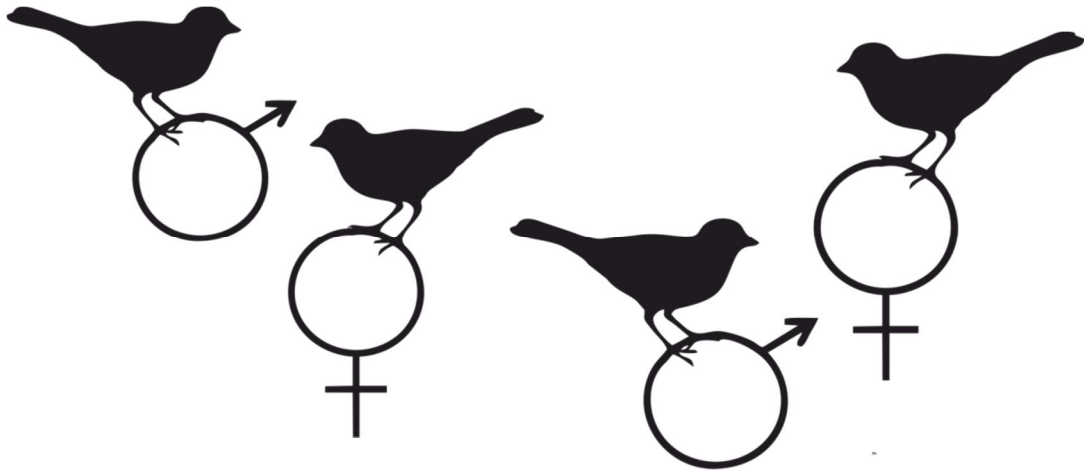


# Protogynia varpuslintujen syysmuuttostrategiana – muuttavatko naaraat syksyllä aikaisemmin kuin koiraat?



Jarkko Santaharju  
Pro gradu -tutkielma  
Helsingin yliopisto  
Biotieteiden laitos  
Syyskuu 2015



Tiedekunta – Fakultet – Faculty Bio- ja ympäristötieteellinen tiedekunta		Laitos – Institution– Department Biotieteiden laitos	
Tekijä – Författare – Author Jarkko Santaharju			
Työn nimi – Arbetets titel – Title Protogynia varpuslintujen syysmuuttostrategiana – muuttavatko naaraat syksyllä aikaisemmin kuin koiraat?			
Oppiaine – Läroämne – Subject Ekologia ja evoluutiobiologia			
Työn laji – Arbetets art – Level Pro gradu -tutkielma		Aika – Datum – Month and year syyskuu 2015	Sivumäärä – Sidoantal – Number of pages 32
Tiivistelmä – Referat – Abstract Eliöiden eri elinkierron vaiheissa tapahtuvien sukupuolten välisten ajoituserojen tutkimuksella on pitkät perinteet. Näistä ehkä tunnetuin esimerkki on lintujen kevätmuuton ajoittuminen, jossa esiintyy protandriaa eli koiraat saapuvat pesimäalueelle ennen naaraita. Kevätmuutolla protandria liittyy sukupuolten sisäiseen tai väliseen kilpailuun ja sen syistä on esitetty useita eri hypoteeseja. Näistä tunnetuimpia ovat koiraiden kilpailu laadukkaimmista reviireistä, paritutumismahdollisuuksien maksimointi sekä parempi kylmänkestävyys suuremman kokonsa turvin. Protogynia sen sijaan on päinvastainen ilmiö, jossa naaraiden muutto käynnistyy ennen koiraita. Syysmuutolla sukupuolten välistä muutonajoittumista on tutkittu toistaiseksi vähän. Ainoa sukupuolten välistä syysmuuton dynamiikkaa tarkastellut tutkimus antoi viitteitä protogyniasta ainakin pohjoisamerikkalaisilla varpuslinnuilla. Syiksi koiraiden myöhäisemmälle muutolle tarjotaan samoja hypoteeseja kuin keväisessä protandriassa. Syksyllä tarkastelua hankaloittaa se, että mukana on kaksi eri ikäluokkaa: vanhat linnut ja samana kesänä tuotetut jälkeläiset, nuoret linnut. Tämä pro gradu –tutkielma valottaa 14 Suomessa pesivän varpuslintulajin (Passeriformes) avulla, löytyykö syysmuuton ajoittumisesta eroja eri sukupuolten ja ikäluokkien välillä. Valitsin tutkimuslajeiksi helposti värituntomerkkien perusteella sukupuolelleen ja iälleen määritettävissä olevia lajeja. Etsin vastausta kolmeen tutkimuskysymykseen: 1) Eroaako tutkimuslajien sukupuolten välinen muuton ajoittuminen toisistaan? 2) Onko mahdollinen sukupuolten välinen ero muuton ajoittumisessa yhteydessä kokodimorfiaan, eli koiraan ja naaraan väliseen kokoeroon? 3) Onko ikäluokalla merkitystä tutkittaessa sukupuolten välistä muuton ajoittumisen eroa? Tutkimusaineistona on Hangon lintuaseman rengastusaineisto syksyiltä 1979–2013 käsittäen yli 80 000 lintuyksilöä. Analysoin aineiston Mann–Whitney U–testillä, lineaarisella regressioanalyysillä ja lineaarisella sekamallilla. Kymmenellä lajilla 14:sta naaraat muuttivat merkitsevästi ennen koiraita. Lajien sukupuolten välinen kokoero selitti merkitsevästi sukupuolten välistä muuton ajoittumiseroa, eli mitä suurempi koiras oli verrattuna naaraaseen, sitä myöhemmin koiras lähti muutolle naaraaseen verrattuna. Nuorilla linnuilla, joita suurin osa aineistosta edusti, tämä ero oli merkitsevä ja vanhoilla linnuillakin suuntaa-antava. Tulokset osoittavat protogynian olevan yleinen syysmuuttostrategia varpuslinnuilla, etenkin nuorilla yksilöillä. Tämä tukee reviirikilpailu hypoteesia, mutta myös olosuhdeherkkyys -hypoteesia, sillä sukupuolten kokodimorfia näyttelee suurta roolia muutonajoittumiseron voimakkuudessa eri lajeilla. Suuremman kokonsa ansiosta koiraat selviävät naaraita paremmin heikoissa olosuhteissa ja siten niillä on mahdollisuus tutkia tulevan vuoden reviiripaikkoja pidempään. Tämä on edullista varsinkin nuorille koiraille, jotka eivät tunne vielä elinympäristöään. Työn tarkoituksena on auttaa ymmärtämään syysmuuton dynamiikkaan liittyviä syitä ja toimia tukena vastaaville tutkimuksille tulevaisuudessa.			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords Protogynia, kokodimorfia, muuton ajoittuminen, Hangon lintuasema, varpuslinnut (Passeriformes), protandria			
Ohjaaja tai ohjaajat – Handledare – Supervisor or supervisors Dos. Aleksi Lehikoinen			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited			

## Sisältö

1. Johdanto .....	1
1.1. Protandria linnuilla ja hypoteesit sen syistä .....	1
1.2. Vähän tutkittu protogynia .....	4
2. Aineisto ja menetelmät .....	9
2.1. Tutkimusalue .....	9
2.2. Lintujen pyydystäminen ja rengastus .....	10
2.3. Tutkimuslajit sekä niiden sukupuolen ja iän määrittäminen .....	13
2.4. Aineiston käsittely ja tilastotieteelliset menetelmät .....	15
2.5. Virhelähteet .....	19
3. Tulokset .....	20
4. Tulosten tarkastelu .....	24
5. Kiitokset .....	28
6. Kirjallisuus .....	28

## 1. Johdanto

Alun perin kasvitieteessä käyttöön otettu termi protandria tarkoittaa saman kasviyksilön heteiden ja emien eriaikaisuutta. Ilmiön on arveltu ehkäisevän itsepölytystä ja siten kasvilajin geenipoolin pienenemistä. Sama ilmiö on yleisesti havaittavissa myös muilla eliöryhmillä, kuten vaeltavilla kaloilla, horrostavilla nisäkkäillä, sammakkoeläimillä, käärmeillä ja monilla hyönteisillä. Hyönteisillä protandria tarkoittaa koirasyksilöiden kuoriutumista ennen naaraita (Wiklundin ja Fagerströmin 1977 mukaan Petersen 1892, Demoll 1908, Petersen 1947). Eläimillä protandrian oletetaan olevan lähinnä lisääntymisstrategia eikä niinkään tähtäävän sukusiitoksen välttämiseen, mutta sen etuja ja toimintamekanismeja on vaikea havainnollistaa pitävästi (Morbey & Ydenberg 2001). Muuttolinnuilla protandria tarkoittaa koiraiden saapumista pesimäalueille ennen naaraita. Lintujen fenologian eli vuosikierron tapahtumien ajoittumisen vuosien välisen vaihtelun tutkimuksessa keväinen protandria on selkeytensä johdosta yksi sukupuolten välisen käyttäytymiserojen tutkituimmista kohteista. Pesimäkauden jälkeen poikasten kasvettua lentokykyisiksi, varsinkin hyönteissyöjät sekä muut varpuslinnut käynnistävät syysmuuttonsa vähin äänin, eikä ilmiöön ole kiinnitetty yhtä paljon huomiota kuin keväällä. Koska julkaistua tietoa aiheesta on niukasti, on vielä pitkälti hämärän peitossa, eroaako sukupuolten välinen muuton dynamiikka myös syksyllä. Tämän tutkimuksen tarkoituksena on valottaa, löytyykö syysmuutolla samankaltaista sukupuolten ja ikäluokkien välistä jaksottumista muuttoaikatauluissa kuin keväällä, ja jos näin on, pohtia ilmiön syitä.

### 1.1. Protandria ja hypoteesit sen syistä linnuilla

Protandriaa on tutkittu linnuilla paljon, ja on yleisesti tiedossa, että se kuuluu osana kevätmuuton mekanismeihin valtaosalla lajeista. Vain hyväkuntoiset koiraat selviävät aikaisesta muuttomatkastasta ja sen kustannuksista, sillä sääolosuhteet sekä ravinnon

hankinta tuottavat yksilöille usein haasteita (Kokko 1999). Protandria voidaan todeta muuton käynnistyessä talvehtimisalueilta, levähdyspaikoilla muuttomatkan varrella tai lintujen saapuessa pesimäalueille. Protandria-aineistot on kerätty pääosin lintujen muuttomatkan varrella sijaitsevilta levähdyspaikoilta, ja niissä on tutkittu lajeja, joilla sukupuolet ovat selvästi dimorfisia, eli koiras ja naaras eroavat selvästi toisistaan (Morbey ym. 2012). Stewart ym. (2002) havaitsivat tutkiessaan 16 eri varpuslintulajin keväistä protandriaa, että eri ikäluokat muuttavat eri aikaan siten, että vanhat linnut muuttavat pohjoiseen ennen edelliskesän poikasia. Protandrian syistä on esitetty useita eri hypoteeseja, jotka liittyvät joko sukupuolten sisäiseen tai väliseen kilpailuun ja siten valintaan. Morbey ja Ydenberg (2001) kokosivat katsauksen protandriatutkimuksista, ja heidän mukaansa kaksi johtavaa hypoteesia ovat:

- 1) Reviirikilpailu (Rank advantage): Koiraiden välillä on valintapaine, jossa ensimmäisenä pesimäalueille saapuvat koiraat pääsevät valitsemaan laadukkaimmat reviirit (Ketterson & Nolan 1976, Myers 1981, Kokko 1999).
- 2) Pariutumismahdollisuuksien maksimointi (Mate opportunity): Koirailta on naaraita suurempi valintapaine saapua ensimmäisenä pesimäalueille, jotta ne voivat maksimoida pariutumismahdollisuutensa. Varsinkin lajeilla, joilla vain koiraat ovat moniavioisia (esim. kirjosiippo *Ficedula hypoleuca*), koiraat ovat usein pesimäalueella naaraiden saapuessa, maksimoiden näin mahdollisten parittelujen määrän eri naarasyksilöiden kanssa (mm. Wiklund & Fagerström 1977, Bulmer 1983).

Näiden hypoteesien erottaminen toisistaan saattaa tuntua väkinäiseltä ja Morbey & Ydenberg (2001) toteavatkin, että jos aikaisin saapuva koiras valtaa laadukkaan reviirin, saa se luultavasti myös enemmän paritteluja, jolloin molemmat hypoteesit toteutuvat.

Muita tutkittuja hypoteeseja jotka voivat osaltaan vaikuttaa protandrian esiintymiseen ovat:

- 3) Olosuhdeherkkyys (Susceptibility): Koiraat ovat kookkaampia kuin naaraat ja kestävät siten naaraita paremmin pesimäalueiden ankaratkin olosuhteet pesimäkauden alussa ennen kevään lämpenemistä (Ketterson & Nolan 1983, Francis & Cooke 1986, Møller 2004).
- 4) Lähtöalueen erot (Winter range constraint): Koiraat talvehtivat reviirikilpailun vuoksi pohjoisempana kuin naaraat ja ennättävät pesimäalueille ensin, mikäli koiraiden ja naaraiden muutto alkaa samaan aikaan ja muuttonopeudessa ei ole eroja (Ketterson ja Nolan 1976).
- 5) Parinvalinta (Mate choice): Naaraiden on hyödyllisempää saapua pesimäalueille koiraita myöhemmin, jolloin koiraat ovat jo selvittäneet asemansa reviirikamppailuissa tai soitimella, ja parhaat koiraat reviireineen ovat niiden valittavissa (Wang ym. 1990, Wedell 1992).
- 6) Odottelun minimointi (Waiting cost): Naaraat minimoivat odotusajan pesimäalueella, joka koiraalta kuluu mm. reviirin valtaamiseen, pesän rakentamiseen tai muille kukkoiluun (mm. Fagerström & Wiklund 1982).
- 7) Sukusiitoksen välttäminen (Outbreeding): Muuttamalla ennen naaraita, koiraat pienentävät mahdollisuuttaan paritua oman sukulaisensa kanssa (Wedellin 1992 mukaan Petersen 1892).

Ainoastaan kolme hypoteesia, reviirikilpailu, paritumismahdollisuuksien maksimointi ja olosuhdeherkkyys ovat saaneet alan tutkijoilta kannatusta, mutta niitäkin on kritisoitu. Esimerkiksi reviirikilpailu hypoteesin pitäisi samalla aiheuttaa naaraiden välistä kilpailua aikaisin saapuneiden alfa-koiraiden asuttamista reviireistä, ja siten

aikaistaa naaraiden muuttoaikataulua ja jopa johtaa protogyniaan, naaraiden saapumiseen ennen koiraita (Kokko ym. 2006). Monella lajilla myös koiraiden pohjoisemmat talvehtimisalueet ovat osoittautuneet paikkansa pitäviksi. Esimerkiksi Suomessa talvehtivilla punatulkuilla (*Pyrrhula pyrrhula*) kanta on sitä koirasvoittoisempaa mitä pohjoisemmaksi mennään (Lehikoinen 2014). Tuoreimman tulkinnan mukaan mikään näistä hypoteesista ei kuitenkaan yksin pysty selittämään protandriaa, mutta kaikki yhdessä muodostavat kokonaisvaltaisen teoreettisen viitekehyksen protandrian evoluutiosta (Morbey ym. 2012).

## 1.2. Vähän tutkittu protogynia

Protogyniaa, naaraiden muuttua ennen koiraita, esiintyy keväisin joillain harvoilla linturyhmillä, esimerkiksi kahlaajilla (Charadrii), joilla pesinnän aikaiset sukupuoliroolit ovat käänteiset naaraan vallatessa reviirin ja koiraan huolehtiessa poikasten hoidosta. Ainakin vesipääskyllä (*Phalaropus lobatus*), amerikanvesipääskyllä (*P. tricolor*) ja amerikansipillä (*Actitis macularia*) naaraat saapuvat pesimäalueille ennen koiraita (Oring & Lank 1982, Reynolds ym. 1986). Hyvin samankaltaisilla lajeilla, kuten isovesipääskyllä (*P. fulicarius*) ja pulmussirillä (*Calidris alba*), sukupuolten muuton ajoittumisessa ei ole kuitenkaan havaittu eroja (Myers 1981).

Toisin kuin keväistä protandriaa, sukupuolten mahdollisesti eriaikaista syysmuuttoa on tutkittu toistaiseksi vähän. Mills (2005) selvitti kuuden pohjoisamerikkalaisen varpuslintulajin (Passeriformes) ikä- ja sukupuolijakaumaa syysmuuttomatkan varrella käyttämällä rengastusaineistoa kolmelta lintuasemalta Kanadassa. Kuudesta tutkitusta lajista neljän todettiin olevan protogynisiä, eli naaraiden muuttavan ennen koiraita. Kyseiset lajit ovat myös tunnettuja voimakkaasta protandriastaan keväisin. Tutkimuksen lajeista rubiinihippiäisellä (*Regulus calendula*) protogynia havaittiin niin nuorilla kuin vanhoillakin linnuilla. Euroopassa syksyistä protogyniaa varpuslinnuilla ei juuri ole tutkittu. Ruotsissa rengastuksen ohessa kerätyn aineiston analysointi osoitti

nuorten naaras sinirintojen (*Luscinia svecica*) saapuvan Etelä-Ruotsin levähdysalueille keskimäärin kolme päivää aikaisemmin, kuin muiden ikä- ja sukupuoliluokkien (Ellegren 1991).

Ikäluokkien välisiä eroja muuton ajoittumisessa on tutkittu laajemmin. Keskeinen tekijä ikäluokkien erilaisessa muuton ajoittumisessa syksyisin löytyy niiden erilaisista sulkasatostrategioista. Useilla lajeilla aikuiset pesivät linnut vaihtavat lenninsulkansa (käsi-, kyynär- ja pyrstösulat) uusiin pesinnän päätyttyä ja pääsevät matkaan vasta sulkasadon loputtua. Saman kesän poikaset sulkivat ennen syysmuuttoa yleensä vain joitain höyheniä, mutta lenninsulkansa vasta päästyään talvehtimisalueille tai vasta seuraavana kesänä pesinnän jälkeen. Näin ollen ne voivat käynnistää syysmuuttonsa heti kasvettuaan täysikasvaisiksi (Newton 2008). Lajeilla, joilla sulkasatostrategia on poikkeava ja pesivät linnutkin aloittavat sulkasatonsa vasta talvehtimisalueilla, käynnistyy vanhojen lintujen syysmuutto keskimäärin aikaisemmin kuin nuorilla (Newton 2008). Tällaisia suomalaisia lajeja ovat esimerkiksi kerttuset (*Acrocephalus* -suku), kultarinta (*Hippolais icterina*) ja punavarpuunen (*Carpodacus erythrinus*). Petolinnuista protogynia syysmuutolla on havaittavissa mm. varpushaukalla (*Accipiter nisus*), jolla ensimmäisenä muutolle lähtevät nuoret naaraat, sitten nuoret koiraat, seuraavaksi vanhat naaraat ja viimeisenä vanhat koiraat (mm. Saurola 1981, Kjellén 1992). Tuoreen tutkimuksen mukaan protogynia ilmenee vanhojen varpushaukkojen ja saman kesän poikasten lisäksi myös edellisvuoden nuorilla, toisen kalenterivuoden yksilöillä, jotka muuttavat ennen vanhoja yksilöitä (Lehikoinen ym. 2014). Tämä ilmiö johtuu mahdollisesti siitä, ettei valtaosa edelliskesänä syntyneistä varpushaukoista vielä onnistu pesimään ja siten ne kykenevät aloittamaan sulkasatonsa ja syysmuuttonsa pesiviä yksilöitä aiemmin (Lehikoinen ym. 2014).

Syksyisen protogynian syiksi Mills (2005) tarjoaa osittain samoja hypoteeseja kuin protandriassa keväisin:



- 1) Reviirikilpailu: Koiraat pysyvät reviirillään mahdollisimman pitkälle syksyyn ja puolustavat sitä muilta koirailta seuraavaa vuotta varten.
- 2) Pariutumismahdollisuuksien maksimointi: Koiraat viivyttelivät pesimäalueilla pidempään maksimoidakseen tulevaa pariutumismahdollisuuttaan. Syksyllä laulavat tai reviirillään aktiivisesti näyttäytyvät koiraat ilmaisevat olevansa hyvässä kunnossa, ja siksi niiden mahdollisuus selvitä tulevasta talvesta on muita koiraita suurempi.

Kuten keväälläkin, tämä ja edellinen hypoteesi liittyvät vahvasti toisiinsa. Esimerkiksi mustaleppälinnulla (*Phoenicurus ochruros*) on havaittu aktiivista syyslaulua, eli reviirin puolustamista vielä pesimäkauden jälkeen ja todettu sen vaikuttavan positiivisesti saman naaraan saapumiseen vanhalle reviirille seuraavana keväänä (Wegglar 2000). Hypoteesien 1 ja 2 perusteella protogynian tulisi tällöin esiintyä erityisesti vanhoilla linnuilla, sillä parinvalinta tapahtuu nuorilla vasta seuraavana keväänä, eikä niillä myöskään ole reviiriä mitä puolustaa.

- 3) Olosuhde-herkkyys: Suuremmat koiraat selviävät pesimäalueilla pidempään kuin pienemmät naaraat. Hypoteesin mukaan mitä suurempi kokoero lajilla on sukupuolten välillä, sitä suurempi on aikaero sukupuolten muuton ajoittumisessa. Hypoteesi ei tunnu pätevän ainakaan petolinnuilla, joilla naaraat ovat suurempia kuin koiraat (ks. varpushaukkaesimerkki edellisen kappaleen lopussa).
- 4) Odottelun minimointi: Toisin kuin keväisin, naarailta ei ole odottelukustannuksia talvehtimisalueille saavuttaessa ja hyvän talvireviirin varaamisella tai muuten otolliselle alueelle sijoittumisella saattaa olla jokin rooli protogyniassa syysmuutolla.

Seuraavat keväisen protandrian syiksi ehdotetut hypoteesit taas eivät toimi syksyisin:

- 5) Erot lähtöalueissa: Syksyllä ei eroa sukupuolten välillä, koska lähtöalue on sama.
- 6) Parinvalinta: hypoteesi ei toimi syysmuutolla, sillä vesilintuja lukuun ottamatta parinvalinta tapahtuu vasta keväällä, ei syksyllä.

Edellisten lisäksi Mills (2006) pohti, voisiko seuraavilla, vain syysmuutolla toimivilla hypoteeseilla selittää syksyistä protogyniaa:

- 7) Sulkasatoerot (Molt constraint): Hypoteesin mukaan sukupuolten erilaiset sulkasadon aikataulut voisivat johtaa protogyniaan. Tämä tarkoittaa, että naarailla tulisi olla edistyneempi sulkimisaikataulu eli niiden sulkasato olisi valmis ennen koiraita, jolloin ne olisivat valmiita syysmuutolle ennen koiraita. Naaraiden koiraita aikaisempaa sulkasatomallia tiedetään esiintyvän joidenkin lajiryhmien vanhoilla linnuilla. Esimerkiksi petolinnuilla pesivät naaraat voivat aloittaa sulkasatonsa aikaisemmin kuin koiraat. Naaraat pysyttelevät pesimäaikaan pesällä ja voivat aloittaa sulkasadon samanaikaisesti poikasten hoidon kanssa. Koiraat puolestaan saalistavat ruokaa koko perheelle ja voivat aloittaa sulkasadon vasta poikasten lähdettyä pesästä (Kjellén 1992).

Varpuslinnuilla edellistä hypoteesia tukevaa tieteellistä näyttöä ei ole esitetty, päinvastoin. Mills (2005) ei näytä ottaneen huomioon että syksyisin kaikilla varpuslintulajeilla suurin osa yksilöistä on nuoria, joista valtaosa läpikäy ensimmäisen sulkasatonsa vasta syysmuuttomatkan jälkeen. Sulkasato ei siten voi vaikuttaa suurimpaan osaan tutkimusyksiköistä. Vanhoilla varpuslinnuilla taas koiraat aloittavat sulkasadon keskimäärin aikaisemmin kuin naaraat, jotka panostavat pesintään voimakkaammin kuin koiraat (Jenni & Winkler 1994, Hemborg 1999). Koska pesintä, sulkasato ja syysmuuttoon valmistautuminen ovat voimakkaasti resursseja vaativia tapahtumia, on ne läpikäytävä eri aikaan

(Newton 2008). Näin ollen naaraat kykenevät todennäköisesti aloittamaan loppukesäisen sulkasatonsa myöhemmin kuin koiraat, ja sulkasadon aikataulu ei siten tue naaraiden aikaisempaa muuttoa. Hypoteesin perusteella nuorilla linnuilla ei tulisi olla sukupuolten välisiä eroja muuttoajoissa, mutta vanhat naaraat saattavat muuttaa myöhäisemmän sulkasadon takia jopa vanhojen koiraiden jälkeen.

- 8) Talvireviirin hankinta (Winter territory acquisition): Ensimmäisenä talvehtimisalueelle saapuva voi valita laadukkaimman talvireviirin. Naaraat eivät pysty valtaamaan talvireviiriä suuremmilta koirailta, joten niiden on edullista ehtiä talvehtimisalueille ennen koiraita. Sukupuolten välinen dynamiikka talvehtimisalueilla on lajikohtaista ja vaikeasti tutkittavissa. Pohjoisamerikkalaisen loistokerttulin (*Setophaga ruticilla*) talvehtimisalueilla Etelä-Amerikassa koiraat ovat usein dominantteja ja saattavat vallata talvireviirin naarailta (Marra & Holberton 1998, Marra & Holmes 2001). Sinikerttulilla (*Dendroica caerulescens*) taas vanhat linnut usein valtaavat reviirin nuorilta, mutta sietävät vastakkaista sukupuolta reviirillään samaa sukupuolta paremmin (Holmes 1994). Koiraat saattavat kuitenkin puolustaa talvireviiriään myös naarailta, jolloin naaraiden on järkevää ehtiä perille ennen koiraita, etteivät ne joudu tyytymään vähempiarvoisiin alueisiin. Hypoteesin mukaan naaraiden tulisi muuttaa koiraita aikaisemmin vain talvireviiriä pitävillä lajeilla. Parvissa talvehtivilta lajeilta vastaavan eron tulisi puuttua.
- 9) Päivän pituus (Photoperiod): Valon määrän on todettu olevan laukaiseva tekijä lintujen sulkimiseen ja kevätmuuttoon valmistautumiseen (mm. Coppack ym. 2001). Millsin (2006) tutkimien lajien keväiset ja syksyiset muuttoajat eivät kuitenkaan olleet symmetriassa suhteessa kesäpäivänseisaukseen, joten hän päätteli, etteivät samat mekanismit toimi syksyisin kuten keväisin. Jos

hypoteesi pitäisi paikkansa, tulisi syksyisen protogynian ilmetä yhtä voimakkaana, kuin keväisen protandrian.

Varpuslintujen sukupuolten välisestä dynamiikasta syysmuutolla on hyvin vähän julkaisuja, joten edellä kuvattuja hypoteeseja tukevia aineistoja on esitetty niukalti. Tämän työn tavoitteena on tutkia 14 suomalaisen varpuslintulajin syysmuuttoon liittyvää fenologista aineistoa ja selvittää, esiintyykö pyydystettyjen lintujen aineistossa viitteitä sukupuolten erilaisesta muuton ajoittumisesta ja onko sukupuolten välisellä kokoerolla osuutta asiaan. Aion myös selvittää, miten linnun ikä vaikuttaa sen muuttokäyttäytymiseen, eli eroaako lajien sukupuolten välinen muuton ajoittuminen samana vuonna syntyneiden ja vanhempien yksilöiden välillä. Tutkimusaineistonani toimii Hangon lintuaseman rengastusaineisto syksyiltä 1979–2012. Olen osallistunut aineiston keräämiseen vuodesta 2001.

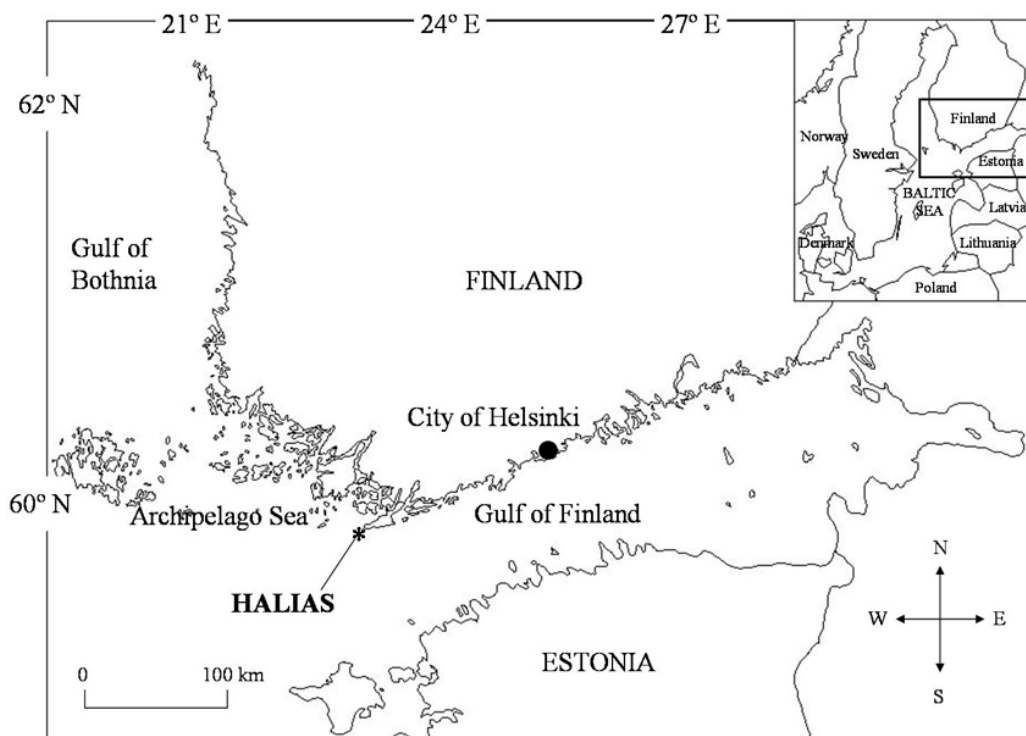
## 2. Aineisto ja menetelmät

### 2.1. Tutkimusalue

Valtaosa Suomessa ja lähialueilla pesivistä muuttolinnuista muuttaa syksyisin lounaaseen tai etelään, minkä takia suuria lintumääriä ajautuu etelä- ja länsirannikon niemenkärkiin, kuten Porkkalanniemeen ja Hankoniemeen, ylittämään Itämeren. Hankoniemi sijaitsee Manner-Suomen eteläisimmässä lounaaseen osoittavassa niemenkärjessä (Kuva 1), ja sen asema lintujen syysmuuttoa ja vaellusta ohjaavana maantieteellisenä muodostelmana on tiedostettu jo pitkään.

Vuonna 1979 perustettu Hangon lintuasema (Halias) sijoittuu aivan Hankoniemen lounaisimpaan kärkeen, Tulliniemen Uddskatanin luonnonsuojelualueelle, joten aseman sijainti on erittäin otollinen syysmuuton seurantaan ja lintujen rengastukseen. Uddskatanin lounaisin kärki (Kuva 2) on suhteellisen matalaa, avointa ja kallioista

sekametsää, jonka valtapuulajeina ovat mänty (*Pinus sylvestris*), hieskoivu (*Betula pubescens*), kotipihlaja (*Sorbus acuparia*) ja haapa (*Populus tremula*). Pensaskerrosta hallitsevat pajut (*Salix* sp.) sekä kataja (*Juniperus communis*). Lounaiskärjen puusto pidetään muuton seurantaa ja rengastusta silmällä pitäen matalana, jolloin havainnointi- ja pyyntiolosuhteet pysyvät muuttumattomina, eikä vakioitu pyynti kärsi. Näin estetään puuston kasvaminen oleellisesti verkkoja korkeammaksi ja varsinkin latvuksia pitkin liikkuvien lajien ajautuminen verkkojen yli.

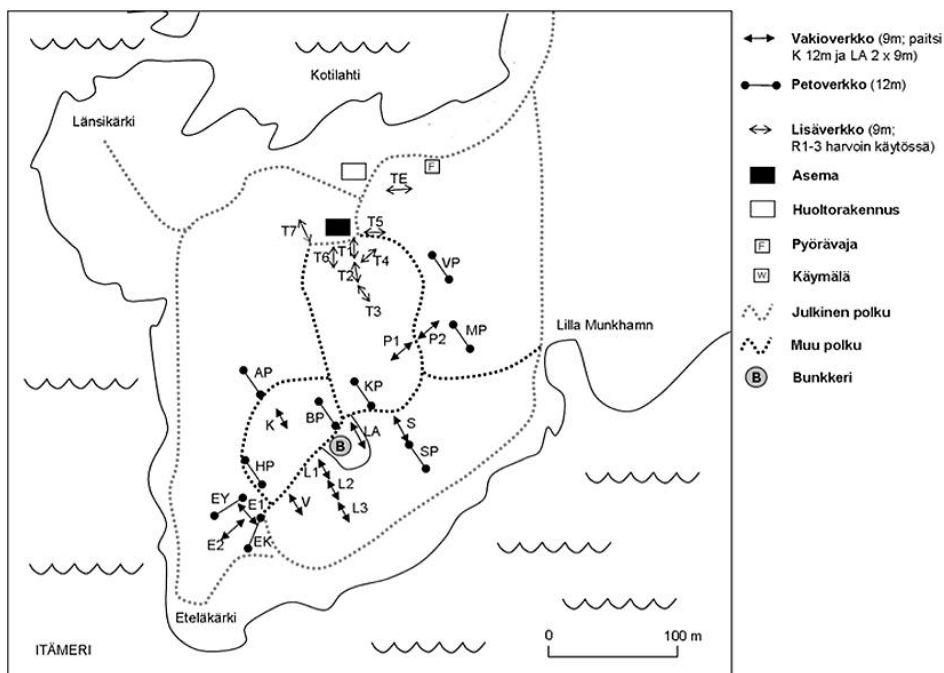


**Kuva 1.** Hankoniemi ja Hangon lintuaseman sijoittuminen Suomen kartalla (Lehikoinen ym. 2008).

## 2.2. Lintujen pyydystäminen ja rengastus

Lintujen pyydystämiseen voidaan käyttää monenlaisia pyydyksiä haukkahäkeistä ja siemenpyydyksistä katiskoihin ja suuriin verkkosumppuihin, fälloihin. Haliaksella

pyydystetään varpuslintuja 12:lla 9 -metrisellä vakioverkolla ja yhdeksällä 9 -metrisellä lisäverkolla, joiden silmäkoko on noin 16mm ja korkeus 2m (kuva 2). Pyynti on ns. passiivista pyyntiä, eli lintuja ei houkutella verkkoihin esimerkiksi ääntä soittamalla tai ravinnolla, lukuun ottamatta pihalla olevan ruokintapaikan lisäverkkoja. Aseman alueella on myös kahdeksan 12-metristä petolintuverkkoa, jotka ovat suurisilmäisempiä ja materiaaliltaan vahvempia, kuin pikkulintuverkot. Varpuslinnuista näihin verkkoihin jäävät lähinnä varislinnut ja rastaat. Rengastus Uddskatanilla on vakioitu, eli kevät- ja syysmuuton ollessa käynnissä 12 vakioverkkoa ja 8 petolintuverkkoa pyritään pitämään pyynnissä. Vain yhden rengastajan toimiessa asemalla, pidetään aina auki vähintään viisi niemenkärjen vakioverkkoa. Vakioidun pyynnin etuna on aineiston vertailukelpoisuus esimerkiksi eri lajien vuosittaisen kannan kehityksen seurannassa.



**Kuva 2.** Uddskatanin lounaiskärki, eli lintuaseman alue ja verkkopaikat sekä havainnointibunkkeri (Haliaksen ohjeet).

Verkkoja kierretään rauhallisina päivinä noin tunnin välein, mutta mikäli lintuja on liikkeellä runsaasti tai sääolosuhteet niin edellyttävät, verkkoja kierretään tauotta.

Rajoitteita rengastukselle asettaa sade ja liian kova tuuli sekä silloin tällöin myös liian suuri vaelluslintujen määrä. Kovina vaellussyksyinä tiaisia saattaa olla liikkeellä niin runsaasti, että osa verkoista joudutaan hetkellisesti sulkemaan, mikäli rengastajia ei ole riittävästi. Haliaksen päiväkohtainen rengastusennätys viidellä rengastajalla on 1810 yksilöä ja vuoden 2013 loppuun mennessä asemalla oli rengastettu n. 340 000 lintua.

Syksyisin Haliaksen rutiineihin kuuluu myös nk. pöllövakio, jolloin petolintuverkot pidetään pyynnissä kolme tuntia auringon laskun jälkeen, syyskuun alusta marraskuun loppuun, mikäli pöllövaelluksesta on havaittavissa viitteitä. Pöllöjen lähtiessä liikekannalle verkkoja kierretään läpi yön. Lisäksi alueella sijaitsee Gåsörsuddenin kivikkosärkkä, osa 1. Salpausselkää. Särkällä rengastetaan kahlaajia katiskojen avulla niiden muuttoaikaan. Gåsörsvikenin ruovikossa on muutama verkkopaikka ruovikkolintujen, kuten pajusirkkujen ja kerttusten pyydystämiseen.

Otin kaikilla pyydyksillä saadut tutkimuslajien yksilöt mukaan tutkimukseen, sillä tutkimusasetelma ei vaadi tiukkaa vakiointia. Työssä tarkastellaan eri ikä- ja sukupuoliluokkien välisiä eroja, eikä vuosien välisellä rengastustehokkuuden vaihtelulla ole olennaista merkitystä tutkimuskysymyksissä.

Rengastustoiminta Haliaksella on järjestetty vuosittain lähes kattavasti 25.7.–5.11. (Lehikoinen & Vähätalo 2000). Säätökijät ovatkin suurempi syy aineistossa esiintyviin aukkoihin, kuin rengastajan puuttuminen paikalta. Suomessa lintujen rengastus toimii vapaaehtoisvoimin, ja Haliaksellakin aineiston keräämiseen on osallistunut useita kymmeniä rengastajia. Rengastustoimintaa koordinoi Luonnontieteellisen keskusmuseon Rengastustoimisto. Voidakseen rengastaa lintuasemalla, henkilön tulee suorittaa lintuasemarengastajan tentti, joka käsittää kaikki Suomessa tavatut lintulajit ja niiden määrittämisen iälleen ja sukupuolelleen, jos se on mahdollista. Lisäksi lintuasemien rengastuslupaani liittyy harjoittelua, jolloin varmistutaan henkilön kyvystä

irrottaa lintuja erilaisista pyydyksistä sekä toimia tehokkaasti ja ilman riskejä erilaisissa tilanteissa. Rengastustilanteessa lintujen hyvinvoinnin on aina oltava etusijalla.

### 2.3 . Tutkimuslajit sekä niiden sukupuolen ja iän määrittäminen

Tähän tutkimukseen on valittu sellaiset lajit, jotka on mahdollisimman helppo määrittää rengastustilanteessa sekä sukupuolelleen että iälleen höyhenpuvun tuntomerkkien perusteella ja joiden kohdalla syksyistä aineistoa on ollut vähintään 50 yksilöstä (Taulukko 1): sinirinta (*Luscinia svecica*), leppälintu (*Phoenicurus phoenicurus*), mustarastas (*Turdus merula*), mustapääkerttu (*Sylvia atricapilla*), hippiäinen (*Regulus regulus*), talitiainen (*Parus major*), pikkulepinkäinen (*Lanius collurio*), peippo (*Fringilla coelebs*), järripeippo (*F. montifringilla*), viherpeippo (*Carduelis chloris*), vihervarpunen (*C. spinus*), punatulkku (*Pyrrhula pyrrhula*), keltasirkku (*Emberiza citrinella*) ja pajusirkku (*E. schoeniclus*). Näistä lajeista ainakin leppälinnulla, mustapääkertulla ja pikkulepinkäisellä keväinen protandria on selvästi havaittavissa (Rainio ym. 2007).

Valittujen lajien joukossa on neljä kaukokuuttajaa (sinirinta, leppälintu, mustapääkerttu ja pikkulepinkäinen), jotka talvehtivat Etelä-Euroopassa, Aasiassa tai Afrikassa ja loput kymmenen edustavat lähimuuuttajia, jotka talvehtivat Euroopassa. Lähimuuuttajien joukossa on osittaismuuttajia, kuten esimerkiksi talitiainen ja hippiäinen, joiden kannasta osa pysyttelee talvikuukaudet pesimäalueillaan ja osa muuttaa etelämmäksi (esim. Alerstam 1990). Kaukokuuttajat kuuluvat yleensä hyönteissyöjiin ja niiden syysmuutto käynnistyy keskimäärin aiemmin kuin lähimuuuttajilla (Lehikoinen 2011). Tutkimuslajit voidaan siis jakaa myös ravintonsa perusteella. Sinirinta, leppälintu, hippiäinen ja pikkulepinkäinen ovat hyönteissyöjiä, mustarastas, mustapääkerttu ja talitiainen sekasyöjiä, jotka syövät hyönteisiä, marjoja ja siemeniä, ja loput kuuluvat peippolintuihin ja sirkkuihin, joiden pääravintona ovat erilaiset siemenet. Kuten olettaa saattaa, syksyn koittaessa ensimmäisenä muutolle



lähtevät vähenevien ravintoresurssien myötä hyönteissyöjät, seuraavana sekasyöjät ja viimeisenä siemensyöjät. Siemensyöjät (seitsemän viimeistä tutkimuslajia) talvehtivat yleensä parvissa, eikä niillä esiinny talvireviirikäyttäytymistä, kun taas muut tutkimuslajeista talvehtivat pääasiassa yksittäin ja näistä osa perustaa talvireviirin. Tutkimuslajeiksi on siis valikoitunut niin talvehtimisalueiltaan ja -käyttäytymiseltään, kuin myös ravinnonkäytöltään toisistaan poikkeavia lajeja ja lajiryhmiä, ja ne edustavat hyvin muuttavien varpuslintujen lahkossa esiintyvää vaihtelua.

Varpuslintujen sukupuolen- ja iän määrittäminen tunnetaan hyvin olemassa olevan kirjallisuuden perusteella (mm. Svensson 1975, 1992). Useilla varpuslintulajeilla koiraat ovat huomattavasti kirkkaampia tai jopa täysin erivärisiä kuin naaraat, jolloin puhutaan sukupuolten välisestä dikromatismista. Näiden lajien koiraat ovat usein myös suurempia kuin naaraat ja tällöin käytetään termiä sukupuolten välinen kokodimorfismi. Joidenkin varpuslintulajien sukupuolet ovat väritykseltään identtisiä, mutta erotettavissa toisistaan juuri koon perusteella. Helpoimmin tämä onnistuu siiven pituuden perusteella. Sukupuolten mitoissa on yleensä kuitenkin jonkin verran päällekkäisyyttä ja mittaustulokset saattavat poiketa eri rengastajien mittauksilla joitain millijä. Jätin tämän epävarmuuden vuoksi (ks. esim. Fleming ym. 1996, Hipkiss 2007) vain siiven mitan perusteella sukupuolelleen määritettävät lajit pois tutkimuksesta.

Lähes kaikkien varpuslintulajien nuorilla yksilöillä on loppukesästä tai alkusyksystä osittainen sulkasato, jossa osa nuoruuspuvun höyhenistä tai sulista vaihtuu uusiin. Jotkin lajeista täydentävät sulkasatonsa ensimmäisen talven aikana, osa vasta seuraavana kesänä ja jälkimmäiset ovat siis vielä keväälläkin tunnettavissa edellisessä nuoriksi yksilöiksi. Vanhat linnut puolestaan sulkivat täydellisesti joko pesimä- tai talvehtimisalueilla. Tutkimuslajien vanhoista linnuista kaikki muut paitsi pikkulepinkäinen aloittavat sulkasatonsa kesällä pesinnän aikana, tai heti sen jälkeen ja lähtevät syysmuutolle tuoreessa höyhenpuvussa uusien sulkien kasvettua. Nuorilla yksilöillä höyhenpuvusta puuttuvat usein vanhojen lintujen kirkkaat värit, ja koiraat

muistuttavat usein naarasta. Nuoruuspuvun höyhenet ovat rakenteeltaan harvempia ja teräväkärkisempiä sekä myös väritykseltään haaleampia kuin vanhempien ikäluokkien höyhenet. Näitä höyhenalakohtaisia eroja vertailemalla pystytään erottamaan samana vuonna syntyneet ja vanhemmat lintuyksilöt toisistaan (Svensson 1975, 1992). Vanhat pikkulepinkäiset aloittavat sulkasatonsa vasta talvehtimisalueilla ja syksyiset vanhat naaraat ovat erotettavissa nuorista mm. kuluneemman höyhenpukunsa perusteella (Svensson 1975, 1992). Lajin sukupuolen määrittäminen syksyllä on mahdollista vain vanhoilla linnuilla ja tästä syystä nuoria lintuja ei voitu käyttää analyyseissa.

Lintujen muuton kannalta sää on hyvin merkittävä tekijä (Alerstam 1990), vaikka osittain matkaa taitetaankin säärintämien yläpuolisissa suihkuvirtauksissa. Kova vastainen tuuli ja matalapaineet saderintamineen saavat muuton keskeytymään ja linnut laskeutumaan. Pitkään vallitseva epäsuotuisa säätila saattaa viivästyttää muuttoa joidenkin lajien kohdalla useilla päivillä, jopa viikoilla. Toisaalta lähestyvä epäsuotuisan sään rintama saattaa ajaa lintuja muutolle myös hieman etuajassa. Jätin suursäätilan vuosittaisen tarkastelun kuitenkin pois tutkimuksesta, koska katsoin aineiston olevan tarpeeksi pitkältä ajanjaksolta ja kattavan sään normaalin vaihtelun.

#### 2.4. Aineiston käsittely ja tilastotieteelliset menetelmät

Eroteltuani aineistosta tutkimuslajien syksyiset rengastukset, rajasin jokaiselle lajille yksilöllisen muuttokauden käyttäen julkaisua lajikohtaisesta muuton ajoittumisesta Haliaksella (Lehikoinen & Vähätalo 2000, Taulukko 1). Lähtökohtaisesti tarkastelu lajeilla alkaa 25.7., mutta tätä on osalla lajeista siirretty myöhemmäksi lajikohtaisen muuton ajoittumisen takia (muuton ajoittumistiedot ks. Lehikoinen & Vähätalo 2000). Lajikohtaiset muuttokaudet on esitetty taulukossa 1. Esimerkiksi mustarastaalla, joka on asema-alueella säännöllinen pesimälaji, tarkastelujakso alkaa vasta 20.9., koska lajin syysmuutto tapahtuu pitkälti lokakuussa ja marraskuun alussa. Tällä tavalla sain siivottua aineistosta alueella pesivien tutkimuslajien yksilöitä, joiden

rengastuspäivämäärä saattaisi vääristää tulkintaa. Muutin jokaisen lajin jokaisen yksilön rengastuksen kalenteripäivämäärän järjestyslukuksi (1.1. = 1 ... 31.12. = 365). Poistin aineistosta sukupuolelleen määrittämättömät linnut niiden vähäisen informaatioarvon vuoksi.

**Taulukko 1.** Tutkimuslajien otoskoot, sukupuoli- ja ikäjakaumat (K = koiras, N = naaras, juv = nuori, samana vuonna syntynyt lintu, ad = vanha, vähintään edellisenä vuonna lintu), iälleen määrittämättömät yksilöt, sukupuolelleen määritettyjen yksilöiden osuus, muuttokausi MK sekä lajin muuttostrategia MS (KM = Kaukomuuttaja, LM = Lähimuuttaja).

Laji	n	K	N	juvK	adK	?K	juvN	adN	?N	% Määr.	MK	MS
Sinirinta <i>Luscinia svecica</i>	51	27	24	22	5		20	4		100,0	15.8.-30.11.	KM
Leppälintu <i>Phoenicurus phoenicurus</i>	1161	511	650	471	39	1	545	21	84	97,2	25.7.-30.11.	KM
Mustarastas <i>Turdus merula</i>	498	232	266	196	36		234	29	3	98,0	20.9.-30.11.	LM
Mustapääkerttu <i>Sylvia atricapilla</i>	1620	764	856	748	11	5	802	15	39	96,7	1.8.-30.11.	KM
Hippiäinen <i>Regulus regulus</i>	26842	15349	11493	14989	252	108	11165	242	86	98,5	15.8.-30.11.	LM
Talitiainen <i>Parus major</i>	39686	12715	26971	10831	1820	64	24311	2592	68	98,4	1.9.-30.11.	LM
Pikkulepinkäinen <i>Lanius collurio</i>	51	25	26		25			26		10,7	25.7.-30.11.	KM
Peippo <i>Fringilla coelebs</i>	1809	835	974	630	203	2	743	203	28	98,2	25.8.-30.11.	LM
Järripeippo <i>F. montifringilla</i>	533	270	263	235	33	2	244	19		97,6	25.7.-30.11.	LM
Viherpeippo <i>Carduelis chloris</i>	5966	2761	3205	1910	821	30	2253	843	109	99,2	1.9.-30.11.	LM
Vihervarpunen <i>C. spinus</i>	4868	2635	2233	2226	401	8	1849	368	16	92,4	1.8.-30.11.	LM
Punatulkku <i>Pyrrhula pyrrhula</i>	2616	1069	1547	871	185	13	1392	151	4	99,5	20.9.-30.11.	LM
Keltasirkku <i>Emberiza citrinella</i>	85	33	52	29	4		50	2		96,6	15.9.-30.11.	LM
Pajusirkku <i>E. schoeniclus</i>	324	128	196	124	3	1	192	4		95,9	1.9.-30.11.	LM
Kaikki lajit	86110	37354	48756	33282	3838	234	43800	4519	437	98		

Analysoin aineistoa kolmella eri menetelmällä vastatakseni seuraaviin kysymyksiin, jotka liittyvät johdannossa esitettyihin hypoteeseihin:

1) Eroaako tutkimuslajien sukupuolten välinen muuton ajoittuminen toisistaan?

i) Nollahypoteesi: Ei havaittavissa protogyniaa tai protandriaa, eli sukupuolten muuton ajoittumisessa ei ole eroa.

ii) Protogynia havaittavissa, eli naaraat muuttavat ennen koiraita. Tuloksen voitaisiin tulkita tukevan Millsin (2005) hypoteeseja 1 ja 2 eli koiraan reviirin puolustamisesta seuraavaa vuotta varten ja pariutumismahdollisuuden maksimointia sekä hypoteesia 3, eli naaraiden herkkyyttä syksyn vaikeutuville olosuhteille. Myös Millsin (2005) lisähypoteesina (hypoteesi 8) pohtima kiire talvireviirin varaamiseen ennen dominantteja koiraita saattaa kirittää naaraat muutolle ensimmäisenä, mutta tämä tulisi havaita vain lajeilla, jotka valtaavat talvireviirin, eikä esimerkiksi parvissa talvehtivilla lajeilla.

iii) Protandria havaittavissa, koiraat muuttavat ennen naaraita. Naaraiden suurempi panostus pesintään ja siten myöhäisempi sulkasadon aikataulu ja valmius muutolle lähtöön voisi ilmetä tällä tavoin ja näin ollen tukea hypoteesia 7. Syysmuuton viivästyminen tulisi ilmetä ainoastaan vanhoilla naarailta, sillä nuorilla ei ole kustannuksia pesinnästä.

2) Onko sukupuolten välinen ero muuton ajoittumisessa yhteydessä kokodimorfiaan? Pyrin selvittämään, korreloiko koiraan ja naaraan välinen suhteellinen kokoero syksyisen muuton ajoittumisen kanssa, eli tarkoittaako suurempi kokoero lajin koiraan ja naaraan välillä suurempaa eroa niiden muuton ajoittumisessa, kuten keväällä on todettu (Møller 2004, Saino ym. 2010)? Keväisellä protandrialla ja kokodimorfialla on todettu voimakas yhteys, mutta protandrian ja dikromatismin (eli sukupuolten värieron voimakkuuden) välistä korrelaatiota ei ole havaittu (Saino ym. 2010). Positiivinen korrelaatio syksyisen protogynian ja kokodimorfian välillä tukisi olosuhdeherkkyys hypoteesia, jonka mukaan koiraat selviävät suuremman kokonsa turvin syksyn ankaroituvissa olosuhteissa pidempään ja lähtevät muutolle myöhemmin kuin naaraat. Tässä tapauksessa yhteyden pitäisi löytyä molemmilta ikäluokilta, mikäli kyseessä on yleispätevä selitys protogynialle. Kokoeron mittarina toimii pituus siiven taiteesta (ranneluusta) pisimmän siipisulan kärkeen, sillä tämä mitta on todettu toimivaksi sukupuolten kokoeron vertailussa useimmilla varpuslintulajeilla (Svensson

1975, 1992). Siiven pituustiedot keräsin kirjallisuudesta, ja käytin mahdollisimman lähellä Suomea kerättyä eurooppalaista aineistoa (Cramp ym. 1977–1994).

i) Nollahypoteesi: Kokodimorfian voimakkuus ei korreloi sukupuolten välisen muuton ajoittumiseron kanssa.

ii) Kokodimorfian voimakkuus korreloi positiivisesti sukupuolten välisen muuton ajoittumiseron kanssa. Toisin sanoen lajeilla, joilla koiras on naarasta selvästi suurempi, on suurempi sukupuolten välinen ero muuton ajoittumisessa kuin lajeilla, joilla koiraan ja naaraan välinen kokoero on pienempi.

3) Onko ikäluokalla merkitystä tutkittaessa sukupuolten välistä muuton ajoittumisen eroa?

i) Nollahypoteesi: Sukupuolten välisessä muuton ajoittumisessa ei ole eroa nuorten ja vanhojen yksilöiden välillä. Vaikka nuoret linnut muuttavat ennen vanhoja, on molempien ikäluokkien sukupuolten suhteellinen muuton ajoittuminen jotakuinkin identtistä.

ii) Sukupuolten välinen muuton ajoittumisero on suurempi vanhoilla linnuilla, koska sukupuolten erilaiset panostukset pesintään näkyvät mahdollisesti syysmuuton ajoittumisessa. Nuoret linnut kuoriutuvat samanaikaisesti, eikä sukupuolten välillä pitäisi olla eroja osittaisen sulkasadon ajoituksessa, ja siksi sukupuolten välinen ero pitäisi niillä olla vähäisempi.

Aineiston analysointiin käytin SPSS Statistics–tilasto-ohjelman versiota 22.

Kysymykseen 1 liittyvien hypoteesien testaukseen käytin aineiston koosta johtuen Mann-Whitneyn U-testiä Kolmogorovin-Smirnovin testin sijaan, sillä suurilla aineistoilla se on todettu tehokkaammaksi (Ranta ym. 1989). Kysymykseen 2 liittyvien hypoteesien osalta muuton ajoittumisen ja koon välistä riippuvuutta eri sukupuolilla testattiin

lineaarisella regressioanalyysillä. Kysymyksen 3 osalta aineistoa testattiin lineaarisella sekamallilla (linear mixed effect –model), jossa ikä ja sukupuoli olivat luokkamuuttujia ja mukaan otettiin myös näiden interaktio, jotta edellisten mahdollinen yhteisvaikutus kävisi ilmi. Laji toimii mallissa satunnaismuuttujana (ns. random factor).

Satunnaismuuttuja korjaa lajikohtaiset erot muuton ajoittumisessa (esimerkiksi leppälinnut muuttavat aiemmin kuin mustarastaat), ja malli huomioi siten paremmin ikä- ja sukupuoliluokkien väliset erot. Jätin mallista pois iälleen määrittämättömät yksilöt (671 yks., 0,77 %), koska ne olivat hyödyttömiä analyysin lopputuloksen kannalta. Käytin tilastotestauksissa 5% riskitasoa merkitsevyyden rajana (p-arvo < 0.05).

## 2.5. Virhelähteet

Jonkinasteista vääristymää aineistoon saattaa tuoda alueella pesivien tutkimuslajien yksilöt, jotka ajautuvat niemen kärkeen ja jäävät verkkoihin, vaikka eivät ole vielä käynnistämässä muuttoa. Suurin osa näistä yksilöistä kuitenkin pyydystetään jo selvästi ennen lajikohtaisen muuttoajan lähestymistä, eivätkä ne siten ole mukana aineistossa. Lisäksi lajikohtaista tarkasteluajanjakson alkua on joillain lajeilla viivästetty, jotta pesivien lintujen osuus olisi aineistossa mahdollisimman pieni (Taulukko 1).

Aineisto ei ole myöskään tasalaatuinen tarkasteltaessa ikäluokkien lukusuhteita. Vanhojen lintujen osuus on huomattavan pieni suhteessa nuorien lintujen määrään, mikä on toisaalta luonnollista syksyisin, kun nuoria lintuja on onnistuneiden pesintöiden jäljiltä runsaasti. Vanhojen lintujen vähäinen määrä joidenkin lajien kohdalla saattaa heikentää tulosten luotettavuutta ja joissain tapauksissa estää analyysien käytön kokonaan.

Rengastajat tekevät luonnollisesti joskus merkitsemisvirheitä ja tämä voi lisätä satunnaisvaihtelua aineistossa, mutta ei aiheuta systemaattista virhettä johonkin suuntaan. Vaikeiden yksilöiden kohdalla saattaa joskus myös syntyä määritysvirheitä iän tai sukupuolen suhteen. Aineisto on kuitenkin ammattilaisten keräämä, eikä virheitä oletettavasti ole sen enempää kuin muissakaan havaintoihin perustuvissa biologisissa aineistoissa.

### 3. Tulokset

Kymmenellä lajilla 14:sta naaraat muuttivat merkitsevästi ennen koiraita (protogynia 1–8 päivää; Taulukko 2). Näin ollen kysymyksen 1 nollahypoteesi i) voidaan hylätä, kuten myös protandriaa ilmentävä hypoteesi ii). Neljästä kaukokuuttajasta kahdella, leppälinnulla ja mustapääkertulla, sukupuolten välinen ero muuton ajoittumisessa oli tilastollisesti merkitsevä. Lähimuuuttajilla protogynia oli merkitsevä kahdeksalla kymmenestä, ainoastaan mustarastaalla ja vihervarpusella protogyniaa ei ollut havaittavissa. Merkitsevyydeltään selvimmin protogynia oli havaittavissa hippiaisella ja talitiaisella, joiden lajikohtaiset otoskoot olivat myös selvästi aineiston suurimmat (Taulukko 1). Vastaavasti otoskooltaan aineiston pienimmillä tutkimuslajeilla, sinirinnalla ja pikkulepinkäisellä (Taulukko 1) tulos ei ollut tilastollisesti merkitsevä, joskin jälkimmäisellä kuitenkin suuntaa antava (Taulukko 2), vaikka nuoret linnut jouduttiin jättämään pois analyysistä. Protogyniaa esiintyi niin talvireviirin valtaavilla lajeilla, kuten leppälintu ja mustapääkerttu, kuin parvissa talvehtivilla lajeilla, kuten peippolinnut ja sirkut (ryhmien välinen ero ei merkitsevä, T –testi:  $t = -1.57$ ,  $df = 12$ ,  $p = 0,14$ ).

**Taulukko 2.** Tutkimuslajien eri sukupuolten syysmuuton mediaanipäivämäärä ja keskihajonta, sukupuolten välinen muuton ajoittumisen ero päivissä, sukupuolten välinen kokoero (koiras > naaras prosentuaalisesti) sekä Mannin – Whitney U –testin testisuure Z ja merkitsevyys (p-arvo).

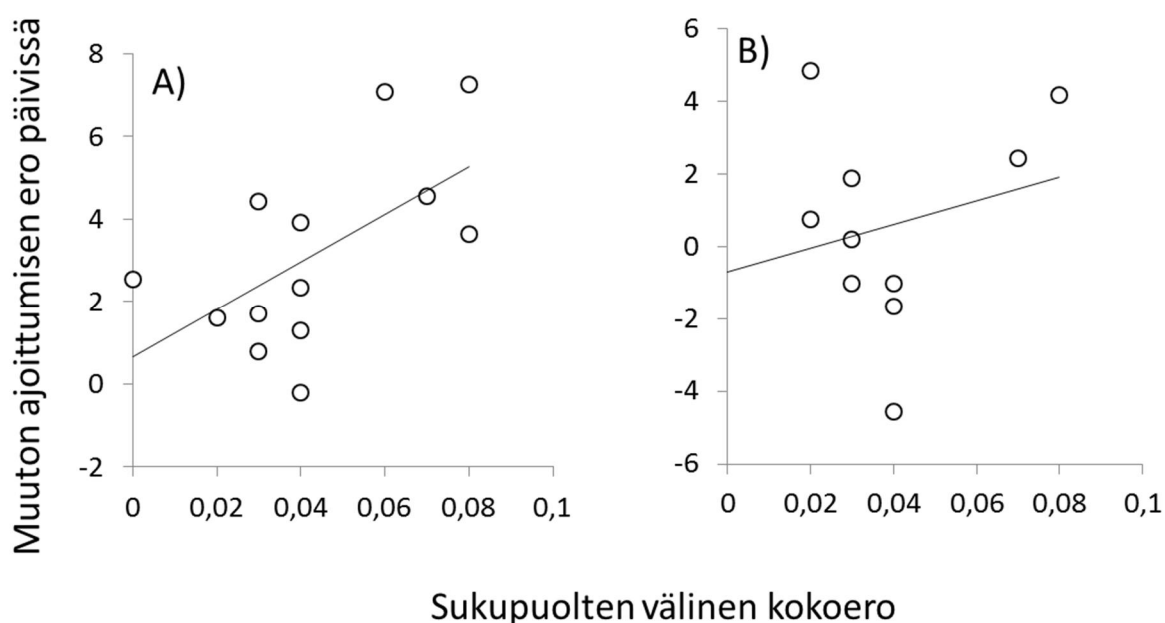
Laji	Koiraat	Naaraat	Muut. aj.	Kokoero %		p
	Md ± SD	Md ± SD	ero pv	K > N	Z	
Sinirinta <i>Luscinia svecica</i>	6.9. ± 9	4.9. ± 8	2	3,8	-1,259	0,208
Leppälintu <i>Phoenicurus phoenicurus</i>	7.9. ± 12	4.9. ± 13	3	2,7	-6,689	< 0,001
Mustarastas <i>Turdus merula</i>	16.10. ± 12	16.10. ± 12	0	4,4	-0,334	0,739
Mustapääkerttu <i>Sylvia atricapilla</i>	11.9. ± 18	10.9. ± 18	1	0,4	-2,722	0,006
Hippiäinen <i>Regulus regulus</i>	5.10. ± 12	3.10. ± 13	2	4,0	-13,596	< 0,001
Talitiainen <i>Parus major</i>	8.10. ± 10	6.10. ± 10	2	4,1	-12,441	< 0,001
Pikkulepinkäinen <i>Lanius collurio</i>	11.8. ± 10	6.8. ± 8	5	1,8	-1,754	0,079
Peippo <i>Fringilla coelebs</i>	30.9. ± 23	25.9. ± 21	5	7,6	-3,56	< 0,001
Järripeippo <i>F. montifringilla</i>	20.10. ± 18	14.10. ± 18	6	6,8	-3,671	< 0,001
Viherpeippo <i>Carduelis chloris</i>	27.10. ± 10	26.10. ± 10	1	2,9	-3,553	< 0,001
Vihervarpunen <i>C. spinus</i>	10.10. ± 15	9.10. ± 15	1	2,5	-1,286	0,198
Punatulku <i>Pyrrhula pyrrhula</i>	24.10. ± 9	22.10. ± 9	2	2,2	-3,96	< 0,001
Keltasirkku <i>Emberiza citrinella</i>	22.10. ± 7	17.10. ± 10	5	5,6	-3,694	< 0,001
Pajusirkku <i>E. schoeniclus</i>	1.10. ± 10	23.9. ± 9	8	8,0	-7,149	< 0,001

**Taulukko 3.** Tutkimuslajien ikä- ja sukupuoliluokkien keskimääräiset muuttopäivämäärät ja sukupuolten väliset erot päivissä ikäluokittain. Muutamilla lajeilla vanhojen lintujen päivämäärä ero on merkitty sulkeisiin, mikä kertoo siitä, että lajin aineisto on hyvin pieni (ks. Taulukko 1).

Laji	Nuoret	Nuoret	Nuoret	Vanhat	Vanhat	Vanhat
	Koiraat Ka.	Naaraat Ka.	ero pv.	Koiraat Ka.	Naaraat Ka.	ero pv.
Sinirinta <i>Luscinia svecica</i>	8.9.	5.9.	4	3.9.	5.9.	(-2)
Leppälintu <i>Phoenicurus phoenicurus</i>	8.9.	3.9.	4	6.9.	5.9.	2
Mustarastas <i>Turdus merula</i>	14.10.	14.10.	0	17.10.	22.10.	-5
Mustapääkerttu <i>Sylvia atricapilla</i>	14.9.	11.9.	3	23.8.	6.9.	(-14)
Hippiäinen <i>Regulus regulus</i>	2.10.	30.9.	2	9.10.	10.10.	-2
Talitiainen <i>Parus major</i>	7.10.	6.10.	1	12.10.	13.10.	-1
Pikkulepinkäinen <i>Lanius collurio</i>				10.8.	5.8.	5
Peippo <i>Fringilla coelebs</i>	26.9.	22.9.	4	8.10.	4.10.	4
Järripeippo <i>F. montifringilla</i>	15.10.	10.10.	5	21.10.	18.10.	2
Viherpeippo <i>Carduelis chloris</i>	25.10.	24.10.	2	25.10.	26.10.	-1
Vihervarpunen <i>C. spinus</i>	9.10.	8.10.	1	8.10.	8.10.	0
Punatulku <i>Pyrrhula pyrrhula</i>	22.10.	20.10.	2	23.10.	22.10.	1
Keltasirkku <i>Emberiza citrinella</i>	22.10.	15.10.	7	29.10.	15.10.	(14)
Pajusirkku <i>E. schoeniclus</i>	1.10.	23.9.	7	4.10.	22.9.	(12)



Eri lajien sukupuolten välinen kokoero selitti merkitsevästi lajien sukupuolten välistä muuton ajoittumiseroa (lineaarinen regressio,  $t = 3,325$ ,  $df = 12$ ,  $p = 0,006$ ). Koiraan siiven pituuden kasvu yhdellä prosenttiyksiköllä suhteessa naaraan siiven pituuteen viivästytti koiraan muuton ajoittumista 0,7 vuorokautta suhteessa naaraan muuton ajoittumiseen (lineaarisen regression kulmakerroin,  $b = 0,723$  vrk  $\pm 0,218$  SE). Aineiston jäännösvaihtelu oli normaalisti jakautunutta.

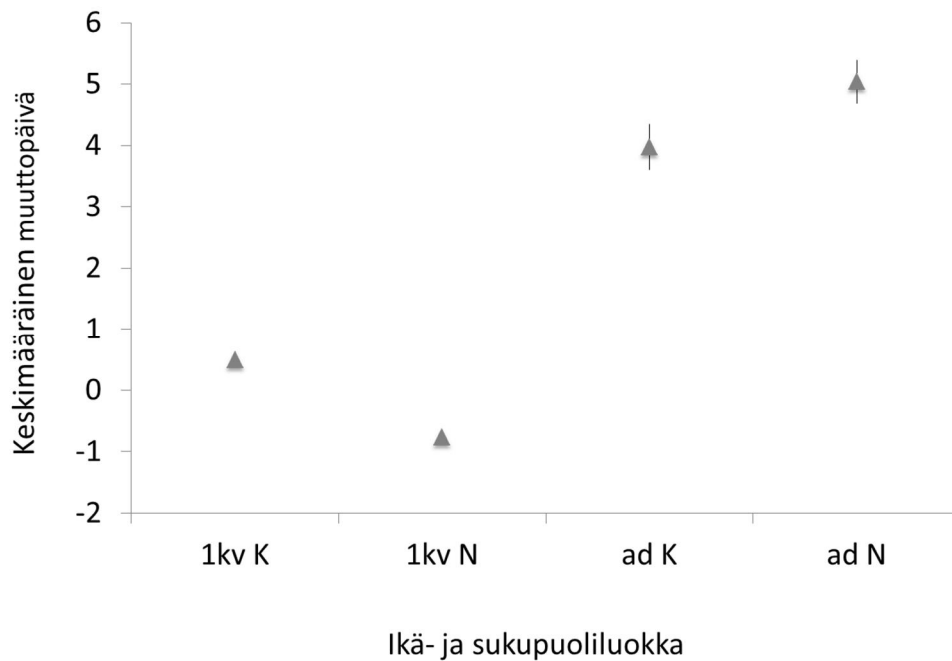


**Kuva 3.** Sukupuolten välisen kokoeron ja muuton ajoittumisen eron välinen riippuvuus A) nuorilla ja B) vanhoilla linnuilla. Pikkulepinkäisen nuoria yksilöitä ei ole mahdollista määrittää sukupuolelleen, joten ne jätettiin pois nuorten analyysistä. Sinirinta, mustapääkerttu, kelta- ja pajusirkku jätettiin pois vanhojen lintujen analyysistä liian pienten otoskokojen takia.

Tarkastellessani samaa ilmiötä ikäluokittain, havaitsin sukupuolten kokoeron ja muuton ajoittumisen välillä merkitsevän riippuvuuden nuorilla linnuilla ( $t = 2,307$ ,  $b = 0,58$  vrk  $\pm 0,25$  SE,  $df = 11$ ,  $p = 0,041$ ; Kuva 3A), mutta vanhojen lintujen pienemmässä aineistossa (vain 9,8 % kokonaisaineistosta) vastaava riippuvuus ei ollut merkitsevä, vaikka suuntaus oli samanlainen ( $t = 1,652$ ,  $b = 0,20$  vrk  $\pm 0,52$  SE,  $df = 9$ ,  $p = 0,133$ ; Kuva 3B). Vanhojen lintujen aineisto analyysissä on pienempi niin kokonaisrengastusmäärällisesti kuin myös lajillisesti, sillä sinirinnan ( $n = 9$ ),

mustapääkertun (n = 26), keltasirkun (n = 6) ja pajusirkun (n = 7) otoskoot olivat vanhojen lintujen osalta niin pieniä, että jätin ne pois analyyseista. Aikaisemmissa tutkimuksissa muuton ajoittumisen määrittämiseen on vastaavissa tilanteissa käytetty usein 20 yksilön rajaa/ tarkasteltava ryhmä (esimerkiksi vanhat koiraat) (esim. Vähätalo ym. 2004). Tutkimuskysymyksen 2 nollahypoteesi voitiin hylätä nuorten lintujen osalta, mutta vanhoilla linnuilla se jää voimaan.

Sekä ikä- ja sukupuoliluokat että näiden interaktio vaikuttivat tutkimuslajien muuton ajoittumiseen. Nuoret linnut muuttivat keskimäärin kuusi päivää ennen vanhoja lintuja (lineaarinen sekamalli,  $t = -31,9$ ,  $p < 0,001$ ). Mallin mukaan vanhojen koiraiden muuton ajoitus tapahtui puolestaan keskimäärin yhden päivän ennen vanhoja naaraita ( $t = -3,2$ ,  $p = 0,001$ ). Mallissa mukana oleva ikä x sukupuoli -interaktiovaikutus osoitti kuitenkin nuorten koiraiden muuttavan suhteessa noin kolme päivää muita ikä- ja sukupuoliluokkia myöhemmin ( $t = 10,0$ ,  $p < 0,001$ ), eli nuorten naaraiden protogynia on selvästi havaittavissa. Näiden kolmen eri tekijän vaikutusten summan perusteella siis nuoret naaraat muuttavat ensimmäisenä, sitten muuttavat nuoret koiraat ja vanhat koiraat, ja viimeisenä muuttavat vanhat naaraat (Kuva 4). Koska kaikki kolme tutkimusmuuttujaa oli merkitseviä, voidaan kolmanteen tutkimuskysymykseen liittyvä nollahypoteesi hylätä.



**Kuva 4.** Ikä- ja sukupuoliluokkien keskimääräiset muuton ajoittumiserot. 1kv K = nuori koiras, 1kv N = nuori naaras, ad K = vanha koiras, ad N = vanha naaras. Symboleista lähtevät viivat kuvaavat keskimääräisen muuttopäivän 95 % luottamusvälejä.

#### 4. Tulosten tarkastelu

Tässä työssä tarkastelin varpuslintujen sukupuolten välisen kokoeron ja ikäluokan vaikutusta sukupuolten muuton ajoittumiseen testaamalla eri hypoteeseja. Kaikkien käytössä olleiden analysointimenetelmien tulokset osoittivat protogynian esiintyvän yleisenä ainakin lajeilla, joilla on havaittavissa sukupuolten välistä kokodimorfiaa ja dikromatismia. Protogynia esiintyy myös parvissa talvehtivilla lajeilla, kuten peippolinuilla ja sirkuilla, mikä ei tue talvireviirin valtaamiseen liittyvää hypoteesia. Protogynia oli yleisempää nuorilla linnuilla, kun taas vanhoilla linnuilla se esiintyi heikompana ja harvemmin. Vanhat naaraat saattoivat muuttaa jopa keskimäärin myöhemmin kuin vanhat koiraat, eli vanhoilla linnuilla saattaa olla havaittavissa jonkinasteinen protandria myös syysmuutolla. Lineaarisen regressiomallin sekä myös

lineaarisen sekamallin tulokset viittaavat siihen että sukupuolten eriaikaisen muuton ajoittumisen taustalla saattavat olla eri tekijät ikäluokasta riippuen.

Nuorten lintujen sukupuolten välisen kokoeron ja muuton ajoittumisen eron voimakas riippuvuus tuki olosuhdeherkkyys hypoteesia eli suurempien koiraiden kykyä selvitä pienempiä naaraita paremmin syksyn heikkenevissä olosuhteissa. Vanhoilla linnuilla ilmenevän heikomman riippuvuuden taustalla saattaa vaikuttaa sukupuolten välisistä sulkimiserosta johtuva "mekaaninen" protandria, eli vanhat naaraat eivät keskeneräisestä sulkasadosta johtuen kykene lähtemään muutolle ennen vanhoja koiraita (Mills 2005). Vanhoilla linnuilla sulkasato ylittää viivästyttää muuttoaikataulua verrattuna nuoriin, mikä näkyi myös sekamallin tuloksissa. Vanhat linnut ovat kuitenkin nuoria kokeneempia sekä tehokkaampia ravinnonhankinnassa ja siten myös nopeampia elintärkeän rasvan keräämisessä muuttomatkaa varten (Moore ym. 2003), joten vanhojen naaraiden hieman viivästynyt muuton ajoittuminen verrattuna nuoriin syksyn heikkenevissä ravinto-olosuhteissa ei liene silti suuri rasite.

Sekamallin tuloksissa vanhojen lintujen kohdalla havaitun heikon protandrian aiheuttaa mitä todennäköisimmin naaraiden sulkasadon viivästyminen pesintään liittyvästä suuremmasta panostuksesta johtuen (mm. munien tuottaminen, aktiivisempi haudonta ja poikasten ruokinta) (Hemborg 1999). Tämäkin tulos siis tukee sulkasatoero hypoteesia vanhoilla linnuilla. On kuitenkin mahdollista, että vanhojen lintujen suhteellisen vähäinen osuus monella tämän tutkimuksen lajeista sekä neljän lajin pudottaminen vanhojen kokoero – muuton ajoitusero analyseistä antaa osittain vääristyneen kuvan, ja hypoteesien testaus suuremmalla aineistolla onkin tarpeen tulevaisuudessa.

Tutkimuksen tulokset herättävät uusia ikä- ja sukupuoliluokkien dynamiikkaan liittyviä kysymyksiä. Miksi nuoret koiraat jäävät viivyttelämään, kun niillä ei ole vielä reviiriä ja parinvalintaankin on vielä puoli vuotta aikaa? Voisiko vastaus piillä nuorten koiraiden valmistautumisessa seuraavan vuoden reviirikilpailuun? Nuoret koiraat saattavat

käyttää muutaman lisäpäivän tulevan vuoden reviirin pohjustamiseen. Tulevan pesimäpaikan etsintä jo ennen sukukypsyyttä on yleistä linnuilla (Boulinier & Danchin 1997, Doligez ym. 2004). Koska koiraat perustavat reviirin ja ovat linnuilla yleisesti enemmän synnyinpaikkauskollisempia kuin naaraat (Greenwood 1980), voi pesimäpaikan etsintä jo ensimmäisenä syksynä olla tärkeää nuorille koiraille. Vanhat koiraat voivat tutkia pesimäreviirinsä ympäristöä jo pesimäkauden aikana. Sepelsiepoilla (*Ficedula albicollis*) onkin todettu, että nimenomaan koiraat vierailevat pesimäkauden aikana toisten pariin pesimäkoloilla ja hankkivat siten tietoa kyseisten reviirien laadusta (Doligez ym. 2004). Vanhat koiraat tuntevat reviirinsä ja sen ympäristön myös jo edellisiltä vuosilta, eikä niiden tarvitse käyttää syksyllä ylimääräistä aikaa tulevan reviirialueen etsimiseen verrattuna nuoriin koiraisiin. Näin ollen tulokset voisivat tukea myös reviirikilpailu hypoteesia. Syksyinen etukäteisvalmistelu voi auttaa hyvän reviirin löytämisessä keväällä.

Se miksi kokodimorfian havaittiin vaikuttavan muuton ajoittumiseen vain nuorilla linnuilla, voi johtua useasta eri tekijästä. Vanhojen lintujen alhainen otoskoko saattaa osaltaan vaikuttaa, että tätä eroa ei pystytty havaitsemaan. Eri lajien välillä on myös eroja emojen panostuksessa pesintään. Joillain lajeilla molemmat emot hautovat poikasia ja näillä sulkasadon ajoittuminen on mahdollisesti lähempänä toisiaan kuin lajeilla, joilla vain naaras hautoo. Vanhojen naaraiden sulkasadosta johtuva muuton viivästyminen ja tästä aiheutuva altistuminen heikkeneville olosuhteille jopa vanhoja koiraita enemmän, kyseenalaistaa puolestaan olosuhdeherkkyys hypoteesin oletuksia. Onko olosuhdeherkkyys mekanismi kehittynyt vain nuorille ja kokemattomille naaraille avuksi selviytymään ensimmäisestä syksystä? Tuntuu evolutiivisesti mahdottomalta ajatukselta, että viivästynyt sulkasato aiheuttaisi vanhoille naaraille suuria kustannuksia ja siten jopa lisäisi niiden kuolleisuutta. Eri lintulajeille on kehittynyt useita erilaisia sulkasatostrategioita, joista monissa sulkasato käynnistyy vasta syysmuuton jälkeen talvehtimisalueella tai sen pystyy keskeyttämään muuttomatkan ajaksi (mm. Newton 2008). Mikäli vanhat naaraat olisivat kovin herkkiä syksyn

olosuhteille, olisi niille luultavasti kehittynyt jokin vaihtoehtoinen sulkasatostrategia, eikä pesinnän jälkeistä ja muuttoa edeltävää sulkasatoa esiintyisi lainkaan.

Yhteenvetona esitän, että varpuslintujen sukupuolten väliseen syysmuuton ajoittumiseen vaikuttaa todennäköisesti useampi tekijä iästä ja sukupuolesta riippuen. Protogynia on vallitseva strategia ainakin nuorten lintujen syysmuutolla ja niillä sukupuolten välinen ero muuton ajoittumisessa on voimakkaasti yhteydessä kokodimorfiaan — mitä suurempi koiras on naarasta sitä myöhemmin se muuttaa suhteessa naaraaseen. Tämä tukee olosuhdeherkkyys hypoteesia, jonka mukaan koiraat voivat viipyä suuremman kokonsa turvin pesimäalueilla naaraita pidempään. Syy nuorten koiraiden viivyttelyyn pesimäalueilla taas saattaa liittyä niiden tarpeeseen mahdollisesti kartoittaa sopivia reviirejä seuraavan vuoden pesintää varten, jolloin tämä tukisi reviirikilpailu hypoteesia. Vanhoilla linnuilla sulkasadon läpikäyminen pesinnän jälkeen viivästyttää syysmuutolle lähtöä suhteessa nuoriin lintuihin. Vanhat naaraat suoriutuvat sulkasadosta vanhoja koiraita hitaammin, johtuen suuremmasta panostuksesta pesintään ja tästä syystä ne selviytyvät syysmuutolle mahdollisesti viimeisinä. Tulos tukee sulkasato hypoteesia ja näin ollen vanhoilla linnuilla voidaan havaita protandria myös syysmuutolla.

Tämän työn tarkoituksena on auttaa ymmärtämään lintujen syysmuuton dynamiikkaa ja siihen liittyviä tekijöitä, sekä toimia tukena vastaaville tutkimuksille tulevaisuudessa. Lintujen syysmuuttoa käsitteleviä tutkimuksia on julkaistu varsin vähän, varsinkin pienempien lajien osalta, mikä on ymmärrettävää ilmiön vaivihkaisuuden johdosta. Varsinkin pohjoismaisilla lintuasemilla on kuitenkin kerätty erilaista tietoa esimerkiksi lajien fenologiasta ja biometriikasta jo vuosikymmenten ajalta. Näiden aineistojen vertailu tuo uutta tietoa lintujen syysmuuton saloista, ja sen avulla voidaan ymmärtää paremmin yksilöiden ajallista ja paikallista liikkumista sekä vertailla mahdollisia muutoksia ja niihin johtaneita syitä vuosien tai vuosikymmenten välillä.

## 5. Kiitokset

Haluan esittää suuret kiitokset ohjaajalleni Dos. Aleksi Lehikoiselle erittäin kärsivällisestä ohjauksesta tämän välillä ikuisuus-projektiltakin vaikuttaneen työn kanssa! Helsingin seudun lintutieteellinen yhdistys Tringa rahoittaa Hangon lintuaseman aineistoa hyödyntäviä Pro gradu -tutkielmia, mistä kiitos. Paljon kiitoksia Jenni Leppäselle arvokkaista kommentteista sekä kansilehden suunnittelusta. Suuri kiitos kuuluu myös kaikille Hangon lintuasemalla rengastaneille henkilöille, joiden vapaaehtoinen panos on tuottanut näin mittavan aineiston. Lisäksi haluan kiittää Suomen Kulttuurirahastoa, joka on jo pitkään tukenut Haliaksen toimintaa. Kiitos myös LUOMUS:lle työpisteen käyttömahdollisuudesta ja kaikille Helsinki Lab of Ornithologyn työkavereille avusta ja lounasseurasta!

## 6. Kirjallisuus

Alerstam, T. 1990: *Bird Migration*. — Cambridge University Press.

Boulinier, T. & Danchin, E. 1997: The use of conspecific reproductive success for breeding patch selection in terrestrial migratory species. — *Evolutionary Ecology* 11: 505–517.

Bulmer, M. G. 1983: Models for the evolution of protandry in insects. — *Theoretical Population Biology* 23: 314–322.

Coppack, T., Pulido, F. & Berthold, P. 2001. Photoperiodic response to early hatching in a migratory bird species. — *Oecologia* 128: 181–186.

Cramp, S., Simmons, K.E.L. & Perrins, C.M. 1977–1994: *Handbook of the birds of Europe, Middle East and North America: Birds of the Western Palaearctic*. — Oxford University Press.

Doligez, B., Pärt, T. & Danchin, E. 2004: Prospecting in the collared flycatcher: gathering public information for future breeding habitat selection? — *Animal Behaviour* 67: 457–466.

- Demoll, R. 1908: Die Bedeutung der Proterandrie bei Insekten. — *Zoologische Jahrbuecher Jena Abteilungen Systematik* 26: 621–628.
- Ellegren, H. 1991. Stopover ecology of autumn migrating Bluethroats (*Luscinia s. svecica*) in relation to age and sex. — *Ornis Scandinavica* 22: 340–348.
- Fagerström, T. & Wiklund, C. 1982: Why do males emerge before females? Protandry as a mating strategy in male and female butterflies. — *Oecologia* 52: 164–166.
- Fleming, T. L. Halverson, J. L. & Buchanan, J. B. 1996: Use of DNA analysis to identify sex of northern spotted owls (*Strix occidentalis cauriana*). — *Journal of Raptor Research* 30: 118–122.
- Francis, C. M. & Cooke, F. 1986: Differential timing of spring migration in wood warblers (*Parulinae*). — *Auk* 103: 548–556.
- Greenwood, P. J. 1980: Mating system, philopatry and dispersal in birds and mammals. — *Animal Behaviour* 28: 1140–1162.
- Hemborg, C. 1999: Sexual differences in moult-breeding overlap and female reproductive costs in pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. — *Journal of Animal Ecology* 68: 429–436.
- Hipkiss, T. 2007: Can migrating Tengmalm's Owls (*Aegolius funereus*) be reliable sexed in autumn using simple morphometric measurements? — *Ringing and Migration* 23: 201–204.
- Holmes, R. T. 1994: Black-throated Blue Warbler (*Dendroica caerulescens*). - Julkaisussa: *The Birds of North-America, nro 87*. — Academy of Natural Sciences, Philadelphia, and American Ornithologists' Union, Washington, D. C.
- Jenni, L. & Winkler, R. 1994: *Moult and Ageing of European Passerines*. — Academic Press, London.
- Ketterson, E. D. & V. Nolan Jr. 1976: Geographic variation and its climatic correlates in the sex ratio of eastern-wintering Dark-eyed Juncos (*Junco hyemalis hyemalis*). — *Ecology* 57: 679–693.
- Kjellén, N. 1992: Differential timing of autumn migration between sex and age groups in raptors at Falsterbo, Sweden. — *Ornis Scandinavica* 23: 420–434.
- Kokko, H. 1999: Competition for early arrival in migratory birds. — *Journal of Animal Ecology* 68: 940–950.
- Kokko, H., Gunnarsson, T. G., Morell, L. J. & Gill, J. 2006: Why do female migratory birds arrive later than males? — *Journal of Animal Ecology* 75: 1293–1303.



- Lehikoinen, A., Christensen, T. K., Öst, M., Kilpi, M., Saurola, P. & Vattulainen, A. 2008: Large-scale change in the sex ratio of a declining eider population. — *Wildlife Biology* 14: 288–301.
- Lehikoinen, A. 2011: Advanced autumn migration of sparrowhawk has increased the predation risk of long-distance migrants in Finland. — *PLoS ONE* 6(5): e20001.
- Lehikoinen, A. 2014: Koiraat kärvistelevät kylmemmässä. — *Linnut* 49(4): 13.
- Marra, P. P. & Holberton, R. L. 1998: Corticosterone levels as indicators of habitat quality: Effects of habitat segregation in a migratory bird during the nonbreeding season. — *Oecologia* 116: 282–292.
- Marra, P. P. & Holmes, R. T. 2001: Consequences of dominance-mediated habitat segregation in American Redstarts during the nonbreeding season. — *Auk* 118: 92–104.
- Mills, A. M. 2005: Protogyny in autumn migration: Do male birds “play chicken”? — *Auk* 122: 71–81.
- Møller, A. P. 2004: Protandry, sexual selection and climate change. — *Global Change Biology* 10: 2028–2035.
- Moore, F., Mabey, S. & Woodrey, M. 2003: Priority access to food in migratory birds: Age, sex and motivational asymmetries. — Julkaisussa: Berthold, P., Gwinner, E. & Sonnenschein, E. (toim.): — *Avian migration* 282–291.
- Morbey Y. E. & Ydenberg R. C. 2001: Protandrous arrival timing to breeding areas: a review. — *Ecology Letters* 4: 663–673.
- Morbey Y. E., Coppack T. & Pulido F. 2012: Adaptive hypotheses for protandry in arrival to breeding areas: a review of models and empirical tests. — *Journal Ornithology* 153: 207–215.
- Myers, J. P. 1981: A test of three hypotheses for latitudinal segregation of the sexes in wintering birds. — *Canadian Journal of Zoology* 59: 1527 – 1534.
- Newton, I. 2008: *The migration ecology of birds*. — Academic Press.
- Oring, L. W. & Lank, D. B. 1982: Sexual selection, arrival times, philopatry and site fidelity in polyandrous spotted sandpiper. — *Behavioral Ecology and Sociobiology* 10: 185–191.

Petersen, W. 1892: Über die Ungleichzeitigkeit in der Erscheinung der Geschlechter bei Schmetterlingen. — *Zoologische Jahrbuecher Jena Abteilungen Systematik* 6: 671–679.

Petersen, B. 1947: Die geographische Variation einiger Fennoskandischer Lepidopteren. — *Zool. Bidrag Uppsala* 25: 329–531.

Rainio, K., Tøttrup, A. P., Lehikoinen, E. & Coppack, T., 2007: Effects of climate change on the degree of protandry in migratory songbirds. — *Climate Research* 35: 107–114.

Ranta, E., Rita, H. & Kouki, J. 1989: *Biometria*. — Helsinki University Press. 569 s.

Reynolds, J. D., Colwell, M. A. & Cooke, F. 1986: Sexual selection and spring arrival times of red-necked and Wilson's phalaropes. — *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18: 303–310.

Saino, N., Rubolini, D., Serra, L., Caprioli, M., Morganti, M., Ambrosini, R. & Spina, F. 2010: Sex-related variation in migration phenology in relation to sexual dimorphism: a test of competing hypotheses for the evolution of protandry. — *Journal of Evolutionary Biology* 23: 2054–2065.

Saurola P. 1981: Varpushaukan muutto suomalaisen rengastusaineiston kuvaamana. — *Lintumies* 16: 10–18.

Stewart, R. L. M., Francis, C. M. & Massey, C. 2002: Age-related differential timing of spring migration within sexes in passerines. — *Wilson Bulletin* 114: 264–271.

Svensson, L. 1975: *Identification Guide to European Passerines*. 2nd edition.

Svensson, L. 1992: *Identification Guide to European Passerines*. 4th edition.

Vähätalo, A. V., Rainio, K., Lehikoinen, A. & Lehikoinen, E. 2004: Spring arrival of birds depends on the North Atlantic Oscillation. — *Journal of Avian Biology* 35: 210–216.

Wang, G., Greenfield, M. D., & Shelly, T. E. 1990: Inter-male competition for high-quality host-plants: the evolution of protandry in a territorial grasshopper. — *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27: 191–198.

Wedell, N. 1992: Protandry and mate assessment in the wartbiter *Decticus verrucivorus* (Orthoptera: Tettigoniidae). — *Behavioral Ecology and Sociobiology* 31: 301–308.

Wiklund C. & Fagerström T. 1977: Why do males emerge before females? A hypothesis to explain the incidence of protandry in butterflies. — *Oecologia* 31: 153–158.

Wegglar, M. 2000: Reproductive consequences of autumnal singing in Black Redstarts (Phoenicurus phoenicurus). — *Auk* 117: 65–73.