkitsevät ($p \leq 0,05$) korrelaatiot kotelohävikin suhteen olivat Gnaphosidae-heimolla, Formicinae-alaheimolla ja Opiliones-lahkolla. Korrelaatiomatriisissa on esillä suppea (koko aineistoon nähden) ja taksonomialtaan vaihteleva joukko selkärangattomia sen vuoksi, että kaikista testatuista erilaisista ryhmistä esillä olevat ovat kirjallisuuden, korrelaatio-arvonsa tai runsaslukuisuutensa perusteella merkittävimmät.

Taulukko 5. Korrelaatiomatriisissa esitetään korrelaatiot (r_s) koteloiden häviämisen ja samalla paikalla liikkuneiden (kuoppapyödykseen joutuneiden) selkärangattomien taksonien välillä. Merkitsevät korrelaatiot on lihavoitu. Koska kotelohävikki on ilmoitettu hävinneiden määränä, saalistukseen viittaa positiivinen r_s -arvo. Matriisissa näkyy myös taksonien väliset korrelaatiot. P-arvo kuvaa korrelaation merkitsevyyttä.

		Kotelo- hävikki	Lyc.	Gna.	Lin.	Formicin.	For.	Myrmicin.	Myr.	Car.	Sta.
Lycosidae (Lyc.)	r_s	-,269									
	p	,022									
Gnaphosidae (Gna.)	r_s	,329	-,236								
	p	,006	,039								
Linyphiidae (Lin.)	r_s	-,341	,625	-,343							
	p	,005	,000	,004							
Formicinae (Formicin.)	r_s	,292	,154	,170	-,155						
	p	,014	,127	,103	,125						
Formica (For.)	r_s	,259	,190	,114	-,097	,908					
	p	,026	,078	,199	,237	,000					
Myrmicinae (Myrmicin.)	r_s	-,042	,500	-,095	,342	,225	,257				
	p	,379	,000	,242	,005	,047	,027				
Myrmica (Myr.)	r_s	-,038	,500	-,093	,344	,228	,262	1,000			
	p	,391	,000	,245	,004	,044	,025	,000			
Carabidae (Car.)	r_s	-,182	,226	-,133	,143	,076	,036	,166	,158		
	p	,087	,045	,163	,145	,286	,395	,109	,121		
Staphylinidae (Sta.)	r_s	-,314	,585	-,245	,507	-,053	-,012	,342	,343	,166	
	p	,009	,000	,033	,000	,347	,465	,005	,005	,109	
Opiliones (Opi.)	r_s	,275	-,263	,604	-,379	,138	,125	-,229	-,232	-,070	-,264
	p	,019	,024	,000	,002	,153	,177	,043	,041	,304	,023

Koteloiden selviämistä havainnollistettiin myös survival-analyysillä. Tässä käytettiin Life Tables -analyysiä, jonka kuvaaja havainnollistaa syötyjen koteloiden määrää ajan suhteen (Kuva 1). Kun habitaattia käytettiin selittävänä muuttujana, nähtiin samalla habitaattien erot koteloiden menestymisessä. Habitaattien eroja testattiin parittaisella Wilcoxon-testillä. Tilastollisesti merkitsevä ero saatiin kuivan hakkuuaukean ja niityn välille ($p < 0,001$), mikä oli sama tulos kuin Kruskalin-Wallis testillä.



Kuva 1. Survival-analyysin kuvaaja, jossa näkyy jäljellä olevien koteloiden määrä eri habitaateissa koko kokeen aikana (72 tuntia).

6 TULOSTEN TARKASTELO

6.1 Hirvikärpäsen koteloihin kohdistuva saalistus

Ennen tätä tutkielmaa ei ole ollut tutkimustietoa hirvikärpäseen kohdistuvasta kesäaikaisesta saalistuspaineesta. Kenttäkokeissa havaittiin koteloiden saalistusta. Kuivalla hakkuuaukealla tarjotuista keloista hävisi 33,3 % ja kosteallakin 22,6 %, joten koteloiden hävikki on kohtalaista, jopa suurta ottaen huomioon kokeen lyhyen keston. Suuren hävikin pitäisi aiheuttaa kannan pienenemistä. Petojen merkittävää vaikutusta hirvikärpäsen yleisyyteen voi kuitenkin epäillä. Hirvikärpäsen leviäminen Suomessa on ollut verrattain nopeaa (Välimäki et al. 2010), mikä viittaisi siihen, että tulokasta kohtaan saalistuspaine (muiden vähentävien tekijöiden ohella) ei ole ollut erityisen voimakasta. Tätä tukee se, että tuloksissa liki puolessa areenoista kaikki tarjolla olleet kotelot jäivät koskemattomiksi. Näin oli erityisesti niityillä, jotka näin ollen toimisivat sattuman kautta hirvikärpäsen kotelolle suojapaikkana. Toisaalta on mahdollista sekin, että havaittu saalistus on hirvikärpäsen invaasiossa verrattain uusi ilmiö, joka voisi olla seurausta petojen evoluutiosta ja oppimisesta (katso Magurran et al. 1992, Krebs & Barker 1993). Onhan ensimmäinen havainto hirvikärpäsestä Suomessa jo 50 vuoden takaa ja tutkimusalueellammekin se on ollut 20 - 30 vuotta, joten on mahdollista, että hirvikärpäselle on vasta hiljattain muodostunut Suomen luonnossa luontaisia erityisiä vihollisia (spesialisteja). Voidaan kuitenkin varovasti arvioida, että saalistuksella ei ole ollut merkittävää vaikutusta hirvikärpäsen invaasiossa, mutta tilanne voi muuttua. Kannan kehitystä ei voida arvioida tämän pohjalta, koska tarkkaa tutkimustietoa ei ole. Tarkempi arvio saataisiin, jos muun muassa kyettäisiin testaamaan koteloiden selviämistä maastossa koko kesäaikaisen saalistusuhkan aikana maantieteellisesti toisistaan eroavilla alueilla. Voitaneen myös olettaa, että ainakin pääasiassa hirvikärpäsen keloita saalistavat pedot ovat generalisteja (katso 6.3 Korrelaatiot).

6.2 Saalistus erilaisissa habitaateissa

Tilastollisissa testeissä olivat mukana ne selkärangattomat, jotka katsottiin mahdollisiksi hirvikärpäsen koteloiden saalistajiksi. Näiden selkärangatonryhmien yksilömääriä tarkasteltaessa habitaatit erosivat toisistaan. Kuivalla hakkuuaukealla oli vähiten selkärangatonyksilöitä, mikä oli odotettavissa oleva tulos: kuiva/kuivahko kangas on tuottavuudeltaan muita habitaatteja selkeästi niukempi elinympäristö, mitä vasta tehty hakkuu edelleen vahvistaa. Diversi-

teetti sen sijaan ei vaihdellut habitaattien välillä tilastollisesti merkitsevästi. Saalistuksen voimakkuuden vaihtelussa habitaattien välillä saatiin mielenkiintoinen tulos: saalistuksen voimakkuus oli käänteisesti verrannollinen pyydettyjen selkärangattomien määrän kanssa, eli kuivalla hakkuuaukealla syötiin koteloita eniten ja niityllä vähiten. Erot varsinkin ääripäiden välillä olivat varsin selkeät. Kuitenkin habitaattien lajisto oli melko lailla samanlaista, mihin viittaa sekin, ettei niiden välillä testattu diversiteetti vaihdellut merkitsevästi. Selkeimmät poikkeamat habitaattien lajistoissa olivat lukkien (Opiliones) ja Gnaphosidae-hämähäkkien hyvin vähäinen määrä niityllä (katso 6.3.2 Hämähäkit (Gnaphosidae) ja lukit (Opiliones)). Yksi mahdollinen hypoteesi nähtyyn saalistuksen vaihteluun kokeessamme on ravinnon niukkuus kuivalla hakkuuaukealla (katso 6.3.1 Muurahaiset (Formicinae)). Survival-analyysi on hyvä työkalu kuvaamaan koteloiden selviämistä, jota kuvaaja (Kuva 1) hyvin selventää. Tässä tapauksessa analyysin yhteydessä tehdyt testit antoivat saman tuloksen kuin Kruskalin-Wallis testin.

Koeasetelmasta johtuen petojen yö- tai päiväaktiivisuudella ei ollut vaikutusta tuloksiin, eikä sillä luonnollisesti ole luonnon tilanteessakaan merkitystä koteloiden passiivisuudesta johtuen. Generalisti on yleispeto, jonka menestymiseen vaikuttaa yhden sijaan useiden saaliseläinten runsaus. Tässäkin koeasetelmassa on mahdollista, että useat vaihtoehtoiset saaliit jakavat petojen tarpeet ja tällöin saalistuspaine yhtä saalislajia kohtaan on vähäisempi, mikä voi edesauttaa yhden saalislajin menestymistä (katso Koss & Snyder 2005). Näin oli erityisesti niitty-habitaatissa (katso 6.3.1 Muurahaiset (Formicinae)). Petojen generalisti-luonteen vuoksi korrelaatioilla on taipumus olla epäselviä (Crawley 1992: 55) ja myös teoreettisiin saalistusmalleihin on suhtauduttava varauksella saatujen tulosten analysoinnissa. Saalistajien numeerinen vaste ei liene toimi tässä paitsi edellä kuvatusista syistä (pedot generalisteja), mutta myös koealoilla tehtyjen havaintojen perusteella: oletuksena on, että kaikissa habitaateissa on luontaisesti yhtäläinen määrä hirvikärpäsiä ja näin ollen myös koteloita. Petoilla ei siis pitäisi olla hirvikärpästen houkuttelemista syytä muuttaa toiselle koealueelle enemmän kuin toiselle. Esimerkiksi muurahaisten kohdalla on kuitenkin perusteensa pohtia toiminnallisen vasteen näkymistä saalistuskäyttäytymisessä kun verrataan niukkaa ja tuottavaa habitaattia.

6.3 Korrelaatiot

Tilastollisesti merkittäviä korrelaatioita havaittiin useiden selkärangatonryhmien ja koteloiden hävikin välillä: erityisesti Gnaphosidae-heimolla (Araneae) ($r_s = 0,329$, $p = 0,006$), Opiliones-lahkolla ($r_s = 0,275$, $p = 0,019$) ja Formicinae-alaheimolla ($r_s = 0,292$, $p = 0,014$).

Ryhmät ovat taksonomialtaan vaihteleva joukko, sillä testeissä käytettiin lukuisia eritasoisia ja yhdistettyjä ryhmiä. Lisäksi kaikkien taksonien tunnistuksessa ei päästy suku- tai heimotasolle.

Teoriataustan perusteella on yllättävää, että maakiitäjäisillä (Carabidae), lyhytsiipisillä (Staphylinidae) tai runsaslukuisilla Lycosidae-hämähäkeillä ei aineiston perusteella ollut näyttöä koteloiden saalistuksesta. Esimerkiksi *Pardosa*-suvun hämähäkkien, joka olivat aineistossamme kaikkein yleisin ryhmä Lycosidae-heimossa, on havaittu saalistavan *Ceratitis capitata* -kärpästen (Diptera) koteloita (Urbaneja et al. 2006), jotka ovat kooltaan ja ulkonäöltään samantapaisia hirvikärpäsen koteloiden kanssa. Lycosidae- ja osin myös Carabidae-heimot oli aineistossa jaettavissa pienempiin testattaviin ryhmiin, mutta mikään niistä ei testissä antanut merkittävää positiivista korrelaatiota. Päinvastoin, korrelaatiot olivat usein merkittävästi negatiivisia.

Yleisesti ottaen testeissä saadut korrelaatiot eivät anna suoraa tietoa siitä, että kyseiset ryhmät tosiasiassa olisivat koteloiden saalistajia. On epäselvää myös se, kykenevätkö kaikki koteloista kiinnostuneet todella käyttämään niitä ravintonaan. Toisaalta kun varmuudella tiedetään, että koteloita on hävinnyt/tuhoutunut ja nimenomaan selkärangattomien aiheuttamana, ovat saadut korrelaatiot ehdottomasti paras viittaus saalistajiin. Saadut arvot olivat selkeästi tilastollisten merkitsevyysrajojen sisällä.

6.3.1 Muurahaiset (Formicinae)

Muurahaisten kotelosaalistukselle löytyy kirjallisuudesta tukea. Aineistossamme Formicinae-alaheimossa suurin osa edustaa *Formica*-ryhmää, joka on hyvin yleinen borealisessa luonnossa ja jonka nimenomaan on havaittu kykenevän käyttämään ravintonaan hyönteisen koteloidia.

Vaikka muurahaisia perinteisesti pidetään avaintekijänä havumetsien ravintoverkon kannalta, hyödyntävät ne erityisesti puita ja niillä eläviä selkärangattomia ravinnonlähteenään (Skinner 1980). Toisin sanoen maasta kerättävä ruoka ei olisi lopulta niin suuri osa niiden ravinnosta, että tämän tutkielman kokeessa muurahaisten ottamien koteloiden määrä ei pääse erottumaan suhteessa muurahaisten suureen määrään. Tämä voi olla selitys sille, ettei korrelaatio ollut saatua suurempi, vaikka paikoin Formicinae-muurahaisia on luonnossa todella paljon. Toisaalta tämä ajatus generalistin kaikkiruokaisuudesta ja ravinnon määrän yltäkylläisyydestä sopii tietenkin muihinkin käsiteltäviin petoihin.

Muurahaisille proteiinipitoinen ruoka on tärkeä erityisesti toukkien ruokkimisessa ja sitä kautta merkittävää koko yhdyskunnalle (Brian 1983 Sorvari & Hakkarainen 2009 mukaan, Deslippe & Savolainen 1994). Se on samalla niukka resurssi, joka vähenee selkeästi muun muassa hakkuun jälkeen tuottavuustason laskiessa. Näin ollen saataisiin selitys kuivan hakkuuaukean (niukasti ravintoa) voimakkaammalle saalistuspaineelle erityisesti suhteessa niittyyntyn, jossa pedoille on tarjolla paljon muutakin ruokaa. Jos oletetaan, että muurahaiset ovat tehokkaita saalistajia, kuvailtu kehitys olisi saalistusmallin mukainen (toiminnallisen vasteen toinen tyyppi).

6.3.2 Hämähäkit (Gnaphosidae) ja lukit (Opiliones)

Kirjallisuudesta ei ole aikaisempaa havaintoa nimenomaan siitä, että Gnaphosidae-heimon hämähäkit käyttäisivät ravintonaan hyönteisten koteloita. Toisaalta heimon yksilöt ovat samankokoisia ja samantyyppisiä petoja esimerkiksi Lycosidae-hämähäkkien kanssa. Niiden on havaittu saalistavan koteloita (*Ceratitis capitata*, paikkana välimereinen hedelmätarha), jotka ovat mitoiltaan lähellä hirvikärpäsen koteloa (Urbaneja et al. 2006).

Lukkienkaan kohdalla kirjallisuudessa ei ole viitteitä niiden kotelosaalistuksesta. Hämähäkkien tapaan lukit ovat petoja, jolloin mahdollisuus koteloiden syömiseen tietenkin on. Lukkien korrelaatio ($r_s = 0,275$) on vain hieman alempi aiempiin nähden.

6.4 Koeasetelman ja tulosten luotettavuuden arviointia

Koeasetelma vastasi mahdollisimman hyvin luonnossa olevia olosuhteita, jotta tulokset olisivat luotettavia. Kuoppapyydyys on paljon käytetty ja epäilemättä tässä toimiva menetelmä alueen selkärangattomien kartoituksessa. Areenakokeessa käytetty lastulevy-areena on kuitenkin voinut olla yksi eliöitä erotteleva tekijä: Pääsivätkö kaikki kiipeämään areenalle? Arastelivatko jotkut eliöt luontoon kuulumatonta esinettä? Riippuu paljon areenan asettelusta, olivatko areenalla vierailleet samaa lajistoa kuoppapyydyksiin joutuneiden kanssa. Toisaalta käytetyllä menetelmällä saatiin paljon tietoa (selkärangatonareenat, $n = 57$) yhdellä kertaa, kun esimerkiksi kotelot olivat selkeästi laskettavissa. Uskon, että käytetty menetelmä toimi hyvin vähintäänkin alustavan tiedon keräämisessä. Seuraavaksi voikin tutkia tarkemmin yksittäisiä selkärangatonryhmiä tarvittaessa erilaisin menetelmin.

Asetelma kokeessa on sellainen, ettei suoraa yhteyttä koteloiden häviämisen ja tiettyjen eliöryhmien välille saada. On periaatteessa mahdollista, että korrelaatioita muodostuu sattuu-

man kautta, mitä voi pohtia erityisesti lukkien ja Gnaphosidae-hämähäkkien kohdalla: Aineistomme yksilöistä (n = 55, Gnaphosidae; n = 87, Opiliones) vain muutamia, yhteensä 14 yksilöä, löytyi niityllä. Onko toisin sanoen mahdollista, että aineistossa ryhmän elinympäristö vain sattuu täsmäämään habitaatteihin, joissa koteloiden saalistus on suurta ja kyseessä olisi virhe? Joka tapauksessa korrelaatiot ovat ihan kohtuullisia ja p-arvot ovat erittäin pieniä. On sanottava myös se, että nimenomaan hirvikärpästen koteloiden saalistusta eri petojen kohdalla ei ole tutkittu. On siten mahdollista, että kokeessamme jokin selkärangaton on kuljettanut kotelon pois areenalta ilman, että se on kyennyt rikkomaan ja käyttämään ravintonaan sitä. Tuloksissa tapahtuma olisi kuitenkin ”saalistusta”. Tätä virhelähdettä on pyritty vähentämään areenalle laitettulla hiekalla, joka vaikeuttaa koteloiden kuljettamista.

Testeissä käytetty aineistomme koostuu ainoastaan pedoista, joiden keskinäiset vuorovaikutukset (peto-hirvikärpäsen -suhteen lisäksi) voivat näkyä tuloksissa. Tämä voisi toteutua siten, että jokin ryhmä karkottaa toisen ryhmän yksilöt pois. Taksonien välisissä korrelaatioissa Gnaphosidae-heimolla on merkittävä negatiivinen korrelaatio Lycosidae- ja Staphylinidae-heimojen kanssa, samoin kuin Opiliones-lahkolla Lycosidae- ja Staphylinidae-heimojen kanssa. Nämä negatiiviset korrelaatiot vertailtaviin johtuu erilaisista elinympäristövaatimuksista: Gnaphosidae- ja Opiliones-selkärangattomia on hyvin vähän niityllä, kun taas Lycosidae- ja Staphylinidae-heimon selkärangattomia on kolmesta habitaatista eniten juuri niityllä. Niitty 2 -habitaatissa (Liite 1) koteloita syötiin vain muutamia (3 %), kun samalla paikalla Lycosidae- ja Staphylinidae-heimon runsaudet olivat suurimmillaan (Liite 2), mistä voi päätellä, että jos nämä ryhmät todella saalistaisivat koteloita, näkyisi se edes pienenä kotelohävikkinä.

6.5 Johtopäätökset hirvikärpäsen koteloiden saalistuksesta

Saamiemme tulosten perusteella voidaan yleisenä havaintona sanoa, että selkärangattomat saalistavat hirvikärpästen koteloita. Itse asiassa selkärangattomien aiheuttama saalistuspaine näyttäisi olevan selkeästi suurin (kenttäkokeiden aikana, kesällä), kun verrataan sitä pikkunisäkkäiden ja lintujen aiheuttamaan (julkaisematon kenttäkoemateriaali). Saalistus on voimakkainta kuivalla hakkuaukealla, missä se vaikuttaa ainakin jonkin verran hirvikärpäsen yleisyyteen. Korrelaatiot antavat vahvat viitteet siihen, että Formicinae-alaheimon muurahaiset, Gnaphosidae-heimon hämähäkit ja Opiliones-lahko (lukit) ovat merkittävimpiä koteloiden saalistajia. Samalla näyttää siltä, että monet muut pedot, kuten runsaslukuiset Lycosidae-hämähäkit tai Staphylinidae- ja Carabidae-kovakuoriaiset, eivät hirvikärpäsen koteloista väli-

tä. Selkärangattomien saalistuksella tuskin kuitenkaan on suurta vaikutusta hirvikärpäsen invaasioon ottaen huomioon, että koteloiden saalistus on paikoin erittäin vähäistä ja, että hirvikärpäsen lisääntyminen populaation tasolla on hyvin voimakasta. Toisaalta paikoin voimakas saalistus voisi kertoa kasvavasta saalistuspaineesta, joka johtuu petojen sopeutumisesta uuteen saalislajiin.

Kolmesta erilaisesta habitaatista kuiva hakkuuaukea erottuu toisaalta siksi, että siellä on määrällisesti vähiten selkärangattomia, mutta ennen kaikkea siksi, että siellä saalistuspaine on voimakkainta. Niitty-habitaatissa on eniten selkärangattomia, mutta koteloita saalistetaan vähiten. Kuivan hakkuuaukean voimakkain saalistus saattaa olla seurausta sen heikosta tuotavuudesta ja ravintotilanteesta. Tässä hypoteesissa erityisesti *Formica*-ryhmän muurahaisten saalistuskäyttäytymisen muutoksella voi olla merkittävä rooli.

KIITOKSET

Kiitokset rakentavista kommentteista tutkielmani ohjaajille Raine Kortetille ja Hannu Ylöselle sekä Sirpa Kaunistolle, joka arvokkaiden kommenttien lisäksi auttoi suuresti muun muassa tilastollisten analyysien tekemisessä. Kiitokset mielenkiinnosta sekä taloudellisesta tuesta Helsingin Hyönteistieteelliselle Yhdistykselle ja Societas pro Fauna et Flora Fennicalle.

LÄHTEET

- Agrawal A. A. 2001: Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. – *Science* 294: 321-326.
- Arditi, R., Ginzburg, L. R. & Akçakaya 1991: Variation in plankton densities among lakes: A case for ratio-dependent predation models. – *American Naturalist* 138: 1287-1296.
- Balashov, Y. S. 1996: The fluctuations of abundance of the deer lousefly *Lipoptena cervi* (*Hippoboscidae*) in forests of the north-west Russia. – *Parazitologia* 30: 182-184.
- Brian, M. V. 1983: Social insects: ecology and behavioural biology. – 377 s. Chapman & Hall. Lontoo.
- Carlsson, N. Sarnelle, O. & Strayer, D. 2009: Native predators and exotic prey – an acquired taste? – *Frontiers in Ecology and the Environment* 7: 525-532.
- Clarke, R. D. & Grant P.R. 1968: An experimental study of the role of spiders as predators in a forest litter community. Part 1 – *Ecology* 49: 1152-1154.
- Crawley, M. J. 1992: Population dynamics of natural enemies and their prey. – Teoksessa: Crawley, M. J. (toim.), Natural enemies: 40-89. Blackwell Scientific Publications. Yhdistynyt kuningaskunta.
- Davis, M. A. 2009: Invasion ecology. – 244 s. Oxford University Press. Yhdistynyt kuningaskunta.
- Dehio, C., Sauder, U. & Hiestand, R. 2004: Isolation of *Bartonella schoenbuchensis* from *Lipoptena cervi*, a blood-sucking arthropod causing deer ked dermatitis. – *Journal of Clinical Microbiology* 42: 5320-5323.
- Deslippe, R. J. & Savolainen, R. 1994: Role of food supply in structuring a population of *Formica* ants. – *Journal of Animal Ecology* 63: 756-764.
- Edwards, G. B. & Jackson, R. R. 1994: The role of experience in the development of predatory behaviour in *Philippus-regius*, aumping spider (Araneae, Salticidae) from Florida. – *New Zealand Journal of Zoology* 21: 269-277.
- Elton, C. S. 1958: The ecology of invasions by animals and plants. – 196 s. Methuen. Lontoo.
- Foelix, R. F. 1996: Biology of spiders. – 336 s. Oxford University Press. New York.
- Frank, J. H. 1967: The insect predators of the pupal stage of the winter moth, *Operophtera brumata* (L.) (*Lepidoptera: Hydriomenidae*). – *Journal of Animal Ecology* 36: 375-389.
- Greenlees, M. J., Phillips, B. L. & Shine, R. 2010: Adjusting to a toxic invader: native Australian frogs learn not to prey on cane toads. – *Behavioural Ecology* 21: 966-971.
- Haarløy, N. 1964: Life cycle and distribution pattern of *Lipoptena cervi* (L.) *Dipt.*, *Hippobosc.*) on Danish deer. – *Oikos* 15: 93-129.
- Hackman, W 1977: Hirven täikärpänen ja sen levittäytyminen Suomeen. – *Luonnon tutkija* 81: 75-77.
- Hackman, W., Rantanen, T. & Vuojolahti, P. 1983: Immigration of *Lipoptena cervi* (*Diptera, Hippoboscidae*) in Finland, with notes on its biology and medical significance. – *Notulae Entomologicae* 63: 53-59.
- Hanski, I., Lindström, J., Niemelä, J., Pietiäinen, H. & Ranta, E. 2003: *Ekologia*. – 580 s. WSOY. Vantaa.
- Hase, A. 1940 Über *Lipoptena cervi* L. und über die Wirkung ihrer Stiche Dipt. Pupipara. – *Parasitology Research* 11: 410-418.
- Hastings, F. L., Hain, F. P., Smith, H. R., Cook, S. P. & Monahan, J. F. 2002: Predation of gypsy moth (*Lepidoptera: Lymantriidae*) pupae in three ecosystems along the southern edge of infestation. – *Environmental Entomology* 31: 668-675.
- Härkönen, L., Härkönen, S., Kaitala, A., Kaunisto, S., Kortet, R., Laaksonen, S. & Ylönen, H. 2010: Predicting range expansion of an ectoparasite – the effect of spring and summer

- temperatures on deer ked *Lipoptena cervi* (Diptera: Hippoboscidae) performance along a latitudinal gradient. – *Ecography* 33: 906-912.
- Ivanov, V. I. 1975: On the attacks on humans by *Lipoptena cervi* L. (Diptera, Hippoboscidae). – *Medical Parasitology and Parasitic Diseases XLIV*: 491-495.
- Ivanov, V. I. 1981: Spread of the deer ked *Lipoptena cervi* L. (Diptera, Hippoboscidae) in Belarus, its biology and deleterious effects. – *Väitöskirja*. Institute of Parasitology and Trophic Medicine, Veterinary Academy of Moscow. Moskova
- Jacob, J., Ylönen, H., Perry, J. A., & Singleton, G. R. 2002: Who eats first? Uptake of pellet bait by target and non-target species. – *International Biodeterioration and Biodegradation* 49: 121-124.
- Jeschke, J. M. & Strayer, D. L. 2005: Invasion success of vertebrates in Europe and North America. – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 7198-7202.
- Kaunisto, S., Kortet, R., Härkönen, L., Ylönen, H. & Laaksonen, S. 2009: New bedding site examination-based method to analyse deer ked (*Lipoptena cervi*) infection in cervids. – *Parasitology Research* 104: 919-925.
- Kaunisto, S., Härkönen, L., Niemelä, P., Roininen, H. & Ylönen, H. 2011: Northward invasion of the parasitic deer ked (*Lipoptena cervi*), is there geographical variation in pupal size and development duration? – *Parasitology* 138: 354-363.
- Kolar, C. S. & Lodge D. M. 2001: Progress in invasion biology: predicting invaders. – *Trends in Ecology & Evolution* 16: 199-204.
- Kortet, R., Härkönen, L., Hokkanen, P., Härkönen, S., Kaitala, S., Kaunisto, S., Laaksonen S., Kekäläinen, J. & Ylönen, H. 2010: Experiments on the ectoparasitic deer ked that often attacks humans; preferences for body parts, colour and temperature. – *Bulletin of Entomological Research* 100: 279-285.
- Koss, A. M. & Snyder, W. E. 2005: Alternative prey disrupt biocontrol by a guild of generalist predators. – *Biological Control* 32: 243-251.
- Kotiaho, J. S. & Sulkava, P. 2007: Effects of isolation, area and predators on invasion: a field experiment with artificial islands. – *Applied Soil Ecology* 35: 256-259.
- Krebs, C. J. 2009: *Ecology*. – 655 s. Pearson. Yhdysvallat.
- Kynkäänniemi, S.-M., Kortet, R., Härkönen, L., Kaitala, A., Paakkonen, T., Mustonen, A.-M., Nieminen, P., Härkönen, S., Ylönen, H. & Laaksonen, S. 2010: Threat of an invasive parasitic fly, the deer ked (*Lipoptena cervi*), to the reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*): experimental infection and treatment. – *Annales Zoologici Fennici* 47: 28-36.
- Laakkonen, J. 2008: *Ekologinen parasitologia: Nisäkkäiden ja loisten vuorovaikutussuhteet*. – 187 s. Gaudeamus. Helsinki.
- Maa, T. C. 1969: A revised checklist and concise host index of *Hippoboscidae* (Diptera). – *Pacific Insects Monograph* 20: 261-299.
- Matsumoto, K., Berrada, Z. L., Klinger, E., Goethert, H. K. & Telford, S. R. 2008: Molecular detection of *Bartonella schoenbuchensis* from ectoparasites of deer in Massachusetts. – *Vector-Borne and Zoonotic Diseases* 8: 549-554.
- Morrison, L. W. 2002: Long-term impacts of an arthropod-community invasion by the imported fire ant, *Solenopsis invicta*. – *Ecology* 83: 2337-2345.
- Nelson, D., Crossland, M. & Shine, R. 2011: Behavioural responses of native predators to an invasive toxic prey species. – *Austral Ecology* 36: 605-611.
- Paakkonen, T., Mustonen, A.-M., Roininen, H., Niemelä, P., Ruusila, V. & Nieminen, P. 2010: Parasitism of the deer ked, *Lipoptena cervi*, on the moose, *Alces alces*, in eastern Finland. – *Medical and Veterinary Entomology* 24: 411-417.
- Paakkonen, T., Mustonen, A.-M., Käkälä, R., Kiljander, T., Kynkäänniemi, S.-M., Laaksonen, S., Solismaa, M., Aho, J., Kortet, R., Puukka, K., Saarela, S., Härkönen, L., Kaitala, A.,

- Ylönen, H. & Nieminen, P. 2011: Experimental infection of the deer ked (*Lipoptena cervi*) has no negative effects on the physiology of the captive reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*). – *Veterinary Parasitology* 179: 180-188.
- Popov, A. B., 1965 The life cycle of louse-flies *Lipoptena cervi* L. and *Stenopteryx hirundinis* L. (*Diptera, Hippoboscidae*). – *Revue d'Entomologie de l'URSS* XLIV: 573–583.
- Price, P., W. 1997: *Insect ecology*, 3rd ed. – 874 s. John Wiley & Sons. Yhdysvallat.
- Reunala, T., Laine, M., Vornanen, M. & Härkönen, S. 2008: Hirvikärpäsihottuma - maanlaajuinen riesa. – *Lääketieteellinen Aikakauskirja Duodecim* 124: 1607-1612.
- Ricciardi, A. 2007: Are modern biological invasions an unprecedented form of global change? – *Conservation Biology* 21: 329-336.
- Roland, J. 1988: Decline in winter moth population in North America: Direct versus indirect effect of introduced parasites. – *Journal of Animal Ecology* 57: 523-531.
- Rosenzweig, M. L. & MacArthur R. H. 1963: Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. – *American Naturalist* 97: 209-223.
- Schoener, T. W. & Spiller, D. A. 1995: Effect of predators and area on invasion: An experiment with island spiders. – *Science* 267: 1811-1813.
- Skinner, G. J. 1980: The feeding habits of the wood ant, *Formica rufa* (*Hymenoptera: Formicidae*), in Limestone woodland in North-West England. – *Journal of Animal Ecology* 49: 417-433.
- Sorvari, J. & Hakkarainen, H. 2009: Forest clear-cutting causes small workers in the polydomous wood ant *Formica aquilonia*. – *Annales Zoologici Fennici* 46: 431-438.
- Tiensuu, L. 1966: Kuukausikokous 5. III. 1965. – *Annales Entomologici Fennici* 32: 201.
- Timbergen, L. 1960: The natural control of insects in pinewoods. I. Factors influencing the intensity of predation by songbirds. – *Archives Néerlandaises de Zoologie* 13: 265-343.
- Urbaneja, A., Carcía Marí, F., Tortosa, D., Navarro, C., Vanaclocha, P., Bagues, L. & Castañera, P. 2006: Influence of ground predators on the survival of the Mediterranean fruit fly pupae, *Ceratitis capitata*, in Spanish citrus orchards. – *BioControl* 51: 611-626.
- Vermeij, G. J. 1996: An agenda for invasion biology. – *Biological Conservation* 78: 3-9.
- Välimäki, P., Madslie, K., Malmsten, J., Härkönen, L., Härkönen, S., Kaitala, A., Kortet, R., Laaksonen, S., Mehl, R., Redford, L., Ylönen, H. & Ytrehus, B. 2010: Fennoscandian distribution of an important parasite of cervids, the deer ked (*Lipoptena cervi*), revisited. – *Parasitology Research* 107: 117-125.
- Välimäki, P., Kaitala, A., Madslie, K., Härkönen, L., Várkonyi, G., Heikkilä, J., Jaakola, M., Ylönen, H., Kortet, K. & Ytrehus, B. 2011: Geographical variation in host use of a blood-feeding ectoparasitic fly: implications for population invasiveness. – *Oecologia* 166: 985-995.
- Woodcock, B. A. 2005: Pitfall trapping in ecological studies. – Teoksessa: Leather, S. (toim.), *Insect sampling in forest ecosystems: 37-57*. Blackwell Publishing. Yhdistynyt kuningaskunta.
- Yeh, P. J. & Price, T. D. 2004: Adaptive phenotypic plasticity and the successful colonization of a novel environment. – *The American naturalist* 164: 531-542.
- Youngs, L. & Campell, R. 1984: Ants preying on pupae of the western spruce budworm, *Choristoneura occidentalis* (*Lepidoptera: Tortricidae*), in eastern Oregon and western Montana. – *The Canadian Entomologist* 116: 1665-1669.
- Youngson, N. A. & Whitelaw, E. 2008: Transparental Epigenetic Effect. – *Annual Review of Genomics and Human Genetics* 9: 233-257.
- Zuharah, W. F. & Lester, P. J. 2011: Are exotic invaders less susceptible to native predators? A test using native and exotic mosquito species in New Zealand. – *Population Ecology* 53: 307-317.

Liite 1. Saaliiksi jääneiden koteloiden lukumäärät eri habitaateissa 12 tunnin välein kirjattuna. Jokaisessa habitaatissa on kaksi rinnakkaista koetta, joissa 8-10 areenaa. Areenalla on alussa tarjolla 10 koteloa.

Habitaatti: Kosteä hakkuuaukea 1

areena	tarkistus					
	12 h	24 h	36h	48h	60h	72h
1	1	1	1	1	1	1
2	2	2	2	2	2	2
3	1	1	4	4	5	5
4	0	0	0	0	0	0
5	2	5	6	6	6	6
6	0	0	1	1	1	1
7	2	3	4	4	4	4
8	0	5	5	6	8	10
9	0	0	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0	0

Habitaatti: Kosteä hakkuuaukea 2

areena	tarkistus					
	12 h	24 h	36h	48h	60h	72h
1	0	0	0	0	0	0
2	8	8	8	8	8	8
3	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	0
6	1	1	1	1	1	1
7	0	0	0	0	0	0
8	1	1	1	1	2	2
9	3	3	3	3	3	3

Habitaatti: Niitty 1

areena	tarkistus					
	12 h	24 h	36h	48h	60h	72h
1	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	0
6	2	2	2	2	3	3
7	0	0	0	0	0	0
8	0	0	3	3	6	6
9	0	0	1	1	1	1
10	0	0	0	0	0	0

Habitaatti: Niitty 2

areena	tarkistus					
	12 h	24 h	36h	48h	60h	72h
1	0	0	0	0	1	1
2	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	1	1
6	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0
8	0	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	1	1
10	0	0	0	0	0	0

Habitaatti: Kuiva hakkuuaukea 1

areena	tarkistus					
	12 h	24 h	36h	48h	60h	72h
1	0	0	5	5	5	5
2	0	0	1	1	1	1
3	0	0	0	0	0	0
4	1	1	1	1	2	2
5	1	1	10	10	10	10
6	0	0	3	3	3	3
7	0	0	0	0	0	0
8	4	4	4	4	4	5
9	4	4	4	4	4	4
10	5	5	6	6	6	10

Habitaatti: Kuiva hakkuuaukea 2

areena	tarkistus					
	12 h	24 h	36h	48h	60h	72h
1	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	3	3
3	6	6	7	7	8	8
4	0	0	0	0	0	0
5	0	0	5	5	6	6
6	0	0	1	1	2	2
7	0	0	0	0	1	1
8	0	0	0	0	0	0

Liite 2. Kuoppapyydysten selkärangattomien petojen lukumäärät eri habitaateissa. Jokaisessa habitaatissa on kaksi rinnakkaista koetta, joissa 8-10 areenaa. Kuoppapyynnissä areenan tilalle on laitettu pyydys. Lihavoidut taksonomiset ryhmät ovat niitä heimoja/alaheimoja, joiden eri habitaateissa esiintymisen perusteella on laskettu monimuotoisuutta (diversiteettiä).

habitaatti/ takson. luokittelu	Kosteaa hakkuuaukeaa 1										Kosteaa hakkuuaukeaa 2										Niitty 1										Niitty 2										Kuiva hakkuuaukeaa 1										Kuiva hakkuuaukeaa 2																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1	2	3	4	5	6	7	8												
Chilopoda																																																																						
Lithobiidae																																																																						
Lithobius											1 1 1										1										1										4 1 1 1 1										2 2 4																			
Arachnida																																																																						
Opiliones																																																																						
Phalangiidae																																																																						
Rilaena	1 2 4 1										2 1 1 1 5 1										4 1																				1 1										1 1 1																			
Oligopholus	1																																																																					
Lophopilio	2 11 2 3 1										1 3										5																																																	
Mitopus	2																																																																					
Paroligolophus																																																																						
Phalangium	3																																								1 1 1										2 1 2 2																			
Opilio																					1																																																	
Nemastomatidae																																																																						
Nemastoma	1																																								1 1 1										2 1																			
Opiliones sp.											1										1																																																	
Araneae																																																																						
Araneidae																																																																						
Araneidae											1										2										1										1 1 1 1										1 1 1																			
Araneus																															1										1																													
Linyphiidae																																																																						
Linyphiidae	3 2 1 3 2 2 4										2 1 1 7 4 3 1 6 2										7 3 6 2 5 28 9 7 18 17										7 6 3 5 5 16 7 6 18 3										5 2 1 1 1 1 2										1 1 1 2 1 1																			
Theriidae																																																																						
Theriidae											1										1										1										1										1																			
Episinus																															1																																							
Lycosidae																																																																						
Lycosidae											36 76 52 1 2 3 29										2 6 22 20 28 22										11 1 6 9																																							
Pardosa	20 17 4 27 11 7 16 34 22 11										12 4 5 6 9 21 4 10 8										20 51 2 62 35 5 34 36 82										65 75 63 23 45 88 81 22 35 42										7 3 9 5 2 4 5 7 6 5										6 8 4 1 5 3 7 1																			
Trochosa	2 1 1 1 3 4 4 1 1 3										1 5 9 2 2 7										1										1 1 1 3										1										1 1																			
Pirata	3 1 1 18 1 1 8 4 5										6 1 3										1 2 3 6 2 8 4 8										2 4 2 2 5 1 3																																							
Alopecosa	1 2 1										3 1 2 2										1										1										2 2										2 2 1 1																			
Hygrolycosa																																																			1																			
Gnaphosidae																																																																						
Gnaphosa	1										3 2 2 1 1										1																				1 1										2 1																			
Haplodrassus	1 2 1 1										1 1 1 1										1 1										1										1										1 1																			
Drassodes	1 1										1 1 1 1 1										1																				2 1 1										1 1																			
Zelotes	1										1 1																														2 1										1																			
Micaria											1																																																		1									

