

**Pro Gradu –tutkielma**

**Saalistusriskin vaikutus lintujen pesäpaikan valintaan ja  
pesimämenestykseen**

**Tiina Kananoja**



**Jyväskylän yliopisto**

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Ekologia ja ympäristöhoito

8.10.2007

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Ekologia ja ympäristönhoito

KANANOJA, T. : Saalistusriskin vaikutus lintujen pesäpaikan valintaan ja pesimämenestykseen

Pro Gradu –tutkielma: s. 21

Työn ohjaajat: Prof. Mikko Mönkkönen, Prof. Hannu Ylönen

Tarkastajat: Prof. Johanna Mappes, Prof. Mikko Mönkkönen

Lokakuu 2007

---

Hakusanat: elinympäristö, *Ficedula hypoleuca*, lisääntymisstrategia, *Mustela nivalis nivalis*, *Parus* spp., poikasten laatu

## TIIVISTELMÄ

Saalistusriskin suuruus vaihtelee sekä ajasta että paikasta riippuen. Koska korkea saalistusriski lisää kuolleisuutta, tulisi eläinten pyrkiä välttämään riskialueita elinympäristön valinnassaan. Mikäli korkean saalistusriskin alueiden välttäminen ei onnistu, eläimet mahdollisesti muuttavat käytöstään ja lisääntymisstrategiaansa vähentääkseen saalistusriskin vaikutuksia. Tässä tutkimuksessa tutkin saalistusriskin vaikutuksia lintujen pesäpaikan valintaan ja lisääntymismenestykseen kahdella eri mittakaavan kokeella. Ensimmäisessä kokeessa tutkin voivatko linnut havaita pedon läsnäolon sen jättämien jälkien avulla pesäpönttöä valitessaan. Kokeessa manipuloin paikallisten ja muuttavien kolopesijöiden havaitsemaa saalistusriskin määrää kolmen käsittelyn avulla: kontrolli- (vesi; alhainen saalistusriski), hajukontrolli- (etikka; alhainen saalistusriski) ja lumikkokäsittely (*Mustela nivalis nivalis*; korkea saalistusriski). Kokeen tulokset osoittivat, että kirjosiopot (*Ficedula hypoleuca*) välttävät pönttöjä, joissa on merkkejä lumikon läsnäolosta. Tiaisilla (*Parus* spp.) vastaavaa välttelyä ei havaittu. Toisessa kokeessa tutkin lintujen pesimäalueen valintaa neljän korkean ja neljän alhaisen saalistusriskin alueen avulla. Korkean saalistusriskin alueilla merkit lumikosta olivat selvät ja alhaisen saalistusriskin alueilla niitä ei ollut lainkaan. Koe osoitti kirjosioppien panostavan enemmän lisääntymiseen korkean saalistusriskin alueilla kuin alhaisen saalistusriskin alueilla. Kokeen tulokset antoivat viitteitä kirjosioppien aikaisemmasta pesinnän aloituksesta sekä painavammista pesyeistä korkean saalistusriskin kuin alhaisen saalistusriskin alueilla. Lisäksi kirjosioppien poikaset olivat merkitsevästi painavampia korkean saalistusriskin alueilla. Tiaisten lisääntymispanostus ei eronnut alueiden välillä. Näiden kahden kokeen tulosten perusteella voidaan päätellä, että kirjosiopot voivat havaita pedon läsnäolon pesäpönttöä valitessaan. Mutta jos vertailu ja siihen perustuva valinta alhaisen ja korkean saalistusriskin alueiden välillä on mahdotonta, panostavat kirjosiopot jälkeläistensä nopeaan kehitykseen lyhentääkseen aikaa, jonka ne joutuvat viettämään korkean saalistusriskin alueella.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Science

Department of Ecological and Environmental Science

Ecology and Environmental Management

KANANOJA, T.: Effect of predation risk on birds' nest site selection and breeding success

Master of Science Thesis: 21 p.

Supervisors: Prof. Mikko Mönkkönen, Prof. Hannu Ylönen

Inspectors: Prof. Johanna Mappes, Prof. Mikko Mönkkönen

October 2007

---

Key Words: habitat, *Ficedula hypoleuca*, reproductive strategy, *Mustela nivalis nivalis*, *Parus* spp., nestling quality

## ABSTRACT

The variation of predation risk depends on both time and place. To maximize fitness individuals should select sites where the predation risk is low. If only high risk sites are available, individuals should alter their behaviour and reproductive strategies compared to low risk sites. In this study I examine how the predation risk affects birds nest site selection and breeding success. I conducted experiments at two spatial scales. First, I tested if cavity nesting birds are able to detect the presence of mammalian predators and select safer nest sites. I provided nest boxes for resident and migratory breeding passerines in triplets: control treatment (water; low risk), odour control treatment (vinegar; low risk) and least weasel (*Mustela nivalis nivalis*) treatment (high risk). This experiment showed that migratory pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*), but not resident titmice (*Parus* spp.), avoided risky nest sites, i.e. nest boxes with signs of least weasel visits. Secondly, I created four high and four low risk study plots each with 6 nest boxes either with added clear signs of least weasel visits in nest boxes (high risk areas) or without any added sign of predator visits (low risk areas). This experiment showed that pied flycatchers invest more in breeding in high risk areas than in low risk areas. The experiments results gave also signs that pied flycatchers started nesting earlier and laid heavier clutches in high risk areas. In addition pied flycatcher nestlings were significantly heavier in high risk areas. Titmice breeding investment did not differ between treatments. The first experiment showed that pied flycatchers are able to detect the presence of mammalian predators and select safer nest boxes. But if selecting among low and high risk nest boxes is not possible (the second experiment), pied flycatchers invest more in rapid development of their offspring to minimize nest predation risk.

## Sisältö

<b>1. JOHDANTO.....</b>	<b>5</b>
<b>2. AINEISTO JA MENETELMÄT.....</b>	<b>8</b>
2.1. Tutkimusalue ja tutkimuslajit.....	8
2.2. Koe 1: pesäpöntön valinta.....	8
2.3. Koe 2: pesimäalueen valinta.....	10
2.4. Analyysit.....	10
<b>3. TULOKSET.....</b>	<b>11</b>
3.1. Koe 1, pesäpöntön valinta.....	11
3.2. Koe 2, pesimäalueen valinta.....	12
3.2.1. Alueiden valinta ja parimäärät.....	12
3.2.2. Kirjosieppojen pesintä.....	13
3.2.3. Tiaisten pesintä.....	13
<b>4. TULOSTEN TARKASTELU.....</b>	<b>16</b>
4.1. Pesäpöntön valinta.....	16
4.2. Pesimäalueen valinta.....	17
4.3. Yhteenveto.....	19
<b>Kiitokset.....</b>	<b>20</b>
<b>Kirjallisuus.....</b>	<b>20</b>

## 1. JOHDANTO

Petojen vaikutukset saalispopulaatioihin voidaan jakaa suoriin kuolleisuutta aiheuttaviin vaikutuksiin ja epäsuoriin, yksilöiden käyttäytymistä muuttaviin vaikutuksiin. Saalistus ja sen riski vaikuttavat merkittävästi saalispopulaatioiden kokoon ja rakenteeseen poistamalla yksilöitä ja pakottamalla eläimet turvallisemmille elinalueille, jossa ravinnon määrä ja laatu voivat olla huonoja. Energian saannin väheneminen hidastaa eläinten kasvua ja heikentää lisääntymismenestystä. Lisääntymismenestyksen kannalta oleellinen parin etsintä lisää näkyvyyttä saalistajan silmissä (Magnhagen 1991). Vähentääkseen saalistusriskin vaikutuksia saalisyksilöt voivat muuttaa käytöstään siten, että niitä on vaikeampi saada kiinni, huomata tai kohdata (Lima 1998). Pariutumisen yhteydessä saalistusriskiä alentavia käytösmuutoksia ovat mm. parittelujen määrän vähentäminen, parittelun keston lyhentäminen ja parittelun tapahtuminen turvallisemmassa ympäristössä (Magnhagen 1991). Kyetäkseen optimaaliseen päätöksen tekoon saaliin on osattava arvioida välittömän saalistusriskin taso, mahdollisten käyttäytymismuutosten hyödyt ja pitkän aikavälin haitat (Lima 1998, Lima & Bednekoff 1998). Vaikka lintuyksilö periaatteessa kykenisi optimaaliseen päätöksen tekoon, voi sitä rajoittaa esimerkiksi saalistusriskin kesto. Jos korkean saalistusriskin tilanne kestää pitkään, on linnun sopeutettava käyttäytymisensä (esimerkiksi ravinnon hankinta tai lisääntymiskäyttäytyminen) saalistusriskin tasoon ja keston (Lima & Bednekoff 1998).

Yleensä saalis välttelee petoa käytöstään muuttamalla, kuten jähmettymällä paikoilleen tai juoksemalla karkuun. Huomattavasti harvinaisempi vaste pedon läsnäololle on elinkierto- ja muutosten muutos. Saalistusriskin vaikutuksia on tutkittu eniten vesiekosysteemeissä, joissa eläinten havainnointi ja määrä on suhteellisen helposti kontrolloitavissa (Lima 1998). Vesikirput (*Daphnia*) reagoivat pedon läsnäoloon yhdenmukaistamalla uintikäyttäytymistään, jolloin mikään yksilö ei erotu joukosta helpompana saaliina (Szulkin ym. 2006). Makean veden kotilo (*Physella virgata virgata*) lisää kasvuaan ja siirtää lisääntymisajankohtaa myöhemmäksi saalistusriskin ollessa suuri. Kasvua lisäämällä kotilot saavuttavat nopeammin koon, jolloin ne eivät enää ole sopivan kokoista saalista kotiloita saalistaville ravuille (Crowl & Covich 1990). Myös kalat reagoivat saalistusriskiä kasvua lisäämällä ja saavuttamalla näin kynnykskoon, jolloin ne ovat turvassa saalistukselta. Ruutanoilla (*Carassius carassius*) kynnykskoon saavuttaminen tapahtuu pääosin korkeutta kasvattamalla (Brönmark & Miner 1992, Brönmark & Pettersson 1994, Jachner & Janecki 1998, Pettersson & Brönmark 1997). Lisääntyneen kasvun lisäksi kalojen tiedetään reagoivan petokalan läsnäoloon liikkumista vähentämällä ja nostamalla selkäevä pystyyn. Reagointi on erilaista pedon saalistustavasta riippuen. Väijyvän pedon haju aiheuttaa vahvimman reaktion, sillä väistämisen on tapahduttava nopeasti (Ylönen ym. 2007).

Suurilla nisäkkäillä saalistuksen vaikutuksia on tutkittu melko vähän, koska tutkimuksissa tarvittava mittakaava on suuri (Lima 1998). Pikkunisäkkäillä saalistusriskin vaikutuksia on kuitenkin tutkittu paljon, varsinkin aavikkojyrsijöillä ja boreaalisen vyöhykkeen myyrillä (Ylönen & Brown 2007). Pikkunisäkkäiden elinpiiri on yleensä niin pieni, että elinympäristön valintaan perustuvat prosessit ovat harvinaisia, kun taas suora pedonvälttämiskäyttäytyminen oman elinpiirin sisällä on yleistä. Kuitenkin, mm. Stokes ym. (2004) havaitsivat kahden australialaisen pussipetoeläimen (Marsupialia: Dasyuridae) hyödyntävän elinympäristön monimutkaista rakennetta, kuten kallionkoloja, saalistusriskin määrän alentamisessa. Keinotekoisien suojan alla eläinten ruokailutehokkuus oli selvästi suurempi ja ne viettivät enemmän aikaa suojan alla kuin avoimessa maastossa. Altistettaessa myyrät pedon hajulle ne valitsevat suojapaikan, jonne ne pääsevät

mahdollisimman nopeasti. Pieniä koloja myyrät välttävät, koska niihin on vaikea päästä nopeasti (Sundell & Ylönen 2004).

Linnuilla saalistuksen vaikutukset ovat erityisen suuret pesimäaikaan. Pesäpaikan valinta ja pesiin kohdistuva saalistus yhdessä selittävät yli 50 % poikuekoon vaihtelusta ja vuosittaisesta pesimämenestyksestä (Martin 1995). Tämän vuoksi lintujen kannattaa valita pesäpaikkansa huolella (Suhonen ym. 1994, Thomson ym. 2006a). Linnuilla elinympäristön valinta on hierarkkinen tapahtumasarja. Aluksi lintuysilö valitsee laajemman pesimäalueen, sen puitteissa reviirin ja vasta viimeiseksi tarkan pesäpaikan (Cody 1985, Jones & Robertson 2001). Linnun valintoihin vaikuttavat muun muassa puuston koko, lehvästön tiheys, omat kokemukset, toiset linnut ja pedot (Cody 1985, Jones & Robertson 2001, Forsman ym. 2002). Jotta linnun valinta olisi optimaalinen, on linnun osattava ottaa huomioon kaikki em. tekijät (Thomson ym. 2006b).

Pesimäalueen laadun arvioinnissa lintuja auttaa muiden lintujen pesimämenestyksen seuranta (Doligez ym. 2002). Muuttolinnuille paikkalintujen pesiminen alueella voi kertoa alueen turvallisuudesta ja hyvästä ravintolanteesta (Forsman ym. 2002, Thomson ym. 2006a). Saalistusriskin suuruutta linnut voivat arvioida omien kokemustensa perusteella. Esimerkiksi pedon kohtaamistiheys ja muiden lintujen varoitusaänet kertovat pedon läsnäolosta (Thomson ym. 2006b). Aikaisin pesinnän aloittavien paikkalintujen pesät voivat sijaita satunnaisesti petolinnun pesän ympärillä, koska pesäpaikan valinta tapahtuu ennen petolinnun saapumista alueelle. Tästä johtuen paikkalinnut eivät aina anna muuttolinnuille luotettavaa tietoa saalistusriskin suuruudesta (Thomson ym. 2006a).

Jos mahdollista, linnut pyrkivät välttämään asettumista korkean saalistusriskin alueelle. Monet tutkimukset (Norrdahl & Korpimäki 1998, Suhonen ym. 1994, Thomson ym. 2006b) ovat osoittaneet pesivien lintujen tiheyden olevan huomattavasti alhaisempi lähellä pesivää petolintua kuin kauempana siitä. Etäisyys pesivästä petolinnusta vaikuttaa muninnan aloitukseen sekä poikasten määrään ja laatuun. Kirjosiepot aloittavat pesinnän aiemmin keskimääräisillä etäisyyksillä (400m) petolinnun pesästä. Tällä etäisyydellä myös poikuekoko on suurin. Lentopoikasten määrä ja poikasten laatu paranevat edettäessä petolinnun pesästä pois päin (Thomson ym. 2006b). Hömötiaisilla (*Parus montanus*) pesän etäisyys petolinnusta ei vaikuta pesän selviytymiseen, poikueen kokoon tai lentopoikasmäärään. Sen sijaan poikasten siiven pituus ja massa kasvavat etäisyyden petolinnun pesästä kasvaessa. Saalistusriskin vaikuttaessa poikasten alkukuntoon vaikuttaa se samalla linnun tulevaisuuteen. Poikasen todennäköisyys kehittyä lentokykyiseksi kasvaa nilkan pituuden kasvaessa (Moreno ym. 1997). Siiven ja nilkan pituus määräävät osittain yksilöiden arvoaseman sukupuoli- ja ikäluokissa, jotka puolestaan vaikuttavat linnun talven yli selviytymiseen (Thomson ym. 2006a).

Korkea saalistusriski vaikuttaa lintujen pesimämenestykseen kasvattamalla suoraa kuolleisuutta ja muuttamalla lintujen käyttäytymistä (Thomson ym. 2006b). Korkean saalistusriskin alueella lintujen on vietettävä enemmän aikaa suojassa ja tarkkailtava ympäristöään, joten ruokailulle jää vähemmän aikaa. Lisäksi korkea saalistusriski voi ajaa linnut turvallisemmille alueille, jossa ravintolanne ei välttämättä ole yhtä hyvä kuin korkean saalistusriskin alueilla. Emojen heikentynyt ruokailutehokkuus vähentää emojen ruokinta-aktiivisuutta ja näin ollen poikasten selviytymistä (Suhonen ym. 1994).

Kasvanut pesäsaalistusriski johtaa lyhentyneeseen haudonta-aikaan ja pesäpoikaskauteen, jolloin saalistukselle herkkäaika lyhenee (Martin 1995, Remeš 2006). Lyhentynyt pesäpoikaskausi mahdollistaa myös useamman poikueen tuoton per pesimäkausi. Kuitenkin lisääntyneet pesimäkerrat pienentävät poikuekokoa (Martin 1995). Pesäsaalistusriskin kasvu vaikuttaa myös tuleviin pesimäkausiin. Sepelsiepon (*Ficedula*

*albicollis*) poikuekoko on pienempi, jos se on edellisvuonna menettänyt pesänsä samalla alueella (Doligez & Clobert 2003).

Pesivä petolintu aiheuttaa ennustettavan riskin pesänsä ympärille ja siksi linnut voivat yleensä reagoida siihen käyttäytymistään ja lisääntymisstrategiaansa muuttamalla (Thomson ym. 2006b). Useimmat pesäsaalistusriskiä tutkivat kokeet ovat perustuneet näkyvän pedon läsnäoloon. Täytetyn pedon pitämistä pesäpöntön vieressä ei kuitenkaan voi pitää kovin realistisena käsittelynä, sillä tuskin mikään peto jää tällä tavoin pitkäksi aikaa odottamaan mahdollista saalista pöntön ulkopuolelle. Lintujen kyky arvioida pesäsaalistusriskin vaihtelua ympäristössä yleensä ja kyky sopeuttaa lisääntymisstrategiaa tähän on vielä melko tuntematon aihe. Kuitenkin Fontaine & Martin (2006a,b) ovat osoittaneet, että linnut voivat arvioida pesäsaalistusriskiä kokonaisuudessaan. Kokeessa, jossa petoja poistettiin toisilta alueilta ja toiset alueet jätettiin käsittelemättä, he havaitsivat lintujen yksilömäärien olevan suurempia alueilla, joilla saalistusriskiä oli vähennetty. Turvallisemmilla alueilla myös koiraiden lauluaktiivisuus oli suurempi. Alueille asettumispäivämääriin petojen poisto ei vaikuttanut. (Fontaine & Martin 2006b). Fontaine & Martin (2006a) havaitsivat myös emojen kasvattavan panostusta poikasiin turvallisemmassa ympäristössä. Suurempi panostus kävi ilmi munan massan ja pesyeen massan kasvuna sekä ruokinta-aktiivisuuden lisääntymisenä.

Koska nisäkäspedot ovat huomattava uhka linnuille ja niiden pesimämenestykselle, etenkin huonoina myyrävuosina (Järvinen 1985), voisi olettaa, että linnuille olisi kehittynyt kyky havaita nisäkäspedon läsnäolo sen jättämien jälkien perusteella. Tutkimuksia lintujen kyvystä havaita nisäkäspedon läsnäolo ei kuitenkaan ole tehty. Lintujen hajuaistia on pitkään pidetty huonona, joten ei tiedetä voisivatko linnut haistaa pesäpedon, joihin kuuluu erityisesti lumikko ja myös petokillan ulkopuolisia lajeja, kuten metsähiiri (*Apodemus flavicollis*), jättämät hajujäljet. Tiedetään kuitenkin, että esim. sinitiaiset (*Parus caeruleus*) voivat oppia yhdistämään tietyn hajun ruokapalkkioon (Mennerat ym. 2005). Myös varpuslintujen UV-näön tuntemus on puutteellista. Varpuslinnuilla on tutkittu lähinnä UV-näön merkitystä parinvalinnassa (Siitari ym. 2002). Ei ole esimerkiksi olemassa tutkimustietoa siitä, voivatko varpuslinnut havaita nisäkkäiden jättämiä virtsajälkiä UV-näkönsä avulla (poikkeuksena petolintumainen isolepinkäinen, *Lanius excubitor* (Probs & Pavlicev 2002)).

Tässä pro gradu -tutkielmassani tarkoitukseni on yleisesti selvittää voivatko linnut havaita nisäkäspedon läsnäolon ilman pedon näkyvää läsnäoloa. Tutkimuksen kohdelajeina käytän tiaisia ja kirjosiippoja sekä petona lumikkoa. Tiaiset ovat paikkalintuja ja kirjosiopot muuttolintuja. Käyttämällä kahta muuttotavaltaan erilaista lintua saamme tietoa erilaisten lajien vasteista käsittelyihin. Lisäksi molemmat lintulajit ovat kolopesijöitä, mikä mahdollistaa kontrolloidun kokeen paremman suunnittelun. Koloissa pesivien lajien suurimmaksi uhkaksi on suomalaisessa tutkimuksessa todettu lumikko (Järvinen 1985), minkä vuoksi laji valittiin saalistusriskin aiheuttajaksi. Kokeessa manipuloin lintujen havaitseman saalistusriskin määrää sekä seurasin lintujen asettumista ja pesimämenestystä.

Pesäpöntön valintakokeessa käytettiin pönttökolmikoita, joista yksi oli käsitelty siten, että lumikon vierailuista oli selviä merkkejä. Tutkin voivatko linnut havaita pedon läsnäolon tilanteessa, jossa ne voivat vertailla vierekkäisiä pesäpönttöjä ja reagoivatko ne tähän havaintoon pesäpönttöä valitessaan. Oletuksenani on, että mikäli linnut voivat havaita pedon läsnäolon merkit, ne välttävät pesimistä lumikkokäsittelypöntöissä ja suosivat pesimistä kontrolli- ja hajukontrollikäsittelypöntöissä, mikä näkyisi mahdollisesti myös pesinnän aikaisemmasta aloituksesta kontrollipöntöissä. Lisäksi, mikäli linnut käyttäytyvät kuten Fontaine & Martin (2006a,b) tutkimuksessa, voidaan olettaa, että emot

panostavat enemmän lisääntymiseen alhaisen saalistusriskin pöntöissä ja munivat suurempia pesyeitä kontrollipönttöihin kuin lumikkokäsittelypönttöihin.

Pesimäalueen valintakokeessa manipuloin tutkimusalueiden mittakaavassa lintujen havaitsemaa lumikon aiheuttamaa riskiä käsittelemällä lumikkokäsittelyalueiden kaikki pöntöt lumikon vierailuista kertovilla merkeillä ja vertaamalla tämän vaikutusta kontrollialueiden lintujen pesimisparametreihin. Tässä kokeessa pesimäalueiden välillä on eroa saalistusriskissä, kun taas saman alueen pesäpöntöillä eroa ei ole. Tutkin vaikuttaako pedon läsnäolo pesimäalueen valintaan ja pesintäpanostukseen. Mikäli linnut havaitsevat saalistusriskin erot ja saalistusriskistä on kustannus, lintujen määrä kontrollialueilla tulisi olla suurempi kuin lumikkokäsittelyalueilla. Pesinnän aloitukseen ja emojen pesintäpanostukseen käsittely voi sen sijaan vaikuttaa kahdella tavalla. Fontaine & Martin (2006a,b) ovat havainneet lintuemojen panostavan enemmän jälkeläisiinsä alhaisen saalistusriskin alueilla. Lintujen voidaan siis odottaa aloittavan pesinnän aiemmin, munivan isompia pesyeitä ja kasvattavan suurempia poikueita ja poikasia kontrollialueilla kuin lumikkokäsittelyalueilla. Toisaalta on esitetty, että jälkeläisiin kohdistuva korkea saalistusriski on yhteydessä poikasten nopeaan kehittymiseen, koska nopea kasvu mahdollistaa poikasten aikaisemman pesästä lähdön ja näin ollen saalistukselle altis pesäpoikaskausi lyhenee (Lack 1968, Remeš 2006, Ricklefs 1969, Martin 1995). Tällöin on odotettavissa, että lumikkokäsittelyalueilla pesintä mahdollisesti aloitetaan aikaisemmin ja poikaset kasvavat nopeammin kuin kontrollialueilla.

## 2. AINEISTO JA MENETELMÄT

### 2.1. Tutkimusalue ja tutkimuslajit

Kokeet tehtiin Keski-Suomessa, Jyväskylän yliopiston Konneveden tutkimusaseman maastossa kevään ja kesän aikana 2006. Kokeissa käytettiin pöntöissä pesiviä tiaisia ja kirjosiippoja. Tiaisista suurin osa oli talitiaisia (*Parus major*). Sekä tiaisia että kirjosiippoja pesii alueella runsaasti. Tiaiset ovat paikkalintuja ja voivat tämän takia kerätä vuoden ympäri tietoa pesimäalueestaan, mm. sen ravinto- ja petotilanteesta. Sen sijaan normaalisti toukokuussa Suomeen saapuvilla kirjosiipoilla ei ole pesimäkauden alussa juuri minkäänlaista omakohtaista tietoa pesimäalueen laadusta, vaan niiden on joko panostettava omakohtaisen tiedon keräämiseen tai luotettava paikkalinnuilta saatavaan informaatioon pesimäalueen valinnassa (Forsman ym. 2002). Petona kokeissa käytettiin lumikkoja, joita pidetään Konneveden tutkimusasemalla tutkimustarkoituksessa.

### 2.2. Koe 1: pesäpöntön valinta

Kokeessa 1 käytettiin kolmea eri käsittelyä; kontrolli (vesi; alhainen saalistusriski)-, hajukontrolli- (etikka; alhainen saalistusriski) ja lumikkokäsittely (korkea saalistusriski). Hajukontrollin avulla selvitin pystyvätkö linnut erottamaan pedon hajun toisesta vieraasta hajusta. Jos asutustiheys sekä hajukontrolli- että lumikkopöntöissä eroaa kontrollipönttöjen asutustiheydestä, niin siitä voi päätellä, että linnut välttelevät mitä tahansa outoa tai vahvaa hajua ja että lumikon haju ei välttämättä eroa muista hajujäljistä. Vaihtoehtoisesti, jos linnut välttelevät lumikkopönttöjä verrattuna kumpaankin kontrolliin, on hyvin todennäköistä, että linnut kykenevät erottamaan lumikon hajun muista hajujäljistä ja reagoimaan siihen pesäpönttöä valitessaan. Lumikkopöntöt laitettiin hajustumaan lumikkohäkkeihin viisi vuorokautta ennen kokeen perustamista. Yhteen lumikkohäkkiin laitettiin kolme pönttöä. Pönttöjen kannet poistettiin ennen häkkiin laittoa. Yhteensä hajustumaan laitettiin 30 pönttöä. Pönttöjen järjestystä lumikkohäkeissä vaihdettiin joka



toinen päivä. Hajustumisen aikana pönttöihin tarttui lumikoiden virtsajälkiä, jotka ihmissilmään näyttivät keltaisilta, sekä ulostejälkiä. Lumikkopönttöjen hajustumisen ajan myös kontrolli- ja hajukontrollipöntöt olivat vastaavissa sisätiloissa. Olot vastasivat toisiaan muutoin paitsi lumikon suhteen.

Koe perustettiin 18.4.2006, jolloin pöntöt vietiin maastoon. Ennen maastoon vientiä lumikkopöntöt otettiin pois lumikkohäkeistä, pöntöt putsattiin lumikoiden kiinteistä jätöksistä, pönttöjen kannet laitettiin paikoilleen ja lentoaukon alle liimattiin pikaliimalla pieni tupsu lumikon valkoista karvaa kahdesta kuolleesta ja pakastetusta lumikosta. Myös kontrolli- ja hajukontrollipönttöjen lentoaukon alle laitettiin pieni tippa liimaa, mutta ei lumikon karvoja.

Pöntöt sijoitettiin havupuuvaltaiseen, ennestään pöntöttömään maastoon pienen hiekkatien varrelle noin 150 metrin välein. Matka mitattiin auton kilometrimittarilla. Yhteen kohtaan tuli aina kolme pönttöä: kontrolli-, hajukontrolli- ja lumikkokäsittely pönttö. Pönttökolmikot laitettiin maastoon kolmion muotoon noin 50 metrin päähän tiestä. Pönttöjen välinen etäisyys kolmiossa oli noin 25 metriä. Pönttöjen suuaukot pyrittiin laittamaan pois päin tiestä. Kolmikon kaikki pöntöt laitettiin saman puulajin yksilöihin. Eri käsittelypönttöjen sijainti kolmiossa arvottiin. Yhteensä pönttökolmikoita oli 30 kpl.

Maastossa kontrollipöntöt käsiteltiin tislattulla vedellä, hajukontrollipöntöt etikkaliuoksella ja lumikkopöntöt lumikkoliuoksella. Pönttöjen käsittely tapahtui sumuttamalla käsittelyliuosta pöntön etuseinään viisi sumutusta per pönttö 15 cm etäisyydeltä pöntön etuseinästä. Etikkaliuos valmistettiin laittamalla 0,65 litraan vettä 30 ml Rajamäen väkiviinaetikkaa. Etikan etikkahappopitoisuus oli 10 %. Lumikkoliuos valmistettiin liottamalla neljään litraan vettä kaksi litraa lumikkohäkeistä peräisin olevia jätöksiä puruineen. Tunnin liotuksen jälkeen liuos siivilöitiin. Sekä tislattu vesi, etikkaliuos että lumikkoliuos olivat 0,65 litran suihkupulloissa, joita säilytettiin kylmässä käsittelyjen väliajat. Uusi lumikkoliuos valmistettiin viikon välein.

Perustamisen jälkeen pöntöt käsiteltiin sumuttamalla pääsääntöisesti joka toinen päivä. Muutaman kerran käsittelyissä oli kahden päivän tauko, mutta silloin pöntöt pyrittiin käsittelemään kahtena peräkkäisenä päivänä ennen taukoa. Pönttöjen käsittelyä jatkettiin, kunnes pönttöön ilmestyi ensimmäinen muna. Joka kerta ennen käsittelyä pönttöjen sisältö tarkistettiin. Ylös kirjattiin pesän rakennuksen aloituspäivä, pesänrakennuksen eteneminen, pesinnän aloituspäivä (päivä, jona ensimmäinen muna munittu pesään) ja lopullinen munamäärä. Pesinnän aloituspäiväksi määriteltiin päivä, jolloin pesään ilmaantui ensimmäinen muna, koska ensimmäisen munan munimisajankohta on helppo havaita ja määrittää päivälleen toisin kuin esimerkiksi pesänrakennuksen aloituspäivä tai pariutumisen ajankohta.

Kun pönttökolmikon yhdessä pesässä havaittiin olevan tiaisen munia vaille valmis ”karvapesä” tai ensimmäinen muna, lisättiin kolmikkoon uusi tiaisen varaama vastaava pönttö. Esim. jos karvapesä löytyi hajukontrollipöntöstä, vietiin tilalle uusi hajukontrollipönttö. Uusi pönttö asetettiin yhtä kauas kaikista vanhoista pöntöistä. Uudet pöntöt tarkoitettiin kirjosielloille, jotka aloittavat pesinnän myöhemmin kuin tiaiset. Pöntön lisäyksen ansiosta myös kirjosielloilla oli mahdollisuus valita pönttö kolmen käsittelyn väliltä. Kaikkien pönttöjen sama etäisyys asutusta tiaispöntöstä on tärkeää, sillä kirjosiello on havaittu suosivan tiaista lähellä olevia pesiä (Forsman ym. 2002). Mikäli kolmikon asutti vain kirjosiello, ei uutta pönttöä lisätty.

Kun pönttönelikon oli asuttanut sekä tiainen että kirjosiello, lopetettiin kahden muun pöntön seuraaminen. Vain kahta ensimmäiseksi asutettua pönttöä seurattiin

muninnan loppuun asti. Koe päättyi kolmikon/nelikon osalta siihen, kun asutettujen pönttöjen lopullinen munamäärä oli tiedossa.

### 2.3. Koe 2: pesimäalueen valinta

Koe koostui kahdeksasta mahdollisimman samankaltaisesta, melko iäkkästä, havupuuvaltaisesta noin 4-5 ha metsäalueesta. Alueista muodostettiin neljä paria, siten että parin sisällä alueet vastasivat metsän rakenteeltaan toisiaan. Parin toinen alue arvottiin kontrollialueeksi ja toinen lumikkokäsittelyalueeksi. Näin saatiin minimoitua alueen vaikutus lintujen pesimäalueen valintaan ja pesintään.

Koe perustettiin 2.5.2006. Silloin kullekin alueelle vietiin 6 uutta linnunpönttöä. Yhteensä pönttöjä oli kahdeksalla alueella 48. Pöntöt asetettiin alueille mahdollisimman tasaisin välimatkoin. Pöntöt kiinnitettiin aina saman puulajin yksilöihin alueittain. Alueella mahdollisesti olevien vanhojen pönttöjen suuaukot tukittiin.

Käsittely eli lumikkopöntöt olivat ennen maastoon vientiä kuusi vuorokautta hajustumassa lumikkohäkeissä. Yhdessä lumikkohäkissä oli aina kaksi pönttöä. Hajustumiskäsittelyt tehtiin samalla tavalla kuin kokeessa 1.

Maastoon viennin yhteydessä pöntöt käsiteltiin ensimmäisen kerran. Kontrollialueiden pönttöjen etuseinään sumutettiin viisi sumutusta tislattua vettä ja lumikkokäsittelyalueiden pönttöihin viisi sumutusta lumikkoliuosta. Perustamisen jälkeen pönttöjen käsittelyjä jatkettiin kuten kokeessa 1, pääsääntöisesti joka toinen päivä.

Joka kerta ennen käsittelyjä pönttöjen sisältö tarkistettiin. Ylös kirjattiin pesän rakennuksen aloituspäivä, pesänrakennuksen eteneminen, pesinnän aloituspäivä, lopullinen munamäärä sekä poikasten kuoriutumisasajankohta. Kirjosiepoilla munat punnittiin kahden vuorokauden kuluessa viimeisen munan muninnasta. Munat punnittiin yksitellen digitaalivaa'alla (tarkkuus 0,01g). Munia käsiteltiin näppylähanskoilla, jotta muniin ei olisi jäänyt jälkiä ihmisestä. Tiaisilta munia ei punnittu, koska tiaisemot hylkäävät herkästi pesänsä haudontavaiheessa.

Kuoriutumista alettiin seurata 13 vrk:n haudonnan jälkeen ja sitä jatkettiin joka päivä niin kauan kuin havaittiin ensimmäinen kuoriutunut poikanen. Haudonta laskettiin alkaneeksi samana päivänä, kun viimeinen muna oli munittu. Tiaisemon ollessa paikalla pönttöä tarkistettaessa jouduttiin kuoriutumisasajankohdan määrittämiseksi turvautumaan kuulohavaintoon. Tällöin kuunneltiin kuuluuko poikasten ääniä, ja yritettiin katsoa, näkyykö emon alta poikasia. Tiaisemoon ei voinut koskea, sillä se hylkää helposti pesän. Kirjosieppojen kuoriutumisasajankohdan määrittämisessä ei ollut ongelmaa, sillä kirjosieppoemon saattoi nostaa tarkistuksen ajaksi pois pesästä.

Tiaisten poikaset mitattiin 11 vrk:n ikäisinä ja kirjosiepon poikaset 12 vrk:n ikäisinä. Poikasilta mitattiin siiven pituus, nilkan pituus ja massa. Siiven mittaus tapahtui siipimitalla, joka oli tehty millimetripaperista (tarkkuus  $\pm 0,5$  mm). Poikasten nilkan pituus mitattiin työntömitalla (tarkkuus  $\pm 0,05$  mm). Poikasten massan punnitsemiseen käytettiin 30 g:n jousivaakaa (tarkkuus  $\pm 0,05$  g). Punnituksen ajaksi poikanen laitettiin tulostuspaperista tehtyyn tötteröön. Vaaka oli nollattu tötterön kanssa.

### 2.4. Analyysit

Kaikki aineistot analysoitiin uudelleenotantamenetelmillä käyttäen Excel:n lisäosaa (Excel add-in, Resampling Stats 2004). Uudelleenotantamenetelmät perustuvat saatujen havaintojen hyväksi käyttöön, sopivat hyvin monenlaisiin aineistoihin eivätkä ne vaadi, että aineisto esimerkiksi noudattaisi normaalijakaumaa (Manly 1997). Sekä kokeen 1 että

kokeen 2 analyysit tehtiin kaksisuuntaisina. Molemmissa kokeissa tiaiset ja kirjosiopot analysoitiin erikseen.

Kokeessa 1 kirjosiopot asuttivat 26 pönttökolmikkoa. Toisin sanoen kirjosiopot ovat tehneet valintansa yhteensä 78 pöntöstä (3x26). Uudelleenotannassa aineistosta satunnaisesti poimittiin 26 pönttöä 78 pöntön joukosta ja tarkistettiin, miten tässä otoksessa pöntöt jakaantuivat kolmen käsittelyn kesken. Uudelleenotanta toistettiin 1000 kertaa. Sekä havaitulle jakaumalle että jokaiselle uudelleenotokselle laskettiin tunnusluku vähentämällä havaituista solufrekvensseistä odotettu frekvenssi ( $26/3=8.67$ ), korottamalla erotus toiseen potenssiin ja lopuksi summaamalla erotusten neliöt. Mitä suuremmat erot käsittelyjen välillä on asettumisessa, sitä suurempi on tunnusluku. Havaitun aineiston tunnuslukua verrattiin tuhannen uudelleenotostetun aineiston tunnuslukuihin laskemalla, kuinka monta kertaa 1000 satunnaistetussa tapauksessa tunnusluku oli suurempi tai yhtä suuri kuin havaittu. Tämän perusteella voidaan laskea todennäköisyys, että havaittu aineisto on syntynyt satunnaisen asettumisen tuloksena. Tiaisille, jotka tässä kokeessa asuttivat 23 pönttökolmikkoa, analyysi tehtiin vastaavalla tavalla.

Kokeen 1 aineistossa pesyekoon ja pesinnän aloituksessa olevat erot käsittelyjen välillä testattiin vastaavasti uudelleenotostamalla havaittua aineistoa. Sekä 1000 uudelleenotostetulle aineistolle että havaitulle aineistolle laskettiin ensin keskiarvot eri käsittelyissä. Itseisarvot kunkin käsittelyn keskiarvon erotuksesta koko aineiston keskiarvosta (grand mean) summattiin kussakin tapauksessa ja tätä summaa käytettiin tunnuslukuna. Mitä suuremmat erot käsittelyjen välillä on, sitä suurempi on tunnusluku. Kun laskettiin, kuinka monta kertaa 1000 satunnaistetussa tapauksessa tunnusluku oli suurempi tai yhtä suuri kuin havaittu, saatiin todennäköisyys, että pesyekoossa ja pesinnän aloituksessa havaitut erot käsittelyjen välillä johtuvat sattumasta.

Kokeessa 2 mitatuille muuttujille tehtiin samanlaiset analyysit kuin kokeessa 1 sillä erotuksella, että nyt käsittelyryhmiä oli vain kaksi, kontrolli vs. lumikko. Tässä kokeessa kunkin pesän poikueiden keskiarvoista laskettiin kullekin alueelle keskiarvo, joita käytettiin uudelleenotannoissa. Pesyeen massa saatiin kertomalla pesyeen koko pesyeen keskimääräisellä munan massalla.

### 3. TULOKSET

#### 3.1. Koe 1, pesäpöntön valinta

Kokeen kaikki 30 pönttökolmikkoa/-nelikkoa asutettiin. Tapauksista 17 oli sellaisia, joissa pönttöpaikassa asui sekä tiainen että kirjosioppo. Kahteen pönttöpaikkaan asettui asumaan kaksi talitiaista. Kahdessa kolmikossa asui vain talitiainen ja yhdeksässä kolmikossa vain kirjosioppo. Suurin osa kokeen tiaisista oli talitiaisia (n=18). Lisäksi pönttöihin asettui asumaan kaksi sinitiaista, kaksi kuusitiaista (*Parus ater*) ja yksi hömötiainen.

*Pesäpönttöjen valinnat.* Pesäpöntön valinta –analyysissä oli mukana kaikki asutetut kolmikot/nelikot. Tulokset osoittivat selvästi, että kirjosiopot välttävät asettumista lumikkokäsittelypönttöihin (n=26, p=0,013). Sen sijaan kontrolli- ja hajukontrollipönttöjen välillä ei havaittu eroa asettumistiheyksissä. Tiaisilla vastaavaa lumikkopönttöjen välttelyä ei ollut havaittavissa (n=23, p=0,234) (Taulukko 1).

Taulukko 1. Kirjosieppojen (n=26) ja tiaisten (n=23) pesäpöntön valinnat käsittelyn mukaan. Todennäköisyys (p) ilmoittaa, kuinka todennäköisesti tulos on saatu lintujen satunnaisten asettumisen tuloksena.

	Kontrolli	Hajukontrolli	Lumikko	p
Kirjosieppo	12	11	3	0,013
Tiaiset	8	10	5	0,234
Yhteensä	20	21	8	

*Pesinnän aloitus.* Pesinnän aloitus –analyysistä jätettiin pois kuusitiaisit sekä hömötiainen niiden aikaisemman pesinnän aloituksen takia. Myös sinitiaisen mahdollinen vaikutus tuloksiin tutkittiin tekemällä analyysi sekä sini- ja talitiaisille yhdessä että pelkästään talitiaisille. Pesinnän aloituspäivämäärissä ei havaittu eroja sini- ja talitiaisilla yhdessä (n=20, p=0,929) eikä talitiaisella yksistään (n=18, p=0,981) eri käsittelyjen välillä. Keskimäärin tiaiset aloittivat pesinnän 10.–11.5. kaikissa käsittelyissä. Kaiken kaikkiaan pesinnän aloitus vaihteli välillä 5.-14.5. Poikkeuksena oli yksi talitiainen, joka aloitti pesinnän vasta 22.5. muiden lopetellessa munintaa. Myöskään kirjosiepoilla eri käsittelyt eivät vaikuttaneet pesinnän aloitukseen (n=26, p=0,881). Kirjosiepoilla pesinnän aloitus tapahtui keskimäärin 26.–28.5. kaikissa käsittelyissä aloituksen vaihdelta välillä 24.5.–3.6. Yksi kirjosieppo aloitti pesinnän huomattavasti aikaisemmin kuin muut, 21.5.

*Pesyekoko.* Pesyekoon analyysissä oli tiaisista mukana vain talitiaisit. Kirjosiepoista yksi jouduttiin jättämään pois pesyekoon analyysistä kesken jääneen pesinnän vuoksi. Talitiaisilla ei ollut havaittavissa eroja pesyekoossa eri käsittelyiden välillä (n=18, p=0,161). Tiaisten keskimääräinen pesyekoko oli 8-10 munaa kaikissa käsittelyissä. Kaiken kaikkiaan pesyekoko vaihteli välillä 7-11. Samanlainen tulos oli havaittavissa kirjosiepoilla (n=25, p=0,803), joilla keskimääräinen pesyekoko oli 6-7 munaa kokonaisvaihtelun ollessa välillä 5-8 munaa.

### 3.2. Koe 2, pesimäalueen valinta

#### 3.2.1. Alueiden valinta ja parimäärät

Kontrolli- ja lumikkokäsittelyalueiden asutustiheyksissä ei ollut eroa. Jokaisen alueen kuudesta pöntöstä asutettiin vähintään 4. Sekä kontrolli- että lumikkokäsittelyalueilla tutkimuspöntöistä asutettiin 22 kpl. Kontrollialueilla talitiaisien pesiä oli 8, sinitiaisten pesiä 1 ja muiden tiaisten pesiä 1. Yhteensä kontrollialueilla oli 10 tiaisen pesiä ja 12 kirjosiepon pesiä. Vastaavasti lumikkokäsittelyalueilla talitiaisien pesiä oli 8, sinitiaisten pesiä 2 ja muiden tiaisten pesiä 3. Muut tiaiset sisältävät hömö-, kuusi- ja töyhtötiaiset (*Parus cristatus*). Yhteensä lumikkokäsittelyalueilla oli 13 tiaisen pesiä ja 9 kirjosiepon pesiä. Lajiryhmittäin laskettuina tiaisten pesiä oli alueilla 23 ja kirjosieppojen pesiä 21 (Taulukko 2).

Taulukko 2. Tiaisten ja kirjosiippojen asuttamat pöntöt kontrolli- ja lumikkokäsittelyalueilla. Sarake muut tiaiset sisältää hömö-, kuusi- ja työttötiaisen pesät tutkimusalueiden pöntöissä.

Käsittely	Alue	Talitiaiset	Sinitiaiset	Muut tiaiset	Kirjosiepot	Yhteensä
Kontrolli	1	1		1	4	6
	2	2			2	4
	3	3			3	6
	4	2	1		3	6
Lumikko	1	3	1		2	6
	2	1	1		3	5
	3	2		2	2	6
	4	2		1	2	5
Yhteensä		16	3	4	21	44

### 3.2.2. Kirjosieppojen pesintä

Alueiden 48 pöntöstä 21:ssä oli kirjosiiepon pesä. Kirjosiepon pesistä yksi tuhoutui munintavaiheessa ennen munien punnitusta ja yksi punnituksen jälkeen, kaksi haudontavaiheessa ja kaksi poikasvaiheessa. Näin ollen pesinnän aloitus -analyysissä on mukana kaikki 21 pesää, pesyeen koko -analyysissä 19 pesää, munien massa -analyysissä 20 pesää, pesyeen massa -analyysissä 19 pesää ja poikasanalyysissä 15 pesää.

*Pesinnän aloitus.* Kirjosiepoilla oli nähtävissä viitteitä pesinnän aikaisemmasta aloituksesta lumikkokäsittelyalueilla. Keskimäärin kirjosiiepot aloittivat pesinnän neljä päivää aiemmin lumikkokäsittelyalueilla kuin kontrollialueilla (Kuva 1a).

*Pesyeen koko.* Käsittely ei vaikuttanut kirjosiiepon pesyekokoon. Pesyekoko oli kontrolli- ja lumikkokäsittelyalueilla keskimäärin samanlainen (Kuva 1b).

*Munien massa ja pesyeen massa.* Lumikkokäsittelyalueilla kirjosiippojen munat olivat suuntaa-antavasti painavampia kuin kontrollialueilla. Ero munien massassa oli noin 0,1 g (8 %) (Kuva 1c). Pesyeiden massat eivät sen sijaan eronneet kontrolli- ja lumikkokäsittelyalueiden välillä ( $n=19$ ,  $p=0,128$ ). Keskimäärin pesye painoi 9,5-13,0 g molemmilla alueilla kokonaisvaihtelun ollessa välillä 8,05-14,5 g.

*Poikasten määrä mittaushetkellä.* Käsittely ei vaikuttanut poikasten määrään mittaushetkellä ( $n=15$ ,  $p=0,318$ ). Molemmilla alueilla poikasia oli keskimäärin 6 kpl mittaushetkellä vaihtelun ollessa välillä 4-8 poikasta.

*Poikasten koko.* Kirjosiepolla poikaset painoivat merkittävästi enemmän lumikkokäsittelyalueilla kuin kontrollialueilla. Keskimäärin ero oli noin 1 g (7 %) (Kuva 1d). Muissa poikasten laatua mittaavissa tekijöissä ei ollut havaittavissa eroja alueiden välillä. Nilkan ja siiven pituus ei eronnut käsittelyiden välillä ( $n=15$ ,  $p=0,294$ ,  $n=15$ ,  $p=0,158$ ). Keskimäärin poikasten nilkan pituus oli 19,5-19,75 mm molemmilla alueilla vaihtelun ollessa välillä 18,96-20,28 mm. Vastaavasti keskimääräinen siiven pituus oli 48,5-50,0 mm vaihtelun ollessa välillä 44,79-51,60 mm.

### 3.2.3. Tiaisten pesintä

Alueilla olevissa pöntöissä pesi yhteensä 23 tiaisparia. Tiaisten pesistä jouduttiin jättämään pois yksi työttötiaisen ja yksi hömötiaisen pesä, koska nämä lajit aloittavat pesinnän huomattavasti aiemmin kuin tali- ja sinitiaiset ja myös pesyeen koko on pienempi. Tiaisten pesistä kaksi tuhoutui munintavaiheessa kirjosiiepon vallattua pöntöt. Poikasvaiheessa tuhoutui vielä yksi talitiaisen pesä. Tiaisten pesistä kolme oli sinitiaisten pesiä. Sinitiaiset otettiin mukaan pesinnän aloitus -analyysiin sekä pesyeen koko -

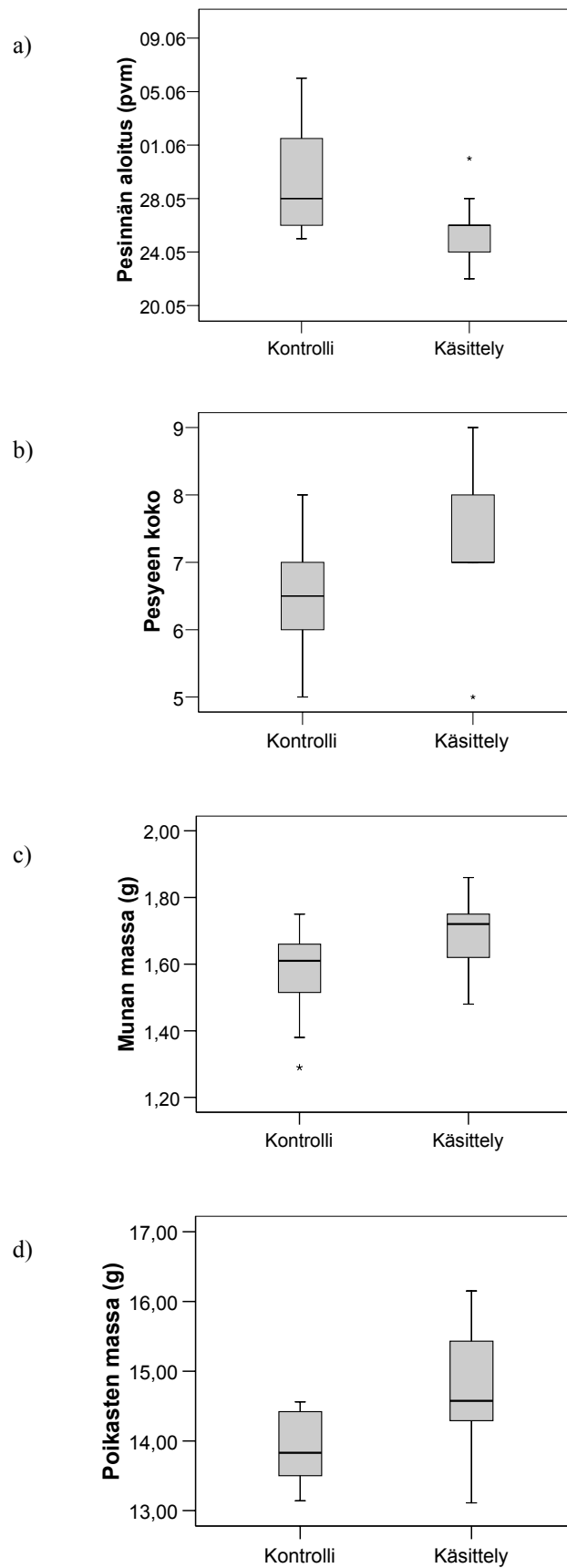
analyysiin. Poikasanalyyzeihin sinitiaisia ei voitu ottaa, koska sinitiaiset ovat huomattavasti pienikokoisempia kuin talitiaiset. Poikasanalyyzeistä piti poistaa lisäksi yksi poikue, jonka poikasten ikä oli arvioitu väärin. Tiaisilla pesinnän aloitus -analyysissä oli siis 21 pesää (3 sinitiaisen, 18 talitiaisen), pesyeen koko -analyysissä 19 pesää (3 sinitiaisen, 16 talitiaisen), poikasten määrä -analyysissä 15 pesää ja muissa poikasanalyyzeissä 14 pesää. Munien massaa tiaisilta ei voitu mitata, koska tiaiset hylkäävät pesänsä helposti haudontavaiheessa. Tämän takia myöskään pesyeen massa-analyysiä ei tiaisille tehty.

*Pesinnän aloitus.* Tiaisilla pesinnän aloituspäivämäärissä ei ollut nähtävissä eroa alueiden välillä (n=21, p=1). Molemmilla alueilla tiaiset aloittivat pesinnän keskimäärin 10.5. vaihtelun ollessa välillä 7.-12.5.

*Pesyeen koko.* Pesyeiden koot eivät eronneet tiaisilla (n=19, p=0,337) kontrolli- ja lumikkokäsittelyalueiden välillä. Molemmilla alueilla pesyekoko oli keskimäärin 9-11 munaa. Kaiken kaikkiaan pesyekoko vaihteli välillä 7-11 munaa.

*Poikasten määrä mittaushetkellä.* Käsittely ei vaikuttanut poikasten määrään mittaushetkellä (n=15, p=1). Molemmilla alueilla poikasten määrä mittaushetkellä oli keskimäärin 7-9 vaihtelun ollessa välillä 4-11.

*Poikasten koko.* Käsittelyllä ei ollut vaikutusta poikasten massaan (n=14, p=0,763), nilkan pituuteen (n=14, p=0,872) tai siiven pituuteen (n=14, p=0,518). Keskimäärin poikaset painoivat 14,0-15,0 g vaihtelun ollessa välillä 12,86-17,75 g. Nilkan pituus oli keskimäärin 20,75-21,0 g vaihtelun ollessa välillä 20,44-22,04 g. Siiven pituus oli keskimäärin 35,0-38,0 g vaihtelun ollessa välillä 31,94-40,13 g.



Kuva 1. Käsittelyn vaikutus kirjosisiepon a) pesinnän aloitukseen (havainnot perustuvat 21 pöntön aineistoon,  $p=0,057$ ), b) pesyekokoon (19 pesyettä,  $p=0,325$ ), c) munan massaan (20 pesyettä,  $p=0,081$ ) ja d) poikasten massaan (15 pesyettä,  $p=0,03$ ).

## 4. TULOSTEN TARKASTELU

### 4.1. Pesäpöntön valinta

Kirjosiepot välttivät pesimistä lumikkopöntöissä, mikä on osoitus siitä, että kirjosiepot pystyvät havaitsemaan pedon läsnäolon merkit (haju- ja visuaaliset merkit) ja reagoimaan niihin. Kuitenkin lumikkopönttöjen välttelyä oli havaittavissa vain pesäpönttöä valittaessa. Pesimäalueen valintaan saalistusriskin suuruudella ei ollut vaikutusta. Toisin kuin kirjosiepoilla tiaisilla lumikkopönttöjen välttelyä ei havaittu. Kirjosiepoilla mittakaavojen erilaiset tulokset saattavat johtua lintujen vaihteellisesta pesäpaikan valinnasta. Aluksi valittavan laajan elinympäristön valintaan vaikuttavat mm. alueen ravintotilanne ja muiden lintujen läsnäolo. Viimeiseksi valittava tarkka pesäpaikka valitaan todennäköisesti huolellisemmin ja sen valintaan vaikuttaa mahdollisesti pesyeen selviytyminen eli saalistusriskin suuruus (Cody 1985, Jones & Robertson 2001, Forsman ym. 2002).

Erot tiaisten ja kirjosieppojen pesäpöntön valinnassa voivat johtua paikka- ja muuttolintujen eroista kerätä informaatiota ympäristöstään. Kirjosiepoilla lumikkopönttöjen välttelyn voisi selittää se, että muuttolintujen pitää kyetä keräämään nopeasti informaatiota ympäristöstään. Nopeasti pesimäalueen laadusta kertovaa informaatiota saa seuraamalla muita lintuja, erityisesti paikkalintuja. Ne ovat kohdanneet saman tai samankaltaisen pesimäalueen valintaongelman jo aiemmin ja ovat jo tehneet päätöksensä. Paikkalintujen päätökseen luottaminen säästää muuttolinnuilta aikaa (Seppänen ym. 2007). Ajan säästö on tärkeää, koska kirjosiepot saapuvat Suomeen suhteellisen myöhään ja pesintä on aloitettava mahdollisimman pian, ja koska pesäkoloista saattaa olla kova kilpailu lajin sisällä. Näin ollen muuttolinnut joutuvat kenties turvautumaan nopeasti pesimäalueen laadusta kertoviin merkkeihin, kuten paikkalintujen läsnäoloon, vaikka tämä saattaa joskus antaa väärän kuvan alueen laadusta (Thomson ym. 2006a). Kirjosiepon on havaittakin valitsevan mielellään pesäpaikan läheltä tiaisen pesää (Forsman ym. 2002). Tässä tutkimuksessa tiaisten vaikutus kokeen tuloksiin kuitenkin estettiin laittamalla kaikki kirjosiepoille tarkoitettut pöntöt yhtä kauaksi asutetusta tiaisen pöntöstä.

Potentiaalisia lintupetoja, kuten käpytikkaa, voi pitää suhteellisen helposti havaittavina niiden äänten ja näkyvän käytöksen vuoksi. Huomattavasti vaikeampaa voisi olettaa olevan joidenkin nisäkäspetojen, kuten lumikon, läsnäolon havaitsemisen. Nisäkäspedot ovat melko huomaamattomia ja hiljaisia. Pienten näätäeläinten, ja varsinkin lumikon, populaatiot seuraavat tarkasti myyräkantoja (Hanski & Henttonen 1996), joten myyrien kannanvaihtelun mukaan noin joka 3-4 vuosi lintujen pesinnän aloittaminen tapahtuu tilanteessa, jossa myyräkannat ovat romahtaneet, ja varsinkin lumikot ja karpät (*Mustela erminea*) joutuvat etsimään vaihtoehtosaalista, kuten linnunpesiä hengenpitimikseen (Järvinen 1985, Ylönen 1999). Hiljaisen lumikon lisäksi nisäkkäistä pesäpetoina saattavat tulla kyseeseen oravat (*Sciurus vulgaris*), joiden havaitseminen on helpompaa, koska ne voivat pitää paljonkin ääntä liikkeessaan. Lisäksi myös kiipeilevät jyrsijät, kuten metsähiiret (*Apodemus flavicollis*), voivat olla pesätuhon aiheuttajia. Paikkalinnuille petojen läsnäolosta oletettavasti kehittyy jonkinlainen kuva vuoden aikana ja ne voivat näin ollen käyttää saamaansa kuvaa saalistusriskistä pesäpaikan valinnassa. Sen sijaan kirjosiepoilla ei ole mitään kuvaa petotilanteesta saapuessaan Suomeen.



Pelkästään paikkalinnut eivät riitä kertomaan luotettavasti pesimäalueen laadusta, sillä esimerkiksi hömötiaisten on havaittu asettuvan pesimään satunnaisesti haukan pesän ympäristöön (Thomson ym. 2006a). Koska nisäkäspetojen läsnäoloa on vaikea havaita suoraan, olisi hyödyllistä, jos muuttolinnut voisivat havaita pedon läsnäolon jotenkin muuten, kuten sen jättämien sekundääristen merkkien avulla. Sekundääristen merkkien havaitsemisessa voisi auttaa lintujen UV-näkö. Aikaisemmissa tutkimuksissa kirjosiippojen on havaittu käyttävän UV-näköä parinvalinnassa. Siitari ym. (2002) osoittivat, että kirjosiipponaaraat suosivat koiraita, joiden höyhenpuvun UV-heijastavuus on suuri. Korkea UV-heijastavuus kertoo koiraan hyvästä laadusta, joten sillä on tärkeä rooli yksilöiden välisessä signaloinnissa (Siitari & Huhta 2002). Koska kirjosiipot käyttävät UV-näköä hyväkseen parinvalinnassa, on hyvin uskottavaa, että ne voivat käyttää sitä myös saalistusriskin kartoittamisessa. Varpuslintujen kyky havaita nisäkkäiden jättämiä hajujälkiä UV-näkösä avulla on todistettu aiemmin ainakin isolepinkäisellä (*Lanius excubitor*) (Probs & Pavlicev 2002). Uppsalan yliopistossa tehdyn pilottitutkimuksen perusteella tiedetään, että lumikon virtsa heijastaa UV-valoa, joten voidaan olettaa, että linnut kykenevät näkemään lumikon jättämät hajujäljet ja siten reagointi niihin on mahdollista (J. Forsman, julkaisematon). Tulostemme perusteella näyttäisikin siltä, että ainakin kirjosiipot kykenevät reagoimaan pedon jättämiin hajujälkiin sekä visuaalisiin merkkeihin. Tiaisilla lumikkopönttöjen välttelyä ei havaittu, mikä saattaa olla merkki siitä, että tiaiset tietävät alueen todellisen petotilanteen eivätkä siksi reagoi pedon sekundäärisiin merkkeihin.

#### 4.2. Pesimäalueen valinta

Vastoin oletuksia kirjosiipot eivät vältelleet lumikkokäsittelyä pesimäaluetta valitessaan vaan päinvastoin aineistossa lumikkokäsittelyalueiden siepot pyrkivät aloittamaan pesinnän aikaisemmin kuin kontrollialueilla. Kuitenkin välttelyä havaittiin pesäpöntön valintakokeessa, joten kahden eri mittakaavan kokeen tuloksia vertaamalla voidaan tehdä johtopäätös, että kirjosiipot eivät kykene välttämään lumikkopönttöjä pesimäaluetta valitessaan. Lumikkopönttöjen välttelyn rajoittuminen pesäpöntön valintaan eli pieneen mittakaavaan voi johtua siitä, että pienellä alueella mahdollisten pesäpönttöjen vertailu on luultavasti helppoa, joten huonon pesäpöntön välttäminen onnistuu ilman suuria energiakustannuksia. Laajempaa pesimäaluetta valitessaan eivät linnut ehkä kykene näkemään pedon läsnäoloa tai eivät pysty siihen reagoimaan. Kun alue on kerran valittu, ei pesimäalueen vaihto ole enää kannattavaa. Olisi liian energianvievää etsiä uusi saalistusriskiltään alhaisempi alue.

Fontaine & Martin (2006a) havaitsivat lintuemojen kasvattavan panostustaan poikasiinsa turvallisemmassa ympäristössä. Lisääntynyt panostus kävi ilmi munan massan, pesyeen massan ja ruokinta-aktiivisuuden kasvuna. Lisäksi koiras ruokki naarasta aktiivisemmin turvallisemmassa ympäristössä. Thomson ym. (2006b) tekemässä tutkimuksessa myös kirjosiipot lisäsivät panostusta poikasiinsa turvallisemmassa ympäristössä. He havaitsivat kirjosiippojen poikasten nilkan ja siiven pituuden sekä poikasten massan kasvavan mentäessä haukan pesältä pois päin. Sen sijaan tässä tutkimuksessa kirjosiipot panostivat enemmän lisääntymiseen korkean saalistusriskin alueilla kuin alhaisen saalistusriskin alueilla. Erot tämän ja Thomson ym. (2006b) tutkimuksien tuloksissa saattavat johtua kokeissa käytetyn pedon erilaisuudesta. Pesivä petolintu aiheuttaa pesän ympärille ennustettavan saalistusriskin, joka kohdistuu erityisesti lintuemoihin. Sen sijaan nisäkäspedon aiheuttama riski voi olla epäennustettavampi ja todennäköisesti kohdistuu enemmän muniin ja poikasiin.

Tulokset antoivat viitteitä kirjosiippojen aikaisemmasta pesinnän aloituksesta lumikkokäsittelyalueilla kuin kontrollialueilla. Tulos on päinvastainen useimpia aikaisempia tutkimustuloksia ajatellen. Esimerkiksi Thomson ym. (2006b) havaitsivat kirjosiippojen aloittavan muninnan aiemmin keskimääräisillä etäisyyksillä (400 m) haukan pesästä kuin aivan haukan pesän lähellä tai kaukana siitä. Tällä etäisyydellä myös poikuekoko oli suurin. Tämän etäisyyden haukan pesästä voidaan katsoa edustaneen optimaalista sijaintia suhteessa saalistusriskiin tilanteessa, missä linnut pystyvät valitsemaan kuinka lähelle haukan pesää ne asettuvat pesimään (Thomson 2006b). Tässä tutkimuksessa havaittu aikaisempi pesinnän aloitus lumikkokäsittelyalueilla saattaa johtua siitä, että kirjosiipoilla ei ole valittavanaan korkean tai alhaisen saalistusriskin alueita, koska erillään toisistaan sijainneiden alueiden vertailu ei liene mahdollista. Tässä tilanteessa kirjosiipot yrittävät vähentää saalistusriskin vaikutuksia muuttamalla käytöstään ja lisääntymisstrategiaansa. Aiemmin aloitettu pesintä myös päättyy aiemmin ja linnut pääsevät pois riskialueelta.

Myös tulokset munien massasta tukevat ajatusta siitä, että kirjosiipot haluavat viipyä lumikkokäsittelyalueilla mahdollisimman vähän aikaa. Lumikkokäsittelyalueilla kirjosiippojen munat olivat keskimäärin 0,1 g (8 %) painavampia kuin kontrollialueilla. Painavampien munien ei tiedetä vaikuttavan kuoriutumisaikajankohtaan (Krist ym. 2004), mutta painavammista munista tiedetään kuoriutuvan painavampia poikasia (Nilsson & Svensson 1993). Munan massan vaikutus poikasten kasvuun ei kuitenkaan ole aivan selvää. Joissakin tutkimuksissa munan massan vaikutus poikasen massaan on näkynyt vain pesäpoikaskauden alussa (Krist ym. 2004). Munan ja poikasen massan välisen yhteyden havaitsemiseen vaikuttaa ainakin pesinnän ajankohta. Alkukesästä ruokaa on yleensä paljon ja näin ollen emot saavat paljon ruokaa poikasille. Runsaan ruuan ansiosta munan massan vaikutus poikasen painoon häviää pesäpoikaskauden kuluessa. Myöhemmin kesällä hyönteisruuan määrä vähenee ja emoilla on vähemmän ruokaa vietävänä poikasille. Ravinnon niukkuuden takia munan massan vaikutus näkyy koko pesäpoikaskauden ajan (Styrsky ym. 1999).

Korkean saalistusriskin tiedetään heikentävän lintujen ruokailutehokkuutta, joten tässä kokeessa munan massan vaikutus olisi voinut näkyä koko pesäpoikaskauden ajan. Munan massan vaikutusta poikasten massan kehittymiseen ei tässä työssä kuitenkaan tutkittu. Lintuemojen havaittiin panostavan poikasiin eri tavalla eri käsittelyissä. Lumikkokäsittelyalueiden poikaset olivat merkitsevästi painavampia kuin kontrollialueiden. Painavimmat poikaset lumikkokäsittelyalueilla saattavat olla peräisin lumikkokäsittelyalueilla havaituista painavammista munista, mikä kertoisi siitä, että munan koon vaikutus näkyy koko pesäpoikaskauden ajan. Tämän tutkimuksen perusteella emme kuitenkaan voi sanoa olivatko painavimmat poikaset peräisin painavammista munista.

Painavampien poikasten tiedetään saavuttavan nopeammin tietyn kynnyksarvon (massan), jolloin ne lähtevät pesästä. Tästä johtuen pesäpoikaskausi lyhenee (Martin 1995). Pesäpoikaskausi on linnuille vaarallista aikaa. Pedot saalistavat puolustuskyvyttömiä munia ja pieniä poikasia. Voisi siis olla hyödyksi munia suuria munia, joista kuoriutuu suuria poikasia, joilla pesäpoikaskausi on lyhyempi. Näin saalistukselle altis aika lyhenisi. Kuten Fontaine & Martin (2006a) tutkimuksessaan päättelivät, voi hieman suurempien munien munimisen olettaa vaativan vähemmän energiaa kuin poikuekoon kasvattaminen, sillä suurempi pesyekoko johtaa suurempiin investointeihin läpi koko pesinnän toisin kuin munan koon kasvatus.

Tukea päätelmällemme siitä, että kirjosiipot yrittävät alentaa saalistusriskin kustannuksia lyhentämällä aikaa, jonka ne viettävät riskialueella, antaa Remeš (2006).

Tässä tutkimuksessa havaittiin, että useilla lintulajeilla korkea pesäsaalistusriski lyhentää haudonta-aikaa, nopeuttaa poikasten kasvua ja lyhentää pesäpoikaskautta. Pesäpoikaskauden lyheneminen saattaa johtua tutkimuksessa havaitusta lentopoikasten massan laskusta saalistusriskin kasvaessa, sillä tiedetään, että poikaset ovat kykeneviä lähtemään pesästä jopa useita päiviä ennen normaalia lentoonlähtöaikää. Pesästälähtöpäätökseen vaikuttaa välitön pesää uhkaava vaara.

### 4.3. Yhteenveto

Kokeemme oli ensimmäinen tiedossamme oleva koe, jossa tutkittiin lintujen kykyä havaita nisäkäspedon läsnäolo sen jättämien sekundääristen merkkien avulla. Aiemmin tutkimuksia saalistusriskin suuruuden vaikutuksesta lintujen pesimämenestykseen on tehty nisäkäspetojen tiheyttä sekä lintujan pesyekokoa manipuloimalla (Doligez & Clobert 2003, Doligez ym. 2002, Fontaine & Martin 2006a,b). Tutkimuksemme on myös ensimmäisiä, joka osoittaa myös selkärangkaisilla mahdolliseksi pedonvälttämistästrategian, joka perustuu nopeaan poikasten kasvuun saalistusriskin alaisuudessa, vaikka kasvun mekanismia ei pystytty täysin selvittämään. Kuitenkin, ”juosta petoa karkuun nopean kasvun kautta” – strategia, on yleensä todennettu vain selkärangattomilla ja kaloilla (Crowl & Covich 1990).

Tuloksemme osoittavat, että kirjosiepot voivat havaita nisäkäspedon läsnäolon sen jättämien hajujälkien ja visuaalisten merkkien avulla. Jos korkean saalistusriskin alueiden välttäminen ei ole mahdollista, muuttavat kirjosiepot lisääntymistästrategiaansa vähentääkseen saalistusriskistä aiheutuvia kustannuksia.

Pesäpönttöä valitessaan kirjosiepot välttävät pönttöjä, joissa on merkkejä lumikon läsnäolosta. Pesimäalueen valinnassa kirjosieppojen reagointi saalistusriskiin näkyy lisääntymistästrategian muutoksena. Kirjosiepot sekä aloittavat pesinnän aiemmin että panostavat enemmän jälkeläisiinsä korkean saalistusriskin alueilla kuin alhaisen saalistusriskin alueilla, jotta saisivat poikaset nopeammin lentokykyisiksi. Suurempi panostus käy ilmi sekä munan että poikasten suurempana massana lumikkokäsittelyalueilla. Tämän tutkimuksen perusteella emme voi kuitenkaan sanoa saavuttivatko painavimmat poikaset nopeammin lentokyvyn, koska tutkimus päättyi siihen, kun poikaset oli kerran mitattu. Mielenkiintoista olisi jatkaa vastaavanlaista tutkimusta niin kauan, kun poikaset lähtevät pesästä. Näin saisimme selville onko vanhempien suuremmalla panostuksella vaikutusta pesäpoikaskauden pituuteen.

Tiaisilla korkean saalistusriskin pönttöjen välttelyä ei havaittu lainkaan. Syynä tähän saattaa olla se, että tiaiset tietävät alueen todellisen petotilanteen eivätkä siksi reagoi saalistusriskistä kertoviin merkkeihin.

Selvittämättä jäi, mihin saalistusriskistä kertovaan merkkiin kirjosiepot todella reagoivat, hajujälkiin vai lumikon karvoihin. Käsittelyn jatkamista koko kokeen ajan voisi harkita. Kokeessamme käsittelyt lopetettiin, kun pöntössä havaittiin ensimmäinen muna. Sen jälkeen hajujäljet pikku hiljaa laimenivat, koska uusia käsittelyjä ei tehty. On mahdollista, että tämän takia linnut lopettavat reagoimisen saalistusriskiin käsittelyjen loputtua. Valitsemamme hajukontrollin sopivuutta voi myös pohtia. Oliko oikea ratkaisu valita hajukontrolliksi etikka, joka on täysin vieras aine luonnossa. Olisiko ollut parempi valita hajukontrolliksi jonkun ei petoeläimen kuten lehmän haju? Tällöin olisimme voineet saada selville, välttävätkö linnut kaikkien eläinten ulosteiden hajua, joka kenties voi kertoa suuremmasta määrästä erilaisia mikrobeja ja näin ollen suuremmasta tautiriskistä.

## KIITOKSET

Suuret kiitokset ohjaajilleni Mikko Mönkköselle ja Hannu Ylöselle neuvoista, kommenteista, kannustuksesta ja kaikesta muusta. Johanna Mapekselle kiitos hyödyllisistä ohjeista kokeiden järjestelyihin. Kiitokset myös Konneveden tekniselle henkilökunnalle linnunpöntöistä, Helinä Nisulle maastoavusta sekä kaikille muille, jotka kommentoivat pro gradu –tutkielmaani ja tukivat minua urakkani aikana. Suomen biologian seura Vanamo tuki minua rahallisesti pro gradu –tutkielmani teossa.

## KIRJALLISUUS

- Brönmark C. & Miner J. G. 1992. Predator-induced phenotypical change in body morphology in crucian carp. *Science*. 258: 1348-1350.
- Brönmark C. & Pettersson L. B. 1994. Chemical cues from piscivores induce a change in morphology in crucian carp. *Oikos*. 70: 396-402.
- Cody M. L. 1985. *Habitat selection in birds*. Academic Press, Orlando, Florida, 558 s.
- Crowl T. A. & Covich A. P. 1990. Predator-induced life-history shifts in a freshwater snail. *Science*. 247: 949-951.
- Doligez B., Danchin E. & Clobert J. 2002. Public information and breeding habitat selection in a wild bird population. *Science*. 297: 1168-1170.
- Doligez B. & Clobert J. 2003. Clutch size reduction as a response to increased nest predation rate in the collared flycatcher. *Ecology*. 84: 2582-2588.
- Fontaine J. J. & Martin T. E. 2006a. Parent bird assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. *Ecology Letters*. 9: 428-434.
- Fontaine J. J. & Martin T. E. 2006b. Habitat selection responses of parents to offspring predation risk: an experimental test. *The American Naturalist*. 168: 811-818.
- Forsman J. T., Seppänen J.-T. & Mönkkönen M. 2002. Positive fitness consequences of interspecific interaction with a potential competitor. *Proceedings of the Royal Society of London. B*. 269: 1619-1623.
- Hanski I. & Henttonen H. 1996. Predation on competing rodent species: a simple explanation of complex patterns. *Journal of Animal Ecology*. 65: 220-232.
- Jachner A. & Janecki T. 1998. Feeding and growth response of roach, *Rutilus rutilus*, to alarm substance. *Environmental Biology of fishes*. 54: 433-437.
- Jones, J. & Robertson, R. J. 2001. Territory and nest-site selection in cerulean warblers in eastern Ontario. *The Auk*. 118: 727-735.
- Järvinen A. 1985. Predation causing extended low densities in microtine cycles: implication from predation on hole nesting passerines. *OIKOS*. 45: 157-158.
- Krist M., Remeš V., Uvírová L., Nádvorník P. & Stanislav B. 2004. Egg size and offspring performance in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*): a within-clutch approach. *Oecologia*. 140: 52-60.
- Lack D. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London, 409 s.
- Lima S. L. 1998. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. What are the ecological effects of anti-predator decision-making? *Bioscience*. 48: 25-34.
- Lima S. L. & Bednekoff P. A. 1998. Temporal variation in danger drives antipredator behaviour: The predation risk allocation hypothesis. *The American Naturalist*. 153: 649-659.
- Magnhagen C. 1991. Predation risk as a cost of reproduction. *TREE*. 6: 183-186.
- Manly B. 1997. Randomization, Bootstrap, and Monte Carlo Methods in Biology (2nd edition). London: Chapman & Hall.
- Martin T. E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecological Monographs*. 65: 101-127.
- Mennerat A., Bonadonna, F., Perret, P. & Lambrechts, M. M. 2005. Olfactory conditioning experiments in a food-searching passerine bird in semi-natural conditions. *Behavioural process*. 70: 264-270.
- Moreno J., Potti J. & Merino S. 1997. Parental energy expenditure and offspring size in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Oikos*. 79: 559-567.

- Nilsson J.-Å. & Svensson E. 1993. Causes and consequences of egg mass variation between and within blue tit clutches. *The Zoological Society of London*. 230: 469-481.
- Norrdahl K. & Korpimäki E. 1998. Fear in farmlands: how much does predator avoidance affect bird community structure? *Journal of Avian Biology*. 29: 79-85.
- Pettersson L. B. & Brönmark C. 1997. Density-dependent costs of an inducible morphological defense in crucian carp. *Ecology*. 78: 1805-1815.
- Probs R. & Pavlicev M. 2002. UV reflecting vole scent marks attract a passerine, the great grey shrike *Lanius excubitor*. *Journal of Avian Biology*. 33:437-440.
- Remeš V. 2006. Avian growth and development rates and age-specific mortality: the roles of nest predation and adult mortality. *Journal of Evolutionary biology*. 20: 320-325.
- Resampling Stats 2004. Excel add-in version 3.0. Resampling Stats Inc. Arlington, VA, USA.
- Ricklefs R. E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions in Zoology*. 9: 1-48.
- Seppänen J.-T., Forsman J. T., Mönkkönen M. & Thomson R. L. 2007. Social information use is a process across time, space and ecology, reaching heterospecifics. *Ecology*. 88: 1622-33.
- Siitari H. & Huhta E. 2002. Individual color variation and male quality in pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*): a role of ultraviolet reflectance. *Behavioral Ecology*. 13: 737-741.
- Siitari H., Honkavaara J., Huhta E. & Viitala J. 2002. Ultraviolet reflection and female mate choice in the pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour*. 63: 97-102.
- Stokes V. L., Pech R. P., Banks P. B. & Arthur A. D. 2004. Foraging behaviour and habitat use by *Antechinus flavipes* and *Sminthopsis murina* (Marsupialia: Dasyuridae) in response to predation risk in eucalypt woodland. *Biological Conservation*. 117: 331-342.
- Styrsky J. D., Eckerle K. P. & Thomson C. F. 1999. Fitness-related consequences of egg mass in nestling house wrens. *Proceedings of the Royal Society of London. B*. 266: 1253-1258.
- Suhonen J., Norrdahl K. & Korpimäki E. 1994. Avian predation risk modifies breeding bird community on a farmland area. *Ecology*. 75: 1626-1634.
- Sundell J. & Ylönen H. 2004. Behaviour and choice of refuge by voles under predation risk. *Behaviour Ecology and Sociobiology*. 56: 263-269.
- Szulkin M., Dawidowicz P. & Dodson S. I. 2006. Behavioural uniformity as a response to cues of predation risk. *Animal Behaviour*. 71: 1013-1019.
- Thomson R. L., Forsman J. T., Mönkkönen M., Koivula K., Rytönen S. & Orell M. 2006a. Predation risk effects on fitness related measures in a resident bird. *Oikos*. 113: 325-333.
- Thomson R. L., Forsman J. T., Sardá-Palomera F. & Mönkkönen M. 2006b. Fear factor: prey habitat selection and its consequences in a predation risk landscape. *Ecography*. 29: 507-514.
- Ylönen H. 1999. Myyräyksilö tiheydenvaihtelun ja petojen puristuksissa: mitä siitä seuraa pienriistalle? *Suomen Riista*. 45: 52-62.
- Ylönen H. & Brown J. S. 2007. Fear and the foraging, breeding and sociality in rodents. In: *Rodent Societies* (eds. Wolff J. O. & Sherman P. W.) University of Chicago Press, Chicago, pp. 328-341.
- Ylönen H., Kortet R., Myntti J. & Vainikka A. 2007. Predator odor recognition and antipredatory response in fish: does the prey know the predator diel rhythm? *Acta Oecologica*. 31: 1-7.