



---

# Pirstoutumisen vaikutukset eläinpopulaatioissa

---

Julia Koskela



LuK-tutkielma  
Biologian tutkinto-ohjelma  
Oulun yliopisto  
Maaliskuu 2024

## Sisällysluettelo

<b>Tiivistelmä .....</b>	<b>2</b>
<b>1. Johdanto.....</b>	<b>3</b>
<b>2. Demografiset vaikutukset.....</b>	<b>4</b>
2.1 <i>Elinympäristöjen ja laikkujen määrän väheneminen .....</i>	4
2.2 <i>Laikkujen koon pieneneminen .....</i>	5
2.2.1 <i>Reunavaikutus .....</i>	7
2.3 <i>Laikkujen isolaation lisääntyminen.....</i>	8
2.3.1 <i>Kytkeytyneisyys .....</i>	8
2.3.2 <i>Liikkeet.....</i>	9
<b>3. Geneettiset vaikutukset .....</b>	<b>10</b>
3.1 <i>Geenivirta.....</i>	11
3.2 <i>Satunnaisjautuminen .....</i>	12
3.3 <i>Sukusiitos .....</i>	12
<b>4. Pirstoutumisen hallinta ja suojele.....</b>	<b>13</b>
4.1 <i>Suojelutoimenpiteet ja niiden tehokkuus .....</i>	13
<b>5. Pohdinta ja johtopäätökset .....</b>	<b>15</b>
<b>Lähdeluettelo .....</b>	<b>16</b>

## Tiivistelmä

Ihmisen harjoittama ympäristön muokkaus on johtanut elinympäristöjen pirstoutumiseen ja sitä kautta luonnon monimuotoisuuden heikkenemiseen. Pirstoutuminen on prosessi, jossa jokin elinympäristö hajoaa pienemmiksi laikuiksi. Pirstoutuminen aiheuttaa merkittäviä ekologisia, demografisia sekä geneettisiä vaikutuksia. Tutkimukset ovat osoittaneet, että pirstoutuminen muun muassa pienentää populaatioiden kokoa, hidastaa geenivirtaa sekä lisää isolaatiota laikkujen välillä. Nämä voivat pahimmillaan johtaa lajien sukupuuttoon sekä ekosysteemien tuhoutumiseen.

Pirstoutumisen demografiset vaikutukset ilmenevät populaatioiden sisäisinä ja välisinä muutoksina. Pirstoutuminen heikentää lisääntymismenestystä ja säilyvyyttä sekä vaikuttaa muun muassa tulo- ja poismuuttoon ja sitä kautta populaation rakenteeseen. Pirstoutumisen seurauksena reunavaikutus voimistuu ja laikkujen välinen isolaatio kasvaa, mikä vaikeuttavat lajien selviytymistä pirstoutuneissa elinympäristöissä. Geneettiset vaikutukset näkyvät populaatioiden välisen geenivirran vähentymisenä sekä satunnaisajautumisen ja sukusiitoksen voimistumisena. Nämä tekijät vähentävät geneettistä monimuotoisuutta ja lisäävät sukupuuttoriskiä. Geneettiset ja demografiset seuraukset ovat erityisen merkittäviä pienille populaatioille, joissa geenivirran katkeaminen ja satunnaisajautuminen, esimerkiksi huonon kytkeytyneisyyden seurauksena, voivat johtaa monimuotoisuuden nopeaan vähenemiseen ja sukusiitoksen lisääntymiseen.

Pirstoutumisen hallinta ja suojele vaativat aktiivisia toimia, kuten luonnonsuojelualueiden perustamista, elinympäristöjen ennallistamista sekä ekologisten käytävien luomista. Näillä keinoilla pyritään lisäämään muun muassa elinympäristöjen kytkeytyneisyyttä, mikä mahdollistaa populaatioiden välisen geenivirran ja vähentää populaatioiden eristäytymistä. Suojelutoimenpiteet tulisi perustaa tieteelliseen näyttöön ja kohdealueiden erityistarpeisiin räätälöityihin strategioihin. Tehokkaan suojelun ja hallinnan takaaminen edellyttää yhteistyötä eri sektoreiden välillä ja kattavaa tietoisuuden lisäämistä pirstoutumisen seurauksista ja torjuntakeinoista. Kokonaisuutena elinympäristöjen pirstoutuminen on merkittävä haaste, johon vastaaminen vaatii monitahoisia ja pitkäjänteisiä toimia luonnon monimuotoisuuden säilyttämiseksi tuleville sukupolville.

# 1. Johdanto

Ihmiset ovat vuosisatojen ajan muovanneet ympäristöään heille sopivaksi. He ovat jatkuvasti rakentaneet esimerkiksi uusia asuinalueita, kauppakeskuksia, tieverkkoja sekä tehtaita. Nämä ”aluevaltauksset” kohdistuvat usein luontoon, ja täten aiheuttavat muun muassa elinympäristöjen pirstoutumista (Rivera-Ortíz ym., 2015). Elinympäristön pirstoutuminen määritellään prosessiksi, jonka aikana yksi suuri elinympäristö muuttuu useammaksi pienemmäksi laikuiksi. Näiden laikkujen yhteenlaskettu pinta-ala on pienempi kuin alkuperäisessä elinympäristössä (Fahrig, 2003). Pirstoutuminen saa aikaan muutoksia elinympäristöjen lukumäärässä, laikkujen koossa sekä niiden etäisyyksissä (Haddad ym., 2015). Pirstoutumisen seurauksena alueen populaatiot hajoavat pienempiin osapopulaatioihin, ja tämän on huomattu vaikuttavan negatiivisesti luonnon monimuotoisuuteen sekä ekosysteemipalveluihin. Elinympäristöjen pirstoutuminen on globaali ongelma, joka voi pahimmillaan johtaa lajien sukupuuttoon ja kokonaisten ekosysteemien tuhoutumiseen (Jacobson ym., 2019).

Pirstoutumista tapahtuu luonnossa tulen aiheuttamana sekä sattuman kautta, mutta yleisin ja laaja-alaisin syy sille on ihmisen harjoittama maankäyttö (Andrén, 1999). Viime vuosisatojen aikana lisääntynyt ympäristön muokkaaminen on vaikuttanut negatiivisesti esimerkiksi kotoperäisten lajien monimuotoisuuteen. Ympäristön muokkaamisen lisääntyessä alkuperäistä kasvillisuutta ja sen mukana eläinlajeja katoaa. Kun jotakin elinympäristöä on ihmisen toimesta kerran muokattu, tapahtuu muokkaamista todennäköisesti jatkossakin. Tämä luo kierteen, jossa esimerkiksi kasvillisuus vähenee entisestään. Ympäristön muokkaamisesta johtuvaa pirstoutumista pidetään vakavana uhkana koko maapallon monimuotoisuudelle. Uhka kohdistuu lähes kaikkiin taksonomisiin ryhmiin, esimerkiksi lintuihin, nisäkkäisiin, matelijoihin, sammakkoeläimiin ja selkärangattomiin (Fischer & Lindenmayer, 2007).

Pirstoutuminen uhkaa yleisesti luonnon monimuotoisuutta eli biodiversiteettiä, joka tarkoittaa ekosysteemien monimuotoisuutta kattaen kaikki elollisen luonnon tasot, kuten lajit, ekosysteemit ja geenit (Newbold ym., 2015). Se viittaa elämän monimuotoisuuteen maapallolla ja kuvailee erilaisten lajien, niiden geenien ja elinympäristöjen runsautta sekä niiden välistä vuorovaikutusta (Frankham ym., 2010: 534). Tästä syystä luonnonsuojelubiologian yksi keskeisimmistä tutkimusteemoista on ympäristön muokkaaminen (landscape modification), ja siitä aiheutunut elinympäristöjen pirstoutuminen (Fischer & Lindenmayer, 2007).

Pirstoutuminen vaikuttaa populaatioihin elinkykyyn demografisten ja geneettisten prosessien kautta vaikuttaen populaatioiden kokoon ja lajirunsauksiin (Gibbs, 2001; Fahrig, 2003). Herbener ym. (2012) osoittivat pirstoutumisen vaikutuksen populaatioiden kokoon. He huomasivat, että populaatioissa, jossa on logistista eli tiheyden säätelemää populaation kasvua ympäristön kantokyvyn suhteen, pirstoutuminen pienentää populaation kokoa. Herbener kollegoineen (2012) loivat näiden havaintojen perusteella teoreettisen perustan väitteelle, jonka mukaan elinympäristöjen pirstoutumisesta aiheutunut elinympäristöjen häviäminen vaikuttaa liikkuvien lajien (mobile organisms) runsauteen. He huomasivat, että yhtenäiset populaatiot ovat paljon runsaampia ja elinvoimaisempia kuin pirstoutuneet populaatiot.

Tässä kirjallisuuskatsauksessa 1) perehdyn pirstoutumisen demografisiin sekä geneettisiin vaikutuksiin. Tavoitteeni on selvittää 2) pirstoutumisen vaikutusmekanismeja luonnon monimuotoisuuteen. Työni lopussa 3) selvitän mahdollisia ratkaisuja pirstoutumisen aiheuttamiin haasteisiin.

## 2. Demografiset vaikutukset

Demografialla tarkoitetaan yleisessä kielessä väestötiedettä. Ekologian näkökulmasta demografia pitää sisällään populaation ominaisuuksia ja rakenteita sekä niissä tapahtuvia muutoksia. Demografiset parametrit (säilyvyys, lisääntyminen, emigraatio ja immigraatio) ovat prosesseja, jotka vaikuttavat populaation kokoon (Griffith ym., 2016), ja sitä kautta monimuotoisuuteen. Elinympäristölaikkujen määrä ja koko ovat isossa osassa pirstoutumisprosessia. Fahrig (2003) jakaa pirstoutumisen vaikutusmekanismit neljään luokkaan: (a) elinympäristöjen määrän väheneminen, (b) laikkujen määrän väheneminen, (c) laikkujen koon pieneneminen sekä (d) laikkujen isolaation lisääntyminen. Näillä tekijöillä on omat monimuotoiset vaikutusmekanisminsa demografisiin muuttujiin niihin normaalisti vaikuttavien tekijöiden, kuten esimerkiksi saalistuksen, lisääntymispaikan, tai ravinnonhankinnan suhteen (Fahrig, 2003).

### 2.1 Elinympäristöjen ja laikkujen määrän väheneminen

Pirstoutumisen aiheuttama elinympäristöjen ja laikkujen lukumäärän väheneminen vaikuttavat suoraan populaatioihin heikentämällä ympäristön kantokykyä. Tämä tarkoittaa sitä, että

pienempi elinympäristö pystyy ylläpitämään pienempää populaatiota (Hanski & Kalliola, 2007: 83). Pirstoutuneessa elinympäristössä jokin laji voi muun muassa vähentyä, esiintyä pienemmällä tiheydellä tai se voi olla kykenemätön lisääntymään (Fisher & Lindenmayer, 2007).

Pirstoutuneen elinympäristön säilyneillä alueilla on havaittu ympäristön laadun vaihtelun vähenemistä. Tämä seuraus ei välttämättä ole haitallinen, jos häviävät alueet ovat olleet huonolaatuisia. On kuitenkin huomattu, että hävinneet elinympäristöt ovat usein olleet monimuotoisia. Elinympäristöjen laatu ja lajiston monimuotoisuus ovat usein verrannollisia tuottavuuteen, ja juuri nämä tuottavimmat elinympäristöt häviävät helpoiten. (Hanski & Kalliola, 2007: 83)

Lajien kyky sopeutua pirstoutumiseen vaihtelee. Sopeutuminen tai sen puutos riippuvat lajin ekologisista vaatimuksista (Hanski & Kalliola, 2007: 117). Lajit, jotka ovat ympäristön suhteen spesialisteja, kärsivät pirstoutumisesta eniten, ja ovat täten hyvin alttiita muutoksille (Fahrig, 2003). Monet selkärangattomat ovat habitaattispecialisteja, esimerkiksi muurahaissiniisiipi (*Maculinea arion*) on yksi sellainen (Hanski & Kalliola, 2007: 117). Pienikokoisten lajien keskuudessa on enemmän habitaattispecialisteja, kun taas suurikokoisten lajien keskuudessa generalisteja. Elinympäristön suhteen generalisteja (habitat generalists) olevat lajit pystyvät elämään tietyn maiseman sisällä useissa erilaisissa ympäristöissä, vaikka ympäristöt eivät olisi lajille kaikista sopivimpia. Tällaisia generalisteja ovat esimerkiksi varikset (*Corvus corone*) (Andrén, 1999). Andrén (1992) havaitsi tutkimuksessaan, että varisten tiheys oli itseasiassa suurempi maisemissa, joissa oli sekoitus viljelysmaata ja metsää, kuin maisemissa, joita hallitsi joko viljelysmaa tai metsä.

## 2.2 Laikkujen koon pieneneminen

Suuren laikun pirstoutuminen pienemmiksi voi vaikuttaa alueella esiintyvien lajien määrään. Yleensä suurilla laikuilla on enemmän lajeja (Andrén, 1999). Tämä johtuu osittain siitä, että suurissa laikuissa on monipuolisempi elinympäristön kirjo (Hanski & Kalliola, 2007: 83), mutta se voi heijastaa myös demografisia muutoksia. Laikun koko vaikuttaa joidenkin lajien lisääntymiseen ja säilyvyyteen ja pienten laikkujen ominaisuudet eivät riitä ylläpitämään populaatioita. Pienillä laikuilla on usein pienet resurssit, joten siksi populaatiot pienenevät ja monimuotoisuus vähenee (Fischer & Lindenmayer, 2007). Tällöin populaation kasvukertoimet

ovat laikun koosta riippuvaisia eli pienten laikkujen populaatiot ovat usein nieluja ja suurten laikkujen populaatiot lähdepopulaatioita (Zanette, 2000). Pienissä laikuissa elävillä populaatiolla on suurempi sukupuuttoriski (Hanski & Kalliola, 2007: 155).

Jokaisella lajilla on omat elinympäristövaatimukset, jotka voivat olla yhteydessä laikun kokoon ja sen tarjoamiin resursseihin. Elinympäristöjen pirstoutumisella ja laikkujen pienenemisellä voi olla vaikutuksia eläinten käyttäytymiseen sekä vuorovaikutussuhteisiin, esimerkiksi lisääntymiskäyttäytyminen voi muuttua (Fischer & Lindenmayer, 2007). Linnuilla pirstoutuminen voi ilmetä muun muassa parittelukauden lyhenemisenä, munien vähenemisenä sekä parittelukäytöksen muutoksena. Myös muilla eläimillä on havaittu käyttäytymisen muutoksia, esimerkiksi levittäytymishaasteita, muuttuneita liikkumis- ja ääntelymalleja sekä häiritsevää ryhmäkäyttäytymistä. Kun lajien vuorovaikutussuhteet muuttuvat, saattaa se vaikuttaa muun muassa kilpailuun, saalistukseen, loisimiseen sekä mutualistisiin suhteisiin (Fischer & Lindenmayer, 2007).

Laikun koko voi vaikuttaa säilyvyyteen muun muassa heikentämällä ravinnon saatavuutta tai altistamalla saalislajeja saalistukselle (Fahrig, 2003). Esimerkkejä tästä löytyy muun muassa Suomesta. Metsätalouden lisääntyminen on yksi suurimmista uhista Suomessa eläville lajeille. Liito-orava (*Pteromys volans*) on yksi tunnetuimmista metsätalouden vaikutuksista kärsivistä lajeista. Metsä tarjoaa liito-oraville ruokailupaikan sekä suojaa saalistajilta. Metsätalouden seurauksena liito-oravien elinympäristölaikut pienenevät ja niiden isolaatio kasvaa (Lampila ym., 2009). Aikuisten liito-oravien säilyvyyden on havaittu heikkenevän metsälaikun pientyessä (Wistbacka, 2023). Metsälaikun tulisi olla vähintään neljän hehtaarin kokoinen, jotta laikku täyttää liito-oravan edellytykset ja niiden säilyvyys olisi kestävällä tasolla (Wistbacka, 2023).

Laikun koko vaikuttaa lajin esiintymiseen myös liikehdinnän kautta. Emigraatio on yleisempää pienistä laikuista kuin suurista (Hanski & Kalliola, 2007: 85). Esimerkiksi, Perämerellä pesivät etelänsuosirrit (*Calidris alpina schinzii*) levittäytyvät todennäköisemmin pienistä laikuista kuin suurista laikuista (Pakanen ym., 2017). Tämä voi johtua muun muassa siitä, että pienissä laikuissa on heikompi pesimämenestys kuin suurissa laikuissa (Oranen, 2021) tai siitä, että pienissä laikuissa on vähemmän potentiaalisia puolisoita (Pakanen ym., 2017).

Vastaavasti immigraatio on yleensä heikkoa pienissä laikuissa, koska sinne löydetään harvemmin tai siellä ei ole tarvittavia resursseja (Bowman ym., 2002). Tämä johtaa siihen, että pienissä laikuissa eläviin populaatioihin ei saavu pelastavaa immigraatiota. Lisäksi tyhjiä pieniä

laikkuja ei kolonisoida niin helposti, koska useat lajit käyttävät oman lajinsa edustajia apuna etsiessään sopivaa lisääntymisympäristöä (Ahlering & Faaborg, 2006).

Yllä kuvatut vasteet ovat lajikohtaisia. Laikkujen pirstoutuminen pienempiin ei aina aiheuta negatiivisia vaikutuksia pirstoutuvan alueen lajikirjossa. Yleensä nämä negatiiviset vaikutukset ilmenevät vasta, kun elinympäristöä on jäljellä 10–30 prosenttia alkuperäisestä ympäristöstä. (Andrén, 1999)

### 2.2.1 Reunavaikutus

Elinympäristöjen rajat ovat jyrkentyneet ihmistoiminnan vaikutuksesta. ”Normaalissa” tilanteessa eri luontotyyppien välillä vallitsee raja-alue, ekotoni, jossa ympäristöolot vähitellen muuttuvat. Pirstoutumisen seurauksena nämä raja-alueet häviävät. Tällaista jyrkentymistä on tapahtunut esimerkiksi nykyisissä talousmetsissä ja maatalousympäristöissä. Raja-alueet metsän ja niityn/pellon tai metsän ja hakkuualueen välillä ovat usein jyrkkiä. Kun nämä raja-alueet ja niiden eläimet sekä kasvit häviävät, haitalliset reunavaikutukset lisääntyvät. (Hanski & Kalliola, 2007: 156)

Yhtenä suurimpana pirstoutumisen aiheuttamana negatiivisena vaikutuksena voidaan pitää reunavaikutuksen lisääntymistä (Fahrig, 2003). Pirstoutuneella laikulla reunan määrä alueen kokonaispinta-alasta on suurempi kuin isoimmilla ja ”ehjillä” laikuilla. Varsinkin pienillä laikuilla reunavaikutus on hyvin merkittävä tekijä, sillä reunaympäristöissä on usein heikompi lisääntymismenestys (Hanski & Kalliola, 2007: 84, 170). Tästä yksi esimerkki on kahlaajien pesimämenestys Viron merenrannoilta. Kahlaajien pesät säilyvät Viron merenrantaniityillä sitä paremmin, mitä kauempana ne sijaitsevat metsän reunasta. Tämä johtuu siitä, että niiden tärkein pesärosvo, kettu (*Vulpes vulpes*), liikkuu enemmän metsän reunaympäristöissä ja rosvoavat kahlaajien pesiä lähempänä metsää kuin niityn keskiosaa tai rantaa (Kaasiku ym., 2022).

Kun reumat vievät ison osan laikusta, lisää se yksilöiden todennäköisyyttä poistua siltä. Yksilön poistuessa laikulta, puhutaan sen siirtyvän alueella, joka ei sisällä elinympäristöjä. Tätä aluetta kutsutaan matriisiksi (matrix). Pirstoutuneilla alueilla matriisilla käytetty aika kasvaa, ja tämä voi lisätä yksilöiden kuolleisuutta sekä heikentää lisääntymistä (Fahrig, 2003). Laikun ollessa pieni, yksilö todennäköisemmin osuu reuna-alueella, ja näin vahingossa tai tarkoituksella poistuu laikulta. Pienen laikun paikallispopulaatio saattaa hävitä, jos laikulta poismuutto on niin



vilkasta, ettei populaation luontainen kasvu riitä korvaamaan poismuuton aikaansaamaa menetystä (Hanski & Kalliola, 2007: 84, 170).

## 2.3 Laikkujen isolaation lisääntyminen

Isolaatiolla tarkoitetaan laikkujen eristäytyneisyyttä toisistaan. Mitä eristäytyneempi laikku on, sitä vähemmän käytettävissä olevia elinympäristöjä laikun ympärillä on. Yleensä isolaatiota mitataan laikkujen etäisyydellä toisistaan, ja voimakas isolaatio vaikuttaa lähes aina negatiivisesti populaatioihin. (Fahrig, 2003)

Isolaation vaikutus on lajikohtainen. Yleensä lajit, joilla on rajoittunut liikkumistapa, säännölliset liikkumistottumukset tai tarve asettua tietyn tyyppiselle elinalueelle, kärsivät isolaatiosta ensimmäisenä. Lajit säilyvät pirstoutuneella alueella niin kauan, kun elinalueet ovat riittävän suuria ja sieltä löytyy ruokailu-, lepo- ja suojapaikkoja. Jos elinolosuhteet heikkenevät tarpeeksi ja alueen isolaatio kasvaa suureksi, osa alueen lajeista häviää tai korvautuu uusilla lajeilla. (Väre & Krisp, 2005)

Liikkuvat lajit eivät välttämättä koe isolaation vaikutuksia, ellei elinympäristö ole todella pirstoutunut. Kun jokin elinympäristö on jo valmiiksi pahasti pirstoutunut, pirstoutumisen lisääntyminen johtaa laikkujen välisten etäisyyksien eksponentiaaliseen kasvuun. Niinpä maisemissa, joissa elinympäristö on pahasti pirstoutunut, laikkujen alueellinen järjestäytyminen on erittäin tärkeässä osassa. Laikun koon ja isolaation vaikutukset riippuvat paitsi alkuperäisen elinympäristön osuudesta maisemassa, myös ympäröivien elinympäristöjen soveltuvuudesta. (Andrén, 1999)

### 2.3.1 Kytkeytyneisyys

Erillisen paikallispopulaation tai elinympäristölaikun kytkeytyneisyyden avulla pystytään selvittämään, kuinka todennäköistä tulomuutto lähellä olevista populaatioista on tarkasteltavaan populaatioon tai laikkuun. Kytkeytyneisyyteen vaikuttaa maisemarakenne (structural connectivity) sekä lajin ominaisuudet. Maisemarakenteella kuvataan maiseman maantieteellisiä piirteitä sekä niiden etäisyyksiä toisistaan, kun taas lajin ominaisuudet kuvaavat lajin ja sen geenien migraatiokykyä maisemassa (functional connectivity). (Hanski & Kalliola, 2007: 72; Crooks & Sanjayan, 2006: 3)

Kytkeytyneisyyttä voidaan pitää isolaation vastakohtana. Kytkeytyneisyys on tärkeässä roolissa populaatioiden selviytymisessä ja monimuotoisuudessa, sillä se riippuu lajien liikkumisesta (Fischer & Lindenmayer, 2007; Taylor ym., 1993). Jos jollakin laikulla on alhainen kytkeytyneisyys, tulomuuttoa ei tapahdu (Hanski, 2015). Lähde- ja nielupopulaatioiden dynamiikka on täten vahvasti riippuvainen kytkeytyneisyydestä. Kun nielu on yhden tai useamman lähteen kytköksessä, se paremmin ”vetää puoleensa” yksilöitä kuin ”huonosti” kytkeytynyt nielu. Tämä periaate pätee myös lähteiden kanssa, eli hyvin kytkeytyneestä lähteestä yksilöt todennäköisemmin siirtyvät nieluihin kuin ”huonosti” kytkeytyneestä (Taylor ym., 1993).

### 2.3.2 Liikkeet

Isolaatio vaikuttaa laikkujen väliseen liikehdintään. Lajien eri ominaisuudet määrittävät, kuinka paljon, ja millä tavalla isolaatio vaikuttaa niihin. Jotkin lajit, esimerkiksi lapintiira (*Sterna paradisaea*), saattavat liikkua vuoden aikana kymmeniä tuhansia kilometrejä, kun taas jotkin lajit, esimerkiksi osa hyönteisistä, vain muutamia metrejä (Crooks & Sanjayn, 2006: 157). Liikkumiseen vaikuttaa myös liikkumisreitit, joihin puolestaan vaikuttavat muun muassa sää, vuodenaika, ravinnon satavuus sekä häiriötekijät. Ihmisen läheisyys, asutus ja tiet ohjaavat lajeja syrjäisille alueille, jotta häiriöitä olisi mahdollisimman vähän. Lisäksi maaston muodot, vesistöt sekä suojaisuus ohjaavat lajeja, ja jos ympäristöolosuhteet pysyvät samoina, lajit usein ohjautuvat samalle reitille (Kiljunen, 2017).

Jokaisella lajilla on oma elinkiertoonsa. Elinkierto voi koostua esimerkiksi yksilönkehityksen eri vaiheista, lisääntymisestä, elinajasta, lepovaiheista sekä leviämismekanismeista. Elinkierto voi sisältää muun muassa vuodenaikaan tai lisääntymiseen sidonnaista liikkumista. Yhtenäisessä elinympäristössä menestyvät hyvin erilaiset elinkierrot kuin pirstoutuneessa elinympäristössä. Pirstoutumisen seurauksena lajien on täytynyt sopeuttaa elinkiertoaan uuteen ympäristöön (Hanski & Kalliola, 2007: 33; Crooks & Sanjayn, 2006: 157). Pirstoutuminen usein vaikuttaa monimutkaisia elinkiertoja omaaviin lajeihin. Esimerkkinä tästä on sukkulamato (*Hedruris wogwogensis*), jonka elinkierto koostuu useasta isännästä. Jos isäntälajien kanta romahtaa, vaikuttaa se heti sukkulamadon elinkiertoon sekä kantaan (Bitters ym., 2022).

Vaikka isolaatio vaikuttaa eniten lajeilla, joiden liikkuminen on vaikeaa, voi se vaikuttaa myös liikkuviin lajeihin, esimerkiksi lintuihin. Etelänsuosirri (*Calidris alpina schinzii*) on yksi niistä

lukuisista lajeista, joiden elinkierto on kuuluu levittäytyminen syntymäpaikasta ensimmäiseen lisääntymispaikkaan (natal dispersal). Tällä levittäytymisellä yritetään välttää muun muassa sukusiitosta. Kasvava isolaatio on hankaloittanut etelänsuosirrien siirtymistä laikusta toiseen ja lisännyt sukusiitoksen määrää. (Blomqvist ym., 2010; Pakanen ym., 2017)

Elinympäristöjen pirstoutuessa ja hävitessä, lajien on täytynyt sopeutua muuttuvaan ympäristöön. Tästä käytetään nimitystä 'evolutiivinen vaste'. Pirstoutumisen aiheuttamaa vastetta on tutkittu jonkin verran. Hanskin (2007: 139) mukaan todennäköisin evolutiivinen vaste elinympäristöjen pirstoutumiselle ja häviämislle on muutos liikehdinnässä. Liikehdintä on lajien pitkäaikaisen säilymisen kannalta välttämätöntä (Hanski & Kalliola, 2007: 139). Muutos liikehdinnässä voi tarkoittaa esimerkiksi navigaatio- ja liikkumiskyvyn kehittymistä ja parantumista (Janin ym., 2012).

### 3. Geneettiset vaikutukset

Ympäristöt muuttuvat jatkuvasti. Jotta muuttuvissa ympäristöissä elävät populaatiot pystyvät sopeutumaan muutoksiin tarvitaan geneettistä monimuotoisuutta. Geneettisellä monimuotoisuudella tarkoitetaan jonkin tietyn ryhmän, esimerkiksi populaation, alleelien ja genotyyppien vaihtelua. Geneettinen monimuotoisuus on lajien tulevaisuuden kannalta elintärkeää, sillä se vaikuttaa vahvasti lajien sopeutumiskykyyn. On huomattu, että kaikista uhanalaisimmilla lajeilla geneettinen monimuotoisuus on heikentynyt. (Frankham ym., 2010: 46, 47, 68)

Pirstoutuminen vaikuttaa populaatioiden geneettiseen monimuotoisuuteen. Pirstoutumisen aikaansaamat laikut ja niiden välinen isolaatio vaikuttavat suoraan populaatioiden välisiin etäisyyksiin. Pirstoutuneiden populaatioiden välillä voidaan havaita sekä lisääntynyttä että heikentynyttä geenivirtaa, riippuen populaatioiden koosta ja sijainnista (Keyghobadi, 2007). Varsinkin pienet populaatiot kärsivät pirstoutumisen aiheuttamista geneettisistä vaikutuksista. Tämä ilmenee muun muassa heikentyneenä kykynä lisääntyä ja selvitä hengissä, geneettisen monimuotoisuuden vähenemisenä, vaikeutena sopeutua uusiin ympäristöihin, geenivirran hidastumisena sekä mutaatioiden kertymisena (Crooks & Sanjayan, 2006: 72). Pirstoutuminen voidaan nähdä hyvänä asiana geenien kannalta, jos paikalliset populaatiot ovat tarpeeksi pieniä suorittamaan liikehdintää alueiden välillä, mutta tarpeeksi suuria, jotta satunnaista sukupuuttoa ei pääse tapahtumaan (Gibbs, 2001).

Pirstoutumisen aiheuttamia geneettisiä seurauksia pystytään mittaamaan efektiivisen populaatiokoon avulla. Se voidaan määrittää monella eri tapaa, ja yksi näistä keinoista on populaation vertaaminen ”ihannepopulaatioon” (Hanski & Kalliola, 2007: 136). ”Ihannepopulaatiossa jälkeläissukupolven jokainen alleeli on yhtä suurella ja toisistaan riippumattomalla todennäköisyydellä peräisin kumman tahansa vanhemman alleelistä” kuvailee Ilkka Hanski (2007: 136). Eli satunnaisten tekijöiden vaikutus populaation geneettiseen koostumukseen on sitä suurempi, mitä pienempi populaation geneettinen koko on.

### 3.1 Geenivirta

Pirstoutumisen aikaansaamat geneettiset vaikutukset riippuvat kriittisesti geenivirrasta. Geenivirta puolestaan riippuu laikkujen määrästä ja etäisyydestä, populaation rakenteesta sekä lajin levittäytymiskyvystä. Populaatioissa, joissa geenivirtaa ei tapahdu, on kohonnut sukupuuttoriski. Jos geenivirtaa puolestaan tapahtuu laikkujen ja populaatioiden välillä, vähentää se pirstoutumisen aiheuttamia negatiivisia vaikutuksia (Frankham ym., 2010: 327, 334). Jo muutama tulomuuttaja sukupolven aikana voi pelastaa populaation sukupuutolta. Nämä tulomuuttajat tuovat populaatioon geneettistä vaihtelua, mikä vähentää sukusiittoisuutta, ja täten auttaa populaatioita pysymään hengissä (Couvet, 2002; Hanski & Kalliola, 2007: 138). Geenivirta on täten avainasemassa lajien säilyvyydessä ja monimuotoisuuden ylläpitämisessä.

Lukuisat populaatiot kärsivät geenivirran hidastumisesta tai katkeamisesta (Crooks & Sanjayan, 2006: 83). Esimerkiksi Yhdysvaltojen kaakkoisosissa elävä pihkatikka (*Leuconotopicus borealis*) on elinympäristöjen pirstoutumisen ja häviämisen takia joutunut uhanalaisten lajien listalle. Se elää nykyään pirstoutuneilla ja eristäytyneillä laikuilla, joissa on huono kytkeytyneisyys sekä geenivirta. Nämä populaatiot ovat siis sekä fyysisesti että geneettisesti eristäytyneitä, mikä heikentää lajin geneettisen vaihtelun määrää (Crooks & Sanjayan, 2006: 83).

Lintujen lisäksi monet muutkin eläinryhmät kärsivät geenivirran vähenemisestä. Monet lohikalat, esimerkiksi taimen (*Salmo trutta*), ovat hyvin herkkiä pirstoutumiselle. Horreo kollegoinea (2011) tutkivat taimenpopulaatioita Etelä-Euroopassa neljällä eri jokialueella. He huomasivat, että pirstoutumisen myötä taimenpopulaatioiden välille on muodostunut liikkumisesteitä, jotka estävät geenivirran ja aiheuttavat populaatioissa sukusiitosta sekä satunnaisajautumista (Horreo ym., 2011).

### 3.2 Satunnaisajautuminen

Satunnaisajautuminen (genetic drift) on prosessi, jonka seurauksena populaation alleelifrekvenssit muuttuvat stokastisesti sukupolvesta toiseen. Alleelifrekvenssien muuttuminen johtuu sukusolujen sattumanvaraisesta järjestäytymisestä (Miles ym., 2019). Satunnaisajautuminen vaikuttaa suuresti varsinkin pienissä populaatioissa, joten pirstoutumisen myötä satunnaisajautumisen vaikutukset korostuvat. Yleisimpiä satunnaisajautumisen seurauksia pienissä populaatioissa ovat sattumanvaraiset muutokset alleelifrekvensseissä jokaisen sukupolven aikana, geneettisen monimuotoisuuden väheneminen sekä tiettyjen alleelien kertyminen (Frankham ym., 2010: 178).

Rivera-Ortiz ja hänen kollegansa (2015) tutkivat pirstoutumisen geneettisiä vaikutuksia tetrapodeihin eli nelijalkaisten ryhmän lajeihin. He huomasivat, että pirstoutuminen vähentää geneettistä monimuotoisuutta nelijalkaisten populaatioissa. Pienissä populaatioissa havaittiin satunnaisajautumisen aiheuttamien vaikutusten lisääntymistä. Jos populaatioiden välillä ei pystytä säilyttämään riittävää geenivirtaa, satunnaisajautumisen seurauksena populaatioiden geneettinen monimuotoisuus vähenee. Satunnaisajautumisen vaikutuksia huomattiin varsinkin sammakkoeläimissä, sillä ne ovat lyhytikäisiä ja vähän liikkuvia eläimiä.

### 3.3 Sukusiitos

Sukusiitos tarkoittaa sukua olevien yksilöiden pariutumista, esimerkiksi sisarusten keskenään saamat jälkeläiset ovat sukusiitoksen tulosta. Sukusiitos lisää homotsygoottisuutta ja altistaa haitallisille alleeleille. Kun jonkin tietyn geenin lokuksessa on kaksi samanlaista alleelia, on yksilö sen lokuksen perusteella homotsygootti. Heterotsygootilla nämä alleelit ovat erilaisia keskenään. Homotsygoottisuus voi saada aikaan esimerkiksi haitallisten alleelien ilmentymistä. (Frankham ym., 2010: 48, 254, 255)

Sukusiitos on haitaksi populaatiolle, sillä se heikentää lisääntymismenestystä. Tutkittaessa 44:ää nisäkäs populaatiota, huomattiin sukusiitoksen lisäävän jälkeläisten kuolleisuutta 41 populaatiossa. Nuorten yksilöiden eloonjäämistodennäköisyys laski keskimäärin 33 prosentilla, kun yksilöiden vanhemmat olivat sisaruksia keskenään. Sukusiitos nostaa sukupuuttoriskiä heikentämällä demografisia tekijöitä. Pienissä populaatioissa sukusiitosta ei pystytä välttämään, sillä kaikista yksilöistä tulee lopulta sukulaisia keskenään. (Frankham ym., 2010: 256, 278)

Täpläverkkoperhonen (*Melitaea cinxia*) on yksi niistä monista lajeista, jotka kärsivät pirstoutumisen aiheuttamasta sukusiitoksesta. Saccheri ym. (1998) tutkivat 42:ta perhospopulaatiota Suomessa vuosina 1995–1996. Näistä populaatioista 35 selvisi vuoden 1996 syksyyn, loput seitsemän kuolivat sukupuuttoon. Sukupuuttoriski oli korkeampi populaatioilla, joiden heterotsygoottisuus oli matala. Tulosten perusteella 26 prosenttia sukupuuttoriskistä aiheutuu sukusiitoksesta.

## 4. Pirstoutumisen hallinta ja suojele

Elinympäristöjen pirstoutuminen ja häviäminen on luonnonsuojelun tärkein huolen aihe, sillä se on suurin syy lajien ja populaatioiden sukupuutolle (Hanski & Kalliola, 2007: 224). Kun suunnitellaan lajien suojelutoimia ja suojelualueiden valintaa, on otettava huomioon elinympäristöjen pirstoutumisen ja häviämisen, alueellisen kytkeytyneisyyden sekä ilmastonmuutoksen yhteisvaikutukset. Lisäksi elinympäristöjen ennallistaminen on avainasemassa, sillä tiettytyyppisten elinympäristöjen pirstoutuminen ja vähäisyys on myös yksi syy lajien uhanalaisuudelle (Hanski & Kalliola, 2007: 224, 228, 232).

### 4.1 Suojelutoimenpiteet ja niiden tehokkuus

Luonnon monimuotoisuutta pyritään suojelemaan globaalilla ja paikallisella tasolla erilaisten lakien, sopimusten ja tavoitteiden avulla. Suomessa maankäytönsuunnittelun lainsäädäntö on avainasemassa luonnon huomioonottamisessa. Tähän lainsäädäntöön vaikuttavat muun muassa Euroopan Unionin lainsäädännön velvoitteet, maankäyttö-, rakennus- ja luonnonsuojelulaki sekä erilaiset kansainväliset sopimukset (Väre & Krisp, 2005). Suomessa on voimassa biologista monimuotoisuutta koskeva yleissopimus (78/1994), jonka tarkoituksena pyrkiä suojelemaan biologista monimuotoisuutta erilaisin keinoin. Sopimuksessa mainitaan muun muassa, kuinka tärkeää on pystyä ennakoimaan, ehkäisemään ja torjumaan monimuotoisuuden merkittävän häviämisen ja vähenemisen lähteet. Sopimuksen tavoitteena on myös edistää kansainvälistä, alueellista ja maailmanlaajuista yhteistyötä valtioiden, valtiollisten järjestöjen ja kansalaisyhteiskunnan välillä monimuotoisuuden suojelussa.

Laikkujen välistä kytkeytyneisyyttä ja sen lisäämistä pidetään usein yhtenä tärkeimpänä pirstoutumisen hallinnan keinona. Haddad kollegoineen (2015) korostivat, että maisemien

kytkeytyneisyyden parantamiseen tähtäävät suojelu- ja palauttamistoimenpiteet ovat välttämättömiä lajien sukupuuttoasteen vähentämiseksi ja ekosysteemipalveluiden ylläpitämiseksi. Kun laikkujen kytkeytyneisyys kasvaa, geenivirta tehostuu ja paikallinen sukupuuttoriski laskee. Kytkeytyneisyyden lisääminen saattaa aiheuttaa negatiivisiaakin vaikutuksia populaatioille, esimerkiksi nielu-lähde-dynamiikan muutoksia, taudinaiheuttajien nopeutunutta leviämistä sekä alueiden valloittajien lisääntymistä, mutta positiivisia vaikutuksia on huomattu olevan enemmän kuin negatiivisia (Crooks & Sanjayan, 2006: 451). Esimerkiksi Cushmanin ja hänen kollegoidensa (2016) tutkimus paljasti, että leijonapopulaatioiden (*Panthera leo*) kytkeytyneisyyden parantaminen suojelualueiden välillä vähentää populaation hajoamista ja ylläpitää geneettistä monimuotoisuutta.

Ekologinen verkosto on suuressa roolissa kytkeytyneisyyden parantamisessa, sillä se tarjoaa elinympäristöjä erilaisille lajeille sekä helpottaa niiden liikkumista ja levittäytymistä (Väre & Krisp, 2005). Ekologinen verkosto muodostuu luonnon ydinalueista sekä ekologisista yhteyksistä eli käytävistä. Ydinalueet voivat olla esimerkiksi yhtenäisiä laajoja metsäalueita, joihin ihmisen vaikutus on vähäinen tai kaupunkiympäristössä puistoja ja metsäalueita, jotka pystyvät tarjoamaan lajeille pysyviä elinympäristöjä (Väre & Krisp, 2005). Ekologisten käytävien avulla lajit pystyvät siirtymään näiden alueiden välillä. Käytävinä voivat toimia esimerkiksi metsäkäytävät ja -ketjut, viheryhteydet sekä joutomaat (Väre & Krisp, 2005). Esimerkiksi sammakkoeläinten liikkumista on parannettu tietunneleiden avulla (Matos ym., 2017). Luonnonsuojelijat ja suojelubiologit ovat olleet hyvin kiinnostuneita ekologisten käytävien lisäämisestä, sillä teoriassa käytävien perustaminen on edullinen toimenpide pirstoutumista vastaan. Metsähallituksen alue-ekologisissa suunnitelmissa ekologisilla käytävillä onkin hyvin olennainen rooli (Hanski & Kalliola, 2007: 134).

Vuonna 2019 arvioitiin, että maapallon maapinta-alasta 15 prosenttia on suojeltu. Tämä luku pitäisi pyrkiä nostamaan 50 prosenttiin. Tutkittaessa luonnontilaisia alueita huomattiin, että 56 prosentilla maapinta-alasta, pois lukien ikirouta ja lumi, on alhainen ihmisen vaikutus. Tämän perusteella on ehdotettu, että suojelustoimia täytyisi kohdistaa juuri näihin “ihmisen koskemattomiin” alueisiin. (Jacobson ym., 2019)

Eri lajit käyttävät hyvin erilaisia elinympäristöjä. Toiset lajit vaativat esimerkiksi enemmän tilaa ja resursseja kuin toiset. Tämä on tärkeää huomioida suojelutoimenpiteissä, sillä jotta jotakin tiettyä aluetta voidaan suojella, täytyy ensin olla tiedossa pirstoutumisesta eniten kärsivät lajit. Lajitiedon avulla pystytään määrittämään, kuinka paljon tiettyjä elinympäristöjä

tarvitaan, jotta suojeleminen on tehokasta. On lisäksi tärkeää suojella paljon toisistaan eroavia ympäristötyyppejä, sillä useiden lajien elinkiertoon kuuluu elinympäristön vaihdos. (Fahrig ym., 2019)

Laikun koon vaikutuksista ekologiseen arvoon on kiistelty jonkin verran. Laajalle levinnyt oletus on ollut, että pienillä laikuilla on matalampi ekologinen arvo verrattuna isompiin laikkuihin kokonaispinta-alan ollessa sama. Lenore Fahrig on kuitenkin vastustanut tätä väitettä, sillä hänen mukaansa ei ole olemassa empiiristä näyttöä tukemaan kyseistä väitettä. Suuria laikkuja suojellaan paljon matalammalla kynnyksellä, ja pienet laikut jätetään ”oman onnen nojaan”. Esimerkiksi monet pienet kosteikkoalueet sekä metsät jätetään herkästi suojelematta. Tämä suojeleminen puutos on johtanut luonnontilaisten laikkujen kumulatiiviseen eroosioon. Jotta pirstoutuminen sekä monimuotoisuuden väheneminen saadaan pysäyttämään, täytyy pienien laikkujen tärkeys saada yleiseen tietoisuuteen. Suojelubiologiassa ei voida oikeuttaa pienten laikkujen unohtamista, sillä kaiken tasoisella ympäristön häviämällä on ekologiset seurauksensa (Fahrig ym., 2019). Suojelualueiden suunnittelussa ja valinnassa on täten otettava huomioon, mikä on lajikoostumuksen alueellinen vaihtelu ja kuinka nopeasti populaation häviämiskatko saadaan pienentämään elinympäristölaikun kokoa kasvattamalla. Nykyaikaiset suojelualueiden valintamenetelmät pyrkivät ratkaisemaan, millaiset suojelualueet kykenevät säilyttämään elinvoimaiset kannat tulevaisuudessa, sen sijaan, että ainoastaan maksimoitaisiin alueilla tällä hetkellä esiintyvien lajien lukumäärä (Hanski & Kalliola, 2007: 145).

## 5. Pohdinta ja johtopäätökset

Pirstoutuminen aiheuttaa elinympäristöjen määrän vähenemistä, laikkujen pientymistä sekä isolaatiota laikkujen välillä, ja on täten yksi pääsyistä luonnon monimuotoisuuden heikkenemiselle (Andrén, 1994; Horreo ym., 2011). Pirstoutumisen seurauksena populaatiot hajoavat pienempiin osiin, mikä vähentää geneettistä monimuotoisuutta ja lisää sukupuuttoriskiä. Tämä heijastuu erityisesti pienillä laikuilla eläviin populaatioihin (Crooks & Sanjayan, 2006: 72). Lisäksi reunavaikutuksen lisääntyminen ja kytkeytyneisyyden väheneminen ovat merkittäviä tekijöitä, jotka vaikeuttavat lajien selviytymistä pirstoutuneissa elinympäristöissä (Fahrig, 2003). Pirstoutumisen vaikutukset ovat täten todella laajoja, ja ne ulottuvat populaatioiden ekologiaan, demografiaan sekä genetiikkaan.



Lukuisten tutkimusten valossa on selvää, että elinympäristöjen pirstoutumisen aiheuttamat haasteet ja vaikutukset vaativat aktiivisia toimia. Suojelutoimenpiteet, kuten luonnonsuojelualueiden perustaminen, elinympäristöjen ennallistaminen ja ekologisten käytävien luominen, ovat avainasemassa luonnon monimuotoisuuden säilyttämisessä (Fischer & Lindenmayer, 2007). Lisäksi on tärkeää lisätä tietoisuutta pienten laikkujen sekä erilaisten elinympäristöjen merkityksestä luonnon monimuotoisuuden kannalta ja varmistaa niiden suojele (Fahrig ym., 2019).

Pirstoutumisen hallinta ja suojele ovat monimutkaisia tehtäviä, joissa on otettava huomioon lukuisia ekologisia, demografisia ja geneettisiä tekijöitä. Tulevaisuuden suojelutoimien tulisi perustua tieteelliseen näyttöön ja kattavaan ymmärrykseen pirstoutumisen vaikutusmekanismeista. On myös tärkeää, että suojelutoimenpiteet räätälöidään kohdealueiden erityistarpeiden mukaisesti. Fischer ja Lindenmayer (2007) ovat ehdottaneet monia mahdollisia tutkimusaiheita pirstoutumiseen liittyen. Lajitason levittäytymisprosessit, selkärangattomien ja kasvien kokemat vaikutukset sekä luonnon monimuotoisuus täysin muunnelluissa ympäristöissä ovat aiheita, jotka tarvitsevat lisätutkimusta pirstoutumisen saralla.

Yhteenvetona voidaan todeta, että elinympäristöjen pirstoutuminen on merkittävä uhka luonnon monimuotoisuudelle, ja sen torjumiseksi tarvitaan kattavia suojelutoimenpiteitä ja yhteistyötä eri sektoreiden välillä. Mielestäni tämä aihe on hyvin tärkeä nykypäivän suojelubiologiassa ja luonnonsuojelussa, ja sen vakavuuden ja laajuuden tietämystä täytyisi lisätä kaikkialla maailmassa. Pirstoutumisen hallinta ja luonnonsuojele on otettava vakavasti, jotta luonnon monimuotoisuus saadaan säilytettyä tuleville sukupolville.

## Lähdeluettelo

- Ahlering, M. A., & Faaborg, J. (2006). The Auk avian habitat management meets conspecific attraction: If you build it, will they come? Teoksessa *Perspectives in ornithology A Quarterly Journal of Ornithology* (Vsk. 123, Numero 2).  
<https://academic.oup.com/auk/article/123/2/301/5562556>
- Andren, H. (1992). Corvid density and nest predation in relation to forest fragmentation: a landscape perspective. *Ecology*, 73(3). <https://doi.org/10.2307/1940158>
- Andren, H. (1999). Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *NCASI Technical Bulletin*, 781 I, 12–13. <https://doi.org/10.2307/3545823>

- Bitters, M. E., Meyers, J., Resasco, J., Sarre, S. D., Tuff, K. T., & Davies, K. F. (2022). Experimental habitat fragmentation disrupts host–parasite interaction over decades via life-cycle bottlenecks. *Ecology*, *103*(9). <https://doi.org/10.1002/ecy.3758>
- Biologista monimuotoisuutta koskeva yleissopimus (78/1994).
- Blomqvist, D., Pauliny, A., Larsson, M., & Flodin, L. Å. (2010). Trapped in the extinction vortex? Strong genetic effects in a declining vertebrate population. *BMC Evolutionary Biology*, *10*(1). <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-33>
- Bowman, J., Cappuccino, N., & Fahrig, L. (2002). *Patch Size and Population Density: the Effect of Immigration Behavior*. <http://www.consecol.org/vol6/iss1/art9>
- Couvet, D. (2002). Deleterious effects of restricted gene flow in fragmented populations. *Conservation Biology*, *16*(2), 369–376. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.99518.x>
- Crooks Kevin, & Sanjayan M. (2006). Connectivity Conservation. Teoksessa *Connectivity Conservation*. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511754821>
- Cushman, S. A., Elliot, N. B., Macdonald, D. W., & Loveridge, A. J. (2016). A multi-scale assessment of population connectivity in African lions (*Panthera leo*) in response to landscape change. *Landscape Ecology*, *31*(6), 1337–1353. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0292-3>
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. Teoksessa *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* (Vsk. 34, ss. 487–515). Annual Reviews Inc. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Fischer, J., & Lindenmayer, D. B. (2007). Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, *16*, 265–280. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00287.x>
- Frankham, R., Ballou, J. D., & Briscoe, D. A. (2010). Introduction to Conservation Genetics. Teoksessa *Introduction to Conservation Genetics*. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511809002>
- Gibbs, J. P. (2001). Demography versus habitat fragmentation as determinants of genetic variation in wild populations. Teoksessa *Biological Conservation* (Vsk. 100, Numero 1, ss. 15–20). [www.elsevier.com/locate/biocon](http://www.elsevier.com/locate/biocon)
- Griffith, A. B., Salguero-Gómez, R., Merow, C., & McMahon, S. (2016). Demography beyond the population. *Journal of Ecology*, *104*(2), 271–280. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12547>
- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., Lovejoy, T. E., Sexton, J. O., Austin, M. P., Collins, C. D., Cook, W. M., Damschen, E. I., Ewers, R. M., Foster, B. L., Jenkins, C. N., King, A. J., Laurance, W. F., Levey, D. J., Margules, C. R., ... Townshend, J. R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, *1*(2). <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>
- Hanski, I., & Kalliola, I. (2007). Kutistuva maailma: Elinympäristöjen häviämisen populaatioekologiset seuraukset. Gaudeamus.

- Hanski, I. (2015). Habitat fragmentation and species richness. Teoksessa *Journal of Biogeography* (Vsk. 42, Numero 5, ss. 989–993). <https://doi.org/10.1111/jbi.12478>
- Herbener, K. W., Tavener, S. J., & Hobbs, T. T. (2012). The distinct effects of habitat fragmentation on population size. *Theoretical Ecology*, 5(1), 73–82. <https://doi.org/10.1007/s12080-010-0097-6>
- Horreo, J. L., Martinez, J. L., Ayllon, F., Pola, I. G., Monteoliva, J. A., Héland, M., & Garcia-Vazquez, E. (2011). Impact of habitat fragmentation on the genetics of populations in dendritic landscapes. *Freshwater Biology*, 56(12), 2567–2579. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2011.02682.x>
- Jacobson, A. P., Riggio, J., M. Tait, A., & E. M. Baillie, J. (2019). Global areas of low human impact ('Low Impact Areas') and fragmentation of the natural world. *Scientific Reports*, 9(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-50558-6>
- Janin, A., Léna, J. P., & Joly, P. (2012). Habitat fragmentation affects movement behavior of migrating juvenile common toads. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(9), 1351–1356. <https://doi.org/10.1007/s00265-012-1390-8>
- Kaasiku, T., Rannap, R., & Männil, P. (2022). Predation-mediated edge effects reduce survival of wader nests at a wet grassland-forest edge. *Animal Conservation*, 25(5), 692–703. <https://doi.org/10.1111/acv.12774>
- Keyghobadi, N. (2007). The genetic implications of habitat fragmentation for animals. Teoksessa *Canadian Journal of Zoology* (Vsk. 85, Numero 10, ss. 1049–1064). <https://doi.org/10.1139/Z07-095>
- Kiljunen, J. (2017). Ekologiset käytävät. Suomen luonnonsuojeluliitto. <https://www.sll.fi/app/uploads/sites/89/2018/10/Ekologisetk%C3%A4yt%C3%A4v%C3%A4t-Ima-Hiitola-2017.pdf>
- Lampila, S., Wistbacka, R., Mäkelä, A., & Orell, M. (2009). Survival and population growth rate of the threatened siberian flying squirrel (*pteromys volans*) in a fragmented forest landscape. *Ecoscience*, 16(1), 66–74. <https://doi.org/10.2980/16-1-3184>
- Matos, C., Petrovan, S., Ward, A. I., & Wheeler, P. (2017). Facilitating permeability of landscapes impacted by roads for protected amphibians: Patterns of movement for the great crested newt. *PeerJ*, 2017(2). <https://doi.org/10.7717/peerj.2922>
- Miles, L. S., Rivkin, L. R., Johnson, M. T. J., Munshi-South, J., & Verrelli, B. C. (2019). Gene flow and genetic drift in urban environments. Teoksessa *Molecular Ecology* (Vsk. 28, Numero 18, ss. 4138–4151). Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1111/mec.15221>
- Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S. L. L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R. A., Börger, L., Bennett, D. J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., De Palma, A., Díaz, S., Echeverria-Londoño, S., Edgar, M. J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M. L. K., Alhusseini, T., ... Purvis, A. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520(7545), 45–50. <https://doi.org/10.1038/nature14324>

- Oranen, M. (2022). Habitaattilaikun koon vaikutus etelänsuosirrin (*Calidris alpina schinzii*) pesä- ja poikassäilyvyyteen [pro gradu -työ, Oulun yliopisto]. JULTIKA Oulun yliopiston julkaisuarkisto. <http://jultika.oulu.fi/Record/nbnfioulu-202201181063>
- Pakanen, V. M., Koivula, K., Flodin, L. Å., Grissot, A., Hagstedt, R., Larsson, M., Pauliny, A., Rönkä, N., & Blomqvist, D. (2017). Between-patch natal dispersal declines with increasing natal patch size and distance to other patches in the endangered Southern Dunlin *Calidris alpina schinzii*. *Ibis*, *159*(3), 611–622. <https://doi.org/10.1111/ibi.12463>
- Rivera-Ortiz, F. A., Aguilar, R., Arizmendi, M. D. C., Quesada, M., & Oyama, K. (2015). Habitat fragmentation and genetic variability of tetrapod populations. *Animal Conservation*, *18*(3), 249–258. <https://doi.org/10.1111/acv.12165>
- Saccheri, I., Kuussaari, M., Kankare, M., Vikman, P., Fortelius, W., & Hanski, I. (1998). Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature*, *392*, 491–494. <https://doi.org/https://doi.org/10.1038/33136>
- Taylor P, Fahrig L, Henein K, & Merriam G. (1993). Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, *68*(3), 571–573. <https://doi.org/https://doi.org/10.2307/3544927>
- Väre, S., & Krisp, J. (2005). Ekologinen verkosto ja kaupunkien maankäytön suunnittelu. Suomen Ympäristö 780: 1–52. Ympäristöministeriö.
- Wistbacka, R. (2023). *Monitoring and conservation of endangered Siberian flying squirrel (Pteromys volans) populations: implications for sustainable forest management* [väitöskirja, Oulun yliopisto]. JULTIKA Oulun yliopiston julkaisuarkisto. <https://oulurepo.oulu.fi/handle/10024/46289>
- Zanette, L. (2000). Fragment size and the demography of an area-sensitive songbird. *Journal of Animal Ecology*, *69*(3), 458–470. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2000.00408.x>

Tämän opinnäytetyön suunnittelussa ja kirjoittamisessa käytin OpenAI:n ChatGPT-ilmaisversiota joidenkin käsitteiden suomentamisessa. Lisäksi käytin Keenios-ohjelman ilmaisversiota kirjallisuuden etsimiseen. Olen tarkistanut sisällön ja muokannut sitä tarvittaessa ja otan siitä täyden vastuun.