

Metsäsaarekkeen koon vaikutukset puukiipijän (*Certhia familiaris*)
lisääntymismenestykseen ja optimaaliseen pesyekokoon

Jyväskylän yliopisto
Bio- ja ympäristötieteiden laitos
Ympäristötieteiden
pro gradu -tutkielma
Anna-Riikka Ihantola
9.5.2003

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, bio- ja ympäristötieteiden laitos

Ympäristötieteet

IHANTOLA ANNA-RIIKKA:

Metsäsaarekkeen koon vaikutukset puukiipijän (*Certhia familiaris*) lisääntymismenestykseen ja optimaaliseen pesyekokoon

Pro gradu:

38 s.

Työn ohjaajat:

Prof. Markku Kuitunen, FM Petri Suorsa

Tarkastajat:

Prof. Markku Kuitunen, Prof. Aimo Oikari

Hakusanat: metsien pirstoutuminen, maiseman rakenne, optimaalinen pesyekoko, immunologinen puolustus

Tiivistelmä

Metsien vähenemisen ja pirstoutumisen on osoitettu alentavan monien metsän lintulajien lisääntymismenestystä. Pirstoutumisen vaikutuksia optimaaliseen pesyekokoon ei kuitenkaan ole selvitetty, vaikka onkin arveltu ympäristötekijöiden ja etenkin ravinnon määrän olevan ensisijaisia tekijöitä pesyekoon määräytymisessä.

Poikueeseen investointi voi aiheuttaa emoille suurempia kustannuksia epäedullisissa, niukkaresurssisissa elinympäristöissä verrattuna edullisiin elinympäristöihin, joissa ravintoa on helposti saatavissa. Tässä tutkimuksessa selvitettiin kokeellisesti puukiipijän pesyekokoa muuttamalla pesyekoon määräytymistä ja poikasten immunologista kuntoa suhteessa maiseman rakenteeseen.

Metsäsaarekkeet, joissa puukiipijä pesi, jaettiin pieniin ja suuriin pinta-alan keskiarvon perusteella. Poikueiden kokoa muutettiin saarekkeiden koon mukaisesti siten, että kolmen pesän koeyksikköön (poikaslisäys-, kontrolli- ja poikasvähennyspesä) sisällytettiin ainoastaan suurien tai pienien saarekkeiden pesiä. Poikasten kuntoa mitattiin painon, siivenpituuden, rasvan määrän ja lihaskunnon avulla sekä mittaamalla veren valkosoluprofiili sivelynäytteissä ja aktivoimalla kokeellisesti T-lymfosyytteja (PHA-testi). Lisäksi selvitettiin poikaskuolleisuutta ja lentopoikasten määrää.

Pienissä saarekkeissa emojen lisääntymismenestys oli lisäyspesissä huomontaa kuin vähennys- ja kontrollipesissä. Sen sijaan suurilla saarekkeilla emot pystyivät pieniä saarekkeita paremmin kompensoimaan kokeellisesti aiheutetun lisärasituksen, eikä eroja kuolevuudessa tai lentopoikasten määrässä ja kunnossa havaittu.

Suurissa saarekkeissa puukiipijän modaalinen pesyekoko näyttäisi olevan pienempi kuin mistä emot pystyvät huolehtimaan. Sen sijaan pienillä saarekkeilla puukiipijät vaikuttivat tekevän huoltamiskykynsä nähden suurimpia mahdollisia pesyeitä. Kokeen tulosten perusteella näyttäisi siltä, että pienillä saarekkeilla pesivillä emoilla ei ole juuri mahdollisuuksia vastata yllättäviin, poikasten energiankulutusta lisääviin tilanteisiin. Tällöin metsien pirstoutuminen voi heikentää puukiipijän pesimämenestystä, sillä puukiipijä on ilmeisesti suhteuttanut lisääntymispanostuksensa laajojen metsäalueiden tarjoamiin resursseihin.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Department of bio- and environmental sciences
Environmental sciences

IHANTOLA ANNA-RIIKKA: Effects of forest patch size on breeding success
and optimal clutch size in Eurasian Treecreeper
(*Certhia familiaris*)

Master of Science thesis: 38 s.

Supervisors: Professor Markku Kuitunen,
M.Sc. Petri Suorsa

Inspectors: Professor Markku Kuitunen,
Professor Aimo Oikari

Keywords: forest fragmentation, landscape structure, optimal clutch size,
immunocompetence

Abstract

Forest loss and habitat fragmentation have been shown to reduce breeding success of several forest bird species. The effects of habitat fragmentation on optimal clutch size are still unknown, even though environmental factors and especially amount of food have been presented to be as the principal factors determining clutch size.

In the environment, where food is limited, offspring investment can be stronger than it is, when food is easily foraged. In this study determination of treecreeper's clutch size and immunological condition of nestlings was measured experimentally in relation to clutch size and landscape structure.

Breeding patches were divided into large and small ones according to the area. Clutch size was manipulated within large or small patch groups such that the experimental unit of three clutches included only broods from large or small patches. Condition of the nestlings was measured using weight, wing length, amount of fat, muscular condition, leukocyte profiles, and by experimentally activating T-lymphocytes (PHA test). Number of the fledglings and the dead nestlings were also counted.

In the small patches nesting success was lower with enlarged broods than it was with the control and reduced ones. Instead of that in the large patches the parents could better compensate the experimentally induced stress, and as a consequence there were no differences in nestling mortality or in the number or condition of fledglings.

It seems obvious that in the large patches the modal clutch size of the treecreepers was smaller than the one the parents can take care of. However, treecreepers in small patches seem to lay clutches of the largest size which they can take care of. According to the results of this experiment, it seems evident that in small patches parents do not have much energy to respond on situation, where energy consumption of their nestlings is higher than it is usual. In that case forest fragmentation may reduce the breeding success of treecreepers, because evidently treecreeper's energy demands have evolved on resources available within larger forests.

Sisällysluettelo

1.	Johdanto	s. 5
2.	Aineisto ja menetelmät	s. 9
2.1	Tutkimuslaji	s. 9
2.2	Tutkimusalue	s. 9
2.3.	Metsäsaarekkeen koko	s. 10
2.4.	Pesintöjen ajankohdan määrittäminen ja poikasmanipulaatio	s. 10
2.5	Pesimämenestys ja poikasten kunto	s. 12
2.5.1.	Poikaskuolleisuus ja lentopoikastuotanto	s. 12
2.5.2	Poikasten morfologiset mittaukset, rasvan määrä ja lihaskunto	s. 12
4.5.3.	Immunitettimittaukset	s. 13
2.5.4	Hematokriitti	s. 15
2.5.5.	Kakkospesyeet	s. 16
2.6.	Tilastolliset analyysit ja aineiston käsittely	s. 16
3.	Tulokset	s. 17
3.1	Poikaskuolleisuus ja lentopoikastuotanto	s. 17
3.2.	Morfologiset mittaukset, paino, lihaskunto ja rasvan määrä	s. 20
3.3	Immunitetti ja hematokriitti	s. 24
3.4	Pesinnän ajoitus, munamäärä ja kakkospesyeet	s. 26
4.	Tulosten tarkastelu	s. 27
	Kiitokset	s. 32
	Kirjallisuusluettelo	s. 33

1. Johdanto

Boreaaliset havumetsät koostuvat luonnontilaisina eri suknessiovaiheissa olevista metsäsaarekkeista luonnollisten häiriöiden kuten metsäpalojen tai myrskytuhojen vuoksi (Zackisson 1977). Metsätalous on kuitenkin pirstonut saarekkeita luonnollista pienemmiksi ja muuttanut metsien ikärakennetta sekä puulajisuhteita (Haila & Järvinen 1990). Pirstoutuminen vähentää metsän sisäosissa viihtyvien lajien elinmahdollisuuksia pienentämällä keskimääräistä metsäsaarekkekokoja ja metsähabitaatin osuutta alueen pinta-alasta. Pirstoutuminen myös lisää metsien sisäosien olosuhteista poikkeavien reuna-alueiden osuutta metsähabitaatin pinta-alassa ja eristää saarekkeiden populaatioita toisistaan (yhteenveto Andréen 1994, Murcia 1995).

Pirstoutuminen voi tapahtua useassa eri mittakaavassa. Lajin näkökulmasta mittakaavana voi olla metapopulaatiotaso, populaatiotaso tai yksilötaso. Yksilötasolla pirstoutumisen vaikutukset riippuvat siitä, millainen on jäljelle jäävä alue suhteessa yksilön ympäristövaatimuksiin, reviiirin kokoon ja liikkuma-alueeseen (yhteenveto Andréen 1994).

Metsien pirstoutumisen vaikutuksia eliöstöön on tutkittu runsaasti linnuilla, vaikka tutkimuksia on tehty myös muilla eliöryhmillä, mm. hyönteisillä (Abildsnes & Tømmerås 2000, Major ym. 2003) ja nisäkkäillä (Lawes ym. 2000, Battanavibool & Dearden 2002). Pirstoutumisen tavallisimpia vaikutuksia eliöyhteisössä ovat olleet populaatioiden eristyminen, generalistilajien, reunavyöhykkeen lajien ja tulokaslajien yleistyminen, suuren elinalueen vaativien lajien ja sisäosien habitaattien lajien väheneminen, ja sukupuuttojen lisääntyminen (yhteenveto Forman 1996).

Metsien väheneminen ja pirstoutuminen on alentanut monien metsälintujen pesimämenestystä (Møller 1991, Burke & Nol 1998, Burke & Nol 2000, Kurki ym. 2000, Zanette ym. 2000). Lajista riippuen syinä ovat olleet lisääntynyt pesäpredaatio (Møller 1991, Robinson ym. 1995, Kurki 2000), pesäloisinta (Robinson ym. 1995, Robinson & Robinson 2001, Cavitt & Martin 2002), lisääntymiskumppanin löytämisen vaikeus (Rollstad & Wegge 1987, Villard ym. 1993, Burke & Nol 1998) tai ravinnon vähyys pirstoutuneilla metsäalueilla (Møller 1991, Burke & Nol 1998, Zanette ym. 2000).

Lack (1947) esitti, että valinta suosii suurinta mahdollista pesyekokoa, jonka tuottamat poikaset emot pystyvät kasvattamaan vallitsevissa oloissa lisääntymisikään. On havaittu, että tämä optimaaliseksi kutsuttu pesyekoko voi olla erilainen saarekkeen koosta riippuen (Møller 1991). Pienillä saarekkeilla tuottoisimman pesyekoon on havaittu olevan pienempi kuin suuremmilla saarekkeilla (Møller 1991).

Pesyeseen investointi voi aiheuttaa emoille suurempia kustannuksia epäedullisissa ja niukkaressurssisissa elinympäristöissä kuin elinympäristöissä, joissa ravintoa on helposti saatavissa (kts. Tuomi ym. 1983, Daan ym. 1990). Esimerkiksi pienissä metsäsaarekkeissa on havaittu olevan vähemmän ravintoa eräille metsän sisäosia suosiville varpuslintulajeille kuin suurissa saarekkeissa (Burke & Nol 1998, Zanette ym. 2000). Tosin poikasten saaman ravinnon määrä voi riippua ravinnon saatavuuden ja hankinnan kustannusten lisäksi myös emojen yksilöllisistä ominaisuuksista kuten pesintäkokemuksesta (Perrins 1970, Martin 1987).

On esitetty, että ravinnon määrä on ensisijainen tekijä pesyekoon (Perrins 1970, Högstedt 1980) ja pesinnän ajoituksen (Perrins 1970) määräytymisessä. Ravinnon määrän on todettu vaikuttavan pesinnän aloitusajankohtaan (Svensson & Nilsson 1995, Brodmann ym 1997, Olsson ym. 2001, Brommer ym. 2002) ja pesyekokoon (Korpimäki & Hakkarainen 1991, Brodman ym. 1997). Ravinnon määrä on vaikuttanut myös pesästä lähteneiden poikasten lukumäärään ja kuntoon (Brodman ym. 1997, Hakkarainen ym. 1997, Siikamäki 1998, Zanette ym. 2000). Usein ravinnon määrän on havaittu vaikuttavan vain osaan lisääntymismenestykseen vaikuttavista tekijöistä lajista riippuen (Brodman ym. 1997, Hakkarainen ym. 1997, Zanette ym. 2000, Olsson ym. 2001).

Vähäisen ravinnonsaannin pesäpoikasvaiheessa on havaittu heikentävän yksilön tulevaa lisääntymismenestystä. Vähän ravintoa pesäpoikasina saaneet yksilöt mm. selviävät talvesta heikommin ja tekevät pienempiä pesyeitä kuin riittävästi ravintoa saaneet yksilöt (yhteenvedo Martin 1987, Burness ym. 2000). Poikasina hyväkuntoisten lintujen on myös havaittu myöhemmin lisääntyvän paremmissa elinympäristöissä verrattuna huonokuntoisempiin poikasiin (Verhulst ym. 1997).

Optimaalisen pesyekoon ongelmaa on kokeellisessa tutkimuksessa lähestytty pesyekokomanipulaatioiden avulla, kasvattamalla tai vähentämällä poikasten määrää pesässä. Kokeissa on havaittu, että usein linnut saavat kasvatettua parhaiten alkuperäisen kokoisen poikueen (Pettifor ym. 1988, Roff 1992). Joissakin tapauksissa emot ovat kuitenkin pystyneet kasvattamaan myös alkuperäistä suuremman pesyeen, jossa poikaset ovat olleet yhtä hyväkuntoisia kuin kontrolli- tai vähennyspesien poikaset (yhteenveto Roff 1992, Stearns 1992).

Lackin optimaalista pesyekokoa pienempää modaalista eli todellisuudessa havaittavaa pesyekokoa on selitetty Williamsin (1966) teorialla pesyekoon vaikutuksesta vanhempien tulevaan lisääntymismenestykseen ja kuolleisuuteen (yhteenveto Martin 1987, Djikstra ym. 1990). Williamsin teorian mukaan suuren pesyeen kasvattaminen pienentää emojen jäännöslisääntymisarvoa eli tulevaisuuden lisääntymismenestystä, koska emoilta on kulunut enemmän resursseja poikasten kasvattamiseen kuin olisi kulunut pienemmässä pesyeessä.

Myös useita muita selityksiä optimaalisen pesyekoon ja modaalisen pesyekoon eroihin on esitetty (Møller 1991). Optimaalisen pesyekoon on arveltu vaihtelevan yksilökohtaisesti jolloin pesyekokoon vaikuttavat emon yksilölliset ominaisuudet (Perrins & Moss 1975). Populaatiossa vaihteleva ominaisuus on esimerkiksi emojen reviirin laatu (Högstedt 1980). On esitetty, ettei pesyekoko johtuisi geneettisistä seikoista, vaan eroista yksilöiden ravitsemustilassa. Siten pesyekoko ei olisi valinnan vaikutukselle altis (Drent & Daan 1980). Muita selityksiä Lackin esittämää optimaalista pesyekokoa pienempään modaaliseseen pesyekokoon ovat olleet ympäristöolosuhteiden vaihtelu vuosien ja reviirien välillä ja pesinnän epäonnistumisen todennäköisyys sekä koeympäristön vaikutus tuloksiin (yhteenveto Møller 1991, Roff 1992).

Vaikka sekä optimaalista pesyekokoa että metsäalueiden pirstoutumisen vaikutuksia lintuihin on tutkittu suhteellisen runsaasti, ei tutkimuksia ole kuitenkaan tehty pirstoutumisen vaikutuksista optimaaliseen pesyekokoon. Puukiipijä (*Certhia familiaris*) soveltuu hyvin tällaisiin tutkimuksiin, sillä sen ravintoresurssit ovat rajalliset (Aho ym. 1997, Jäntti ym. 2001). Puukiipijän on myös esitetty käyttävän hyväkseen mahdollisimman tarkasti tarjolla olevat resurssit, sillä pesyekoko on

kalenterisidonnainen ilmeisesti valoisan ajan ja ravinnon määrän vaihtelun vuoksi (Kuitunen 1987).

Ravintoresurssien rajallisuuden vuoksi puukiipijä on oletettavasti herkkä elinalueensa pirstoutumiselle pienemmiksi metsäsaarekkeiksi yksilötasolla, sillä tällöin puukiipijän ravinnonhakinta-alue pienenee. Metsien pirstoutuminen metsätalouden seurauksena todennäköisesti vaikuttaa lajin lisääntymismenestykseen, etenkin kun lajin on havaittu välttävän metsien reunavyöhykettä pesimäpaikkanaan, ilmeisesti välttääkseen suuria ravinnonhankintaetäisyyksiä tai pesäpredaatiota (Kuitunen & Mäkinen 1993).

Tässä tutkimuksessa selvitettiin kokeellisesti pesyekoon manipuloinnin vaikutuksia puukiipijän pesimämenestykseen pienissä ja suurissa metsäsaarekkeissa mittaamalla pesäpoikasten kuolleisuutta, kuntoa, fysiologista stressiä, T-soluvälitteistä immuniteettia ja emojen toisen pesinnän todennäköisyyttä. Koska puukiipijä vähentää pesimisaikanaan ravintonsa määrää reviirillään (Aho ym. 1997, Jäntti ym. 2001), voi metsäsaarekkeen koko vaikuttaa sen mahdollisuuksiin hankkia ravintoa poikasilleen pesäpoikasvaiheessa. Tämän vuoksi on oletettavissa, että suurissa metsäsaarekkeissa optimaalinen pesyekoko on suurempi kuin pienissä saarekkeissa.

2. Aineisto ja menetelmät

2.1. Tutkimuslaji

Puukiipijä (*Certhia familiaris* L.) kuuluu Pohjois- ja Keski-Euroopan pienimpiin varpuslintuihin (Cramp & Perrins 1993). Laji on erikoistunut ravinnonhankinnassaan puiden rungoilla elävien selkärangattomien ja varsinkin hämähäkkien (65 % ruoan massasta) saalistamiseen (Suhonen & Kuitunen 1991). Puukiipijä pesii mieluiten vanhoissa metsissä (Kuitunen & Helle 1988, Haila ym. 1989, Virkkala ym. 1994, Väisänen ym. 1998) ja sen pesimäreiviiri on pieneksi varpuslinnuksi laaja, keskimäärin 3,3 ha (Kuitunen 1989). Puukiipijä rakentaa pesänsä useimmiten irronneen kaarnan ja rungon väliin (Cramp & Perrins 1993), mutta laji pesii myös sille suunniteltuihin pönttöihin (Moilanen & Kuitunen 1977) mahdollistaen maisemaekologisiin tutkimuksiin vaadittavan riittävän suuren aineiston keräämisen.

Puukiipijä voi pesiä kahdesti vuodessa. Ensimmäiset pesyeet munitaan huhti-toukokuussa, ja toiset pesyeet toukokuun lopusta lähtien. Munamäärä vaihtelee kolmen ja kahdeksan välillä (Haartman ym. 1967). Sekä naaras että koiras osallistuvat ensimmäisen pesyeen ruokintaan (Cramp & Perrins 1993). Noin 20 – 30 % emolinnuista tekee toisen pesyeen toukokuun lopulla tai kesäkuussa ensimmäisen pesyeen lähdettyä lentoon (omat julkaisemattomat havainnot).

2.2. Tutkimusalue

Tutkimuksen aineisto kerättiin Keski-Suomessa, Konnevedellä ja Laukaassa sijaitsevalla tutkimusalueella (62°37' N, 26°20' E) keväällä ja kesällä 2001. Tutkimusalue perustettiin valtaosin vuonna 1998. Pönttöjen ympäristöstä 71 % oli havu- ja sekametsiä ja 29 % avomaita kuten peltoja, hakkuita, järviä ja puuttomia soita. Metsätyypeistä alueella oli kuusimetsiä 42 %, mäntymetsiä 21 %, lehtimetsiä 30 % ja taimikoita sekä korpia ja rämeitä 7 %. Tutkimusalue käsitti 229 metsäsaareketta, joissa jokaisessa oli kaksi pönttöä mahdollisten ensimmäisen ja toisen pesinnän toteamiseksi.

2.3. Metsäsaarekkeen koko

Puukiipijän pönttöjä ympäröivän metsäalueen koko määritettiin Maanmittaushallituksen tuottamista luokitelluista Landsat TM 5 satelliittikuvista vuosilta 1995–1997 (Vuorela 1997). Satelliittikuviin perustuva maankäyttö- ja puustotulkittu aineisto analysoitiin paikkatietojärjestelmässä (GIS) FragStat-ohjelmalla. Metsämaiseman rakenteesta määritettiin 200 metrin säteellä reviirien keskustasta metsäalueen pinta-ala hehtaareina.

Metsäsaarekkeen koon määrittelykriteerinä käytettiin yli 50 m³ puustotilavuutta hehtaaria kohden. Tätä kriteeriä käyttäen metsäsaarekkeet erosivat selvästi avomaahabitaateista. Paikkatietojärjestelmän avulla määritettyjen metsäsaarekkeiden kokojen oikeellisuus tarkistettiin ja tarvittaessa tarkennettiin maastohavainnoilla reviireillä käyntien yhteydessä. Viimeisin tarkennus tehtiin toukokuun alussa 2001, koska jotkin saarekkeet olivat pienentyneet tai kadonneet kokonaan hakkuiden seurauksena.

2.4. Pesintöjen ajankohdan määrittäminen ja poikasmanipulaatio

Kaikki tutkimusalueen pöntöt tarkastettiin 20. – 25. huhtikuuta. Tämän jälkeen myös tyhjat pöntöt tarkastettiin säännöllisesti noin kahden viikon välein sekä ensimmäisten että toisten pesyeiden havaitsemiseksi. Reviiirit, joissa havaittiin pesinnän merkkejä (puukiipijöiden ääntelyä, pesänrakennusta), tarkastettiin riittävän usein, jotta saatiin selville muninnan alkamispäivä, munien lukumäärä, poikasten kuoriutumispäivä ja kuoriutuneiden poikasten lukumäärä.

Mikäli pesällä ei käyty muninnan aikana, ei muninnan alkuaikajankohtaa määritetty. Muutoin muninnan alkupäivämäärä määritettiin pesän eri päivien munaluvusta huomioiden naaraan munivan munan päivässä (yhtään poikkeusta ei ole raportoitu). Poikasten kuoriutumisajankohta arvioitiin täyden munaluvun munimispäivän perusteella ja varmistettiin pesillä käyntien yhteydessä. Kuoriutumisaikajankohdan varmistamiseksi pesällä vierailtiin arvioituna aikaisimpana mahdollisena kuoriutumisaikajankohdaksi ja sen jälkeen vähintään päivittäin kunnes kuoriutuminen havaittiin. Poikaset kuoriutuivat 12–18 vrk muninnan loppumisesta.

Metsäsaarekkeet, joissa oli munapesye ($n = 99$), jaettiin pieniin ja suuriin pinta-alan keskiarvon 7,38 ha perusteella. Pienien saarekkeiden pinta-alan keskiarvoksi tuli 4,56 ha \pm 2,01 ha (ka \pm SD, vaihteluväli 0,5 – 7,25 ha). Suurien saarekkeiden pinta-alan keskiarvo oli 9,54 ha \pm 1,32 ha (ka \pm SD, vaihteluväli 7,38 – 12,75 ha).

Poikueiden kokoa muutettiin pienien ja suurien saarekkeiden kesken siten, että kolmen pesän koeyksikköön sisällytettiin ainoastaan suurien tai pienien saarekkeiden pesiä. Kukin kolmen pesän koeyksikkö koostui poikalisäyspesästä (lisätty yksi poikanen), kontrollipesästä (alkuperäinen pesyekoko) ja poikasvähennyspesästä (vähennetty yksi poikanen). Pieniin saarekkeisiin muodostettiin 9 koeyksikköä (27 pesää) ja suuriin 12 koeyksikköä (36 pesää).

Koska saman pesyeen poikaset kuoriutuivat 1,5 vuorokauden sisällä, muodostettiin kolmen pesän koeyksiköt pesistä, joiden poikasten ikäero oli enintään vuorokausi. Näistä ajoitukseltaan riittävän samanaikaisista suurien tai pienien saarekkeiden pesistä valittiin lisäys-, vähennys- ja kontrollipesät satunnaisesti. Kun poikaset olivat noin kahden vuorokauden ($2\text{vrk} \pm 1\text{vrk}$) ikäisiä, suoritettiin poikassirto, jossa yksi satunnaisesti valittu vähennyspesän poikanen siirrettiin samaan kolmen pesän koeyksikköön kuuluvaan lisäyspesään. Siirron aikana poikanen pidettiin lämpimänä styroxastian ja kuumavesipullojen avulla. Siirretyn poikasen kynnet lakattiin kynsilakalla rengastusvaiheen tunnistusta varten. Maastohavaintojen perusteella siirtopoikasten kuolleisuus ei eronnut pesien alkuperäisten poikasten kuolleisuudesta.

Lintujen on todettu sopeuttavan munamääränsä vallitseviin ympäristöolosuhteisiin (Högstedt 1980). Jotta poikasten siirrolla olisi todellista vaikutusta emojen työmäärään, korvattiin kuoriutumattomat munat kokeen kolmen pesän koeyksikköjen ulkopuolisten pesien samanikäisillä poikasilla. Samalla kuoriutumattomat munat poistettiin. Munia korvattiin poikasilla yhteensä viidellä pesällä. Pienien saarekkeiden lisäys-, kontrolli- ja vähennyspesällä sekä suurien saarekkeiden kontrollipesällä korvattiin yksi kuoriutumaton muna poikasella. Lisäksi yhdellä pienen saarekkeen kontrollipesällä korvattiin kaksi kuoriutumaton muna poikasilla. Näiden korvauspoikasten valinta ja siirto suoritettiin samoin ja saman ikäisenä kuin pesyekoon muuttamiseksi siirrettyjen poikasten.

Pesien munamäärät eivät eronneet toisistaan ennen käsittelyä käsittelyryhmien eli lisäys-, kontrolli- ja vähennyspesien välillä suurilla (ANOVA; $df= 2$; $MS= 0,78$; $F= 2,55$; $p= 0,09$) ja pienillä saarekkeilla (ANOVA; $df= 2$; $MS= 1,04$; $F= 2,73$; $p= 0,09$). Käsittelyn jälkeen käsittelyryhmien poikasmäärät erosivat toisistaan suurilla (ANOVA; $df= 2$; $MS= 16,3$; $F= 26,8$; $p<0,001$) ja pienillä saarekkeilla (ANOVA; $df= 2$; $MS= 6,04$; $F= 15,90$; $p<0,001$)

2.5 Pesimämenestys ja poikasten kunto

2.5.1. Poikaskuolleisuus ja lentopoikastuotanto

Kuolleiden poikasten lukumäärään on sisällytetty kaikki kuolleina löydetyt poikaset. Näiden lisäksi kuolleiksi tulkittiin alle 12 vuorokauden ikäisinä pesästä hävinneet poikaset, koska joissakin tapauksissa emot mahdollisesti poistivat kuolleita poikasia pesästä. Pesän lentopoikasmäärä on manipulaation jälkeinen pesäpoikasten lukumäärä, josta on vähennetty kuolleiksi tulkittujen poikasten lukumäärä.

Kuolleiden osuus on kuolleiksi tulkittujen poikasten lukumäärä jaettuna pesässä poikasmanipulaation jälkeen olleella pesäpoikasten lukumäärällä. Samoin lentopoikasten osuus on lentopoikasten lukumäärä jaettuna poikasmanipulaation jälkeisellä pesäpoikasten lukumäärällä.

2.5.2 Poikasten morfologiset mittaukset, rasvan määrä ja lihaskunto

Poikasten kokoa ja rasvan määrää sekä lihaskuntoa mitattiin pesäpoikasvaiheessa kolmena eri ajankohtana, 11, 12 ja 14 vuorokauden ikäisinä (± 1 vrk). Yhdentoista ja 12 vuorokauden iässä suoritettujen mittausten tarkoituksena oli arvioida poikasten kuntoa verinäytteiden ottovaiheessa ja lymfosyyttivasteen mittaamisen aikana. Neljäntoista vuorokauden iässä suoritettiin mittaukset poikasten kunnan selvittämiseksi lentopoikasiässä. Yhdentoista vuorokauden iässä poikaset myös rengastettiin yksilöllisesti.

Kokoa mitattiin punnitsemalla poikaset 30 g:n Pesola -jousivaa'alla 0,1 g:n tarkkuudella sekä mittaamalla siiven pituus 0,1 mm tarkkuudella. Neljäntoista vuorokauden iässä

poikasilta mitattiin edellisten lisäksi myös nilkan pituus digitaalisella työntömitalla 0,01 mm:n tarkkuudella ja pyrstön pituus 0,1 mm tarkkuudella.

Poikasten rasvavarastojen määrää arvioitiin näkyvän rasvan perusteella vatsapuolelta. Arviointi tapahtui asteikolla 0-8 Kaiserin (1993) pääluokituksen mukaisesti. Luokitus tapahtui vatsan-rintalastan alueen ja hankaluunkuopan näkyvän rasvan avulla. Näiden alueiden näkyvän rasvan määrän on osoitettu olevan verrannollinen linnun kokonaisrasvavarastojen määrään (Kaiser 1993).

Poikasten lihaskuntoa arvioitiin viisiportaisella (0-4) asteikolla. Asteikko on muokattu Goslerin (1991) kehittämästä kolmeportaisesta asteikosta. Luokassa 0 rintalihas on kovera ja alas painunut, ja rintalastan kärki hyvin ulkoneva. Luokassa 1 rintalihas on suora, havaittavissa ei ole koveruutta tai kuperuutta. Luokassa 2 lihas on kupera, mutta rintalastan kärki on edelleen rinnanalueen korkein kohta ja rintalastan kärjen kohdalle ei muodostu vako. Luokassa 3 lihas on hyvin kupera. Rintalastan kärjen kohdalla on vako, mutta rintalasta tuntuu lihasten läpi. Luokassa 4 lihas on hyvin kupera ja leveä. Rintalastan kärjen kohdalla on vako, ja rintalasta ei tunnu kevyesti lihaksen päältä tunnusteltaessa.

4.5.3. Immunitettimittaukset

Immunitetti on suorassa suhteessa eliön yleiseen terveydentilaan, sillä immuniijärjestelmässä käytetyt resurssit ovat poissa muista eliön toiminnoista (Ots ym. 1998). Immunitetista vastaavat osaltaan valkosolut, joihin kuuluvat granulosyytit, lymfosyytit ja monosyytit. Granulosyytit jaetaan neutrofiilisiin, eosinofiilisiin ja basofiilisiin (yhteenveto Nienstedt ym. 1993). Nisäkkäiden neutrofiilisiä granulosyyttisoluja vastaavat linnuilla heterofiilisolut (Ots ym. 1998). Ne ovat fagosytoivia ei-spesifisiä puolustussoluja, jotka kykenevät tunkeutumaan tulehtuneeseen kudokseen (Maxwell 1993, Parslow 1994).

Linnuilla valkosolujen kokonaismäärän nousun on usein osoitettu johtuvan heterofiilisolujen määrän lisääntymisestä (yhteenveto Dein 1986). Heterofiilisolujen määrä suhteessa lymfosyyttisolujen määrään kasvaa monissa stressitiloissa, kuten

infektiosairauksissa ja nälkiintymisessä (Ots ym. 1998). Heterofiili-lymfosyyttisuhde onkin paljon käytetty stressin mittari linnuilla (Maxwell 1993, Ots ym. 1998).

Lymfosyyttiensolujen toiminta elimistössä on heterofiilisoluihin verrattuna hyvin spesifistä. Lymfosyyttisoluja on kahta päätyyppiä, T- ja B-lymfosyytteja. T-lymfosyytit vastaavat soluvälitteisestä immunitetistä. Ne tappavat vieraita soluja ja säätelevät immuunireaktioita. B-lymfosyytit vastaavat humoraalisesta immunitetistä. Taudinaiheuttajan kohdatessaan B-lymfosyytit erilaistuvat plasmasoluiksi, jotka tuottavat vasta-aineita verenkiertoon (yhteen veto Siegel 1985). Kukin plasmasolu tuottaa vain yhdenlaista vasta-ainetta (Nēnsted ym. 1999).

Puukiipijän poikasten immunitteettia mitattiin kahdella tavalla: mittaamalla veren valkosoluprofiili sivelynäytteissä ja aktivoimalla kokeellisesti T-lymfosyytteja (phytohemagglutiin testi, PHA-testi). Valkosolujakauman mittausta varten 11 vrk ikäisiltä poikasilta otettiin verinäyte nilkka- tai siipilaskimosta. Ennen näytteenottoa ihoalue desinfioidiin etanolilla. Näyte otettiin jokaiselta poikaselta omalla, steriloidulla neulalla ja haavaan syntyneestä veritipasta näyte (n. 2 µl) imettiin ammonium-hepariini kapillaariin. Näyte puhallettiin mikroskooppilasille ja levitettiin sille toista lasia apuna käyttäen sukkulan muotoiseksi, reunoiltaan ohenevaksi ja noin yhden solukerroksen paksuiseksi hunnuksi. Lasin annettiin kuivua ilmassa.

Näytteet kiinnitettiin eli fiksoitiin keskimäärin vuorokauden sisällä näytteenotosta kastamalla ne 1-2 sekunnin ajaksi 96 %:n denaturoituun etanoliin. Tämän jälkeen näytteiden annettiin kuivua huoneenlämmössä vaakatasossa 5-10 minuuttia ennen säilytysrasioihin pakkaamista. Näytteet värjättiin giemsa-värjäykellä, jonka jälkeen valkosolujen kokonaismäärä laskettiin noin 10 000 punasolua kohti. Heterofiilisolujen suhde lymfosyyttisoluihin laskettiin ensimmäisestä sadasta valkosolusta.

T-lymfosyyttisoluja aktivoitiin kokeellisesti PHA-testillä. Testi perustuu siihen, että linnun ihon alle injektoidaan phytohemagglutiinia (PHA) (Smits ym. 1999). Tämä hyvänlaatuinen antigeeni on eristetty pavusta (*Phaseolus vulgaris*).

Kahdenkymmenen neljän tunnin kuluttua injektioista pistoalueella on runsaasti T-lymfosyyttisoluja ja näiden lisäksi mm makrofaagi- ja basofiilisoluja. Heterofiilisolujen reaktio phytohemagglutiiniin tapahtuu jo aiemmin, ja niiden runsasta esiintymistä ei

havaita enää 24 tunnin kuluttua injektiosta (Goto ym. 1978, McCorcle ym. 1980). On osoitettu, ettei itse pisto tai suolaliuos aiheuta turvotusta 24 tunnin kuluttua pistämisestä, joten havaittava turvotus johtuu linnun immuunijärjestelmän reaktioista phytohemaglutiniiniin (Smits ym. 1999).

Puukiipijän poikasten lymfosyyttivasteen mittaaminen aloitettiin 11 vuorokauden ikäisillä poikasilla verinäytteen oton jälkeen. Poikasille injektoidiin siipipoimuun 0,15 µg phytohemaglutiniinia liuotettuna 30 µl fysiologista suolaliuosta. Injektoinnissa käytettiin jokaisella poikasella omaa steriloitua neulaa ja steriloitua ruiskua, ja ihoalue desinfioitiin etanolilla ennen injektointia. Mikäli injektointi vasempaan siipeen epäonnistui (noin 5 % poikasista), injektoidiin aine poikasen oikeaan siipeen.

Ennen injektointia mitattiin siipipoimun paksuus vakio paineistetulla työntötulkilla (Mitutoyo, Japan 573-191-10), ja mittaus suoritettiin uudelleen 24 tunnin kuluttua injektiosta. Turvotuksen määrä saatiin selville, kun piston jälkeisen mittauksen tuloksesta vähennettiin pistoa edeltävä tulos. Siipipoimun paksuus mitattiin 0,01 mm:n tarkkuudella kolme kertaa peräkkäin, ja näistä laskettua keskiarvoa käytettiin analyyseissä. Menetelmä noudattaa valtaosin Smits ym. (1999) esittelemää menetelmää.

2.5.4 Hematokriitti

Hematokriittiarvo ilmaisee punasolujen suhteellisen osuuden veren kokonaistilavuudesta. Punasolujen määrä vaikuttaa hapenoton ja kuljetuksen tehokkuuteen. Anemiat jotka ilmenevät alentuneena hematokriittina voivat johtua ravintostressissä alentuneesta punasolutuotannosta, punasolujen hajoamisesta verisairauksissa tai veriloisten toimesta, elimistön nestevajauksesta, myrkyistä tai suorasta verenhukasta esimerkiksi onnettomuudesta tai vertaimevistä hyönteisistä johtuen (yhteenveto Dawson & Bortolotti 1997).

Hematokriittiarvojen määrittämistä varten 11 vuorokauden ikäisiltä poikasilta otettiin 20-75 µl verta ammonium-hepariini- ja kapillaariin heti valkosolujakautuman määrittämistä varten otetun verinäytteen jälkeen. Kapillaaria sentrifugoitiin 10 minuuttia, kierrosnopeus oli 3000 rpm. Veri- ja punasolupatsaan korkeudet mitattiin työntömitalla 0,01 mm:n tarkkuudella. Hematokriittiarvo laskettiin jakamalla punasolupatsaan korkeus koko

veripatsaan korkeudella. Näytteenoton ja sentrifugoinnin välillä kapillaariputket pidettiin pystyasennossa noin + 4 °C lämpötilassa. Sentrifugointi suoritettiin 12 tunnin kuluessa näytteenotosta.

2.5.5. Kakkospesyeet

Kakkospesyeiksi luokiteltiin munapesät, jotka emot olivat tehneet ensimmäisten poikasten jälkeen. Koska koepesien emolinnut rengastettiin yksilöllisesti, tiedettiin varmuudella mitkä pesät olivat kokeessa mukana olleiden parien tekemiä. Osan pesistä emolinnut hylkäsivät tai pesyeet tuhoutuivat ennenemojen rengasnumeroiden tarkistamista. Tällöin pesä tulkittiin samalla reviirillä ensimmäisen pesyeen tehneen parin kakkospesyeeksi.

2.6. Tilastolliset analyysit ja aineiston käsittely

Tilastolliset analyysit suoritettiin SPSS 9.0 ja 10.0 –ohjelmistoilla erikseen pienille ja suurille saarekkeille. Pieniä ja suuria saarekkeitä ei verrattu keskenään pesyeiden erilaisen ajoituksen ja siitä johtuvien erilaisten sääolojen vuoksi. Käsittelyryhmiä (lisäyksesät, kontrollit, vähennysesät) verrattiin keskenään varianssianalyysillä (ANOVA; univariate analysis of variance). Monivertailut suoritettiin Tukeyn testillä (Tukey HSD). Mikäli varianssianalyysin oletukset eivät olleet voimassa, käytettiin ei-parametrista Kruskal-Wallis -testiä. Tällöin monivertailut suoritettiin Mann-Whitney U -testillä. Muninnan alkamisajankohtaa ja munamäärää pienien ja suurien saarekkeiden välillä verrattiin riippumattomien otosten t-testillä. Merkitsevinä on pidetty 0,05 pienempiä p-arvoja ja suuntaa-antavina 0,10 pienempiä p-arvoja.

Kuolleiden poikasten osuudesta ja lähtöpoikasten osuudesta käytettiin testeissä arcsinmuunnosta jakaumien luonteen vuoksi. Pesille laskettiin testeissä käytettävät poikasten kuntoisuusmuuttujien arvot keskiarvoina pesän poikasten mittaustuloksista. Lymfosyyttivasteen testaamisen vaikutuksia poikasten kasvuun tai kuntoon tarkasteltiin testaamalla eri muuttujien muutoksia 11 ja 12 vuorokauden välillä eri ryhmien välillä. Tätä varten 12 vuorokauden ikäisten poikasten mittaustulosten pesänsisäisistä keskiarvoista vähennettiin 11 vuorokauden ikäisten poikasten vastaavat arvot.

3. Tulokset

3.1 Poikaskuolleisuus ja lentopoikastuotanto

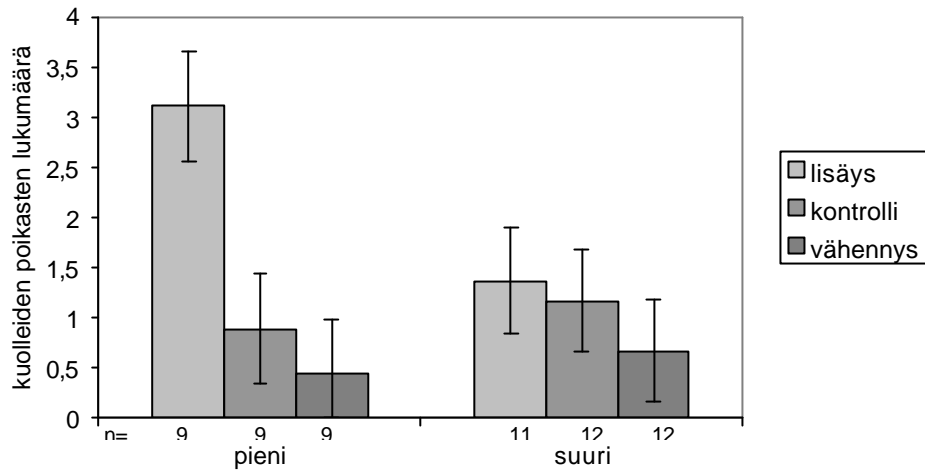
Pienien saarekkeiden lisäyspesillä kuolleiden poikasten lukumäärä oli suurempi kuin vähennyspesillä (Kuva 1, Taulukot 2 ja 3). Lisäyspesissä kuolleiden poikasten lukumäärä erosi suuntaa antavasti myös pienien saarekkeiden kontrollipesistä (Kuva 1, Taulukot 2 ja 3). Myös kuolleiden poikasten osuus pesäpoikasten lukumäärästä oli suurempi pienien saarekkeiden lisäyspesillä verrattuna vähennyspesiin (Taulukot 1, 2 ja 3).

Pienillä saarekkeilla lentopoikasten osuudet erosivat käsittelyryhmien välillä (ANOVA; $df = 2$; $MS = 1,29$; $F = 5,77$; $p = 0,01$). Lisäyspesät tuottivat vähemmän lentopoikasia kuin kontrolli- tai vähennyspesät (Kuva 2). Lentopoikasten lukumäärissä ei havaittu eroja käsittelyryhmien välillä pienissä saarekkeissa (Taulukot 1 ja 2).

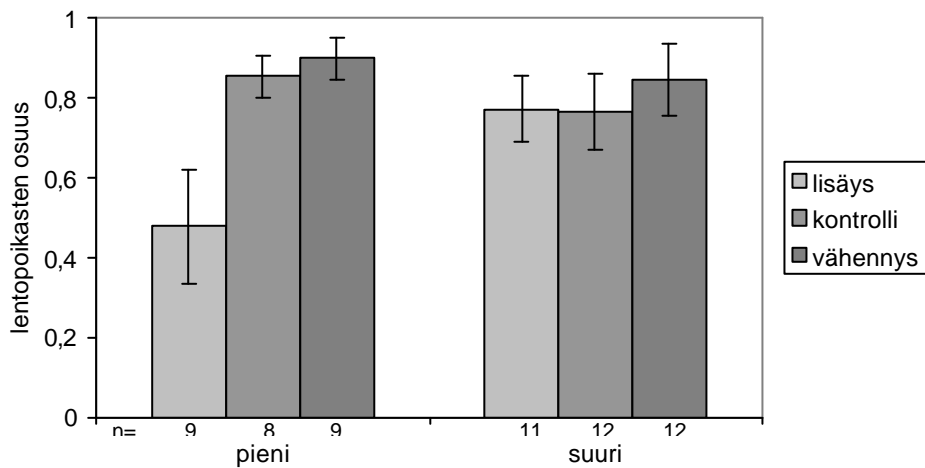
Suurissa saarekkeissa käsittelyryhmien välillä ei havaittu eroa kuolleiden poikasten lukumäärissä tai osuudessa (Kuva 1, Taulukot 1 ja 2). Tämän vuoksi suurien saarekkeiden lisäyspesissä oli enemmän lentopoikasia kuin vähennyspesillä (Taulukot 1, 2 ja 3). Lentopoikasten osuudessa tai lentopoikasten lukumäärässä ei havaittu eroa suurilla saarekkeilla lisäys-, vähennys- tai kontrollipesien välillä (lentopoikasten osuudelle: $df=2$; $MS=0,22$; $F=0,74$; $p=0,49$; Kuva 2, lentopoikasten lukumäärälle Taulukot 1 ja 2).

Kokeen aikana kuolivat kuudesta pesästä kaikki poikaset (9,5% kokeen pesistä). Näistä pesistä kolme oli pienien saarekkeiden poikaslisäyspesiä. Loput kolme olivat suurien saarekkeiden pesiä, yksi suurennettu, yksi pienennetty ja yksi kontrollipesä. Ennen 11 vuorokauden ikää tuhoutuivat suuren saarekkeen lisäyspesä ja yksi pienen saarekkeen lisäyspesä. 11 ja 12 vuorokauden välillä tuhoutuivat kaksi pienien saarekkeiden lisäyspesää sekä suuren saarekkeen kontrollipesä. Suuren saarekkeen poikasvähennyspesä tuhoutui poikasten ollessa jo yli 14 vuorokauden ikäisiä. Suuren saarekkeen kontrollipesän tuhoutumiseen on voinut vaikuttaa koiraan kuoleminen rengastettaessa poikasten ollessa 11 vuorokauden ikäisiä. Suuren saarekkeen

lisäyspesän tuhon aiheutti peto, ja pesye on mukana ainoastaan muninnan aloitusajankohdan ja munamäärän analysoinneissa.



Kuva 1. Puukiipijän pesiin kuolleiden poikasten keskimääräinen lukumäärä (\pm SE) pienissä ja suurissa metsäsaarekkeissa lisäys-, kontrolli- ja vähennysesillä. Pienien saarekkeiden lisäyspesien ja vähennysesien välillä ero on merkitsevä (Mann-Withney; $U=12,5$; $p=0,01$), ja pienien saarekkeiden lisäyspesien ja kontrollipesien välillä suuntaa antava (Mann-Withney; $U=20,5$; $p=0,08$).



Kuva 2. Puukiipijän pesien lentopoikasten keskimääräinen osuus pesäpoikasten lukumäärästä (\pm SE) pienissä ja suurissa metsäsaarekkeissa lisäys-, kontrolli- ja vähennysesillä. Ero on merkitsevä sekä pienien saarekkeiden lisäyspesien ja vähennysesien välillä (Tukey; $MD=-0,71$; $SE=0,22$; $p=0,01$) että lisäyspesien ja kontrollipesien välillä (Tukey; $MD=-0,59$; $SE=0,23$; $p=0,05$).

Taulukko 1. Puukiipijän pesään kuolleiden poikasten osuus pesäpoikasten lukumäärästä ja lentopoikasten lukumäärät (otoskoot, keskiarvot ja keskivirheet (SE)) lisäys-, kontrolli ja vähennyspesissä pienissä ja suurissa metsäsaarekkeissa.

		n	keskiarvo	SE
kuolleiden osuus				
	pieni			
	lisäys	9	0,52	0,14
	kontrolli	9	0,15	0,05
	vähennys	9	0,10	0,05
	suuri			
	lisäys	11	0,21	0,09
	kontrolli	12	0,24	0,10
	vähennys	12	0,15	0,09
lentopoikaset				
	pieni			
	lisäys	9	2,78	0,54
	kontrolli	8	4,74	0,57
	vähennys	9	3,89	0,54
	suuri			
	lisäys	11	4,91	0,52
	kontrolli	12	3,92	0,50
	vähennys	12	3,25	0,50

Taulukko 2. Puukiipijän pesään kuolleiden poikasten osuuden pesäpoikasten lukumäärästä, kuolleiden poikasten lukumäärän ja lentopoikasten lukumäärän erot lisäys-, kontrolli ja vähennyspesien välillä pienissä ja suurissa metsäsaarekkeissa. Eroa on testattu Kruskal-Wallis testillä yksisuuntaisella varianssianalyysillä.

	χ^2	df	p
kuolleiden osuus			
pieni	6,0	2	0,05
suuri	1,6	2	0,45
kuolleet poikaset			
pieni	7,6	2	0,02
suuri	2,3	2	0,32
lentopoikaset			
pieni	3,7	2	0,15
suuri	8,3	2	0,02

Taulukko 3. Puukiipijän pesään kuolleiden poikasten osuuden pesäpoikasten lukumäärästä ja lentopoikasten lukumäärän erot pienissä ja suurissa metsäsaarekkeissa lisäys-, kontrolli- ja vähennyspesien välillä monivertailuna. Vertailu on suoritettu Mann-Withneyn U-testillä.

		lisäys vs. kontrolli	lisäys vs. vähennys	kontrolli vs. vähennys
pieni	kuolleiden osuus			
	U	22,0	15,0	33,0
	p	0,11	0,02	0,55
suuri	lentopoikaset			
	U	44,5	21,0	45,0
	p	0,19	0,004	0,13

3.2. Morfologiset mittaukset, paino, lihaskunto ja rasvan määrä

Suurissa saarekkeissa 14 vuorokauden iässä poikasten paino erosi käsittelyryhmien välillä suuntaa antavasti (Taulukot 4 ja 5). Poikaset olivat suurissa saarekkeissa keskimäärin kevyempiä lisäys- kuin vähennyspesissä (Tukey; MD=0,62; SE=0,25; p=0,05). Pienissä saarekkeissa eroja ei havaittu. Eroja ei havaittu myöskään poikasten (11 ja 14 vrk) siiven pituudessa, rasvanmäärässä tai lihaskunnossa pienissä tai isoissa saarekkeissa eri käsittelyryhmien välillä (Taulukko 5) tai poikasten painossa 11 vrk:n iässä (Taulukko 5, pienille saarekkeille Kruskal-Wallis; $\chi^2=1,81$; df=2; p=0,41).

Taulukko 4. Puukiipijän poikasten paino 14 vuorokauden iässä pienissä ja suurissa metsäsaarekkeissa lisäys-, kontrolli- ja vähennyspesillä.

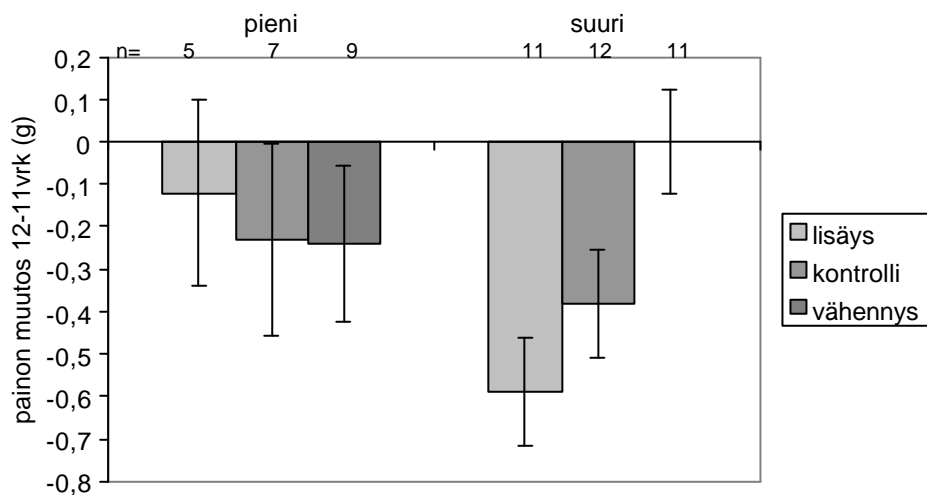
14 vrk paino		n	keskiarvo	SE
pieni	lisäys	5	8,75	0,26
	kontrolli	9	8,36	0,20
	vähennys	9	8,66	0,20
suuri	lisäys	9	8,32	0,19
	kontrolli	10	8,64	0,18
	vähennys	12	8,94	0,17

Taulukko 5. Puukiipijän 11 vrk ja 14 vrk:n ikäisten poikasten painon, morfologisten mittausten, lihaskunnon ja rasvan määrän eroavaisuudet pienissä ja suurissa metsäsaarekkeissa lisäys-, kontrolli- ja vähennyspesien välillä. Ryhmien eroavaisuudet on testattu varianssianalyysillä (ANOVA).

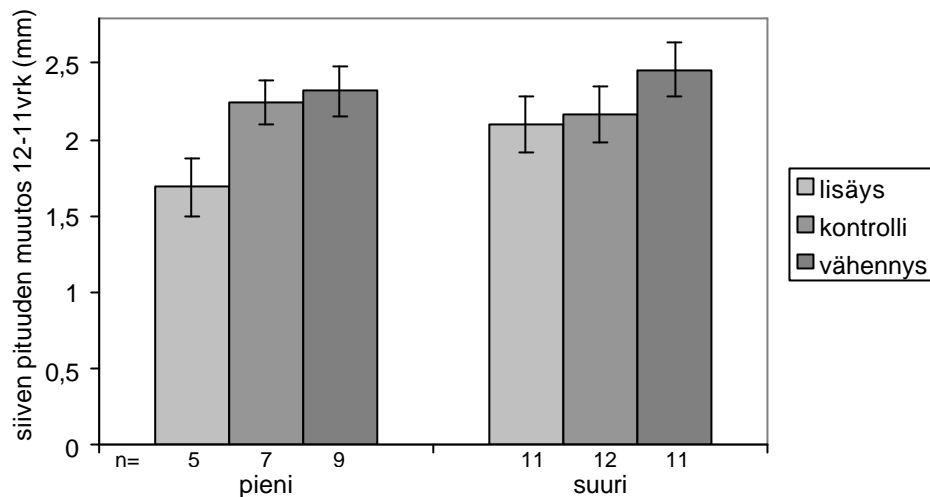
		df	MS	F	p
11 vrk					
paino	suuri	2	0,90	2,09	0,13
	pieni	2	2,46	0,17	0,84
siipi	suuri	2	6,60	0,43	0,65
	pieni	2	1,13	2,38	0,12
rasva	suuri	2	0,67	1,42	0,26
	pieni	2	0,46	1,31	0,29
lihas	suuri	2	0,20	1,09	0,35
	pieni	2	0,46	1,31	0,29
14 vrk					
paino	suuri	2	0,31	0,88	0,43
	pieni	2	0,99	2,98	0,067
siipi	suuri	2	7,17	0,69	0,51
	pieni	2	5,29	0,75	0,48
pyrstö	suuri	2	11,9	1,81	0,33
	pieni	2	11,3	2,18	0,13
rasva	suuri	2	0,01	0,03	0,97
	pieni	2	0,80	1,28	0,30
lihas	suuri	2	0,45	1,60	0,23
	pieni	2	0,79	0,79	0,26
nilkka	suuri	2	0,02	0,13	0,88
	pieni	2	0,03	0,26	0,77

Suurissa saarekkeissa lisäyspesien poikaset laihtuivat 11 ja 12 vuorokauden välillä keskimäärin enemmän kuin vähennyspesien poikaset (Kuva 3). Myös kontrollipesien poikasten painonmuutoksessa oli mahdollisesti eroa vähennyspesiin verrattuna (Kuva 3). Painonmuutoksen eroa käsittelyryhmien välillä ei havaittu pienissä saarekkeissa (Kuva 3, Taulukko 6).

Pienillä saarekkeilla lisäyspesien poikasten siivet kasvoivat 11 ja 12 vuorokauden välisenä aikana hitaammin kuin muiden ryhmien siivet (Kuva 4, Taulukko 6). Tosin ero vähennys- ja kontrollipesiin oli suuntaa antava (Kuva 4). Siipien kasvussa ei ollut eroa käsittelyryhmien välillä suurissa saarekkeissa (Kuva 4, Taulukko 6). Lihaskunnon ja rasvan määrän muutoksissa ei havaittu eroja lisäys-, kontrolli- ja vähennyspesien välillä pienillä tai suurilla saarekkeilla (Taulukko 6).



Kuva 3. Puukiipijän poikasten painon muutos (\pm SE) 11 ja 12 vuorokauden välillä pienissä ja suurissa saarekkeissa lisäys-, kontrolli- ja vähennyspesillä. Ero suurien saarekkeiden lisäys- ja vähennyspesien välillä on merkitsevää (Tukey; MD=-0,59; SE=0,18; p=0,006) ja ero vähennys- ja kontrollipesien välillä suuntaa antava (Tukey; MD=-0,38; SE=0,18; p=0,09). Pienissä saarekkeissa ei eroja ole.



Kuva 4. Puukiipijän poikasten siiven kasvu (\pm SE) 11 ja 12 vuorokauden välillä pienissä ja suurissa metsäsaarekkeissa lisäys-, kontrolli- ja vähennysesillä. Pienillä saarekkeilla ryhmät eroavat merkitsevästi toisistaan siten, että ero lisäys- ja kontrollipesien (Tukey; MD=-0,55; SE=0,24; p=0,08) sekä lisäys- ja vähennysesien (Tukey; MD=-0,63; SE=0,25; p=0,06) välillä on suuntaa antava. Suurissa saarekkeissa ei eroja ole.

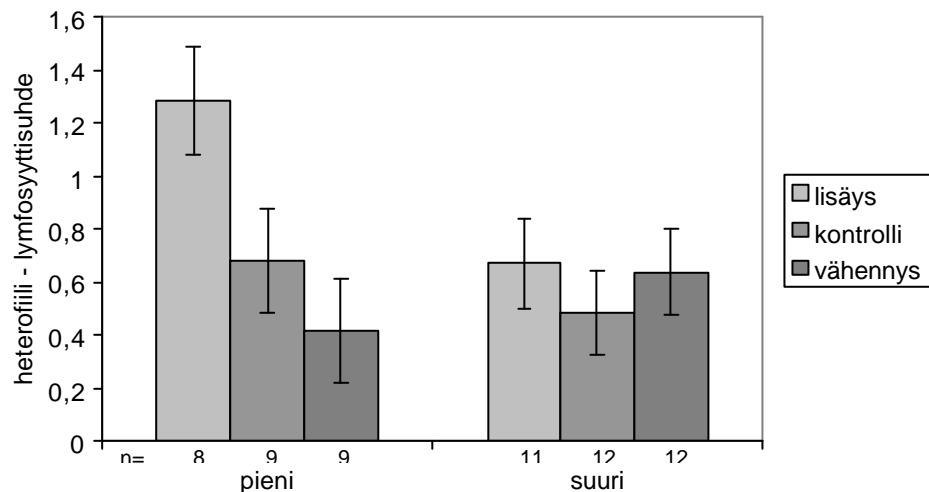
Taulukko 6. Puukiipijän poikasten kunnan muutoksen erot 11 ja 12 vuorokauden välillä pienissä ja suurissa metsäsaarekkeissa lisäys-, kontrolli- ja vähennysesien välillä. Ryhmien väliset erot on testattu varianssianalyysillä (ANOVA). Muuttujina ovat painon, siiven pituuden, rasvan määrän ja lihaskunnan muutos 11 ja 12 vuorokauden välillä.

12-11 vrk	df	MS	F	p
paino				
pieni	2	0,03	0,11	0,90
suuri	2	1,04	5,84	0,007
siipi				
pieni	2	0,67	3,59	0,05
suuri	2	0,42	1,18	0,32
rasva				
pieni	2	< 0,01	< 0,01	> 0,99
suuri	2	1,14	2,25	0,13
lihas				
pieni	2	0,04	0,14	0,87
suuri	2	0,41	1,96	0,16

3.3 Immuniteetti ja hematokriitti

Pienissä saarekkeissa heterofiili-lymfosyyttisuhde erosi käsittelyryhmien (lisäys-, kontrolli- ja vähennyspesät) välillä (Kruskal-Wallis; $\chi^2 = 5,85$; $df=2$; $p=0,054$). Vähennyspesien poikasten veressä oli vähemmän heterofiilisoluja suhteessa lymfosyyttisoluihin kuin pienien saarekkeiden kontrollipesillä (Kuva 5). Heterofiili- ja lymfosyyttisolujen suhteessa ei ollut eroa suurilla saarekkeilla pesyekoon manipulaatioryhmien välillä (Kuva 5, Taulukko 7).

Lymfosyyttivasteessa ja valkosolujen määrässä 10 000 punasolua kohti ei havaittu eroja suurissa tai pienissä saarekkeissa pesyekoon käsittelyryhmien välillä (Taulukko 7, pienien saarekkeiden valkosolujen määrälle Kruskal-Wallis; $\chi^2=1,48$; $df=2$; $p= 0,477$). Suurien saarekkeiden vähennyspesillä hematokriittiarvot olivat suuntaa antavasti keskimäärin pienempiä kuin kontrollipesillä (Taulukot 7, 8 ja 9). Muiden ryhmien välillä eroa keskimääräisissä hematokriittiarvoissa ei ollut (Taulukot 7 ja 8).



Kuva 5. Puukiipijän poikasten veren heterofiili- ja lymfosyyttisolujen suhde (\pm SE) pienissä ja suurissa metsäsaarekkeissa lisäys-, kontrolli- ja vähennyspesissä. Ero on merkitsevä pienien saarekkeiden vähennys- ja kontrollipesien välillä (Mann-Whitney; $U= 12,0$; $p=0,01$).

Taulukko 7. Puukiipijän poikasten lymfosyyttivasteen (PHA), valkosolujen määrän 10000 punasolua kohti (WBC), heterofiili-lymfosyyttisuhteen (H/L-suhde) ja hematokriittiarvon eroavaisuudet pienissä ja suurissa metsäsaarekkeissa lisäys-, vähennys- ja kontrollipesien välillä. Varianssianalyysin (ANOVA) tulokset.

		df	MS	F	p
PHA	pieni	2	0,001	0,14	0,86
	suuri	2	0,008	2,38	0,11
WBC	suuri	2	131	0,52	0,60
H/L-suhde	suuri	2	0,12	0,37	0,69
hematokriitti	pieni	2	0,001	0,59	0,56
	suuri	2	0,004	3,04	0,06

Taulukko 8. Puukiipijän poikasten hematokriittiarvojen tunnusluvut. Otokoko, keskiarvot ja keskihajonnat lisäys-, kontrolli- ja vähennyspesille pienissä ja suurissa metsäsaarekkeissa.

		n	keskiarvo	SE
pieni	lisäys	8	0,47	0,02
	kontrolli	9	0,49	0,02
	vähennys	9	0,49	0,02
suuri	lisäys	11	0,50	0,01
	kontrolli	11	0,50	0,01
	vähennys	11	0,47	0,01

Taulukko 9. Puukiipijän poikasten hematokriittiarvojen erot suurilla metsäsaarekkeilla lisäys-, kontrolli- ja vähennyspesien välillä monivertailuna. Vertailu on suoritettu Tukey HSD testillä

	lisäys vs. kontrolli	lisäys vs. vähennys	kontrolli vs. vähennys
MD	-0,01	0,03	0,04
SE	0,02	0,02	0,02
p	0,91	0,2	0,07

3.4 Pesinnän ajoitus, munamäärä ja kakkospesyeet

Muninta on aloitettu suurilla saarekkeilla suuntaa-antavasti aiemmin kuin pienillä (Taulukko 10). Pienien ja suurien saarekkeiden pesissä oli keskimäärin sama munamäärä (t-testi, $t = 0,42$, $p = 0,68$). Toisien pesyeiden muninta ei eronnut lisäys-, kontrolli- ja vähennyspesien välillä pienillä (ANOVA; $df = 2$; $MS = 0,11$; $F = 0,41$; $p = 0,66$) tai suurilla saarekkeilla ($df = 2$; $MS = 0,49$; $F = 2,02$; $p = 0,15$).

Taulukko 10. Puukiipijän muninnan aloitusajankohdan vertailu t-testillä suurien ja pienien metsäsaarekkeiden välillä sekä tunnusluvut. Riippumattomien otosten t-testin tulokset ovat normaalin jakautumisen vaativia.

	pieni	suuri
n	20	25
keskiarvo	20,5	19,0
SD	2,9	2,2
T-testi		
t		1,97
p		0,055

4. Tulosten tarkastelu

Pienissä saarekkeissa emojen pesimismenestys oli lisäyksesissä alhaisempi kuin vähennys- ja kontrollipesissä. Kuolleiden poikasten lukumäärä oli lisäyksesissä suurempi kuin pienennetyissä pesissä ja lentopoikasten osuus manipuloidusta poikasmäärästä pienempi kuin vähennys- tai kontrollipesissä. Pienien saarekkeiden lisäys- ja kontrollipesissä poikaset olivat myös stressaantuneempia, sillä vähennyspesyeillä heterofiili- ja lymfosyyttisolujen suhde oli alhaisempi kuin kontrollipesillä (Ots ym. 1998).

Pienien saarekkeiden lisäyksesien poikasten stressistä antaa viitteitä myös kahden pienen saarekkeen lisäyksesän tuhoutuminen sekä poikasten hidastunut kasvu 11 ja 12 vuorokauden välillä, jolloin poikasia kuormitti phytohemaglutinin injektioista aiheutunut lisärasitus. Sen sijaan suurilla saarekkeilla emot pystyivät pieniä saarekkeita paremmin kompensoimaan kokeellisesti aiheutetun lisärasituksen, eikä eroja kuolevuudessa tai poikasten kunnossa juurikaan ollut käsittelyryhmien välillä.

Puukiipijällä on aiemmin havaittu, että vuosina jolloin emot pystyvät kasvattamaan suurennetut poikueet ovat lisäyksesien poikaset kevyempiä. Sen sijaan kun kuolleisuus on lisääntynyt pesyekoon kasvattamisen seurauksena, ei painoeroja ole aina ollut (Aho ym. 1997). Tässä tutkimuksessa havaitut erot pienillä ja suurilla saarekkeilla ovat siis hyvin samanlaisia kuin aiemmin havaitut erot eri vuosien välillä. Pienillä saarekkeilla lisäyksesien poikaskuolleisuus oli suurta, kun taas suurilla saarekkeilla lisäyksesien poikaset olivat mahdollisesti kevyempiä kuin vähennyspesien poikaset.

Poikasmanipulaatiolla ei ollut vaikutusta hematokriittiarvoihin. Tulos vastaa aiempia tutkimuksia, joissa hematokriitin on havaittu kuvaavan huonosti lintujen kuntoa (Dawson & Bortolotti 1997).

Pienien saarekkeiden lisäyksesillä havaittu voimakas poikaskuolleisuus saattoi johtua osittain lymfosyyttivasteen testaamisesta, sillä puukiipijä vaikutti olevan varsin herkkä laji phytohemaglutiinille. Annostus oli ilmeisesti liian suuri, vaikka se vastasi melko samankokoisella kirjosiepolla aiemmin käytettyä annosta (kts. Ilmonen ym. 2001). Maastohavaintojen perusteella etenkin testin ja kylmän sään yhdistelmä aiheutti

poikaskuolleisuutta 11–12 vrk:n iässä. Tämä todennäköisesti aiheutti myös sen, ettei poikasten lymfosyyttivasteesta löytynyt eroja, vaikka aiemmin poikassiirtokokeessa lisäyspesien vasteen on havaittu alentuneen (Saino ym. 1997, Hõrak ym. 1999, Ilmonen ym. 2001). Todennäköisesti kaikkein heikkokuntoisimmat poikaset menehtyivät testin aikana, joten näiden poikasten lymfosyyttivasteesta ei saatu havaintoja. Tähän viittaa se, että lymfosyyttivasteen testaamisen aikana tuhoutuneista kolmesta pesästä kaksi oli pienien saarekkeiden lisäyspesiä. Myös kolmannen tuhoutuneen pesän poikasilla oli oletettavasti lisästressiä, koska niitä ruokki lymfosyyttivasteen testaamisen aikana vain yksi emo.

Lymfosyyttivasteen testaaminen aiheutti myös poikasten kunnan muutoksia 11 ja 12 vuorokauden välisenä aikana. Pienien saarekkeiden lisäyspesillä poikasten siivet kasvoivat hitaammin kuin muiden käsittelyryhmien siivet, joten poikasten saamat ravinnon määrät ja elimistöön varastoituneet energian määrät olivat todennäköisesti liian vähäiset ylläpitämään sekä immuunipuolustusta että normaalia kasvua. Oletusta tukee se, että samalla aikavälillä painon muutokset olivat pienillä saarekkeilla pieniä, eli ylimääräistä energiaa käytettäväksi kasvuun ei ilmeisesti ollut, ja jopa kokonaisia pesyeitä tuhoutui.

Lisääntynyt poikaskuolleisuus saattoi vaikuttaa myös siihen, ettei eroja toisen pesyeen munimistodennäköisyydessä ollut pienillä tai suurilla saarekkeilla eri käsittelyryhmien välillä. Aikaisemmissa puukiipijällä tehdyissä tutkimuksissa poikasmäärän kasvattamien on johtanut emojen tulevaisuuden lisääntymismenestyksen heikkenemiseen (Aho ym. 1997). Kun poikasia kuoli eniten juuri pienien saarekkeiden vähennyspesillä, ja kun kuolleisuus vielä lisääntyi ylimääräisen käsittelystressin seurauksena 11 ja 12 vuorokauden välillä, emojen huollettavana oli vähemmän poikasia lentokykyisiksi. Siten ensimmäisen poikueen emolle aiheuttamat kustannukset saattoivat pienentyä, jolloin myös pienien saarekkeiden emoille ja lisäyspesien emoille on jäänyt energiaa toisen pesyeen tekoon.

Suuri poikaskuolleisuus on voinut lisätä toisen pesyeen munimistodennäköisyyttä pienillä saarekkeilla ja lisäyspesillä, mutta kokonaan tuhoutuneiden pesien emoista yksikään ei tehnyt toista pesyettä. Tuhoutuneiden pesien emoille poikasista

huolehtiminen on todennäköisesti aiheuttanut niin suuria kustannuksia, ettei resursseja toisen pesyeen tekemiseen ole jäänyt (kts. Martin 1987, Djikstra ym. 1990).

Kokeen tulokset viittaavat siihen, että suurilla saarekkeilla emot ovat ruokkineet pesyeitään paremmin kuin pienien saarekkeiden emot, koska suurilla saarekkeilla myös lisäyspesien poikaset pärjäsivät hyvin. Toisaalta myös suurien saarekkeiden emojen ruokinnanlisäämismahdollisuudet olivat rajalliset, mikä näkyi lisäyspesien poikasten painon laskuna 11 ja 12 vuorokauden välillä, kun poikasia kuormitti ylimääräinen käsittelystressi.

Poikasmanipulaation erilaisiin vaikutuksiin pienillä ja suurilla saarekkeilla todennäköinen selitys on ravinnon vähyys pienillä saarekkeilla, sillä Aho ym. (1997) havaitsivat vastaavanlaisia eroja poikasten kunnossa ja kuolleisuudessa eri vuosien välillä. Vuosina, jolloin poikaset olivat huonokuntoisia tai kuolleisuus oli suurta, ravintoa havaittiin olevan vähemmän kuin vuosina jolloin emot saivat kasvatettua lisäyspoikueet (Aho ym. 1997).

Emojen ruokintatehokkuuteen on voinut vaikuttaa myös se, että suurien saarekkeiden emot ovat saattaneet olla parempikuntoisia. Emojen hyvään kuntoon viittaa se, että emot aloittivat pesinnän hieman aikaisemmin suurilla kuin pienillä saarekkeilla. Useissa yhteyksissä on havaittu linnuilla, että hyväkuntoiset emot pesivät aiemmin kuin huonompikuntoiset emot (Drent & Daan 1980). Toisaalta aikainen pesinnän aloitus kertoo myös emojen hyvästä habitaatista ja runsaasta ravinnosta (Drent & Daan 1980, Riddington & Gosler 1995, Valkama ja Korpimäki 1999, Aparicio & Bonal 2002), ja hyvän ravintotilanteen on osoitettu parantavan emojen kuntoa (Drent & Daan 1980).

Ravinnon kerääminen pienillä saarekkeilla on voinut aiheuttaa emoille enemmän kustannuksia kuin vastaavan ravintomäärän kerääminen suurilla saarekkeilla (kts. Tuomi ym. 1983, Daan ym. 1990), sillä pienillä saarekkeilla on todennäköisesti ollut vähemmän ravintoa. Suurilla saarekkeilla emot ovat voineet ruokkia pesyeitä pieniä saarekkeita enemmän ilman, että se on aiheuttanut niille suuria kustannuksia. Ravinnon määrän vähyys tai keräämisen vaikeus on todennäköisin selitys havaituille eroille emojen kyvyssä huolehtia poikasista, sillä pirstoutuneessa ympäristössä on havaittu olevan vähemmän ravintoa joillekin lintulajeille (Møller 1991, Burke & Nol 1998,

Zanette ym. 2000, Wilgenburg ym. 2001). Myös saatujen tulosten samankaltaisuus Aho ym. (1997) tulosten kanssa tukee käsitystä, että pienillä saarekkeilla emoilla on ollut vaikeuksia ruokkia poikasiaan.

Emojen vaikeudet poikasten ruokinnassa johtuvat todennäköisesti siitä, että pienien saarekkeiden keskimääräinen koko oli lähellä puukiipijällä havaittua keskimääräistä ravinnonhankinta-aluetta 3,3 ha (Kuitunen 1989). Tällöin pienien saarekkeiden emot ovat todennäköisesti joissakin tapauksissa hankkineet ravintoa myös muista metsäsaarekkeista, jolloin ravinnonhankintaan kuluva aika ja ravinnonhankintaetäisyydet kasvavat. Pienillä metsäsaarekkeilla ravinnon määrä on saattanut olla myös pinta-alayksikköä kohden pienempi kuin suurilla reunavaikutuksen vuoksi.

Kokeen tulosten perusteella näyttäisi siltä, että pienillä saarekkeilla pesivillä emoilla ei ole mahdollisuuksia vastata yllättäviin, poikasten energiankulutusta lisääviin tilanteisiin. Näin poikueen tuhoutumisen riski kasvaa. Sen sijaan suurien saarekkeiden emot vaikuttavat pystyvän tietyissä rajoissa lisäämään poikasten ruokintaa. Parempikuntoiset poikaset eivät ole myöskään niin herkkiä menehtymään energiantarpeen muutoksiin, sillä ne voivat käyttää varastoimaansa energiaa selvitäkseen. Mahdollisuus poikasten ravintomäärän kasvattamiseen on oleellinen tekijä, koska puukiipijä pesii varhain keväällä, jolloin sää voi olla välillä hyvinkin kylmä.

Suurilla saarekkeilla emot pystyivät huolehtimaan alkuperäistä suuremmasta pesyeestä lähes yhtä hyvin kuin alkuperäisen kokoisesta pesyeestä. Lackin (1947) määritelmän mukainen optimaalinen pesyekoko oli siis suurempi kuin modaalin pesyekoko. Normaalitylanteessa hoitaessaan alkuperäisen kokoista pesyettä emot siis todennäköisesti käyttävät resurssejaan myös muuhun, esimerkiksi tulevaisuuden elossasäilymisen tai lisääntymismenestyksen parantamiseen (kts. Williams 1966). Tämä tulos on saatu usein poikuemanipulaatiokokeissa, ja onkin arveltu että syy modaalista pesyekokoa suurempaan havaittuun optimaaliseen pesyekokoon voi osittain olla poikuemanipulaatioiden suorittamisessa lajille parhailla elinalueilla (Lomnicki 1988).

Pienillä metsäsaarekkeilla puukiipijän optimaalinen pesyekoko oli yhtä suuri kuin modaalin pesyekoko ja niin ollen pienempi kuin suurilla saarekkeilla. Emot tekivät

juuri niin suuren pesyeen kuin pystyivät huolehtimaan, eikä niillä ollut mahdollisuutta käyttää enempää resursseja poikueista huolehtimiseen. Tämä johtuu todennäköisesti ravinnon määrän vähydestä tai sen hankinnan vaikeudesta pirstoutumisen seurauksena (kts. Tuomi 1983, Daan ym. 1990, Møller 1991, Burke & Nol 1998).

Puukiipijä menestyy siis selvästi paremmin suurissa metsäsaarekkeissa, ja sen modaalinen pesyekoko vastaa suurien saarekkeiden resursseja. Suurilla saarekkeilla puukiipijälle jää tällöin mahdollisuuksia vastata mahdolliseen poikasten lisääntyneeseen energiantarpeeseen, eikä poikueen tuhoutumisriski ole yhtä suuri kuin pirstoutuneemmassa ympäristössä. Metsien pirstoutuminen siis heikentää lajin lisääntymistulosta.

Puukiipijä on sopeutunut oloihin, joissa metsä on ollut yhtenäisempää kuin nykyään, ja se on kehittynyt käyttämään hyväkseen tämän puukiipijän ravinnon määrän kannalta ilmeisesti varsin ennustettavan ympäristön resursseja (kts. Kuitunen 1987). Se esimerkiksi vaikuttaa sopeuttavan pesyekokonsa ravinnon määrän lisäksi myös lisääntyvän ravinnonhankinta-ajan mukaan (Kuitunen 1987). Näin ollen sille ei ole kehittynyt sopeumia metsätalouden ja muun maankäytön pirstomassa ympäristössä selviämiseen. Tätä todistaa myös pesyeiden yhtä suuri koko suurilla ja pienillä saarekkeilla. Luonnostaan pirstoutuneempiin metsiin sopeutuneille lajeille metsien pirstoutuminen on vähemmän haitallista (Hejl ym. 2002).

Puukiipijän lisäksi myös monien muiden metsän sisäosissa viihtyvien lintulajien on havaittu kärsivän pirstoutumisesta. Saarekekoon pienentymisen ja metsien pirstoutumisen on todettu heikentävän lisääntymismenestystä (Møller 1991, Villard ym. 1993, Robinson ym. 1995, Burke & Nol 1998, Burke & Nol 2000, Kurki ym. 2000, Zhanette ym. 2000) ja lisäävän kuolleisuutta (Doherty & Grubb 2002). Metsälintulajien kantojen on myös todettu vähenevän pirstoutuneilla alueilla (Cooper & Walters 2002, George & Brand 2002, Hejl ym. 2002). Pirstoutumisen on havaittu vaikuttavan negatiivisesti myös joihinkin muihin eliölajeihin (Abildsnes & Tømmerås 2000, Lawes ym. 2000). Nämä ovat johtuneet useista eri syistä eikä kaikille muutoksille ole löytynyt selitystä, mutta ne kertovat nykyisen metsätalouden haitallisesta vaikutuksesta metsien lajistoon. Lajiston säilymisen kannalta keskeistä olisi vähentää metsätalouden metsiä pirstovaa vaikutusta.

Kiitokset

Graduni ohjaamisesta ovat vastanneet pääasiassa Markku Kuitunen ja Petri Suorsa. Tutkimuksen suunnittelusta vastasivat Harri Hakkarainen, Esa Huhta ja Petri Suorsa. Maastotöissä olivat mukana lisäksi Heikki Helle, Sanna Kataja ja Petri Suorsa. Valkosoluprofiilit määritti Helen Vellau. GIS-analyysit suorittivat Outi Lehtinen ja Ari Nikula. Heille kaikille lämpimät kiitokset suuresta työpanoksestaan. Kiitokset myös Suomen Akatemialle tutkimuksen rahoittamisesta.

Lisäksi kiitän käsikirjoitusta sen eri vaiheissa lukeneita Harri Hakkarasta, Esa Huhtaa, Markku Kuitusta, Aimo Oikaria ja Petri Suorsaa rakentavasta palautteesta sekä John Loehria avusta englanninkielisessä tiivistelmässä. Kiitokset myös Jyväskylän yliopiston Konneveden tutkimusasemalle mukavasta ja keskittymisen mahdollistavasta työympäristöstä maastotöiden ja kirjoittamisen aikana sekä Risto ja Sirpa Ihantolalle auton antamisesta käyttööni.

Kirjallisuusluettelo

- Abildsnes, J. & Tømmerås, B.Å. 2000: Impacts of experimental habitat fragmentation on ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in a boreal spruce forest. – Ann. Zool. Fenn. 37:201-212
- Aho, T., Kuitunen, M., Suhonen, J. & Jäntti, A. 1997: Determination of clutch size in treecreepers under food constraint. –Käsikirjoitus väitöskirjassa Aho, T.: Determination of breeding performance of the Eurasian Treecreeper. Biological research reports from the University of Jyväskylä 58.
- Andrén, H. 1994: Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. –Oikos 71:355-366
- Aparicio, J.M. & Bonal, R. 2002: Effects of food supplementation and habitat selection on timing of Lesser Kestrel breeding. –Ecology 83:873-877
- Battanavibool, A. & Dearden, P. 2002: Fragmentation and wildlife in montane evergreen forests, northern Thailand. –Biol. Conserv. 107:155-164
- Brodmann, P.A., Reyer, H., Bollmann, K., Schläpfer A.R. & Rauter, C. 1997: The importance of food quantity and quality of reproductive performance in alpine Water Pipits (*Anthus spinoletta*). –Oecologia 109:200-208
- Brommer, J., Pietiäinen, H. & Kolunen, H. 2002: Reproduction and survival in a variable environment: Ural Owls (*Strix uralensis*) and the tree-year vole cycle. – Auk 119:544-550
- Burke, D.M. & Nol, N. 1998: Influence of food abundance, nest-site habitat, and forest fragmentation on breeding ovenbirds. –Auk 115:96-104
- & Nol, N. 2000: Landscape and fragment size effects on reproductive success of forest-breeding birds in Ontario. –Ecol. Applic. 10:1749-1761
- Burness, G. P., McClelland, G. B., Wardrop, S. L. & Hochacha, P. W. 2000: Effect of brood size manipulation on offspring physiology: an experiment with passerine birds. –J. Exper. Biol. 203:3513-3520
- Cavit, J. F. & Martin, T. E. 2002: Effects of forest fragmentation on brood parasitism and nest predation in eastern and western landscapes. –Avian Biol. 25:73-80

- Cooper, C.B. & Walters, J.R. 2002: Independent effects of woodland loss and fragmentation on Brown Treecreeper distribution. –*Biol. Conserv.* 105:1-10
- Cramp, S. & Perrins, C.M. 1993. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic VII. Oxford University Press, Oxford
- Daan, S., Dijkstra, C. & Tinbergen, J.M. 1990: Family planning in the kestrel (*Falco tinnunculus*): the ultimate control of covariation of laying date and clutch size. –*Behaviour* 114:83-116
- Dawson, R. D. & Bortolotti, G., R., 1997. Are avian hematocrits indicative of condition? American kestrels as a model. –*J. Wildl. Manage.* 61:1297-1306.
- Dein, J. 1986: Hematology. –Teoksessa: Clinical avian medicine (eds. G. J Harrison & W. R. Harrison), s.174-191. Saunders, London
- Dijkstra, C., Bult, A., Bijlsma S., Daan, S., Meijer, T. & Zijlstra, M. 1990: Brood size manipulations in the kestrel (*Falco tinnunculus*): effects on offspring and parent survival. –*J. Anim. Ecol.* 59:269-285
- Doherty, P.F. & Grubb, T.C. 2002: Survivorship of permanent resident birds in fragmented forest landscape. –*Ecology* 83:844-857
- Drent, R. H. & Daan, S. 1980: The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. –*Ardea* 68:225-252
- Forman, R.T.T. 1996: Land transformation and fragmentation. –Teoksessa: Land mosaics the ecology of landscapes and regions, s.405-434. Cambridge University Press, Cambridge
- George, T.L. & Brand, L.A. 2002: The effects of habitat fragmentation on birds in coastal redwood forests. –*Avian Biol.* 25:92-102
- Gosler, A. G. 1991: On the use of greater covert moult and pectoral muscle as measures of condition in passerines with data for the Great Tit *Parus major*. –*Bird Study* 38: 1-9.
- Goto, N., Kodama, H., Odaka, K. & Fujimoto, Y. 1978: Suppression of phytohemagglutinin skin response in thymectomized chickens. –*Poultry Science* 57: 246-250
- von Haartman, L., Hildén, O., Linkola, P., Suomalainen, P. & Tenovuo, R. 1967: Pohjolan linnut värikuvien II. s.750-753. Otava, Helsinki.

- Haila, Y., Hanski, I.K. & Raivio, S. 1989: Methodology for studying the minimum habitat requirements of forest birds. –Ann. Zool. Fenn. 26, 173-180.
- & Järvinen, O. 1990: Northern conifer forests and their bird species assemblages. –Teoksessa: Biogeography and ecology of forest bird communities (toim. Keast, A.). SPB Academic Publishing bv. Hague.
- Hakkarainen, H., Koivunen, V. & Korpimäki, E. 1997: Reproductive success and parental effort of Tengmalm's owls: Effects of spatial and temporal variation in habitat quality. –Ecoscience 4:35-42
- Hejl, S.J., Mack, D.E., Young, J.S., Bednarz, J.C. & Hutto, R.L. 2002: Birds and changing landscape patterns in conifer forests of the north-central Rocky Mountains. –Avian Biol. 25:113-129
- Hõrak, P., Tegelmann, L., Ots, I & Møller, A.P. 1999: Immune function and survival of great tit nestlings in relation to growth conditions. –Oecologia 121:316-322
- Högstedt, G. 1980: Evolution of clutch size in birds: Adaptive variation in relation to territory quality. –Science 210:1148-1150
- Ilmonen, P., Hasselquist, D., Langefors, Å. & Wiehn, J. 2001: Stress, immunocompetence and leukocyte profiles of male and nestling pied flycatchers in relation to brood size manipulation. –Käsikirjoitus väitöskirjassa Ilmonen, P.: Parasites, immune defences and life-history trade-offs in birds. Annales Univesitas Turkuensis A11 146
- Jäntti, A., Aho, T., Hakkarainen, H., Kuitunen, M & Suhonen, J. 2001: Prey depletion by the foraging of Eurasian Treecreeper, *Certhia familiaris*, on tree trunk arthropods. –Oecologia 128:488-491
- Kaiser, A 1993: A new multi-category classification of subcutaneous fat deposits of songbirds. –J. Field Ornithol. 64: 246-255
- Korpimäki, E. & Hakkarainen, H. 1991: Fluctuating food supply affects the clutch size of Tengmalm's Owl independent of laying date. –Oecologia 85:543-552
- Kuitunen, M. 1987: Seasonal and geographical variation in the clutch size of the Common Treecreeper *Certhia familiaris*. –Ornis Fenn. 64:125-236
- & Helle, P. 1988: Relationship of the Common Treecreeper *Certhia familiaris* to edge effect and forest fragmentation. –Ornis Fenn. 65:150-155
- 1989: Food supply and reproduction in the Common Treecreeper (*Certhia familiaris*). –Ann. Zool. Fenn. 26:25-33

- & Mäkinen, M. 1993: An experiment on nest site choice of the Common Treecreeper in fragmented boreal forest. –*Ornis Fenn.* 70:163-167
- Kurki, S., Nikula, A., Helle, P. & Lindén, H. 2000: Landscape fragmentation and forest composition effects on grouse breeding success in boreal forests. –
Ecology 81: 1985-1997
- Lack, D. 1947: The significance of clutch-size. –*Ibis* 89:302-252
- Lawes, M.J., Mealin, P.E. & Piper, S.E. 2000: Patch occupancy and potential metapopulation dynamics of three forest mammals in fragmented afro-montane forest in South Africa. –*Cons. Biol.* 14:1088-1098
- Lomnicki, A. 1988: Population ecology of individuals. Princeton University Press, Princeton.
- Major, R.E, Christie, F.J., Gowing, G., Cassis, G. & Reid, C.A.M. 2003: The effect of habitat configuration on arboreal insects in fragmented woodlands of south-eastern Australia. –*Biol. Conserv.* 113:35-48
- Martin, T. E. 1987: Food as a limit of breeding birds: a life-history perspective. –*Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18:453-487
- Maxwell, M. H. 1993: Avian blood leucocyte responses to stress. – *World's Poultry Sci. J.* 49: 34-43
- McCorcle, F., Olah, I. & Glick, B. 1980: The morphology of the phytohemagglutinin-induced cell response in the chicken's wattle. – *Poultry Sci.* 59:616-623
- Møller, A. 1991: Clutch size, nest predation, and distribution of avian unequal competitors in a patchy environment. – *Ecology* 72:1336-1349
- Moilanen, P. & Kuitunen, M. 1977. Pönttöjä puukiipijöille – *Suomen Luonto* 36:16-17.
- Murcia, C. 1995: Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. – *Trends Ecol. Evol.* 10:58-62
- Nienstedt, W., Hänninen, O., Arstila, A. & Björkqvist, S. 1999: Ihmisen fysiologia ja anatomia. s. 173 ja 251. WSOY. Porvoo.
- Olsson, O., Wiktander, U., Malmqvist, A. & Nilsson, S. G. 2001: Variability of patch type preferences in relation to resource availability and breeding success in a bird. – *Oecologia* 127:435-443.
- Ots, I., Murumägi, A. & Hõrak, P. 1998: Haematological health state indices of reproducing Great Tits: methodology and sources of natural variation. – *Funct. Ecol.* 12:700-707

- Parslow, T. G. 1994: The phagocytes: neutrophils and macrophages. –Teoksessa: Basic and Clinical Immunology 8ed. (toim. Stites, D.P., Terr, A. I. & Parslow, T. G.) s.9-20. Appleton&Lange, Norwalk
- Perrins, C.M. 1970: Timing of birds' breeding seasons. –Ibis 112:242-255
- & Moss, D. 1975: Reproductive rates in the great tit. – J. Anim. Ecol. 44: 695-706
- Pettifor, R.A., Perrins, C.M. & McCleery, R.H. 1988: Individual optimisation of clutch size in Great Tits. –Nature 336:160-162
- Riddington, R. & Gosler, A.G. 1995: Differences in reproductive success and parental qualities between habitats in the Great Tit *Parus major*. –Ibis 137:371-378
- Robinson, S.K. & Robinson, W.D. 2001: Avian nesting success in a selectively harvested north temperate deciduous forest. –Cons. Biol. 15:1763-1771
- Thompson, F.R., Donovan, T.M., Whitehead, D.R. & Faaborg, J. 1995: Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. – Science 267:1987-1990
- Roff, D.A. 1992: The evolution of life histories: theory and analysis. Chapman & Hall, New York
- Rollstad, J. & Wegge, P. 1987: Distribution and size of capercaillie leks in relation to old forest fragmentation. –Oecologia 72:389-394
- Saino, N., Calza, S & Møller, A.P. 1997: Immunocompetence of nestling barn swallows in relation to brood size and parental effort. –J. Anim. Ecol. 66:827-836
- Siegel, H. S. 1985: Immunological responses as indicators of stress. –World's Poultry Sci. 41:36-44
- Siikamäki, P. 1998: Limitation of reproductive success by food availability and breeding time in Pied Flycatchers. –Ecology 79:1789-1796
- Smits, J. E., Bortolotti, G. R. & Tella, J. L. 1999: Simplifying the phytohaemagglutinin skin-testing technique in studies of avian immunocompetence. – Funct. Ecol. 13:567-572
- Stearns, S.C. 1992: The evolution of life histories, s. 150-179. Oxford University Press, New York
- Suhonen, J. & Kuitunen, M. 1991: Food choice and feeding by male and female Common Treecreeper (*Certhia familiaris*) during the nestling period. – Ornis Fenn. 68:17-25

- Svensson, E & Nilsson, J. 1995: Food supply, territory quality, and reproductive timing in the blue tit (*Parus caeruleus*). –*Ecology* 76:1804-1812
- Tuomi, J., Hakala, T. & Haukioja, E. 1983: Alternative concepts of reproductive effort, costs of reproduction, and selection in life-history evolution. –*Am. Zool.* 23:25-34
- Valkama, J. & Korpimäki, E. 1999: Nestbox characteristics, habitat quality and reproductive success of Eurasian kestrels. –*Bird Study* 46:81-88
- Verhulst, S., Perrins, C.M. & Riddington, R. 1997: Natal dispersal of great tits in a patchy environment. –*Ecology* 78:864-872
- Villard, M., Martin, P.R. & Drummond, C.G. 1993: Habitat fragmentation and pairing success in the ovenbird (*Seiurus aurocapillus*). –*Auk* 110:759-768
- Virkkala, R., Rajasärkkä, A., Väisänen, R.A, Vickholm, M. & Virolainen, E. 1994. Conservation value of nature reserves: do hole-nesting birds prefer protected forests in southern Finland? *Ann. Zool. Fenn.* 31, 173-186.
- Vuorela, A. 1997: Satellite image based land cover and forest classification of Finland. –*Teoksessa: Proceedings of the Finnish – Russian seminar on remote sensing in Helsinki 29 August – 1 September 1994 (toim. Kuittinen, R.), s. 42-52. Suomen geodeettisen laitoksen tiedonantoja 97:2. Helsinki.*
- Väisänen, R.A., Lammi, E. & Koskimies, P. 1998: *Muuttuva pesimälinnusto*. Otava, Helsinki.
- Wilgenburg, S.L., Mazerolle, D.F. & Hobson, K.A. 2001: Patterns of arthropod abundance, vegetation, and microclimate at boreal forest edge and interior in two landscapes: Implications for forest birds. –*Ecoscience* 8:454-461
- Williams, G. C. 1966: Natural selection, the costs of reproduction and refinement of Lack's principle. *Amer. Naturalist* 100:687-690.
- Zackissoon, O. 1977: Influence of forest fires on North Swedish boreal forests. –*Oikos* 29:22-32
- Zanette, L., Doyle, P. & Tremont, S. 2000: Food shortage in small fragments: evidence from an area-sensitive passerine. – *Ecology* 81:1654-1666