

Tali- ja hömötiaisen pesäpoikasaikaisen ravinnon saatavuuden muutos

Kaisa Vikki

Pro gradu – tutkielma

Oulun yliopisto

Biologian tutkinto-ohjelma

Joulukuu 2021

Tiivistelmä

Lintujen täytyy ajoittaa pesintä ajallisesti vaihtelevan ravinnon mukaan, jotta lisääntymismenestys olisi mahdollisimman korkea. Sopeutuakseen ilmastonmuutokseen lintujen täytyy ylläpitää synkroniaa ravintohuipun kanssa. Tutkimuksen tarkoitus on selvittää, onko tali- ja hömötiaisten ravinnon saatavuudessa tapahtunut muutosta ja mikä tätä muutosta selittää: ajoittumisen onnistuminen vai toukkahuipun korkeus. Aineistona oli vuosina 1996–2020 kerätty frass fall-aineisto toukkien saatavuudesta ja tiaisten pesäkohtainen aineisto. Ravinnon saatavuudessa tapahtunutta muutosta tutkittiin lineaarisilla regressiomalleilla. Molempien tiaisten pesäpoikasaikainen ravinnon saatavuus on parantunut ja tätä muutosta selitti sekä ajoittumisen onnistuminen että toukkahuipun korkeus, mutta jälkimmäisellä on enemmän vaikutusta. Talitiaisen pesinnän ajoittumisen onnistuminen on huonontunut viimeisen 25 vuoden aikana, kun taas hömötiaisella se on parantunut. Tulokset osoittivat ensimmäistä kertaa, että toukkahuipun korkeudella on vaikutusta pesäpoikasaikaiseen ravinnon saatavuuteen. Tulokset tiaisten pesinnän ajoittumisen onnistumisesta voivat osoittaa lajien erilaisia vasteita ilmastonmuutokseen, mutta myös pienipiirteistä vaihtelua populaatiossa.

Sisällysluettelo

1. Johdanto	1
1.1. Vuodenaikaisympäristö ja fenologia	1
1.1.1. Linnut	1
1.2. Match/mismatch- hypoteesi (MMH)	3
1.2.1. Tiaiset	5
1.3. Tutkimuskymykset ja hypoteesit	8
2. Aineisto ja menetelmät	9
2.1. Aineisto	9
2.2. Tilastolliset menetelmät	11
3. Tulokset	12
3.1. Ravinnon saatavuuden muutos	12
3.2. Ravinnon saatavuuden muutosta ja vaihtelua selittävät tekijät	13
3.3. Toukkahuipun korkeuden ja ajoittumisen onnistumisen muutos	13
4. Pohdinta	14
4.1. Ravinnon saatavuuden muutos	14
4.2. Ravinnon saatavuuden muutosta ja vaihtelua selittävät tekijät	15
4.3. Toukkahuipun korkeuden ja ajoittumisen onnistumisen muutos	18
4.4. Ravinnon saatavuus ja ilmastonmuutos	20
4.5. Tutkimuksen rajoitukset	21
4.6. Johtopäätökset	23
4.7. Tulevat tutkimukset	24
5. Yhteenveto	26
6. Kiitokset	28
7. Kirjallisuus	28

1. Johdanto

1.1. Vuodenaikaisympäristö ja fenologia

Vuodenaikaisympäristöissä lajit eivät voi ajoittaa lisääntymistään mihin tahansa aikaan vuodesta. Vuodenaikaisympäristöt tarjoavat laadukasta ravintoa vuosittain vain lyhyenä ajanjaksona (Vatka ym. 2014), joten monilla lajeilla olosuhteet ovat vain lyhyen aikaa vuodesta niin hyvät, että voidaan lisääntyä menestyksekkäästi (Visser ym. 2004; Visser ym. 2006). Vuodenaikaisympäristöissä elinkaaren vaiheet, kuten lisääntyminen, on ajoitettu näihin suotuisiin ajankohtiin, kun resursseja on saatavilla (McKinnon ym. 2012; Reed ym. 2012; Samplonius ym. 2016). Vuodenaikaisympäristöissä lisääntymisen oikeanlainen ajoittaminen on ensisijaisen tärkeää (Pakanen ym. 2016), koska poikasten kasvattamiseen tarvittavan ravinnon määrän saatavuus vaihtelee yleensä kausittain (Nager & van Noordwijk 1995).

Kausiluonteisuus ja fenologia ovat vuodenaikaisympäristöissä elävien lajien toimintojen, kuten lisääntymisen, tutkimisen kannalta olennaisia. Kausiluonteisuus liittyy sekä säännöllisesti muuttuviin ympäristöihin että kyseisen ympäristön biologisiin vasteisiin (Battey 2000). Vaste tarkoittaa reagoitua johonkin ympäristön ärsykkeeseen. Fenologialla tarkoitetaan elinkaaren toimintojen, kuten lisääntymisen, ajoittumista suhteessa ympäristön avaintekijöihin (Durant ym. 2007; Visser ym. 2010; Reed ym. 2012), kuten lämpötilaan ja ravintoon (Visser ym. 2010).

1.1.1. Linnut

Vuodenaikaisympäristöissä elävät linnut ovat esimerkki yhdestä lajiryhmästä, joiden elinkaaren vaiheet ovat ajoittuneet vuodenaikojen mukaan. Suurin osa linnuista ei voi pesiä mihin tahansa aikaan vuodesta, vaan ne ovat sopeutuneet pesimään silloin, kun ravintoa on runsaimmin tarjolla (Perrins 1970; Both 2011). Vuodenaikaisympäristöissä ravinnon saatavuudessa esiintyy selvästi huippu (Durant ym. 2007). Lisääntymisen ajoittaminen tähän huippuun eli aikaan, jolloin poikasille on ravintoa tarjolla mahdollisimman paljon, on linnuille kuitenkin melko vaikeaa (Perrins 1970; Both 2011; Dunn ym. 2011). Tilannetta ei helpota lainkaan se seikka, että lisääntymisen aloittaminen on ajoitettava lyhyeen aikaikkunaan, jotta ehditään pesiä ennen syksyn tuloa. Linnuilla on pohjoisessa vähemmän kuin kaksi viikkoa aikaa aloittaa pesintä, jotta ehditään lisääntyä ennen syksyä (Eeva ym. 2011). Linnut eivät voi viivästyttää pesintäänsä pohjoisessa, koska myöhäinen pesintä lyhentäisi aikaa, joka voidaan käyttää sulkasatoon, ruuan varastointiin tai muuttomatkaan/talvehtimiseen varautumiseen (Eeva ym. 2011).

Lisääntymisellä on vaikutusta vanhempien kelpoisuuteen (fitness) (Nager & van Noordwijk 1995). Kelpoisuudella tarkoitetaan yksilön kykyä tuottaa lisääntymiskykyisiä jälkeläisiä. Vuodenaikaisympäristöissä lintujen täytyy ajoittaa lisääntyminen ajallisesti vaihtelevan ravinnon mukaan (Durant ym. 2007). Ravinnon saatavuuden suhteen kolme tekijää ovat tärkeitä: ravintohuipun ajoittuminen, ravintohuipun kesto ja ravinnon määrä (Smith ym. 2011). Linnut parantavat kelpoisuuttaan ajoittamalla lisääntymisen aikaan, jolloin poikasille on tarjolla ravintoa mahdollisimman paljon (Cresswell & McCleery 2003). Pesinnän pitäisi ajoittua siten, että maksimaalinen ravinnon tarve ajoittuu yhteen maksimaaliseen ravinnon saatavuuden kanssa (Dunn 2004; Visser ym. 2004; Visser ym. 2006). Kun pesinnän eniten energiaa kuluttava vaihe osuu samaan aikaan kuin ruokaa on tarjolla eniten, lisääntymismenestys on mahdollisimman korkea (Durant ym. 2007). Tämä parantaa vanhempien kelpoisuutta, kun saadaan tuotettua enemmän lisääntymiskykyisiä jälkeläisiä. Pesinnän ajoittumisen epäonnistuessa lisääntymismenestys on heikompi (Durant ym. 2007; Gaston ym. 2009). Huonompi lisääntymismenestys puolestaan pienentää vanhempien kelpoisuutta, koska tuolloin lisääntymiskykyisiä jälkeläisiä saadaan tuotettua vähemmän.

Linnut pesivät aikaisemmin lämpiminä keväinä, jolloin myös ravintohuipun ajoittuminen on kylmiä keväitä aikaisempi (Dunn 2004; Both 2011). Monet hyönteisiä syövät linnut ovat aikaistaneet pesintäänsä, kun kevään lämpötilat ovat nousseet ilmaston lämpenemisen seurauksena (Visser ym. 2003; Both ym. 2004; Dunn 2004). Linnut voivat vaikuttaa pesinnän ajoittumiseen yhteen ravintohuipun kanssa lähinnä muninnan aloittamisajankohdalla, koska poikasaika määrittyy pääsääntöisesti muninnan perusteella (Cresswell & McCleery 2003). Muninnan aloittamisen jälkeen pesinnän myöhemmät vaiheet seuraavat toisiaan lähes automaattisesti (Eeva ym. 2011). Muninnan pitää tapahtua etukäteen, jotta poikasaika saadaan ajoitettua aikaan, jolloin ravinnon määrä on huipussaan (Perrins 1970; Visser ym. 1998; Visser ym. 2006; Both 2011).

Pesinnän ja ravinnon yhteensovittaminen ei ole linnuille helppoa (Eeva ym. 2011), koska ympäristössä tapahtuvat odottamattomat vaihtelut voivat vaikuttaa ravintohuipun ajoittumiseen. Oman haasteensa asettaa ilmastomuutos, joka vaikuttaa toukkien kehitykseen ja sitä kautta pesinnän ajoittumiseen. Muninnan aloittamisen jälkeen lämpötilan vaihtelut saattavat siirtää toukkarunsauden ajankohtaa (Perrins 1991; Cresswell & McCleery 2003), koska odottamattomat vaihtelut olosuhteissa, kuten lämpötilassa, määrittävät toukkien kehittymistä (Perrins 1991; Nager & van Noordwijk 1995; Eeva ym. 2011; Reed ym. 2012). Ilmastomuutoksen myötä ravintohuipun ajoittuminen on aikaistunut (Visser ym. 1998; Durant

ym. 2007; Nadolski ym. 2021). Hyönteisiä syöville linnuilla ravintohuipun ajoittuminen riippuu kevätlämpötilasta; lämpiminä keväinä ravintoa on eniten saatavilla aikaisemmin kuin kylminä keväinä (Visser ym. 1998), koska lämpimämpinä keväinä ja kevääseen sijoittuvina lämpiminä ajanjaksoina toukat kehittyvät aikaisemmin (Perrins 1991; Both 2011).

Lintujen pitää ajoittaa lisääntyminen vihjeiden, kuten lämpötilan, perusteella (Visser ym. 1998; Reed ym. 2012), mutta oikeanlainen ajoittuminen ei aina kuitenkaan onnistu. Epäonnistumisen taustalla ovat alueen ympäristöolot. Kaikki lajit eivät kuitenkaan ole yhtä alttiita epäonnistumaan pesinnän ajoittamisessa. Pesinnän ajoituksen epäonnistuminen suhteessa ravinnon saatavuuteen on mahdollista, jos kevät ei lämpene tasaisesti, jolloin lämpötilaa ei voi käyttää yhtä hyvin vihjeenä ravintotilanteesta (Visser ym. 2003). Tällöin lintu ei voi ajoittaa lisääntymiskauttaan ravintokohteen fenologian mukaan (Vatka ym. 2014). Ajoittumisen epäonnistumisen taustalla oletetaan olevan epävakaita ympäristöolot (Barrientos ym. 2016). Ilmaston lämmitessä joillakin alueilla lintujen pesintä ajoittuu yhtä aikaa ravintohuipun kanssa, kun taas joillakin alueilla ajoitus epäonnistuu (Visser ym. 2012). Ajoituksen epäonnistumista on havaittu ja ennustettu linnuilla, joilla on tärkeää ajoittaa lisääntyminen lyhytaikaiseen, kausittaiseen ravintohuippuun (Visser ym. 2012). Jos ravintohuipun ajoittuminen muuttuu ilmaston lämmitessä enemmän kuin pesinnän ajoittuminen, niin pesinnän ajoittuminen epäonnistuu (Durant ym. 2007; Both 2011). Tämä johtaisi tulevaisuudessa pesinnän ajoittumisen epäonnistumiseen yhä laajenevassa määrin.

1.2. Match/mismatch- hypoteesi (MMH)

The match/mismatch hypothesis (MMH) selittää populaation lisääntymismenestyksen vaihtelua fenologian ja trofiatasojen välisten suhteiden avulla (Durant ym. 2007). Jos lisääntymismenestyksen vaihtelua selitettäessä halutaan painottaa ajoitusta, puhutaan usein temporal mismatch- hypoteesistä, joka on ikään kuin osa match/mismatch- hypoteesistä. Match/mismatch- käsite on peräisin kalastusbiologiasta (Durant ym. 2007). Myöhemmin käsitettä ja koko hypoteesia on alettu käyttää muissakin fenologiaan liittyvissä tutkimuksissa. Match/mismatch- hypoteesia käytettäessä kahden vaatimuksen on täytyttävä (Durant ym. 2007). Ensiksikin molempien trofiatasojen lajien täytyy olla jollain tavalla sidottu vuodenaikoihin (Durant ym. 2005). Tämä voi näkyä esimerkiksi lisääntymisen tai lajin elinkaaren toimintojen ajoittumisen kautta. Toiseksi ravinnon saatavuuden täytyy rajoittaa ylempään trofiatasoon lajin lisääntymismenestystä tai hengissä säilymistä (Durant ym. 2007).

Tämä tarkoittaa voimakasta vuorovaikutusta lajien välillä. Näiden molempien vaatimusten täytyttyä MMH on kätevä työkalu fenologian tutkimiseen. Hypoteesin käyttöön liittyy vielä kuitenkin vaatimuksia ympäristön osalta. Match/mismatch- hypoteesiä ei voida käyttää pysyvissä ympäristöissä eli ympäristöissä, joissa ravintoa on tarjolla pysyvästi tai runsaasti koko lisääntymiskauden ajan (Dunn ym. 2011; Vatka ym. 2014). Hypoteesiä voidaan siis käyttää vuodenaikaisympäristöissä, mikä lienee osaltaan johtanut hypoteesin suosioon fenologiaan liittyvissä tutkimuksissa.

Match/mismatch- hypoteesiin liittyy kolme oletusta. Ensinnäkin hypoteesi olettaa, että ravintoa on saatavilla runsaana vain tiettyyn aikaan lisääntymiskaudella, mikä rajoittaa optimaalista aikaa lisääntyä (Dunn ym. 2011). Luonnollisestikin lajien on lisääntyvä silloin kuin jälkeläisille on tarjolla ravintoa. Hypoteesi olettaa myös, että luonnonvalinta suosii yksilöitä, jotka ajoittavat lisääntymisensä siten, että jälkeläisten ravinnon tarve osuu yhteen kausittaisen ravintohuipun kanssa (Dunn ym. 2011). Lisääntymismenestys on sitä parempi, mitä lähemmin lisääntyminen ajoittuu ravintohuippuun (Dunn ym. 2011). Luonnonvalinta siis suosii lisääntymisen ajoittumisen onnistumista. Kolmas hypoteesin oletus on, että lisääntymistä aloitettaessa yksilöt voivat ennustaa ravintohuipun ajoitusta olosuhteista (Dunn ym. 2011). Linnut, kuten muutkin lajit, käyttävät siis hypoteesin mukaan vihjeitä ravintotilanteen ennustamiseen.

MMH:n mukaan fenologinen synkronia resurssien saatavuuden suhteen vaikuttaa lisääntymismenestykseen (Nakazawa & Doi 2011). MMH ennustaa, että lisääntymismenestys on maksimaalinen, jos lisääntyminen ajoitetaan ravintotarpeen kanssa yhteen, eli pesinnän eniten energiaa kuluttava vaihe ajoittuu ravintohuippuun (Durant ym. 2005; Durant ym. 2007; Dunn ym. 2011). Toisin sanottuna jälkeläistuotanto ajoittuu sopivasti aikaan, jolloin ravintoa on tarjolla riittävästi (Durant ym. 2007). Kuten aiemmin on todettu, lisääntymismenestys ja kelpoisuus liittyvät toisiinsa. Hypoteesin mukaan kelpoisuus riippuu lajin ja sen ravinnon ajoittumisesta yhteen (Vatka ym. 2014). Kelpoisuus on siis riippuvaista lisääntymisen ja ravinnon saatavuuden yhteen ajoittumisen onnistumisesta.

Match/mismatch- hypoteesi ei kuitenkaan ota huomioon kaikkia näkökulmia. MMH sivuuttaa ravinnon määrän tason, mikä on kuitenkin havaittu merkitykselliseksi (Durant ym. 2005; Durant ym. 2007). Tutkimukset ovat viime vuosina keskittyneet ravinnon ajalliseen ulottuvuuteen ja sivuuttaneet ravinnon runsauden vaihtelun (Durant ym. 2005). Tämä voi johtua siitä, että ravintohuipun aikana ravintoa oletetaan olevan riittävästi, jolloin vain ajoittumisella

olisi merkitystä. Siten ravinnon määrää ei ole osattu huomioida. Kun tutkitaan pesinnän ajoittumisen onnistumista, ajallisen ajoittumisen lisäksi pitäisi käsitellä ravinnon runsauden ja tarpeen välistä suhdetta, koska ravinnon määrä voi kompensoida ajoittumisen epäonnistumista (Durant ym. 2005). Ravinnon määrän sivuuttamiseen on kuitenkin havahduttu. Match/mismatch- hypoteesiä on laajennettu sisältämään ravinnon määrä (Durant ym. 2005). Pesinnän täydellinen ajoittuminen matalaan ravintohuippuun voi olla yhtä hyvä tilanne kuin toisen vuoden hieman epäonnistunut pesinnän ajoittuminen korkeaan ravintohuippuun (Durant ym. 2007). Ajoittumisen onnistumisen seuraukset lisääntymismenetyksen suhteen ovat siis riippuvaisia ajasta; yhtenä vuonna ravinnon määrä voi olla riittävä, kun taas toisena vuonna sama määrä ravintoa voi olla liian vähän tarpeeseen suhteutettuna. Lisääntymismenestys voi olla heikko ravinnon puutteen vuoksi, vaikka ajoittuminen onnistuisikin (Durant ym. 2007). On myös mahdollista, että lisääntymismenestys on hyvä, vaikka ajoittuminen epäonnistuisikin (Durant ym. 2007). Jälkimmäisen tilanteen (lisääntymismenestys on hyvä, vaikka ajoittuminen ei onnistukaan) uskotaan yleistyvän tulevaisuudessa, koska ilmaston lämmetessä ajoittumisen ennustetaan onnistuvan yhä harvemmin (Durant ym. 2007). Tämän vuoksi lisääntymismenestystä tutkittaessa pitäisi ajoittumisen onnistumisen lisäksi ottaa huomioon myös ravinnon määrä.

1.2.1. Tiaiset

Esimerkkinä match/mismatch- hypoteesistä ovat tiaiset. Perinteisesti ajoittumisen onnistumista on tutkittu toukkarunsauden ajoittumisen ja metsissä elävien varpuslintujen pesinnän ajoittumisen ja tuottavuuden välisenä suhteena (Shutt ym. 2019). Talitiainen (*Parus major*) on yksi useimmiten tutkituista lajeista (Visser ym. 2012). Talitiainen on suuri (17–21 g) tiainen (del Hoyo ym. 2007; Barrientos ym. 2016), jonka levinneisyysalue kattaa suurimman osan Euroopasta ja yltää idässä Japaniin saakka (del Hoyo ym. 2007). Itse asiassa talitiainen on suurin tiaisemme. Talitiainen on pohjoisessa osittaismuuttaja, sillä se siirtyy metsistä taajamiin ihmisten järjestämille talviruokinoille talven ajaksi. Oulussa on tutkittu talitiaisen lisäksi paljon hömötiaisia. Hömötiainen (*Poecile montanus*) on pieni (ruumiinpaino 10–12 g), monogaaminen ja territoriaalinen varpuslintu, joka talvehtii pesimäalueillaan (Rytönen ym. 1996). Levinneisyysalue ulottuu läntisestä Euroopasta Siperian itäosiin saakka tasaisena nauhana (del Hoyo ym. 2007).

Tiaiset tarvitsevat poikasilleen paljon ravintoa, joka koostuu pääasiassa perhosten toukista. Tiaisilla on suuria pesyeitä, joten ne tarvitsevat paljon ruokaa jälkikasvulleen (Perrins 1991). Talitiaisen keskimääräinen pesyekoko on n. 10 munaa ja hömötiaisella vastaavasti n. 8 munaa (Vatka ym. 2011; Pakanen ym. 2016). Tiaisten pesyekoko vaihtelee ravinnon runsauden mukaan (Perrins 1991). Suurten pesyiden vuoksi tiaiset ovat riippuvaisia kyvystä löytää runsaasti ruokaa pesintäaikana (Perrins 1991). Poikaset tarvitsevat eniten ravintoa n. 10. päivänään (Wilkin ym. 2009). Tiaisten olisi tärkeää ajoittaa pesintä siten, että niillä on poikaset pesässä, kun ravinnon määrä on huipussaan. Tiaisten poikasille lehtipuissa elävät perhosten (*Lepidoptera*) toukat ovat ensisijainen ravinnonlähde (Rytkönen ym. 1996; Rytkönen & Krams 2003; Wilkin ym. 2009; Barrientos ym. 2016). Yöperhosten toukat ovat kooltaan suurehkoja, mikä tekee niistä ihanteellisen ravinnon tiaisille (Barrientos ym. 2016). Tali- ja hömötiaiset eroavat kuitenkin hieman toisistaan käyttämänsä ravinnon suhteen. Talitiaiset syövät pääasiassa toukkia lisääntymiskaudellaan ($\frac{3}{4}$ pesäpoikasten ravinnosta on hyönteisten toukkia) (Rytkönen & Krams 2003; Wilkin ym. 2009). Spesialistit ovat riippuvaisia kausittaisesta ravintohuipusta, minkä vuoksi pesinnän ajoittuminen on tärkeää (Samplonius ym. 2016). Hömötiaiset pystyvät käyttämään hyvin hyödyksi myös toissijaisia ravinnonlähteitä, kuten hämähäkkejä (Rytkönen ym. 1996; Rytkönen & Krams 2003; Vatka ym. 2014). Tämän vuoksi hömötiaiset eivät ole yhtä riippuvaisia toukista ravinnonlähteenään kuin talitiaiset (Rytkönen & Krams 2003). Yksittäiseen toukkauippuun ajoittuminen ei siten olisi välttämättä oleellisen tärkeää. Hömötiaisten poikaset selviytyvät hyvin, vaikka ajoittuminen toukkauiipun kanssa onnistuisikin heikosti (Vatka ym. 2011). Tämä korostaa ajoittumisen onnistumisen merkitystä riippuen ravintokohteiden käytöstä.

Tiaiset voivat saada vihjeitä tulevasta ravintotilanteesta, minkä perusteella sitten pesinnän ajoittuminen määräytyykin. Kaikki tiaiset eivät kuitenkaan näytä hyödyntävän näitä vihjeitä. Tiaiset käyttävät vihjeitä, joiden perusteella ne voivat ennustaa tulevaa poikasajan ravintotilannetta (Dunn 2004; Visser ym. 2004; Visser ym. 2006; Eeva ym. 2011; Vatka ym. 2014). Toukkauiipun ennustettavuus riippuu mm. siitä, onko luotettavia vihjeitä saatavilla muninta-aikana (Both 2011). Tiaisille vihjeenä pesinnän aloittamisesta voi olla lämpötila (Reed ym. 2012; Vatka ym. 2014), vaikkakaan hömötiaiset eivät näytä hyödyntävän tätä vihjetä (Vatka ym. 2011). Kuitenkaan suoria vihjeitä ravinnon runsauden ajoittumisesta ei ole saatavilla, joten pesinnän ajoittaminen juuri toukkarunsauteen ei ole mahdollista (Eeva ym. 2011).

Tiaisten pesinnän ajoittumisessa, ravinnon saatavuudessa ja pesinnän ajoittumisen onnistumisessa on tapahtunut viime vuosina muutosta. Talitiaisten pesintä on aikaistunut muutaman viime vuosikymmenen aikana (Visser ym. 2006; Vatka ym. 2014), vaikka toisaalta on havaittu, etteivät ihan kaikki Euroopan talitiaispopulaatiot ole aikaistaneet pesintäänsä (Visser ym. 2003; Durant ym. 2007). Samoin hömötiaisten pesintä on aikaistunut (Vatka ym. 2011). Myös ravinnon saatavuudessa on tapahtunut ajallista muutosta. Pesinnän kannalta on tärkeää, onko ajallinen muutos pesinnän ajoittumisessa ja ravinnon saatavuudessa saman suuntaista. Talitiaisten fenologia ja toukkabiomassa vastaavat lämpötilan muuttumiseen samalla tavalla (Visser ym. 2006). Talitiaisten pesinnän aikaistuminen on ylläpitänyt synkroniaa toukkien kanssa (Vatka ym. 2014). Hömötiaisten pesinnän ajoittuminen yhteen toukkahuipun ajoittumisen kanssa on parantunut kevään lämpötilojen noustessa (Vatka ym. 2011). Jos kevään lämpötilat nousevat vastedeskin, hömötiaisten pesinnän ajoittumisen toukkahuippuun voidaan olettaa yhä paranevan (Vatka ym. 2011), ja jos ilmastonmuutoksen myötä myös toukkien biomassa kasvaa, oikealla ajoittumisella voi olla tulevaisuudessa suurempi merkitys pesinnän onnistumiselle (Vatka ym. 2014). Tiaisilla on havaittu vain harvoin ajoittumisen epäonnistumista (Vatka ym. 2014), mutta joskus tällaisiakin havaintoja on tehty (Visser ym. 2003; Durant ym. 2007; Both 2011; Reed ym. 2012). Sen sijaan useissa tutkimuksissa on havaittu, että pesinnän ajoittuminen on onnistunut tai jopa parantunut (Cresswell & McCleery 2003; Visser ym. 2003; Both 2011; Vatka ym. 2011; Vatka ym. 2014; Pakanen ym. 2016). Jotkut populaatiot siis onnistuvat ajoittamaan pesintänsä toukkahuippuun, mutta tilanne ei ole samanlainen kaikissa populaatioissa. Tästä voidaan päätellä, että ajoittumisen onnistuminen on alueellinen ilmiö, jonka tutkimista on jatkettava jatkossakin ilmastonmuutoksen myötä, jotta saisimme ilmiöstä paremman kokonais käsityksen. Täten voidaan havaita vaihtelua ajoittumisen onnistumisessa sen suhteen, missä kohti levinneisyysaluetta ollaan. Ilmaston lämpeneminen ei ole aiheuttanut ajallista epäsuhtaa toukkahuipun ajoittumisen suhteen boreaalisilla tiaisilla (Vatka ym. 2014). Sekä tali- että hömötiaiset ovat siis onnistuneet ajoittamaan pesintänsä toukkahuippuun, vaikka se onkin aikaistunut viime vuosina.

Perhosten levinneisyysalueissa on tapahtunut viime aikoina muutoksia ilmaston lämpenemisen vuoksi, minkä voidaan olettaa vaikuttavan tiaisten ravinnon saatavuuteen. Muutaman viime vuosikymmenen (40v) aikana keskilämpötila on noussut Suomessa 0.2–0.4°C vuosikymmenessä (Mikkonen ym. 2015). Tämä lämpeneminen vaikuttaa lajien levinneisyysalueisiin. Perhosten levinneisyysalueet (levinneisyyden pohjoisraja) ovat

laajentuneet ilmaston lämpenemisen seurauksena pohjoisemmaksi (Pöyry ym. 2009; Hällfors ym. 2021). Eniten levinneisyysalueitaan ovat laajentaneet perhoset, joiden toukat elävät puissa (Pöyry ym. 2009). Tämän perusteella voidaan olettaa, että tiaisten ravinnon runsaudessa saattaa tapahtua muutoksia. Voidaan olettaa, että toukkahuipun korkeus kasvaa. Jos toukkahuipun korkeus kasvaa, ravinnon määrällä saattaa olla suurempi merkitys ravinnon saatavuuden muutoksiin kuin ajoittumisen onnistumisella ja kuin on aikaisemmin uskottu.

1.3. Tutkimuskysymykset ja hypoteesit

Tutkimuksen tarkoituksena on tutkia, onko tali- ja hömötiaisten pesäpoikasaikainen ravinnonsaatavuus muuttunut. Jos muutosta havaitaan, selvitetään muutoksen taustalla oleva(t) tekijä(t). Vaihtoehtoisesti oletetaan, että muutosta voisi selittää toukkien runsauden muutos eli toukkahuipun korkeus tai, että muutosta voisi selittää pesinnän ajoittuminen yhteen toukkahuipun ajoittumisen kanssa. Tämä edellinen tilanne johtaisi ajoittumisen parempaan onnistumiseen. Tutkimuksen avulla voidaan saada enemmän tietoa ravinnon saatavuuden taustalla olevista tekijöistä ja niiden merkityksestä ravinnon saatavuuteen. Tutkimuskysymykset ja hypoteesit ovat seuraavat:

Tutkimuskysymys 1: Miten eri lintulajeilla (talitiainen, hömötiainen) pesäpoikasaikainen ravinnon saatavuus (= keskimääräinen toukkabiomassa lehvästöissä pesäpoikasaikaan) on keskimäärin muuttunut vuosien myötä?

Tutkimuskysymys 2: Mi(t)kä tekijä(t) muutosta selittää:

- a) pesinnän ajoittumisen osuminen yhteen toukkahuipun ajoittumisen kanssa?
- b) toukkien runsauden muutos eli toukkahuipun korkeus?

Hypoteesi 1: Ravinnon saatavuus on parantunut viime vuosina.

Hypoteesi 2a: Muutoksen taustalla on pesinnän ajoittuminen yhteen toukkahuipun kanssa.

Hypoteesi 2b: Muutoksen taustalla on toukkahuipun korkeuden muutos.

2. Aineisto ja menetelmät

2.1. Aineisto

Tutkimuksen aineisto oli valmiiksi kerättyä. Aineisto (tali- ja hömötiaisen pesäpoikasaikaisesta ravinnon määrästä) kerättiin Oulussa, Pohjois-Suomessa (N 65°08', E 25°53') vuosina 1996–2020. Tutkimusalueet käsittivät sekä havu- että lehtipuita kasvavia metsiä: pääasialliset puulajit olivat mänty, kuusi ja koivu, mutta lisäksi oli joitain pajuja ja haapoja (Rytkönen & Krams 2003). Tässä tutkimuksessa käytettiin vain koivujen lehvästöstä kerättyä frass fall-aineistoa. Tutkimuspopulaatioissa tiaiset käyttivät ravintonaan pääasiassa perhosten, esimerkiksi tunturimittarin (*Epirrita autumnata*) toukkia (Pakanen ym. 2016).

Toukkien saatavuutta (toukkien määrä lehvästössä) tutkittiin frass fall-menetelmällä. Toukkapurun määrää tiettyä aluetta kohti viikossa käytettiin arvioimaan toukkien biomassaa päivää kohti. Näistä "päivittäisistä" arvoista laskettiin pesäpoikasaikaiset arvot. Frass fall-menetelmää pidetään suositeltavana tapana mitata puissa elävien, lehtiä syövien toukkien tiheyttä (ja tuotantoa) (Nadolski ym. 2021). Frass fall-menetelmällä saadaan selville toukkahuipun ajoittumisen ja toukkien runsauden vaihtelu (Nadolski ym. 2021). Toukkapurun (frass) määrä mitattiin käyttämällä muovisia suppiloita (halkaisija 35 cm), joissa oli paperinen (kahvin) suodatinpussi. Suodatin päästää veden läpi, mutta toukkapurun jää suodattimeen. Näytteet kerättiin viikoittain. Suodattimeen jääneet yksittäiset toukkapurun kappaleet laskettiin mikroskoopin alla ja määritettiin satunnaisotannalla valittujen kappaleiden (5 kpl/suodatin) halkaisijat. Mittaaminen suoritettiin käyttämällä silmämikrometriä. Toukkapurun kuivamassa määritettiin niiden lukumäärästä ja keskimääräisestä halkaisijasta menetelmällä, joka on kuvattu tarkemmin Rytkösen ja Orellin (2001) tutkimuksessa. Toukkien biomassaa laskettiin toukkapurun kuivapainosta ja alueen keskimääräisestä päivittäisestä lämpötilasta kyseisenä ajankohtana (biomassa = $24 \cdot 38 \times F - 0 \cdot 767 \times F \times T$, jossa $F = \text{mg}$; $T = ^\circ\text{C}$ välillä $10^\circ\text{C} - 20^\circ\text{C}$) (Tinbergen & Dietz 1994). Biomassaa määritettäessä sademäärä huomioitiin laskennassa siten, että rankkoina sadepäivinä (sademäärä yli 5 mm) toukkabiomassaa ei laskettu.

Tiaisten muninnan aloittaminen, pesyekoko, muninnan lopettaminen ja kuoriutuminen määritettiin erikseen jokaiselle pesälle. Tiaisten pesien ajoittuminen määritettiin vieraillemalla pesillä rutiininomaisesti huhtikuun alusta lähtien, jotta voitiin havainnoida muninnan aloittamispäivä ja pesyekoko. Näiden perusteella määritettiin muninnan lopetuspäivä ja siitä ennakoitu kuoriutumispäivä. Ennakoitu kuoriutumispäivä laskettiin muninnan lopetuksesta 14 päivän päähän ja ennakoidun kuoriutumisen lähipäivinä pesät tarkistettiin toistuvasti

kuoriutumispäivän havaitsemiseksi. Pesien määrä vaihteli vuosien aikana talitiaisella välillä 28–134 ja hömötiAISella välillä 52–162, mutta kaikille pesille ei voitu määrittää pesäpoikasaikaista ravinnon saatavuutta kummallakaan lajilla (Taulukko 1). Aineistossa oli mukana vain ensimmäiset pesinnät. Toisia pesiä joko onnistuneen tai epäonnistuneen ensimmäisen pesinnän jälkeen ei ole otettu mukaan.

Taulukko 1. Tali- ja hömötiAISen vuosittaiset pesien määrät.

Vuosi	Taliäinen		Hömötiäinen	
	Pesien määrä yhteensä	Pesät, joille pesäpoikasaikainen ravinnon saatavuus voitiin määrittää	Pesien määrä yhteensä	Pesät, joille pesäpoikasaikainen ravinnon saatavuus voitiin määrittää
1996	37	27	98	88
1997	28	25	101	85
1998	66	18	129	109
1999	66	65	162	137
2000	86	76	148	132
2001	91	84	101	89
2002	84	83	69	61
2003	89	79	94	81
2004	88	50	117	102
2005	80	69	115	103
2006	124	101	122	108
2007	134	117	107	94
2008	113	66	105	88
2009	122	79	72	65
2010	115	95	69	61
2011	132	90	84	67
2012	108	76	60	52
2013	119	94	62	53
2014	126	95	72	63
2015	112	70	81	52
2016	106	50	66	57
2017	102	65	74	47
2018	126	103	71	55
2019	120	68	54	41
2020	106	29	52	43
Σ	2480	1774	2285	1933

Aineistoa käsiteltiin Excel-taulukkolaskentaohjelmalla. Kullekin pesälle määritettiin keskimääräinen ravinnonsaataavuus (keskimääräinen toukkabiomassa koivun lehvästössä) ajalle, kun poikaset olivat 0–18 päivän ikäisiä. Toukka-aihe määritettiin keskimääräiselle päivälle mittausjaksoa, jolloin toukkien määrä oli huipussaan. Jos toukkien määrä oli korkeimmillaan ajanjakson, joka on jaollinen parillisella luvulla, toukka-aiheksi määritettiin keskimääräistä seuraava päivä. Esimerkiksi, jos toukkien määrä on ollut korkeimmillaan kuuden päivän ajan, toukka-aiheksi on määritetty jakson 4. päivä ($3.5 \approx 4$). Pesinnän ajoittuminen toukka-aiheeseen määritettiin toukka-aihepäivän ja kuoriutumisen jälkeisen 10. päivän iän saavuttamispäivän erotuksena. Poikasten kuoriutumispäivän perusteella voitiin määrittää, osuuko 10. päivä (jolloin energiaa tarvitaan eniten) toukka-aiheeseen (ajoittumisen onnistuminen = kuoriutumispäivä + 10 päivää - toukka-aihepäivä). Arvo 0 tarkoittaa täydellistä ajoittumista (match), < 0 tarkoittaa liian aikaista pesintää (mismatch) ja > 0 tarkoittaa liian myöhäistä pesintää (mismatch).

2.2. Tilastolliset menetelmät

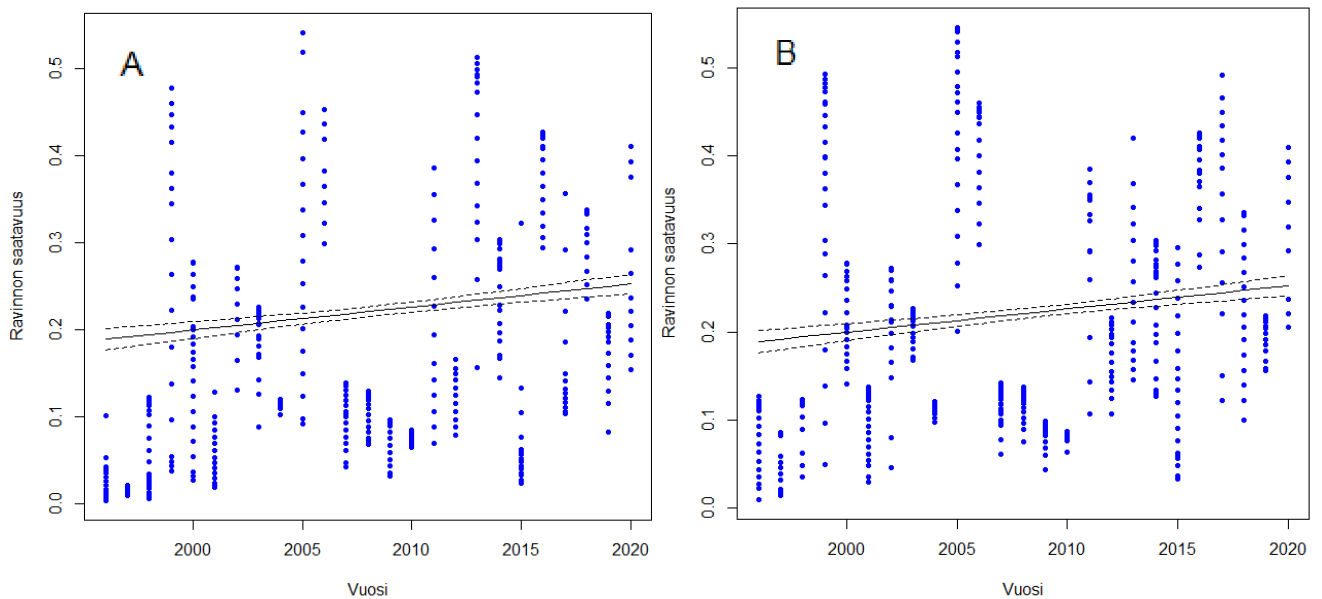
Lineaarilla regressiomallilla selvitettiin, onko pesäkohtaisissa ravinnon saatavuuksissa tapahtunut ajallista muutosta ja jos on, mihin suuntaan ja kuinka voimakkaasti. Muutos, sen suunta ja voimakkuus havaittiin rakentamalla lineaarinen malli pesäkohtaisista ravinnonsaatavuusarvoista, joita selitettiin vuosiluvulla. Aineistoa tarkasteltiin soveltuvien osien Zuur ym. (2009) mukaan.

Selittävä tekijä ravinnon saatavuudessa havaittavalle vaihtelulle saatiin rakentamalla lineaariset mallit ajoittumisen onnistumisesta ja toukka-aihekorkeudesta. Malleja vertailtiin AIC-vertailulla (Akaike's Information Criterion). Selittävät muuttujat (ajoittumisen onnistumisen itseisarvo ja toukka-aihekorkeus) skaalattiin ja vertaamalla selittävien muuttujien saamien parametriestimaattien itseisarvojen suuruuksia selvitettiin, kummalla muuttujalla on suurempi vaikutus ravinnon saatavuuteen. Lineaarilla regressiomalleilla selvitettiin, onko toukka-aihekorkeudessa ja ajoittumisen onnistumisessa (ajoittumisen onnistumisen itseisarvo) havaittu ajallista muutosta. Toukka-aihekorkeuden muutosta tarkasteltiin vuosittaisilla arvoilla, jolloin $N=25$.

3. Tulokset

3.1. Ravinnon saatavuuden muutos

Talitiiaisella ravinnon saatavuus on parantunut tilastollisesti merkitsevästi viimeisen 25 vuoden aikana ($\beta = 0,003$; SE = 0,000; $t = 5,879$; $p < 0,001$) (Kuva 1a). Ravinnon saatavuus on parantunut myös hömötiiaisella ($\beta = 0,007$; SE = 0,000; $t = 19,82$; $p < 0,001$) (Kuva 1b), jolla ravinnon saatavuuden muutos on ollut hieman voimakkaampaa kuin talitiiaisella.



Kuva 1. Pesäpoikasaikaisen ravinnon saatavuuden muutos a) talitiiaisella ja b) hömötiiaisella. Pisteet tarkoittavat pesäkohtaista ravinnon saatavuutta. Yhtenäisellä viivalla kuvataan lineaarisen regressiosuoran kuvaajaa. Katkoviivat kuvaavat 95 %:n luottamusvälit.

3.2. Ravinnon saatavuuden muutosta ja vaihtelua selittävät tekijät

Molemmilla tiaisilla toukkahuipun korkeus selitti ravinnon saatavuudessa havaittua vaihtelua paremmin kuin ajoittumisen onnistuminen (Taulukko 2).

Taulukko 2. Ravinnon saatavuudessa havaittua vaihtelua selittävät tekijät.

Laji	Malli	AIC
Talitiainen	Ajoittumisen onnistuminen (itseisarvo)	-2507,863
	Toukkahuipun korkeus	-4215,060
Hömötiainen	Ajoittumisen onnistuminen (itseisarvo)	-3141,681
	Toukkahuipun korkeus	-3411,346

Talitiaisella sekä toukkahuipun korkeus (skaalatut muuttuja: $\beta = 0,095$; SE = 0,002; $t = 55,22$; $p < 0,001$) että ajoittumisen onnistuminen ($\beta = -0,024$; SE = 0,003; $t = -8,293$, $p < 0,001$) selittivät ravinnon saatavuudessa havaittua vaihtelua tilastollisesti merkitsevästi. Myös hömötiaisella ravinnon saatavuudessa havaittua vaihtelua selittivät sekä toukkahuipun korkeus ($\beta = 0,076$; SE = 0,002; $t = 33,96$; $p < 0,001$) että ajoittumisen onnistuminen ($\beta = -0,065$; SE = 0,002; $t = -27,32$; $p < 0,001$).

Toukkahuipun korkeudella oli ajoittumisen onnistumista voimakkaampi vaikutus ravinnon saatavuuteen molemmilla tiaisilla, kun on vertailtu skaalatuilla muuttujilla saatuja β -arvoja. Talitiaisella toukkahuippu vaikutti ravinnon saatavuuteen voimakkaammin kuin vastaavasti hömötiaisella. Myös ajoittumisen onnistumisella oli kuitenkin vaikutusta ravinnon saatavuuteen.

3.3. Toukkahuipun korkeuden ja ajoittumisen onnistumisen muutos

Toukkahuipun korkeudessa ei havaittu tilastollisesti merkitsevää ajallista kasvua ($\beta = 0,010$; SE = 0,006; $t = 1,732$; $p = 0,097$). Ajoittumisen onnistuminen on huonontunut talitiaisella ($\beta = 0,149$; SE = 0,020; $t = 7,482$; $p < 0,001$) viime vuosina. Hömötiaisella ajoittumisen onnistuminen on viime vuosina sen sijaan hieman parantunut ($\beta = -0,268$; SE = 0,021; $t = -12,47$; $p < 0,001$).

4. Pohdinta

Tutkimuksen tarkoituksena oli selvittää, onko tali- ja hömötiäisten pesäpoikasaikainen ravinnon saatavuus muuttunut ja mikä tätä muutosta selittää: toukkauiipun korkeus vai pesinnän ajoittumisen onnistuminen. Ensimmäinen tutkimuskysymys oli, miten eri lintulajeilla (talitiäinen, hömötiäinen) pesäpoikasaikainen ravinnon saatavuus (= keskimääräinen toukkabiomassa lehvästöissä pesäpoikasaikaan) on keskimäärin muuttunut vuosien myötä? Hypoteesini oletti, että ravinnon saatavuus on parantunut viime vuosina. Tulokset vahvistivat hypoteesin oikeaksi molempien tiäisten kohdalla. Toinen tutkimuskysymys oli, mi(t)kä tekijä(t) muutosta selittää: pesinnän ajoittumisen osuminen yhteen toukkauiipun ajoittumisen kanssa vai toukkien runsauden muutos eli toukkauiipun korkeus vai? Vaihtoehtoiset hypoteesit olivat seuraavat: hypoteesi 2a: Muutoksen taustalla on pesinnän ajoittuminen yhteen toukkauiipun kanssa, hypoteesi 2b: Muutoksen taustalla on toukkauiipun korkeuden muutos. Tuloksista havaittiin, että sekä ajoittumisen onnistumisella että toukkauiipun korkeudella oli vaikutusta ravinnon saatavuuteen, mutta toukkauiipun korkeuden vaihtelu selitti enemmän ravinnon saatavuudessa havaittua vaihtelua. Siten molemmat vaihtoehtoiset hypoteesit osoittautuivat oikeiksi, vaikka hypoteesi 2b saikin vahvempaa tukea.

4.1. Ravinnon saatavuuden muutos

Tali- ja hömötiäisten ravinnon saatavuus on parantunut viimeisen 25 vuoden aikana. Tämä johtuu oletettavasti runsaammasta ravinnon määrästä, vaikkakaan ravinnon määrän kasvua ei voitu tilastollisesti todistaa. Suurempi ravinnon määrä johtuu puolestaan luultavasti ravintona käytettyjen perhosten (toukkien) levittäytymisestä pohjoisemmaksi, minkä Pyöry ym. (2009) ja Hällfors ym. (2021) ovat havainneet. Se, ettei toukkauiipun korkeus ollut kasvanut tilastollisesti merkitsevästi, ei kuitenkaan tarkoita, etteikö kasvua olisi tapahtunut biologisesti merkittävästi. Biologisesti merkittävä kasvu toukkauiipun korkeudessa selittäisi tuloksia, vaikka tilastollisesti tätä ei voitukaan todistaa, ehkäpä liian suppean aineiston (N=25) vuoksi. Aikaisemmin ei ole tutkittu ravinnon saatavuuden muutosta, joten vertailtavaa tutkimusta ei ole, mutta ilmaston lämpenemisen myötä voidaan olettaa, että ravinnon määrä kasvaa tulevaisuudessa. Tämä johtaisi esimerkiksi parempaan lisääntymismenestykseen ja sitä kautta korkeampaan kelpoisuuteen.

Vaikka toukkahuipun korkeus (jonka kasvua ei kuitenkaan voitu tilastollisesti todistaa) selitti enemmän ravinnon saatavuudessa havaittua kasvua, niin ravinnon saatavuuden parantumisen taustalla vaikutti myös ajoittumisen onnistuminen. Ainakin hömötiäisellä ajoittumisen onnistumisella saattaa olla suurempaakin merkitystä, koska sen pesinnän ajoittuminen toukkahuippuun on parantunut viimeisen 25 vuoden aikana. Toisaalta talitiäisen kohdalla havaitaan ristiriita, koska sen ravinnon saatavuus on parantunut, vaikka ajoittumisen onnistuminen onkin huonontunut. Käytetyn ravinnon perusteella voisi nimittäin olettaa, että talitiäisen kohdalla ajoittumisen onnistumisella olisi toukkahuipun korkeutta enemmän vaikutusta ravinnon saatavuuteen. Tämä viittaa siihen, että todellisuudessa on vaikeaa erottaa, kummalla tekijällä onkaan loppujen lopuksi enemmän vaikutusta ravinnon saatavuuden muutoksiin.

Ravinnon saatavuus on parantunut voimakkaammin hömötiäisellä kuin talitiäisellä. Tämä saattaa johtua siitä, että hömötiäisellä ajoittumisen onnistuminen on parantunut, kun taas talitiäisellä se on huonontunut. Vaikkakaan ajoittumisen onnistuminen ei selitäkään tulosten mukaan paremmin ravinnon saatavuudessa havaittua vaihtelua, niin kokonaiskuvaan ravinnon saatavuuden paranemisesta sillä on vaikutusta. Tämä vaikutus voi näkyä hienosäätönä ravinnon saatavuuden vaihtelussa.

4.2. Ravinnon saatavuuden muutosta ja vaihtelua selittävät tekijät

Molemmilla tutkituilla tiäisillä toukkahuipun korkeudella havaittiin olevan ajoittumisen onnistumista voimakkaampi vaikutus ravinnon saatavuuteen. Havaitut tulokset voivat johtua ajoittumisen onnistumisen haasteista, jolloin ravinnon määrällä olisi kokonaisuudessaan suurempi vaikutus pesäpoikasaikaiseen ravinnon saatavuuteen turvaamassa riittävän määrän ravintoa. Kuten aiemmin on todettu, linnut voivat useiden tutkimusten mukaan saada vihjeitä tulevasta ravintotilanteesta (Dunn 2004; Visser ym. 2006; Eeva ym. 2011). Kevään lämpötila voi toimia linnuille vihjeenä pesinnän ajoittamisesta (Vatka ym. 2014). Hömötiäiset eivät kuitenkaan näytä hyödyntävän lämpötilaa vihjeenä pesinnän ajoittamisesta (Vatka ym. 2014). Tämä voi johtua siitä, ettei hömötiäisen pesinnän ajoittaminen yksittäiseen toukkahuippuun ole toissijaisista ravintokohteista johtuen niin välttämättömän tärkeää kuin talitiäisellä. Täytyy myös muistaa, että Durant ym. (2005; 2007) havaitsivat, että ravinnon määrällä voi hyvinkin olla vaikutusta lisääntymismenestykseen. Toisaalta tulokset voivat vain korostaa toukkahuipun korkeuden merkitystä, mutteivat välttämättä kerro ajoittumisen onnistumisen heikosta

vaikutuksesta. Myöskään talitiaisaiset eivät näytä hyödyntävän lämpötilaa vihjeenä pesinnän ajoittamisesta koko levinneisyysalueellaan. Ainakaan Suomen Pohjois-Lapissa talitiaisaiset eivät ajoita pesintäänsä toukkuhuippuun (Eeva ym. 2011). Tiaisaiset voivat kuitenkin saada vain vihjeitä ravinnon määrästä, mutta ajoittamisen hienosäätöön ei ole mahdollisuuksia (Eeva ym. 2011). Toukkuhuipun korkeus onkin hyvin vaikeasti ennustettavissa tai jopa ennustamaton.

Talitiaisaisen tiukasti rajatun ravintokohteen vuoksi voisi olettaa, että ajoittumisen onnistumisella olisi enemmän merkitystä ravinnon saatavuuteen kuin ravinnon määrällä. Tulokset kuitenkin osoittavat, että myös talitiaisella toukkuhuipun korkeus vaikutti ravinnon saatavuuteen enemmän. Talitiaisella toukkuhuippu vaikutti ravinnon saatavuuteen voimakkaammin kuin vastaavasti hömötiaisella. Ajoittuminen on talitiaisella kuitenkin nyt jo hyvä (Vatka ym. 2014), joten ajoittumisella ei ole niin suurta vaikutusta ravinnon saatavuuden vaihteluun. Toisin on kuitenkin hömötiaisella, jolla ajoittumisen onnistuminen ei ole aikaisemmin ollut niin hyvä kuin nykyään (Vatka ym. 2011). Sen vuoksi ajoittumisen onnistumisella voisi olla enemmän vaikutusta ravinnon saatavuuden vaihteluun hömötiaisen kohdalla.

Koska lajeille, joiden ravintokohde on tiukasti rajautunut, ravinnon ajoittuminen oikeaan kohtaan pesintää on tärkeää (Both 2011), voisi luulla, että ainakin talitiaisella ajoittumisen onnistuminen selittäisi ravinnon saatavuudessa havaittua muutosta toukkuhuipun korkeutta paremmin. Tutkimuksen tulokset kuitenkin osoittavat myös talitiaisaisen kohdalla, että toukkuhuipun korkeudella oli enemmän vaikutusta ravinnon saatavuuteen, mikä saattaa selittyä ainakin osittain sijainnilla. Pohjoisessa toukkuhuipun korkeus on suhteellisen matala, mikä saattaa korostaa ravinnon määrän merkitystä (Rytkönen & Krams 2003). Suurin osa pesinnän ajoittumisen onnistumisen tutkimuksista on tehty Keski-Euroopassa, missä ravinnon määrällä ei todennäköisesti ole niin suurta merkitystä pesinnän onnistumisen kannalta. Tämä johtuu siitä, että tiaisilla on paljon enemmän ravintoa käytettävissä kuin pohjoisessa. Tutkimusten painottuminen eteläisiin sijainteihin (tiaisten levinneisyysalueiden keski- ja eteläosiin) voi osaltaan selittää myös sitä, miksei ravinnon määrään ole kiinnitetty lisääntymismenestyksen yhteydessä niin paljon huomiota.

Talitiaisaiset eivät hanki määräänsä enempää ravintoa, vaikka ravintoa olisikin runsaammin tarjolla (Barrientos ym. 2016). Tämä viittaa siihen, että talitiaisella ravinnon määrällä itsessään ei olisi niin suurta vaikutusta pesintäkäyttäytymiseen ja sitä kautta lisääntymismenestykseen. Tämä taas korostaisi ajoittumisen onnistumisen merkitystä, vaikka tulokset korostivatkin toukkuhuipun korkeuden vaikutusta. Toisaalta tutkimus (Barrientos ym. 2016) on tehty

Espanjassa, jossa ravinnon määrällä ei välttämättä ole niin suurta merkitystä kuin pohjoisessa. Talitiaisen suhteen voisi olla, että populaation sijainti levinneisyysalueella määrittäisi sitä, kuinka paljon ravinnon määrä vaikuttaa pesäpoikasaikaiseen ravinnon saatavuuteen.

Ajoittumisen onnistumisen vähäisemmästä merkityksestä on viitteitä myös pohjoisempaan Suomessa. On havaittu, että talitiais eivät ajoita pesintäänsä Suomen Lapissa toukkahuipun mukaan (Eeva ym. 2011). Tämä voi viitata siihen, että toukkahuipun korkeus olisi merkityksellisempi tekijä ravinnon saatavuuden kannalta. Toisaalta pohjoisessa ravinnon määrä on vähäisempi sekä kokonaisuuden että yksittäisten lajien populaatiokoon suhteen. Tämän vuoksi voi olla kannattamatonta ajoittaa pesintää yhteen toukkahuippuun. Sen sijaan pesäpoikasaikana toissijaiset ravintokohteet ja ravinnon kokonaisuusmäärä voisi määrittää ravinnon saatavuutta. Toisaalta aivan pohjoisessa tunturimittarin esiintyminen erityisen runsaana on syklisiä eli tietyin aikaväleihin toukkahuippu on erityisen korkea. Tämä voi vaikuttaa siihen, että onko ravinnon määrä vai pesinnän ajoittuminen merkityksellisempää ravinnon saatavuuden kannalta. Toukkahuippu on Pohjois-Lapissa pesäpoikaskauden (kesäkuu) jälkeen heinä-elokuussa (Eeva ym. 2011). Tämä tarkoittaa, että pesäpoikasaikana täytyy käyttää muuta ravintoa, ainakin suurimmaksi osaksi. Se, ettei ajoittumisen onnistuminen korostu todella pohjoisessa osassa talitiaisen levinneisyysaluetta, voi toisaalta johtua myös siitä, että pesintää ei voida ajoittaa toukkahuipun mukaan aikarajoitteiden vuoksi. Koska toukkahuippu on hyvin myöhään ja lintujen täytyy ehtiä lisääntyä kokonaan ennen syksyä, pesintää ei voida jättää niin myöhäiseen ajankohtaan kuin toukkahuippuun.

Sekä tali- että hömötiäisellä ravinnon saatavuudessa havaittavaa vaihtelua selitti ajoittumisen onnistumista paremmin toukkahuipun korkeus. Ravinnon saatavuudessa havaittu kasvu ja toukkahuipun korkeuden merkitys voisivat selittyä aineiston alkuvuosien matalilla toukkahuipuilla, jotka vaikuttaisivat tuloksiin. Alun matalien toukkahuippujen jälkeen toukkahuipun korkeudella voisi näyttää olevan suurempi rooli kuin sillä todellisuudessa onkaan.

4.3. Toukkahuipun korkeuden ja ajoittumisen onnistumisen muutos

Toukkahuipun korkeudessa ei havaittu tilastollisesti merkitsevää kasvua. Kuten aikaisemmin on todettu, tilastollinen merkitsevyys ei ole sama kuin biologinen merkittävyys. On hyvinkin mahdollista, että aineiston pienen koon vuoksi ei voitu saada näkyviin tilastollista merkitsevyyttä, vaikka taustalla olisikin biologisesti merkittävä muutos.

Pesinnän ajoittumisen onnistuminen on huonontunut talitiaisella viimeisen 25 vuoden aikana. Hömötiaisella puolestaan pesinnän ajoittumisen onnistuminen on parantunut samalla aikavälillä. Talitiaisetsiis onnistuvat ajoittamaan pesintänsä nykyään huominkin toukkahuippuun kuin aikaisemmin. Hömötiaiset sen sijaan näyttävät onnistuvan nykyään keskimäärin paremmin pesinnän ajoittamisessa yhteen toukkahuipun kanssa. Toisaalta hömötiaisen poikaset selviytyvät hyvin, vaikka ajoittuminen toukkahuippuun ei onnistuisikaan kovin hyvin (Vatka ym. 2011). Hömötiaisen vaihtoehtoiset ravintokohteet vaikuttavatkin siihen, ettei ajoittuminen yhteen ravintohuippuun ole niin tärkeää kuin talitiaisella, joilla ravinto on hyvin tiukkarajaista. Ajoittumisen onnistumisen merkitys voi olla siten erilainen lajeilla, joiden ravinto poikkeaa toisistaan. Toisaalta havainnot tiaisten pesinnän onnistumisesta ovat yleisiä (Vatka ym. 2014), joten talitiaisetsi kohdalla kyse voi olla vain pienipiirteisestä vaihtelusta. Tällöin tämän tutkimuksen tulokset eivät kuvastaisi koko todellisuutta. Oulussa tehdyssä tutkimuksessa talitiaisetsi pesinnän ajoittumisen onnistumisesta (Vatka ym. 2014) ei vielä havaittu ajoittumisen epäonnistumista, toisin kuin tämän tutkimuksen tulokset osoittavat. Jos tämä tutkimus toistettaisiin viiden vuoden kuluttua, tulokset voisivat olla taas vastaavat kuin 2014, mutta toisaalta tulokset voisivat osoittaa myöskin selkeämpää ajoittumisen epäonnistumista. Ei siis voida olla varmoja, onko talitiaisetsi pesinnän ajoittuminen kokonaisuudessaan parantunut vai huonontunut. Hömötiaisen kohdalla tämän tutkimuksen tulokset ovat samassa linjassa aikaisempien Oulussa tehtyjen tutkimusten kanssa (Vatka ym. 2011), joten pesinnän ajoittumisen onnistumisen parantumista voidaan pitää suhteellisen todennäköisenä kuvana todellisuudesta. On mahdollista, että havainnot ajoittumisen epäonnistumisesta viittaisivat myös ravinnon määrän suurempaan merkitykseen ravinnon saatavuudessa. Oletettavasti kuitenkin tulokset ajoittumisen epäonnistumisesta ovat vain hienopiirteistä vaihtelua pitkällä aikavälillä.

Pesinnän ajoittumisen onnistuminen ei talitiaisella ole ehdottoman varmaa ja tilanteet voivat muuttua nopeastikin. Kaikkien tutkimusten tulokset eivät anna yhtenäistä kuvaa talitiaisetsi pesinnän onnistumisesta. Talitiaisella on etuja puolellaan, jotka antavat mahdollisuuksia

ajoittumisen onnistumiseen. Talitiaisit pystyvät muuttamaan pesyekokoa ja haudonnan aloittamista, jotta poikasaika ajoittuisi mahdollisimman hyvin toukkuhuippuun (Cresswell & McCleery 2003). On havaittu, että talitiaisit ovat onnistuneet ajoittamaan pesinnän ravintohuippuun pitkittämällä hautomisaikaa (Cresswell & McCleery 2003). Pesyekokoon ja hautomiseen liittyvä plastisuus voisi selittää, miksi talitiainen on pystynyt parantamaan pesinnän ajoittumisen onnistumista. Tässä tutkimuksessa on kuitenkin havaittu, että ajoittumisen onnistuminen on huonontunut. Tämä kertoo siitä, ettei pesyekoon ja hautomisen plastisuus riitä pesinnän ajoittumisen onnistumiseen. Cresswell & McCleery (2003) ovat havainneet Iso-Britanniassa, että talitiaisella yhä suurempi osuus pesinnöistä on ajoittunut toukkuhuippuun. Tämä johtuu mahdollisesti siitä, että epäonnistuneita pesintöjä on nykyään vähemmän (Cresswell & McCleery 2003). Nämä havainnot korostavatkin eri populaatioiden välisiä eroja ajoittumisen onnistumisessa.

Ravintokohteiden määrällä voi olla vaikutusta ajoittumisen onnistumisen merkittävyyden kannalta. Kun ravintokohteita on vain yksi, ravinnon saatavuuden ja pesinnän ajoittuminen yhteen on merkittävää (Both 2011). Tämä viittaa siihen, että talitiaisella pesinnän ajoittuminen onnistuneesti on hyvin merkittävää. Tilanteessa, jossa ravintokohteita on useita, ravinnon määrä ja ravinnon saatavuuden ajallinen kesto voivat olla pesinnän kannalta tärkeämpiä (Both 2011). Tämä puolestaan viittaa siihen, että pesinnän ajoittuminen yhteen ravintohuippuun ei ole hömötiaiselle niin tärkeää. Tämän tutkimuksen tulokset kuitenkin korostivat molemmilla lajeilla ravinnon määrän merkitystä ravinnon saatavuuden kannalta. Tulokset ovat hieman ristiriidassa sen ajatuksen kanssa, että yhden ravintokohteen omaavilla lajeilla pesinnän ajoittumista pidetään hyvin tärkeänä. Siten on hieman yllättävää, että toukkuhuipun korkeuden merkitys myös talitiaisien ravinnon saatavuuteen oli niin suuri. Ravinnon runsauden vaihtelua on merkittävää tutkia lajeilla, kuten hömötiaisella, joilla esiintyy useampaa erilaista ravintokohdetta pesinnän aikana. Sen takia hömötiaisilla tehtävien tutkimusten ei pitäisi rajoittua niin pienelle alueelle kuin nykyään koko levinneisyysalueella. Tämän tutkimuksen tulosten valossa näyttäisi siltä, että myös lajeilla, joilla ajoittumisen onnistumisen oletetaan olevan hyvin tärkeää, kannattaisi tutkia ravinnon määrän merkitystä ravinnon saatavuuteen ja sitä kautta myös lisääntymismenestykseen ja kelpoisuuteen.

Miksi ajoittuminen sitten epäonnistuu? Ajoittumisen epäonnistumisen voisi kuvitella olevan yleisempää muuttolinnuilla. Tällaista onkin havaittu, koska muuttoon liittyvät rajoitteet vaikuttavat lisääntymisen ajoittumiseen (Pakanen ym. 2016). Muuttolinnot eivät myöskään saa vihjeitä ravintohuipun ajoittumisesta tai määrästä (Eeva ym. 2011), joten ne eivät voi ennustaa

tulevaa ravintotilannetta. Tali- ja hömötiaiset kuitenkin paikkalintuina voivat saada vihjeitä, joten ajoittumisen pitäisi sen puolesta onnistua. Täytyy myös muistaa, että vihjeet voivat myös olla epätarkkoja, jos niitä saadaankin. Vihjehypoteesin mukaan ajoittumisen epäonnistuminen johtuu vihjeistä, jotka eivät enää ennustakaan ravintohuipun ajoittumista tarkasti (Visser ym. 2012). On mahdollista, että talitiaisen pesintä epäonnistuu niinä vuosina kuin vihjeet ovat epätarkkoja. Jos tällaisia vuosia on ollut useampi peräkkäin, näyttää siltä, että pesinnän ajoittumisen onnistuminen on huonontunut pitkällä aikavälillä. Ajoittumisen epäonnistumista voidaan kuitenkin joskus mahdollisesti kompensoida saatavilla olevan ravinnon kokonaismäärällä. Ajoittumisen epäonnistumista voidaan kompensoida hankkimalla toisen puulajin puustosta erilaista ravintoa tai hankkimalla ravintoa muista paikoista, joiden kanssa ajoittuminen on onnistunut paremmin (Shutt ym. 2019). Voi myös auttaa, jos ravintoa on tarjolla pitempään (Shutt ym. 2019).

4.4. Ravinnon saatavuus ja ilmastonmuutos

Ilmaston lämmitessä on herännyt huoli siitä, pystyvätkö vuodenaikojen mukaan lisääntymisensä ajoittavat eliöt sopeutumaan muutoksiin ravinnon ajoittumisessa (Dunn ym. 2011). Olennaista on, pystyykö laji muuttamaan pesintänsä ajoittumista suhteessa ravinnon ajalliseen muutokseen (Durant ym. 2007). Tutkimuksissa on kuitenkin havaittu ajoittumisen onnistumista tai jopa sen parantumista (Cresswell & McCleery 2003; Visser ym. 2003; Both 2011; Votka ym. 2011; Votka ym. 2014; Pakanen ym. 2016). Tämän tutkimuksen tulokset hömötiaisen pesinnän ajoittumisen osalta vastasivat näitä havaintoja. Joskus kuitenkin ajoittuminen epäonnistuu (Visser ym. 2003; Durant ym. 2007; Both 2011; Reed ym. 2012), kuten tämän tutkimuksen tulokset osoittivat talitiaisen pesinnän ajoittumisen osalta. Eliöiden vasteet riippuvat siitä, voidaanko ympäristöoloja käyttää vihjeenä pesinnän aloittamisessa, ja kuinka muutokset fenologiassa lopulta vaikuttavat kelpoisuuteen (Dunn ym. 2011). Talitiaisella vihjehypoteesin mukaiset rajoitteet saattavat selittää ajoittumisen epäonnistumista. Jos vihjeet ovat kohdallaan tulevaisuudessa, talitiaisen pesinnän ajoittuminen voi taas onnistua, kuten aikaisemmin on ollut. Hömötiaisella pesinnän ajoittamisessa toiset saman lajin yksilöt ovat merkittävämpiä pesintää määrittäviä tekijöitä kuin ajoittuminen toukkuhuippuun itsessään (Pakanen ym. 2016). Tämä voi parantaa ilmaston lämmitessä hömötiaisen pesinnän onnistumista entisestään, kun ei olla riippuvaisia itse ajoittumisesta toukkuhuippuun. Tali- ja hömötiaiset reagoivat eri tavalla pesinnän ajoittamiseen, joten vasteet ilmastonmuutokseen

voivat vaihdella (Pakanen ym. 2016). Lajin voi katsoa sopeutuneen ilmastonmuutokseen, jos se pystyy ilmaston lämmitessä ylläpitämään synkroniaa ravintokohteensa ajoittumisen kanssa (Both 2011).

Koska ravintoa on tarjolla tarpeeksi ajallisesti vain lyhyenä ajanjaksona, voidaan lisääntyä ainoastaan tuolloin (Visser ym. 2006). Kuitenkin ravintohuipun leveydellä eli kuinka pitkään ravintoa on suhteellisen paljon tarjolla, voi olla vaikutusta lisääntymismenestykseen ja pesinnän ajoittumiseen. Koska toukat kehittyvät nopeammin lämpimämmässä, ilmaston lämmitessä ravintohuipun keston voidaan olettaa lyhenevän, jolloin ruokaa on vähemmän tarjolla (Both 2011; Smith ym. 2011). Siten pesinnän ajoittuminen tulee entistä hankalammaksi ja toisaalta entistä tärkeämmäksi parhaan lisääntymismenestyksen saavuttamiseksi. Toisaalta on mahdollista, että ravintohuipun leveys kasvaa johtuen hyönteisten pidemmästä elinkaaresta ja useammista sukupolvista kesän aikana, jolloin ajoittuminen täysin huippuun ei olisi niin oleellisen tärkeää (Both 2011). Hömötiaiselle tulevaisuus näyttäytyy tulosten perusteella valoisana, kun ajoittumisen onnistumisen lisäksi toissijaisia ravintokohteita voidaan hyödyntää. Lisäksi ajoituksen epäonnistuminenkaan ei vaikuttaisi negatiivisesti lisääntymismenestykseen (Vatka ym. 2011). Täytyy kuitenkin muistaa, että hömötiainen on erittäin uhanalainen laji, jonka populaatiokoot ovat pienentyneet voimakkaasti (Hyvärinen ym. 2019). Pesinnän ajoittumisen onnistuminen ei siten takaa hömötiaiselle vielä loisteliasta tulevaisuutta. Talitiaiselle ilmastonmuutos tuo haasteita, koska ajoittumisen onnistuminen on lajille tärkeää tiukasti rajatun ravinnon vuoksi. Pesinnän ajoittaminen onnistuneesti tulee vaikeutumaan ja epäonnistumiset ajoittumisessa saattavat lisääntyä tämän vuoksi. Toisaalta ravinnon määrän merkitys ravinnon saatavuuteen voi parantaa tilannetta eikä pidä unohtaa sitä seikkaa, että talitiaisen pesinnän ajoittuminen on pitemmän aikaa Oulussa onnistunut. Pieni notkahdus, joita tulee aina silloin tällöin, ei välttämättä tarkoita ajoittumisen epäonnistumista jatkossa.

4.5. Tutkimuksen rajoitukset

Aineiston keruussa itsessään on voinut tapahtua joitain virheitä johtuen ympäristötekijöistä. On mahdollista, että sääolosuhteet, kuten sade ja tuuli, sekä puun ominaisuudet, kuten korkeus ja koko, aiheuttavat virheitä toukkien runsauden määrittämisessä (Visser ym. 2006). Nämä mahdolliset virheet tuskin kuitenkaan vaikuttavat huomattavasti tuloksiin, varsinkin kun sadepäivät on otettu huomioon toukkabiomassaa määritettäessä.

Aineiston keräämisen ensimmäisinä vuosina toukkahuipun korkeudet olivat huomattavan matalia. Tämä voi aiheuttaa sen, että myöhempien vuosien tavalliset toukkahuipun korkeudet näyttävät olevan keskimääräistä parempia. Tutkimuksen tulokset viittaavat siihen, että mahdollisesti toukkahuipun korkeuden merkitys on saattanut korostua ehkä liikaakin aineiston ensimmäisten vuosien poikkeuksellisten matalien toukkahuippujen vuoksi. Tämä selittäisi, miksi toukkahuipun korkeus selittää paremmin ravinnon saatavuudessa havaittua vaihtelua.

Tutkimuksen tuloksiin vaikuttaa aineiston koko. Onko tässä tutkimuksessa ollut tarpeeksi suuri aineisto, jotta tuloksia voidaan pitää tarpeeksi luotettavina? Edustavan otoksen saaminen vaatii kuitenkin tarpeeksi paljon aineistoa. Ainoanakaan vuonna kaikille havaituille pesille ei saatu laskettua ravinnon saatavuutta, koska toukka-aineistoa ei ollut kerätty riittävän pitkään, jotta myös loppukesien pesille olisi voitu laskea ravinnon saatavuus. Joinakin vuosina melkein kaikille pesille saatiin ravinnon saatavuudet laskettua, mutta joinain vuosina melko pienelle osalle pesistä. Entisestään aineistoa pienentää joidenkin vuosien pesien erittäin pieni lukumäärä, joista kaikille ei ravinnon saatavuutta pystytty laskemaan. Ravinnon saatavuus saatiin laskettua esimerkiksi vuonna 1998 talitiaisella vain 18:lle pesälle (pesiä ko. vuonna yhteensä 66). Pesien määrän vaihtelu vuosien ja lajien välillä on myös voinut vaikuttaa tuloksiin. Kaiken kaikkiaan talitiaisella saatiin laskettua ravinnon saatavuusarvot 72 % pesistä ja hömötiAISella 85 % pesistä. Erityisesti toukkahuipun korkeuden muutosta tutkittaessa aineiston pieni koko on vaikuttanut todennäköisesti tuloksiin, eikä tilastollisesti merkitsevää tulosta saatu tässä tutkimuksessa.

Talitiaisella paras lisääntymismenestys saavutetaan pesissä, joissa toukkahuippu ajoittuu poikasten 15.–19. päivän ikään (Pakanen ym. 2016). Kun ajoittumisen onnistumista oli tässä tutkimuksessa mitattu 10. päivän iässä, tulosten mukaan ajoittumisen onnistuminen on huonontunut. Jos tutkittaisiin toukkahuipun osumista 15.–19. päivän ikään, voitaisiin mahdollisesti saada parempi lisääntymismenestys ja ajoittumisen onnistuminen voisi saada korkeampia arvoja malleissa. Tällöin ajoitus olisi siis voinut parantua. Lisäksi toukkabiomassan määrä poikasten pesästä lähdön jälkeen (päivät 18.–25.) vaikuttaa eniten lisääntymismenestykseen paikallisella tasolla (Pakanen ym. 2016). HömötiAISella puolestaan paras lisääntymismenestys saavutetaan ajoittamalla toukkahuippu yhteen poikasten 10. päivän iän kanssa (Pakanen ym. 2016). Tässä tutkimuksessa ajoittumisen onnistumista oli mitattu toukkahuipun ja poikasten 10. päivän iän ajoittumisella yhteen. “Oikean” päivän käyttäminen

voi osaltaan vaikuttaa siihen, että on saatu tuloksia, jotka osoittavat ajoittumisen onnistumisen parantuneen. Näyttäisi siltä, ettei ajoittumisen onnistumista voida kaikissa tapauksissa mitata toukkahuipun ja 10. päivän iän saavuttamisen synkronialla (Pakanen ym. 2016). Siten pitäisi tutkia toukkahuipun ja lajikohtaisen maksimaalisen ravinnon tarpeen iän saavuttamispäivän ajoittumista yhteen. Match/mismatch- hypoteesiä pitäisi laajentaa poikasten voimakkaimman kasvun ajasta ulottumaan pesästä lähdön jälkeiseen aikaan asti (Pakanen ym. 2016). Hypoteesissä pitäisi ottaa myös huomioon lajikohtaiset erot siinä, minkä ikäisiä poikasten pitäisi olla toukkahuipun aikaan.

4.6. Johtopäätökset

Sekä tali- että hömötiaisten pesäpoikasaikainen ravinnon saatavuus on parantunut viimeisen 25 vuoden aikana. Ravinnon saatavuuden parantuminen johtuu todennäköisesti runsaammasta ravinnon määrästä perhosten levinneisyysalueiden laajentuessa pohjoisemmaksi. Toukkahuipun korkeuden kasvu samaan aikaan ei kuitenkaan ollut tilastollisesti merkitsevää, vaikkakin se on todennäköisesti biologisesti merkittävää. Hömötiaisella muutos ravinnon saatavuuden paranemisessa on ollut hieman voimakkaampaa, mikä voi selittyä ajoittumisen onnistumisen parantumisella. Toukkahuipun korkeudella oli suurempi vaikutus ravinnon saatavuuteen ja siinä havaittuun vaihteluun. Molemmilla tiaisilla toukkahuipun korkeus selitti paremmin ravinnon saatavuudessa havaittua vaihtelua. Myös pesinnän ajoittumisen osuminen yhteen toukkahuipun kanssa selitti vaihtelua, mutta heikommin. Ajoittumisen onnistumisen pienempi merkitys ravinnon saatavuuteen voi johtua siitä, että tiaisilla on haasteita ajoittaa pesintä toukkahuippuun, koska tarkkoja vihjeitä tulevasta ravintotilanteesta ei ole saatavilla. Myös pohjoinen sijainti voi korostaa toukkahuipun korkeuden merkitystä, koska pohjoisessa ravinnon määrä on verrattain matala ja aikaa lisääntymiseen ei ole kovin runsaasti tarjolla. Ei pidä myöskään unohtaa, että toukkahuipun korkeuden merkitystä ei ole aikaisemmin havaittu merkitykselliseksi johtuen siitä, ettei aihetta ole aikaisemmin tutkittu. Toukkahuipun korkeudessa ei havaittu tilastollisesti merkitsevää ajallista muutosta, mikä selittyy todennäköisesti aineiston koolla. Talitiaisen pesinnän osuminen yhteen toukkahuipun kanssa on huonontunut viimeisen 25 vuoden aikana. Kyse voi olla pienipiirteisestä vaihtelusta, mutta täytyy muistaa myös, ettei talitiaisen pesyekoon ja haudonnan plastisuus ole riittävää pesinnän ajoittumisen onnistumiseksi. Ajoittumisen epäonnistumisen taustalla on vihjehypoteesin mukaan epätarkat vihjeet. On mahdollista, että talitiaisen epäonnistunut ajoittuminen pesinnän

ajankohdassa johtuu tarkkojen vihjeiden puutteesta. Hömötiaisella ajoittuminen on puolestaan parantunut viimeisen 25 vuoden aikana. Tulokset onnistumisen parantumisesta hömötiaisella ovat linjassa aikaisempien tutkimusten kanssa.

Ilmastonmuutoksen myötä on herännyt huoli, pystyvätkö lajit sopeutumaan sen tuomiin muutoksiin. Olennaista on, pystyvätkö lajit ylläpitämään pesinnän ajoittumista ravintohuippuun, minkä katsotaan olevan sopeutumisen merkki. Tali- ja hömötiaisella pesinnän ajoittumisessa on havaittu muutoksia suuntaan jos toiseenkin muutaman viime vuosikymmenen aikana, mutta varmuutta ajoittumisen onnistumisesta tulevaisuudessa ei voida antaa. Muutokset ravinnon ajoittumisessa sekä toukkauiipun korkeudessa ja leveydessä tulevat jatkossakin määrittämään tiaisten lisääntymismenestystä. Muutosten ennustamisen mahdottomuuden vuoksi mitään varmaa tali- ja hömötiaisen tulevaisuudesta ei voida sanoa.

4.7. Tulevat tutkimukset

Samanlaisen tutkimuksen voisi toistaa uudestaan, kun aineistoa on kertynyt muutama vuosi lisää. Tämä vähentäisi alkuvuosien matalien toukkauiippujen roolia, joka on saattanut korostua liikaa tässä tutkimuksessa. Samalla voitaisiin saada varmistettua, onko toukkauiipun korkeudella suurempi merkitys ravinnon saatavuuteen ja siinä havaittuun vaihteluun kuin ajoittumisen onnistumisella. Toukkauiipun korkeuden muutos voitaisiin mahdollisesti saada laajemmalla aineistolla tilastollisesti merkitsevästi. Myös tali- ja hömötiaisen pesinnän ajoittumisen onnistumisesta voitaisiin saada todenmukaisempi kuva nykyisen hienopiirteisyyden näyttäytyessä vielä näin lyhyen aikavälin tutkimuksessa verrattain suurena. Samalla tutkimusta voisi jatkaa ottamalla mukaan enemmän tilastollista analyysiä.

Kuten kaikissa tutkimuksissa, tätäkin tutkimusta voisi tulevaisuudessa laajentaa näkökulmaltaan koskemaan suurempia kokonaisuuksia. Pesinnän ajoittumisen onnistumista yhteen toukkauiipun kanssa voitaisiin jatkossa tutkia yhä laajemmilla ekologisilla tasoilla. Ajoittumisen onnistumisen merkitystä voitaisiin tutkia yhteisötasolla. Laajempi aiheen tarkastelu voisi kertoa enemmän trofiatasojen ja lajien välisten vuorovaikutuksien merkityksestä ekosysteemissä. Ilmastonmuutos muuttaa tiaisten ravintonaan käyttämien perhosten levinneisyyttä, joten ilmastonmuutosteeman käsittely olisi tarpeellista tutkimuksissa, jotka käsittelevät pesinnän ajoittumisen onnistumista toukkauiippuun. Myös eri lajien vasteet ilmastonmuutokseen ajoittumisen onnistumisen kontekstissa olisivat mielenkiintoinen, mutta

myös tarpeellinen, tutkimuskenttä. Tutkimalla suurempia kokonaisuuksia, saamme tietoa laajemmasta mittakaavasta ja sitä kautta todenmukaisemman kuvan ilmiöstä. Siten yhteisötason tutkimukset, ilmastonmuutosta unohtamatta, voivat tarjota aiheesta uutta tietoa, jota ei olisi voitu saada pienemmän mittakaavan tutkimuksilla.

Suurempien kokonaisuuksien lisäksi tutkimusta voisi jatkossa laajentaa koskemaan eri tiaisii ja nykyisten tutkimuslajien levinneisyysalueille laajemminkin. Tässä tutkimuksessa on keskitytty tali- ja hömötiaiseen. Jatkossa voitaisiin tutkia, onko muidenkin tiaisien, kuten sini- ja lapintiaisten, pesäpoikasaikaisessa ravinnonsaatavuudessa tapahtunut muutosta ja mikä tätä selittää. Olisi mielenkiintoista selvittää, onko näiden tiaisien pesinnän ajoittumisen onnistuminen suhteessa ravintohuippuun muuttunut jollain tavalla. Tali- ja hömötiaisen kohdalla tutkimusta voitaisiin laajentaa tiaisien levinneisyysalueiden osiin, joissa tutkimusta ei vielä ole tehty. Tähän mennessä tutkimus on keskittynyt Eurooppaan, joten aluevaltaukset Aasian voisivat antaa hyödyllistä tietoa lajista ja sen pesinnästä koko levinneisyysalueen mittakaavassa. Tutkittiinpa mitä tiaisista hyvänsä, tärkeää olisi ottaa huomioon, monentenako elinpäivänään poikaset tarvitsevat eniten ravintoa. Näin voitaisiin laskea pesinnän ajoittumisen onnistuminen todenmukaisemmin. Tutkimalla eri tiaisii ja koko levinneisyysaluetta voimme saada tietoa läheistä sukua olevien lajien eroavaisuuksista ja yhteneväisyyksistä lisääntymisessä sekä lisää ymmärrystä lajien alueellisista erityispiirteistä.

Tämän tutkimuksen toukka-aineisto on kerätty koivuista. Myös tiaisaineistot ovat metsistä kerättyjä. Tutkimusta voisi jatkossa laajentaa erilaisiin ympäristöihin, koska ihan viime aikoina on saatu tuloksia, että toukkahuipun korkeus ja toukkabiomassa eroavat eri ympäristöissä (ks. Nadolski ym. 2021). Tutkimusta voitaisiin laajentaa asettamalla linnunpönttöjä myös urbaaneille alueille, jotta voitaisiin tutkia eri ympäristöjen eroja. Voituaisiin myös verrata tuloksia alueellisesti, jos tällaisia tutkimuksia tehtäisiin eri puolilla lajin levinneisyysaluetta. Näin nähtäisiin, onko eri ympäristöjen välillä yhtenäistä, koko levinneisyysalueen kattavaa kuviota. Toki pitkäaikaista, ja sitä kautta luotettavampaa, dataa saataisiin vasta vuosien päästä. Tällöin pitäisi ottaa huomioon myös ympäristön muuttuminen eri tavoin eri ympäristöissä, mikä saattaisi selittää tuloksia. Rajoituksena tässä laajemmassa tutkimuksessa olisi, että tutkittavan lajin pitäisi olla linnunpöntöissä pesivä, esimerkiksi talitiainen.

5. Yhteenveto

Linnut, kuten muutkaan vuodenaikaisympäristöissä elävät lajit, eivät voi ajoittaa lisääntymistään mihin tahansa aikaan vuodesta. Lintujen pitää ajoittaa lisääntymisensä ajallisesti lyhytkestoisen ravinnon mukaan. Match/mismatch- hypoteesin mukaan lisääntymismenestys on paras, kun pesinnän eniten energiaa kuluttava vaihe ajoittuu ravintohuippuun. Ajoittaminen ei ole kuitenkaan helppoa, koska vihjeet tulevasta ravintotilanteesta saattavat puuttua tai olla epätarkkoja. Ajoittumisen epäonnistumista onkin havaittu linnuilla, joilla on tärkeää ajoittaa pesintä hetkeen, jolloin poikasille on runsaiten tarjolla ravintoa. Ilmastonmuutoksen myötä onkin herännyt huoli, pystyvätkö linnut vastaamaan muutokseen ravintokohteen fenologiassa. Olennaista on, pystytäänkö pesinnän ajoittumista siirtämään ravintokohteen muutosten mukaan.

Perinteisesti pesinnän ajoittumisen ja ravintohuipun välistä suhdetta on tutkittu metsissä elävillä varpuslinnuilla, kuten tiaisilla. Tämän tutkimuksen kohteena olivat tiaiset, jotka tarvitsevat poikasilleen suurten pesyeiden vuoksi paljon ravintoa. Tutkimuslajeina olivat tali- ja hömötiainen. Tutkimuksen tarkoituksena oli tutkia, onko tali- ja hömötiaisten pesäpoikasaikainen ravinnon saatavuus muuttunut (tutkimuskysymys 1) ja jos muutosta havaitaan, mikä tätä muutosta selittää: ajoittumisen onnistuminen vai toukkahuipun korkeus (tutkimuskysymys 2).

Tutkimuksen aineistona käytettiin frass fall-menetelmällä kerättyä toukka-aineistoa ja tiaisten pesä-aineistoa vuosilta 1996–2020. Lineaarisilla regressiomalleilla selvitettiin, onko pesäkohtaisessa ravinnon saatavuudessa tapahtunut muutosta ja mikä tätä muutosta selittää: ajoittumisen onnistuminen vai toukkahuipun korkeus. AIC-vertailulla tutkittiin kumpi tekijöistä selittää voimakkaammin ravinnon saatavuudessa havaittua vaihtelua. Lineaarisilla regressiomalleilla selvitettiin myös, onko toukkahuipun korkeudessa ja ajoittumisen onnistumisessa tapahtunut muutosta. Tulokset osoittivat, että ravinnon saatavuus on parantunut molemmilla tiaisilla. Toukkahuipun korkeus selitti samoin molemmilla tiaisilla paremmin ravinnon saatavuudessa havaittua muutosta ja vaihtelua. Toukkahuipun korkeudessa ei havaittu tilastollisesti merkitsevää kasvua. Tulosten mukaan ajoittumisen onnistuminen on huonontunut talitiaisella ja parantunut hömötiaisella.

Tiaisten pesäpoikasaikaisen ravinnon saatavuuden parantumisen taustalla on todennäköisesti toukkahuipun korkeuden kasvu perhosten levinneisyysalueiden muutosten vuoksi. Vaikka toukkahuipun korkeudessa ei havaittu tilastollisesti merkitsevää kasvua, toukkahuipun korkeus

selittää kuitenkin ajoittumisen onnistumista paremmin ravinnon saatavuuden muutosta ja siinä havaittua vaihtelua. Toukkahuipun korkeuden korostumisen taustalla voi olla pohjoinen sijainti ja ajoittumisen onnistumisen haasteet. Talitiaisen pesinnän ajoittumisen epäonnistumisessa lienee kyse pienipiirteisestä vaihtelusta, kun taas tulokset hömötiaisen pesinnän ajoittumisen onnistumisesta ovat linjassa aiempien tutkimusten kanssa. Tulokset osoittavat ensimmäistä kertaa toukkahuipun korkeuden olevan merkityksellinen pesäpoikasten ravinnon saatavuudelle. Tulosten perusteella voidaan myös saada parempaa tietoa tiaisten vasteista ilmastonmuutokseen.

6. Kiitokset

Suuret kiitokset molemmille ohjaajilleni Emma Vatkalle ja Seppo Rytköselle avusta ja neuvoista tutkimusta tehdessäni. Erityiskiitokset Emmalle suurenmoisesta tuesta aineiston analyysivaiheessa sekä hyvistä ja runsaista kommentteista kirjoittamisprosessin aikana. Olen hyvin kiitollinen ohjauksen sujumisesta ja ohjaajieni panostuksesta tutkimustani kohtaan. Haluan myös kiittää teitä nimettöminä pysyviä henkilöitä, jotka ovat edesauttaneet jollain tavalla tutkielman valmistumista ja siitä henkisestä tuesta, jota olen teiltä saanut. Apunne ja läsnäolonne on ollut hyvin tarpeellista, vaikka ette sitä välttämättä uskokaan ja arvaakaan.

7. Kirjallisuus

- Barrientos R, Bueno-Enciso J & Snaz J (2016) Hatching asynchrony vs. foraging efficiency: the response to food availability in specialist vs. generalist tit species. *Scientific Reports*. 6, 37750.
- Batley NH (2000) Aspects of seasonality. *Journal of Experimental Botany*. 51(352): 1769–1780.
- Both C (2011) Food availability, mistiming, and climatic change. Teoksessa: Moller A, Fiedler W & Berthold P (toim.) *Effects of climate change on birds*. Oxford University Press, New York.
- Both C, Artemyev AV, Blaauw B, Cowie RJ, Dekhuijzen AJ, Eeva T ... & Visser ME (2004) Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. 271(1549): 1657–1662.
- Cresswell W & McCleery R (2003) How great tits maintain synchronization of their hatch date with food supply in response to long-term variability in temperature. *Journal of Animal Ecology*. 72(2): 356–366.
- Dunn P (2004) Breeding dates and reproductive performance. Teoksessa: Moller A, Fiedler W & Berthold P (toim.) *Advances in Ecological Research*. Elsevier, Oxford.
- Dunn PO, Winkler DW, Whittingham LA, Hannon SJ & Robertson RJ (2011) A test of the mismatch hypothesis: How is timing of reproduction related to food abundance in an aerial insectivore? *Ecology*. 92(2): 450–461.

- Durant JM, Hjermmann DØ, Anker-Nilssen T, Beaugrand G, Mysterud A, Pettorelli N & Stenseth NC (2005) Timing and abundance as a key mechanisms affecting trophic interactions in variable environments. *Ecology Letters*. 8(9): 952–958.
- Durant JM, Hjermmann DØ, Ottersen G & Stenseth NC (2007) Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research*. 33(3): 271–283.
- Eeva T, Veistola S & Lehikoinen E (2011) Timing of breeding in subarctic passerines in relation to food availability. *Canadian Journal of Zoology*. 78(1): 67–78.
- Gaston AJ, Gilchrist HG, Mallory ML & Smith PA (2009) Changes in seasonal events, peak food availability, and consequent breeding adjustment in a marine bird: A case of progressive mismatching. *The Condor*. 111(1): 111–119.
- del Hoyo J, Elliot A & Christie DA (2007) *Handbook of the birds of the world*. Vol. 12. Picathartes to tits and chickadees. Lynx Edicions, Barcelona.
- Hyvärinen E, Juslen A, Kemppainen E, Uddström A & Liukko U-M (2019) Suomen lajien uhanalaisuus – Punainen kirja 2019. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus, Helsinki.
- Hällfors MH, Pöyry J, Heliölä J, Kohonen I, Kuussaari M, Leinonen R ... & Saastamoinen M (2021) Combining range and phenology shifts offers a winning strategy for boreal *Lepidoptera*. *Ecology Letters*. 24(8): 1619–1632.
- McKinnon L, Picotin M, Bolduc E, Juillet C & Bêty J (2012) Timing of breeding, peak food availability, and effects of mismatch on chick growth in birds nesting in the high arctic. *Canadian Journal of Zoology*. 90(8): 961–971.
- Mikkonen S, Laine M, Mäkelä HM, Gregow H, Tuomenvirta H, Lahtinen M & Laaksonen A (2015) Trends in the average temperature in Finland, 1847–2013. *Stochastic Environmental Research and Risk Assessment*. 29(6): 1521–1529.
- Nadolski J, Marciniak B, Loga B, Michalski M & Bańbura J (2021) Long-term variation in the timing and height of annual peak abundance of caterpillars in tree canopies: Some effects on a breeding songbird. *Ecological Indicators*. 121(107120).
- Nager RG & van Noordwijk AJ (1995) Proximate and ultimate aspects of phenotypic plasticity in timing of great tit breeding in a heterogeneous environment. *The American Naturalist*. 146(3): 454–474.
- Nakazawa T & Doi H (2011) A perspective on match/mismatch of phenology in community contexts. *Oikos*. 121(4): 489–495.

- Pakanen V-M, Orell M, Vatka E, Rytönen S & Broggi J (2016) Different ultimate factors define timing of breeding in two related species. *PLoS One*. 11(9): e0162643.
- Perrins CM (1970) The timing of birds' breeding seasons. *Ibis*. 122(2): 242–255.
- Perrins CM (1991) Tits and their caterpillar food supply. *Ibis*. 133(s1): 49–54.
- Pöyry J, Luoto M, Heikkinen RK, Kuussaari M & Saarinen K (2009) Species traits explain recent range shifts of Finnish butterflies. *Global Change Biology*. 15(3): 732–743.
- Reed TE, Jenouvrier S & Visser ME (2012) Phenological mismatch strongly affects individual fitness but not population demography in a woodland passerine. *Journal of Animal Ecology*. 82(1): 131–144.
- Rytönen S, Koivula K & Orell M (1996) Patterns of per-brood and per-offspring provisioning efforts in the willow tit *Parus montanus*. *Journal of Avian Biology*. 27(1) 21–30.
- Rytönen S & Orell M (2001) Great tits, *Parus major*, lay too many eggs: experimental evidence in mid-boreal habitats. *OIKOS*. 93(3): 439–450.
- Rytönen S & Krams I (2003) Does foraging behaviour explain the poor breeding success of great tits *Parus major* in northern Europe? *Journal of Avian Biology*. (34)3: 288–297.
- Samplonius JM, Kappers EF, Brands S & Both C (2016) Phenological mismatch and ontogenetic diet shifts interactively affect offspring condition in a passerine. *Journal of Animal Ecology*. 85(5): 1255–1264.
- Shutt JD, Burgess MD & Phillimore AB (2019) A spatial perspective on the phenological distribution of spring woodland caterpillar peak. *The American Naturalist*. 194(5): E109-E121.
- Smith KW, Smith L, Charman E, Briggs K, Burgess M, Dennis C ... & Mallord J (2011) Large-scale variation in the temporal patterns of the frass fall of defoliating caterpillars in oak woodlands in Britain: implications for nesting woodland birds. *Bird Study*. 58(4): 506–511.
- Tinbergen JM & Dietz MW (1994) Parental energy expenditure during brood rearing in the great tit (*Parus major*) in relation to body mass, temperature, food availability and clutch size. *Functional Ecology*. 8(5): 563–572.
- Vatka E, Orell M & Rytönen S (2011) Warming climate advances breeding and improves synchrony of food demand and food availability in a boreal passerine. *Global Change Biology*. 17(9): 3002–3009.

- Vatka E, Rytkönen S & Orell M (2014) Does the temporal mismatch hypothesis match in boreal populations? *Oecologia*. 176(2): 595–605.
- Visser ME, van Noordwijk AJ, Tinbergen JM & Lessells CM (1998) Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. 265(1408): 1867–1870.
- Visser ME, Adriaansen F, van Balen JH, Blondel J, Dhondt AA, van Dongen S ... & Thomson DL (2003) Variable responses to large-scale climate change in European *Parus* populations. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. 270(1513): 367–372.
- Visser ME, Both C & Lambrechts MM (2004) Global climate change leads to mistimed avian reproduction. *Teoksessa: Moller A, Fiedler W & Berthold P (toim.) Advances in Ecological Research*. Elsevier, Oxford.
- Visser ME, Holleman LJM & Gienapp P (2006) Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Global Change Biology*. 147(1): 164–172.
- Visser ME, Caro SP, van Oers K, Schaper SV & Helm B (2010) Phenology, seasonal timing and circannual rhythms: towards a unified framework. *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences*. 365(1555): 3113–3127.
- Visser ME, te Marvelde L & Lof ME (2012) Adaptive phenological mismatches of birds and their food in a warming world. *Journal of Ornithology*. 153(1): 75–84.
- Wilkin TA, King LE & Sheldon BC (2009) Habitat quality, nestling diet and provisioning behaviour in great tits *Parus major*. *Journal of Avian Biology*. 40(2): 135–145.
- Zuur AF, Ieno EN & Elphick CS (2009) A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology & Evolution*. 1(1): 3–14.