

**Pro gradu -tutkielma**

**Varpusen talvirunsauteen vaikuttavia tekijöitä  
suomalaisissa taajamissa**

**Lauri Viitanen**



**Jyväskylän yliopisto**

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Ekologia ja evoluutiobiologia

24.5.2021

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattisluonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Ekologia ja evoluutiobiologia

Lauri Viitanen: Varpusen talvirunsauteen vaikuttavia tekijöitä suomalaisissa taajamissa

Pro gradu -tutkielma: 22 s.

Työn ohjaajat: Intendentti Aleksi Lehikoinen ja yliopistonlehtori Atte Komonen

Tarkastajat: Yliopistonlehtori Esa Koskela ja apulaisprofessori Suvi Ruuskanen

24.05.2021

---

Hakusanat: kaupunkiekologia, pensasaidat, pikkuvarpunen, ruokinta, varpunen

Lajien elinympäristövaatimusten tunteminen on tärkeää niiden suojelun kannalta. Esimerkiksi maankäytön muutokset ja ilmastonmuutos ovat aiheuttaneet isolle joukolle lajeja hankaluuksia sopeutua muuttuvaan ympäristöön. Yhä useamman lajin kannat pienenevät, joten on tärkeää selvittää, miten ihmisen aiheuttamat häiriöt vaikuttavat niiden populaatioihin. Maankäytön muutokset ovat muuttaneet myös kaupungeja elinympäristönä. Varpunen on jo pitkään sopeutunut elämään ihmisen seuralaisena, mutta viime aikojen nopeat muutokset sen elinympäristöissä ovat saattaneet vaikuttaa sen kantojen vähenemiseen. Varpuskanta on taantunut viime vuosikymmeninä selvästi maaseudulla, mutta myös taajamissa. Talvinen hengissä säilyminen on monelle lajille, kuten varpuselle, haaste. Varpusten tulee sekä vältellä petoja että hankkia riittävästi ravintoa. Tutkimukseni tarkoituksena oli selvittää miten suojapaikat, ravinto ja kilpailu vaikuttavat varpusten esiintymiseen taajamissa talvella. Varpusen elinympäristöjen suojelemisen kannalta on tärkeää selvittää, mitkä tekijät vaikuttavat niiden sijoittumiseen taajamissa. Tutkin vaikuttaako Suomessa parina viime vuosikymmenenä merkittävästi runsastunut pikkuvarpuskanta varpusten esiintymiseen. Tutkimuksessa laskettiin kaikki ruokinnat, pikkuvarpuset ja varpuset sekä pensasaitojen pituudet valituilta tutkimusalueilta. Tutkimusalueet olivat asumistiheydeltään erilaisia isojen teiden rajaamia kaupunginosia, joissa oli havaittu varpusia aiemmin. Tilastomallinnuksessa käytettiin yleistettyjä lineaarisia sekamalleja. Varpustiheyksiä selitettiin pensasaitojen pituudella, ruokintojen ja pikkuvarpusten määrällä sekä ihmistiheydellä. Varpusmäärät olivat suurempia, kun pensasaitoja tai ruokintoja oli paljon. Suurimmat varpusrunsaudet havaittiin korkean ihmistiheyden alueilla, joilla oli runsaasti ruokintoja ja pensasaitoja. Varpuset esiintyivät siis runsaimpina siellä, missä niillä oli tarpeeksi suojapaikkoja ja ravintoa. Pikkuvarpusten runsaudella ei havaittu olevan yhteyttä varpusten määrään. Pensasaidat ja ruokinnat olivat varpusen kannalta tärkeimpiä suurimman ihmistiheyden alueella eli kaupunkien keskustoissa. Varpusen vähenemisen pysäyttämisen kannalta olennaisinta olisi säilyttää riittävä määrä suoja- ja ruokailupaikkoja kaupungeissa.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Mathematics and Science Department of  
Biological and Environmental Science  
Ecology and evolution biology

Lauri Viitanen: Factors affecting the winter abundance of house sparrow in Finnish urban areas

MSc thesis: 22 p.

Supervisors: Curator Aleksi Lehikoinen and Senior lecturer Atte Komonen

Inspectors:

24.05.2021

---

Key words: feeding, hedge, house sparrow, tree sparrow, urban ecology

The knowledge of habitat requirements of different species is important for their protection. For instance the impact of changes in land use and climate change have caused difficulties for a large amount of species in adapting to the changing environments. Increasing number of populations are declining and therefore it is important to investigate how disturbances caused by humans affects populations. Environmental changes has also caused continuous changes in habitats in cities. House sparrows have adapted to live with humans around them but recently the rapid changes in its habitats might have had an influence on decline of its populations. The Finnish population of house sparrows has declined remarkably in the countryside but also in urban areas over the last decades. During winter house sparrows need to avoid predators, but also acquire enough resources to survive in the cold conditions. The purpose of the study was to find out how amount of hedges, feedings and tree sparrows affect the occurrence of house sparrows in urban areas in winter. It is important to find out which factors affect the occurrence of house sparrows in urban areas in order to protect their habitats. I investigate if the remarkably increased tree sparrow numbers in Finland have an influence on the occurrence of house sparrows. In the study, all feedings, tree sparrows and house sparrows and length of hedges were counted on the chosen research areas. The research areas were parts of towns bordered by big streets, having different human population density and where house sparrows had previously been detected. The generalized linear mixed models were used in statistical modelling, where the abundance of house sparrows was explained by the length of hedges, the amount of feedings, the amount of tree sparrows and human population density. The abundance of house sparrows positively correlated with the length of hedges and the amount of feedings. The highest house sparrow numbers were observed in high human density areas with high amount of feedings and hedges. The amount of tree sparrows did not correlate significantly with the abundances of house sparrows. For house sparrows, hedges and feedings were the most important factors in city centres, and thus the highest abundances were observed in areas where there were enough shelters and food for them. In order to stop the decline of house sparrow, it would be important to preserve enough shelters and feeding places in cities.

## Sisällysluettelo

1 JOHDANTO .....	1
2 MENETELMÄT.....	6
2.1 Tutkimuslajit.....	6
2.2. Tutkimuksen kulku .....	7
2.3. Tilastollinen aineiston käsittely .....	9
3 TULOKSET .....	10
4 TULOSTEN TARKASTELU JA JOHTOPÄÄTÖKSET .....	14
4.1. Varpusen esiintyminen .....	14
4.2. Pikkuvarpusen esiintyminen .....	16
4.3. Johtopäätökset.....	17
KIITOKSET .....	17
KIRJALLISUUS .....	18

# 1 JOHDANTO

Ekolokero on eliölajin ominaisuus, joka riippuu sen olosuhteidensiedosta ja resurssivaatimuksista (Komonen 2017). Lajin ekolokerossa tapahtuu evoluutiota luonnonvalinnan kautta, kun populaatioiden alleelikoostumukset muuttuvat (Colwell ja Fuentes 1975). Populaation ekolokero voi muuttua myös yksilöiden fenotyypin plastisuuden kautta (Yamamichi ym. 2011), kun yksilöt vaihtavat esimerkiksi ravintokohdettaan vallitsevan ravintotilanteen mukaan (Kontogeorgos 2019). Peruslokero kertoo minkälaisissa olosuhteissa laji voi esiintyä ja mitä resursseja se tarvitsee selviytyäkseen. Usein ekolokero on kuitenkin toteutunut ekolokero, jota esimerkiksi kilpailu (Looney ym. 2018) tai saalistus (Keiser ym. 2013) on kaventanut. Tällöin laji esiintyy vain siinä osassa peruslokeroaan, jossa vuorovaikutukset muiden lajien kanssa eivät estä sen selviytymistä (Wharton ja Kriticos 2004). Tästä johtuen laji voi usein puuttua paikoilta, joiden olosuhteet ja resurssit täyttäisivät sen vaatimukset (Colwell ja Fuentes 1975). Esimerkiksi varpuselle omakotitaajama käy peruslokerosta, mutta saalistuspaineen kasvaessa pihojen päällystämisen takia (Shaw ym. 2008) sen esiintyminen rajoittuu vain toteutuneeseen lokeroon eli kaikkein turvallisimpien puutarhojen ympäristöön (Hinsley ja Bellamy 2000).

Erilaisista ekolokeroista huolimatta eri lähisukuiset lajit voivat esiintyä odotettua useammin samoilla paikoilla (positiivinen riippuvuus). Tällöin kyse voi olla yhteisestä elinympäristöstä, yhteisten petojen välttämisestä (Veech 2006) tai käytännössä rajattomista ravintovaroista (Wright 1979). Negatiivinen riippuvuus on seurausta lajien odotettua harvemmassa esiintymisestä samoilla paikoilla. Se voi johtua kilpailusta samoista rajallisista resursseista (Wright 1979) tai usein vain siitä, että lajien elinympäristövaatimukset ovat erilaiset (Veech 2006). Kilpailu vähentää samojen resurssien käyttöä, koska vahvempi kilpailija syrjäyttää aina heikomman ekolokerojen ollessa täysin päällekkäiset (Veech 2006).

Sekaparvissa eri lajien on usein muutettava käyttäytymistään jollain tavalla välttääkseen kilpailua parven muiden lajien kanssa (Martinez ja Robinson 2016). Martinezin ja Robinsonin (2016) mukaan leukalappumuurat (*Thamnomanes saturninus*) pysyvät etäämmällä sekaparven muista yksilöistä, jotta ne eivät joudu jakamaan ravintoa niiden kanssa. Ne joutuvat siis muuttamaan ekolokeroitaan itselleen epäedullisemmiksi parven muiden lajien kanssa käytävän ravintokilpailun takia (Colwell ja Fuentes 1975). Myös saman lajin yksilöiden muodostamissa ryhmissä kilpailun välttäminen on selviytymisen kannalta tärkeää (Sheppard ym. 2018). Kilpailu ravinnosta aiheuttaa eroja ravintokohteiden käytössä ryhmässä (Svanbäck ja Bolnick 2006). Seepramangustit (*Mungos mungo*) erikoistuvat isoissa ryhmissä tiettyyn ravintokohteeseen, jotta ryhmän yksilöiden välinen kilpailu vähenisi (Sheppard ym. 2018). Oranssimeriahven (*Cephalopholis fulva*) pystyy taas muuttamaan ravintokohdettaan sen mukaan mitä lajeja sen lähetyvillä esiintyy, jolloin se ei joudu kilpailemaan ravinnosta niiden kanssa (Sazima ym. 2007). Sinimuurat (*Thamnomanes schistogynus*) hakeutuvat sekaparvissa muiden lajien lähelle samankaltaisista ruoanhankintatavoista huolimatta, koska parven muut yksilöt ajavat yhdessä liikkeelle enemmän ravinnoksi kelpaavia hyönteisiä (Martinez ja Robinson 2016). Sekaparven lajeilla on siis mutualistinen suhde toisiinsa, kuten japaninrillillä (*Zosterops japonicus*) kasvilajeihin, joiden siemeniä syömällä se samalla levittää niitä uusille alueille (Kawakami ym. 2006). Isomman ryhmän paremmasta ravinnonetsintätehokkuudesta on hyötyä myös tōyhtökapusiiniapinoille (*Cebus apella*) ja oravasaimireille (*Saimiri sciureus*), jotka lyöttäytyvät yhteen löytääkseen enemmän ravintoa laajemmalta alueelta (Stensland ym. 2003).

Parvikäyttäytyminen antaa ravinnonetsimisen lisäksi hyötyjä petojen välttelyssä (Stensland ym. 2003). Ryhmien koot kasvavat saalistuspaineen kasvaessa (Jędrzejewski ym. 1992), ja samalla yksilön todennäköisyys jäädä saaliiksi pienenee (Scheel 1993). Isompi ryhmä havaitsee pedot pientä ryhmää tehokkaammin ja yksilöille jää enemmän aikaa ruokailuun ympäristön tarkkailun sijasta (Creel ym. 2014). Sen sijaan mustaleukamuurat (*Thamnomanes ardesiacus*) eivät itse hyödy parveutumisesta, mutta ne pitävät pedon havaitessaan varoitusääntä, josta muut niiden seuraan hakeutuneet lajit hyötyvät (Martinez ja Robinson

2016). Vastaavaa kommensalismia esiintyy myös välimerenhaukan (*Falco eleonorae*) ja *Podarcis tiliguerta* -liskolajin välillä, kun liskot ruokailevat välimerenhaukkojen saaliiden rippeillä (Delaugerre ym. 2012).

Ilmastonmuutos ja maankäytön muutokset aiheuttavat muutoksia lajien välisissä vuorovaikutussuhteissa (Tylianakis ym. 2008). Elinympäristöjen muutokset voivat usein vaikuttaa lajin elinolosuhteisiin, varsinkin johonkin tiettyyn elinympäristöön sopeutuneilla lajeilla (Lawton ym. 1998). Häiriöt, kuten maankäytön muutokset, vaikuttavat lajien pysyvyyteen tietyllä alueella ja uusien alueiden asuttamiseen (Menges ja Hawkes 1998). Elinympäristöjen pirstaloituminen vaikeuttaa yksilöiden siirtymistä sopivien elinympäristölaikkujen välillä, mikä voi aiheuttaa paikallisia sukupuuttoja (Bennett ym. 2006). Se voi estää siten myös geenivirran eri populaatioiden välillä (Harrison ym. 2012), varsinkin lajeilla, jotka eivät pysty liikkumaan pitkiä matkoja (Keller ja Largiadér 2003). Eristäytyneiden populaatioiden elinvoimaisuus laskee geneettisen muuntelun vähentyessä (Brommer ym. 2014). Sopivien elinympäristölaikkujen suojeleminen ja sitä kautta paikallispopulaatioiden suojeleminen on tärkeää metapopulaatioiden elinvoimaisuuden kannalta (Eberhart-Phillips ja Colwell 2014).

Myös saalistus vaikuttaa lajien populaatiokokoihin (Graham ja Lambin 2002). Petoja välttääkseen linnut valitsevat elinympäristöikseen turvallisia paikkoja, kuten pensasaitoja. Lintujen on tutkittu esiintyvän pensasaidoissa sitä runsaammin mitä enemmän ne sisältävät risteyskohtia (Lack 1988) ja mitä monimuotoisempia ne ovat muodoiltaan (Hinsley ja Bellamy 2000). Linnut suosivat myös korkeita pensasaitoja (Macdonald ja Johnson 1995). Pensasaitojen risteyskohdat ovat linnuille parempia suojapaikkoja kuin suorat pensasaidat, koska ne antavat suojaa sääolosuhteilta ja pedoilta useampaan suuntaan (Lack 1988). Lackin (1988) mukaan ne ovat vaikeamman hoidettavuutensa takia usein myös tuuheampia kuin suorat pensasaidat, mikä tarjoaa linnuille enemmän suojaa. Suojapaikan lisäksi pensasaidat toimivat linnuille pesä-, ruokailu-, ja nukkumapaikkoina (Hinsley ja Bellamy 2000). Linnut suosivat kotoperäisiä pensaslajeja, koska ne vetävät puoleensa enemmän hyönteisiä kuin vieraspensaslajit (Wilkinson 2006). Macdonaldin ja Johnsonin (1995) mukaan myös puutarhojen sijainti lähellä pensasaitoja korreloi positiivisesti lintutiheyksien kanssa. Pensasaitoja ympäröivän kasvillisuuden monimuotoisuus sekä ojen ja puiden sijainti

niiden lähettyvillä, lisää niiden arvoa lintujen elinympäristönä (Hinsley ja Bellamy 2000). Sitä vastoin pensasaitojen aukot (Macdonald ja Johnson 1995) ja niiden voimakas leikkaaminen (Lack 1987) vähentävät lintujen määriä paikallisesti. Pensasaidat muodostavat linnuille turvallisia kulkureittejä (Hinsley ja Bellamy 2000). Linnut säästävät energiaa pitäessään suojapaikkanaan pensasaitaa, joka sijaitsee lähellä ruokailualueita (Lack 1988). Sidneyssä on tutkittu, että kissojen ja koirien esiintyminen taajamissa ei vaikuta lintujen määriin merkittävästi (Parsons ym. 2006). Kissojen lisääntynyt saalistuspaine voi kuitenkin vaikuttaa urbaaneihin lintupopulaatioihin paikallisesti niin, että ne tarvitsevat tulomuuttoa pysyäkseen vakaina (Baker ym. 2005). Korkea saalistuspaine voi myös vaikeuttaa lintujen rasvavaraston kehittämistä, mikä vaikeuttaa niiden selviämistä talvesta (MacLeod ym. 2005).

Turvallisten elinympäristöjen lisäksi lajien esiintymiseen vaikuttaa käytettävissä oleva ravinto. Taajama-alueilla sijaitsevat ruokinnat houkuttelevat lintuja etenkin talvella (Savard ym. 2000). Ruokinta lisää lintujen määrää paikallisesti (Parsons ym. 2006) ja parantaa niiden mahdollisuuksia selviytyä talvesta (Desrochers ym. 1988). Talviruokinta parantaa selviytymisen lisäksi myös lintujen seuraavan pesimäkauden poikastuottoa, sillä emot voivat aloittaa pesimisen aikaisemmin ja ne ovat paremmassa kunnossa (Robb ym. 2008). Ruoan laatu ja ympäröivä elinympäristö vaikuttavat myös lintujen esiintymiseen ruokintojen lähellä (Savard ym. 2000). Ruokinnoilla voi esiintyä myös lintuihin tarttuvia tauteja (Jones ja Reynolds 2008). Taajamissa asuvien ihmisten elintaso vaikuttaa lintujen ruokkimiseen, sillä köyhien asuinalueilla lintuja ruokitaan vähemmän, kuin varakkaiden asuinalueilla (Fuller ym. 2008). Toisaalta varakkailta alueilla pihat ja puutarhat ovat hoidetumpia ja päällystetympiä kuin köyhemmillä alueilla (Shaw ym. 2008), mikä heikentää niiden laatua elinympäristönä (Pauleit ym. 2005). Lintuja ruokitaan myös enemmän alueilla, joilla niitä on enemmän (Fuller ym. 2008).

Varpunen (*Passer domesticus*) on taantunut Euroopassa niin kaupungeissa kuin maaseudullakin (Summers-Smith 2003). Varpusen taantumisen syitä on tutkittu paljon Britanniassa, mutta lisätietoa tarvittaisiin eri puolelta Eurooppaa, koska taantumisen syyt voivat olla erilaisia olosuhteista riippuen. Britanniassa hevosten korvaaminen polttomoottoreilla kaupungeissa 1900-luvun alkupuolella vähensi varpusten ravinnon



määrää ja niiden populaatiot pienenivät (Summers-Smith 2003). Maatalousympäristöissä varpusen väheneminen alkoi 1980-luvulla maatalouden tehostuessa (Summers-Smith 2003). Kevätviljan korvaaminen syysviljalla, kasvi- ja hyönteismyrkkyjen käytön lisääntyminen, siirtyminen heinänteosta säilörehun käyttöön ennen kasvien siementämistä, hukkaviljan väheneminen ja säilörehun varastoinnin paraneminen ovat tärkeimpiä syitä varpusten ravintopulaan ja sitä kautta taantumiseen Britannian maaseudulla (Summers-Smith 2003). Myös maaseudun rakennusten korjaaminen ja uusien rakennusten rakentaminen ovat vähentäneet varpuselle sopivien pesäkolojen määrää (Chamberlain ym. 2007). Kaupunkiympäristöissä varpusen taantuminen on jatkunut pidempään kuin maaseudulla, ja sen syyt ovat epäselvempiä (Lehikoinen ja Väisänen 2013). Lisääntynyt saalistuspaine varpushaukkojen (Seress ym. 2011) tai kissojen (Sims ym. 2008) toimesta on mahdollinen osasy syy varpusen taantumiseen kaupungeissa Britanniassa. Saalistuspaineen kasvun voi vähentää varpusen paikallispopulaatioita huomattavasti, koska varpuset eivät liiku pitkiä matkoja (Hole ym. 2002). Britanniassa myös puutarhallisten rakennusten suhteellisen määrän väheneminen kaupungeissa verrattuna puutarhattomiin rakennuksiin vähentää varpusen määriä kaupungeissa (Chamberlain ym. 2007). Elintason nousun myötä kaupunkien rakennuksia on korjattu ja uusia rakennettu vanhojen tilalle (Shaw ym. 2008), mikä on vähentänyt varpusille sopivien pesäkolojen määrää (Wilkinson 2006). Kotimaisten pensaiden korvaaminen vieraslajeilla varakkaammilla asuinalueilla (Shaw 2008), lisääntyneet liikennepäästöt sekä hyönteismyrkkyjen käyttö (Summers-Smith 2003) ovat vähentäneet varpusten poikasten ruokkimiseen käyttämän hyönteisravinnon määrää Britanniassa (Wilkinson 2006).

Tutkimukseni tarkoituksena oli selvittää miten suojapaikat, ravinnonsaanti, kilpailu ja ihmistiheys vaikuttavat varpusen esiintymiseen taajama-alueilla talvella. Tutkimukseni hypoteesi oli, että varpusten määrä on sitä suurempi mitä enemmän pensasaitoja alueella on, koska ne tarjoavat varpusille suojapaikkoja (Wilkinson 2006) saalistajilta, kuten varpushaukoilta ja kissoilta (von Post ym. 2013). Hypoteesini oli myös, että varpusmäärät ovat sitä suurempia mitä enemmän ruokintoja alueella on, koska ravinnonsaanti on talvella ratkaiseva tekijä selviytymisen kannalta (Desrochers ym. 1988) ja ruokinnoilla ravintoa on helposti saatavilla. Hypoteesini oli, että varpusten ja pikkuarpusen (*Passer montanus*) määrät korreloisivat positiivisesti, koska pikkuarpuset esiintyvät usein sekaparvissa

varpusten kanssa (Valkama ym. 2011), hyödyntävät ruokintoja talvella varpusen tapaan sekä etsivät suojaa yhteisiltä saalistajilta pensasaidoista (von Post ym. 2013). Mahdollinen kilpailu ravinnosta parina viime vuosikymmenenä selvästi runsastuneen pikkuvarpuskannan (Valkama ym. 2011) kanssa on saattanut myös vaikuttaa varpusen esiintymiseen taajamissa. Jos ruokintapaikalla on riittävästi ruokaa, ravinnosta ei syntyne kilpailua ja lajien esiintyminen lienee positiivisesti riippuvaista. Myös varpusen ja pikkuvarpusen erilaiset pesintävaatimukset (von Post ja Smith 2014) vaikuttavat niiden yhteisesiintymiseen. Pikkuvarpunen ei viihdy kaikkein urbaaneimmissa ympäristöissä (Zhang ja Zheng 2010). Varpusen esiintymisen on sen sijaan todettu korreloivan positiivisesti ihmistiheyden kanssa (Jokimäki ja Suhonen 1998). Talviaikaisten kerääntymispaikkojen ominaisuudet antavat myös tärkeää tietoa taantuneen varpusen (Valkama ym. 2011) suojelua varten.

## **2 MENETELMÄT**

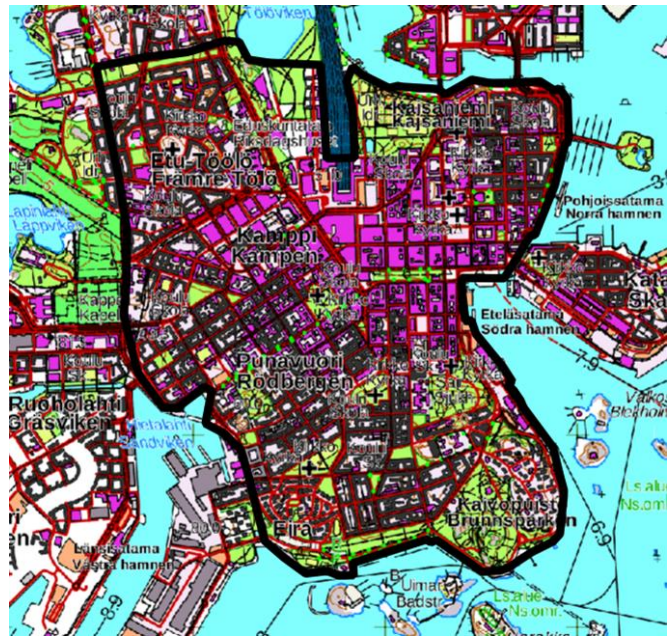
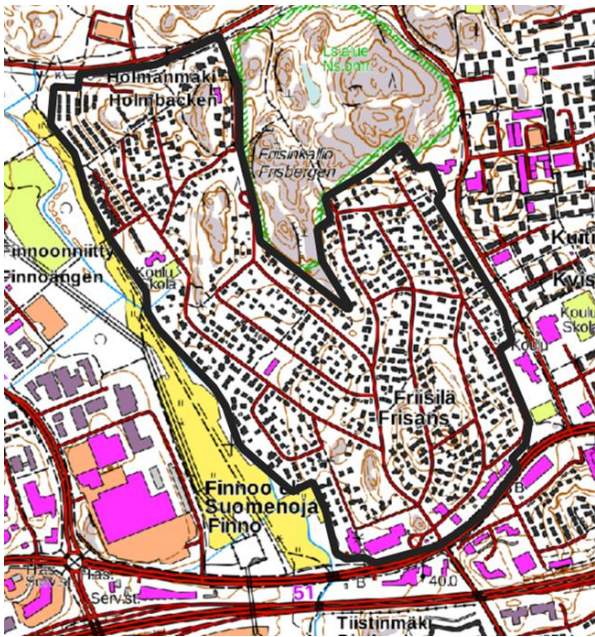
### **2.1 Tutkimuslajit**

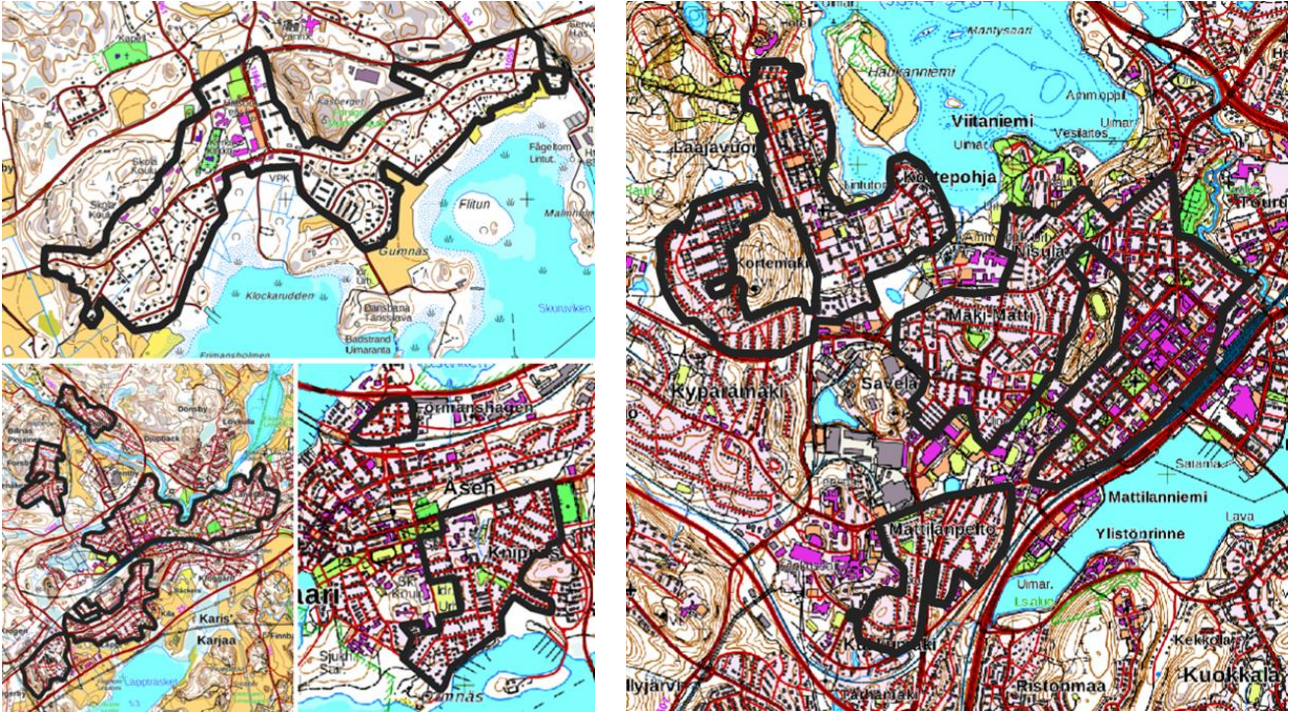
Varpunen on luokiteltu kannan nopean vähenemisen takia erittäin uhanalaiseksi (Hyvärinen ym. 2019). Se on paikkalintu, joka esiintyy koko Suomessa kaupungeissa sekä maaseudulla, kuten karjatiloiilla (Valkama ym. 2011). Varpusen parimäärän arvioidaan olevan Suomessa noin 220000 (Lehikoinen ym. 2018) ja sen kanta laski vuosien 1975 ja 2017 välillä noin 70 % (Väisänen ym. 2017).

Pikkuvarpusen kanta luokitellaan elinvoimaiseksi (Hyvärinen ym. 2019) Laji esiintyy varpusen tapaan ihmisasutusten läheisyydessä. Se viihtyy esimerkiksi taajamissa ja viljelysmailla, mutta varpusesta poiketen harvemmin kaikkein urbaaneimmissa paikoissa (Valkama ym. 2011). Pikkuvarpusen parimäärän arvioidaan olevan Suomessa noin 320000 (Lehikoinen ym. 2018) ja sen kanta kahdeksankertaistui vuosien 2004 ja 2017 välillä (Väisänen ym. 2017). Pikkuvarpunen ei ole varpusen tapaan riippuvainen rakennusten koloista, vaan se on pesäkolonsa suhteen joustavampi (von Post ja Smith 2014) pesien muun muassa linnunpöntöissä ja sähkötolpissa (Valkama ym. 2011).

## 2.2. Tutkimuksen kulku

Tutkimusalueet sijaitsevat Espoossa, Helsingissä, Jyväskylässä ja Raaseporissa (Kuva 1). Tutkimusalueet ovat kaupunginosia, jotka rajautuvat isojen katujen tai viheralueiden mukaan. Niiden joukossa on asutukseltaan erilaisia alueita ydinkeskustan kerrostaloalueista omakotitaajamiin. Lisäksi jokaisella tutkimusalueella tiedetään esiintyvän varpusia. Espoon tutkimusalue sijaitsee Friisilässä. Helsingin tutkimusalueeseen kuuluvat Eiran, Etu-Töölön, Kaartinkaupungin, Kaivopuiston, Kampin, Kluuvin, Kruununhaan, Punavuoren ja Ullanlinnan kaupunginosat. Jyväskylän tutkimusalueet sijaitsevat Harjun, Keskustan, Kortepohjan, Kukkumäen, Kypärämäen, Mattilanpellon, Mäki-Matin, Nisulan, Puistolän ja Savelan kaupunginosien alueilla. Raaseporin tutkimusalueet sijaitsevat Karjaan, Pohjan ja Tammisaaren keskustojen taajamissa.





Kuva 1. Tutkimusalueet rajattuina (Maanmittauslaitos 2021). Ylhäältä alas ja vasemmalta oikealle: Espoo, Helsinki, Raasepori (Pohja, Karjaa, Tammisaari) ja Jyväskylä.

Jokainen tutkimusalue laskettiin kokonaan saman päivän aikana, jotta varpusten mahdollinen siirtyminen ei vaikuttaisi laskennan tuloksiin. Laskennat tehtiin talven 2019–2020 joulukuun puolivälin ja tammikuun lopun välisenä aikana, jolloin varpuset ovat varmimmin talvehtimispaikoillaan. Espoon ja Helsingin laskennat teki Alekski Lehikoisen tutkimusryhmä. Tutkielman kirjoittaja laski Jyväskylän tutkimusalueet ja Raaseporin laskennoissa häntä avustivat Raaseporin lintuharrastajien Lullulan jäsenet. Tutkimusalueet kartoitettiin kävellen, kulkemalla kaikki alueen tiet ja kadut läpi. Alueilta laskettiin kaikki varpuset ja pikkuvarpuset kiikaria apuna käyttäen ja havainnot merkittiin Maanmittauslaitoksen maastokartalle. Varpuset merkittiin sukupuolien mukaan eriteltyinä. Kaikki vähintään 40 cm leveät ja 50 cm korkeat pensasaidat piirrettiin mahdollisimman tarkasti kartalle. Myös ruokintapaikat, joissa oli varpusille sopivaa ravintoa, kuten auringonkukansiemeniä tai kauraa, merkittiin kartalle. Merkinnät tehtiin mahdollisimman tarkasti, jotta aineisto oli laskennan jälkeen siirrettävissä paikkatieto-ohjelmaan.

### 2.3. Tilastollinen aineiston käsittely

Aineisto digitoitiin QGIS-paikkatieto-ohjelman versiossa 3.10.1-A Coruña (QGIS Development Team 2019) Maanmittauslaitoksen maastokartalle. Varpus- ja pikkuvarpushavainnot sekä ruokinnat tallennettiin kartalle pistemuuttujina ja pensasaidat vektorimuuttujina. Varpusten ja pikkuvarpusten lukumäärät sekä varpusten sukupuolijakaumat tallennettiin jokaisesta havaintopisteestä attribuuttitauluun. Selvittääkseni miten varpuset olivat sijoittuneet suhteessa pikkuvarpusiin, pensasaitoihin ja ruokintapaikkoihin, jokaisen varpushavaintopisteen ympäriltä laskettiin 100 m säteellä pikkuvarpusten ja ruokintojen lukumäärät sekä pensasaitojen yhteispituus. Kaikilta tutkimusalueilta arvottiin varpushavaintoja vastaava määrä satunnaispisteitä, joita tarkasteltiin varpushavaintopisteiden tavoin. Näin selvitettiin, missä varpusia ei ollut, eli saatiin tilastomallinnuksessa tarvittavia varpusen nolla-arvoja. Sen jälkeen satunnaispisteiden ja varpushavaintopisteiden tuloksia verrattiin keskenään. Koska asutuksen määrän odotettiin vaikuttavan varpusten esiintymiseen, myös ihmistiheyttä tarkasteltiin jokaisen havaintopisteen osalta. Ihmistiheystiedot (2019) hankittiin Paituli-paikkatietopalvelusta 1 km x 1 km väestöruutuaineistona (ladattu 8.2.2021, <https://paituli.csc.fi/download.html>)

Aineiston tilastollinen käsittely tehtiin R-tilasto-ohjelman versiolla 4.0.4 (R Core Team 2021). Tilastomallinnuksessa käytettiin yleistettyjä lineaarisia sekamalleja (Generalized linear mixed models, GLMM), jossa varpusrunsautta selitettiin havaintopisteen säteen sisällä olevien ruokintojen, pikkuvarpusten ja pensasaitojen runsaudella sekä alueen osa-alueen ihmistiheydellä. Muita selittäviä muuttujia olivat ihmistiheyden ja ruokintojen interaktio sekä ihmistiheyden ja pensasaitojen interaktio. Ennen analyysyjä selittävien muuttujien osalta selvitettiin ovatko ne voimakkaasti korreloituneita keskenään (raja-arvo 0,5) (Booth ym. 1994). Satunnaismuuttujana oli tutkimusalueen kunta, koska kohteet ovat maantieteellisesti eri paikoilla, ja saman kunnan alueelta tehdyt havainnot eivät ole toisistaan riippumattomia. Malleissa käytettiin negatiivisesti binomijakautunutta virhejakaumaa, joka huomioi aineiston mahdollista ylidispersaalia. Koostin eri selittävästä muuttujista yhteensä kuusi erilaista mallivaihtoehtoa yksinkertaisesta monimutkaiseen. Malleista valittiin se, joka selitti parhaiten varpusten esiintymistä. Mallien ennustevirheen

suhteellista laatua arvioitiin Akaiken informaatiokriteerin (AIC) avulla (raja-arvo 2) (Burnham ja Anderson 2004). Paras malli oli tarpeeksi monimutkainen, jotta sen käyttämisessä ei hävinnyt liikaa tietoa mutta toisaalta riittävän yksinkertainen.

Tein pikkuvarpuselle samanlaiset analyysit, joissa pikkuvarpusten runsautta selitettiin vastaavilla muuttujilla ilman varpusen runsautta.

### 3 TULOKSET

Yleistetyistä lineaarisista sekamalleista (Taulukko 1) parhaiten varpusten esiintymistä kuvasi malli 5, joka sisälsi selittävinä muuttujina pikkuvarpusten määrän, ruokintojen määrän, pensasaitojen pituuden, ihmistiheyden, ihmistiheyden ja ruokintojen interaktion sekä ihmistiheyden ja pensasaitojen interaktion (Taulukko 2). Ero parhaan ja toiseksi parhaan mallin Akaiken informaatiokriteerissä oli 1,60 (Taulukko 1). Koska toiseksi parhain malli oli monimutkaisempi kuin paras malli, voidaan toiseksi parhaan mallin ylimääräistä muuttujaa pitää niin sanottuna epäinformatiivisena muuttujana ja tarkastella vain parasta mallia (Arnold 2010) (Taulukko 1).

Taulukko 1. Varpusen (*Passer domesticus*) esiintymistä selittävät lineaariset sekamallit paremmuusjärjestyksessä AICc:n mukaan. Taulukossa on esitetty jokaisen mallin numero (No.), Akaiken informaatiokriteeri (AICc), AICc-ero ( $\Delta AICc$ ), AIC-paino ( $w$ ), kiinteiden muuttujien selitysaste ( $R^2m$ ) ja kiinteiden ja satunnaismuuttujien selitysaste ( $R^2c$ ). Taulukossa on esitetty mallien sisältämät selvittävät muuttujat pikkuvarpusten määrä (pv), ruokintojen määrä (ruo), pensasaitojen pituus (pen), ihmistiheys (ihm), ruokintojen ja ihmistiheyden interaktio (ruo x ihm), pensasaitojen ja ihmistiheyden interaktio (pen x ihm) sekä pikkuvarpusten ja ihmistiheyden interaktio (pv x ihm).

Malli	No.	AICc	$\Delta AICc$	$w$	$R^2m$	$R^2c$
pv + ruo + pen + ihm + ruo x ihm + pen x ihm	5	2663,9	0	0,684	0,550	0,550
pv + ruo + pen + ihm + ruo x ihm + pen x ihm + pv x ihm.	6	2665,5	1,60	0,307	0,551	0,551

pv + ruo + pen + ihm + pen x ihm	4	2673, 5	9,62	0,006	0,513	0,513
pv + ruo + pen + ihm + ruo x ihm	3	2674, 4	10,52	0,004	0,433	0,481
pv + ruo + pen + ihm	2	2688, 6	24,77	0	0,341	0,490
nolla	1	2718, 2	54,30	0	0	0,028

Taulukko 2. Parhaiten varpusten runsauksia selittävän mallin muuttujien kertoimet (Est.), keskivirheet (Std.), testisuureet (z-arvo) ja P-arvot.

Muuttuja	Est.	Std.	z-arvo	P-arvo
Vakiotermi	0,964	0,073	13,162	<0,001
Pikkuvarpusten määrä	0,032	0,021	1,511	0,131
Ruokintojen määrä	0,458	0,097	4,724	<0,001
Pensasaitojen pituus	0,176	0,040	4,429	<0,001
Ihmistiheys	0,005	0,118	0,041	0,967
Ihmistiheys x ruokintojen määrä	0,278	0,080	3,489	<0,001
Ihmistiheys x pensasaitojen pituus	0,249	0,070	3,572	<0,001

Parhaassa mallissa merkitseviä muuttujia olivat ruokintojen määrä, pensasaitojen pituus, ihmistiheyden ja ruokintojen interaktio sekä ihmistiheyden ja pensasaitojen interaktio (Taulukko 2). Pikkuvarpusten määrä ja ihmistiheys eivät olleet merkitseviä muuttujia (Taulukko 2).

Ruokintojen määrän estimaatti oli positiivinen eli mitä enemmän ruokintoja oli alueella, sitä enemmän oli varpusia. Ihmistiheyden ja ruokintojen interaktion estimaatti oli myös positiivinen. Suurimmat varpushavaintomäärät sijaitsivat siis suuremman ihmistiheyden alueilla, jossa oli runsaasti ruokintoja verrattuna alueille, jossa oli alhainen ihmistiheys tai vähän ruokintoja.

Pensasaitojen pituuden estimaatti oli myös positiivinen eli varpusrunsaudet kasvoivat mitä enemmän alueella oli pensasaitoja. Ihmistiheyden ja pensasaitojen pituuden interaktion estimaatti oli myös positiivinen. Varpusmäärät olivat korkeampia suuremman ihmistiheyden alueilla, joissa oli runsaasti pensasaitoja kuin pienemmän ihmistiheyden alueilla tai alueilla, jossa oli vähän pensasaitoja.

Pikkuvarpusten määrän kerroin oli positiivinen, mutta se ei ollut merkitsevä. Varpusten määrä ei siis merkitsevästi kasvanut pikkuvarpusten määrän kasvaessa.

Pikkuvarpusen esiintymistä parhaiten kuvasi malli 2 (Taulukko 3), joka sisälsi selvittävinä muuttujina ruokintojen määrän, pensasaitojen pituuden ja ihmistiheyden (Taulukko 4). Ero parhaan ja toiseksi parhaan mallin Akaiken informaatiokriteerissä oli 1,21 (Taulukko 3). Koska toiseksi parhain malli oli monimutkaisempi kuin paras malli, voidaan toiseksi parhaan mallin ylimääräistä muuttujaa pitää niin sanottuna epäinformatiivisena muuttujana ja tarkastella vain parasta mallia (Arnold 2010) (Taulukko 3). Ero kolmanneksi parhaimpaan malliin oli yli 2 AICc-yksikköä, minkä takia tarkastelin vain parasta mallia.

Taulukko 3. Pikkuvarpusen (*Passer montanus*) esiintymistä selittävät lineaariset sekamallit paremmuusjärjestyksessä. Taulukossa on esitetty jokaisen mallin numero (No.), Akaiken informaatiokriteeri (AICc), AICc-ero ( $\Delta$ AICc), AIC-paino ( $w$ ), kiinteiden muuttujien selitysaste ( $R^2_m$ ) ja kiinteiden ja satunnaismuuttujien selitysaste ( $R^2_c$ ). Taulukossa on esitetty mallien sisältämät selvittävät muuttujat ruokintojen määrä (ruo), pensasaitojen pituus (pen), ihmistiheys (ihm), ruokintojen ja ihmistiheyden interaktio (ruo x ihm) sekä pensasaitojen ja ihmistiheyden interaktio (pen x ihm).

Malli	No.	AICc	$\Delta$ AICc	$w$	$R^2$	$R^2_c$
ruo + pen + ihm	2	1065,9	0	0,475	0,635	0,864



ruo + pen + ihm + ruo x ihm	3	1067, 1	1,21	0,259	0,645	0,869
ruo + pen + ihm + pen x ihm	4	1068, 0	2,04	1,171	0,634	0,863
ruo + pen + ihm + ruo x ihm + pen x ihm	5	1069, 2	3,23	0,094	0,643	0,868
nolla	1	1117, 7	51,72	0	0	0,951

Taulukko 4. Parhaiten pikkuvarpusten runsauksia selittävän mallin muuttujien kertoimet (Est.), keskiarvot (Std.), testisuureet (z-arvo) ja P-arvot.

Muuttuja	Est.	Std.	z-arvo	P-arvo
Vakiotermi	-0,849	0,43	1,972	0,049
Ruokintojen määrä	0,387	0,126	3,057	0,002
Pensasaitojen pituus	0,236	0,094	2,515	0,012
Ihmistiheys	-1,124	0,227	4,933	<0,001
Ihmistiheys x ruokintojen määrä	0,033	0,075	0,442	0,659
Ihmistiheys x pensasaitojen pituus	-0,002	0,046	0,050	0,960

Parhaassa mallissa merkitseviä muuttujia olivat ruokintojen määrä, pensasaitojen pituus ja ihmistiheys (Taulukko 4). Ihmistiheyden ja ruokintojen interaktio sekä ihmistiheyden ja pensasaitojen interaktio eivät olleet merkitseviä muuttujia (Taulukko 4).

Ruokintojen määrän estimaatti oli positiivinen eli mitä enemmän ruokintoja oli alueella, sitä enemmän oli pikkuvarpusia. Pensasaitojen pituuden estimaatti oli myös positiivinen eli pikkuvarpusmäärät kasvoivat sitä enemmän, mitä enemmän alueella oli pensasaitoja.

Ihmistiheyden estimaatti oli negatiivinen. Pikkuvarpusrunsaudet vähenivät sitä enemmän mitä suurempi ihmistiheys alueella oli.

## 4 TULOSTEN TARKASTELU JA JOHTOPÄÄTÖKSET

### 4.1. Varpusen esiintyminen

Tutkimukseni varpusmäärät olivat sitä suurempia, mitä enemmän ruokintoja alueella oli, ja tukivat siten hypoteesiani, jonka mukaan varpuset ovat kerääntyneet talvella lähelle ruokintoja, joilta ne saavat helposti ravintoa. Tulos on samansuuntainen aiempien tutkimusten mukaan, joiden perusteella linnut kerääntyvät talvella ruokinnoille (Savard ym. 2000, Parsons ym. 2006). Lintutiheyksien on tutkittu Suomessa korreloivan positiivisesti ruokintojen määrän kanssa (Jokimäki ym. 2002). Tutkimukseni mukaan varpusmäärät olivat korkeampia suuremman ihmistiheyden alueilla, joissa oli runsaasti ruokintoja kuin pienemmän ihmistiheyden alueilla, joissa oli saman verran ruokintoja. Jokimäen ym. (2002) mukaan omakotitaloalueilla on enemmän ruokintoja kuin kerrostaloalueilla. Varpusmäärät ovat siis korkeampia suuremman ihmistiheyden kerrostaloalueilla, joissa on vähemmän ruokintoja. Koska talviruokinnat ovat tärkeitä lintujen seuraavan vuoden pesimämenestykselle (Robb ym. 2008), urbaaneimpien ympäristöjen ruokintojen vähyydellä saattaa olla vaikutusta varpusen vähenemiseen kaupungeissa.

Tutkimukseni varpusmäärät olivat sitä suurempia, mitä enemmän pensasaitoja alueella oli, ja tukivat siten hypoteesiani, jonka mukaan varpuset ovat kerääntyneet talvella lähelle pensasaitoja välttääkseen petoja. Myös aiemmissä tutkimuksissa on havaittu, että varpuset etsivät suojaa pensasaidoista (Wilkinson 2006) muun muassa kissoilta ja varpushaukoilta (von Post ym. 2013). Pensasaidat mahdollistavat turvallisen siirtymisen (Hinsley ja Bellamy 2000) esimerkiksi ruokinta- ja lepopaikkojen välillä. Varpuset voivat säästää talvella energiaa valitsemalla suojapaikoikseen pensasaitoja, jotka sijaitsevat niiden ruokailupaikkojen lähellä (Lack 1988). Pensasaitojen määrän on tutkittu korreloivan positiivisesti varpusrunsauksien kanssa (Summers-Smith 2003, Wilkinson 2006).

Tutkimukseni mukaan varpusmäärät olivat korkeampia suuremman ihmistiheyden alueella, jossa oli pensasaitoja kuin pienemmän ihmistiheyden alueella, jossa oli vastaava määrä pensasaitoja. Kaupungeissa elintason nousu on aiheuttanut piha-alueiden päällystämistä ja siistimistä (Lorna ym. 2008), jotka ovat heikentäneet niiden laatua elinympäristönä (Pauleit ym. 2005) varpuselle. Koska varpusten määrät ovat suuremman ihmistiheyden kaupunkialueilla korkeimpia, niiden piha- ja puistoalueiden siistimisessä olisi hyvä ottaa huomioon varpuselle tärkeiden pensasaitojen säästäminen.

Tutkimukseni varpusmäärät eivät olleet sitä suurempia, mitä enemmän pikkuvarpusia alueella oli, ja poikkesi siten hypoteesistani, jonka mukaan varpusen ja pikkuvarpusen esiintyminen olisi positiivisesti riippuvaista pensasaitojen ja ruokintojen hyödyntämisen takia. Vepsäläinen ym. (2005) havaitsivat kuitenkin, että taajama-alueilla varpusen ja pikkuvarpusen esiintyminen oli positiivisesti riippuvaista. Se johtui lajien samanlaisesta elinympäristöjen hyödyntämisestä (Vepsäläinen ym. 2005). Se, että tutkimuksessani ei havaittu positiivista korrelaatiota varpusten ja pikkuvarpusten määrän välillä, saattoi johtua siitä, että pikkuvarpuset eivät viihdy kaikkein urbaaneimmissa ympäristöissä (Zhang ja Zheng 2010), kuten kaupunkien keskustoissa, joista varpuset kuitenkin löytävät pesimäpaikkoja (Summers-Smith 2003). Laskenta-alueista huomattava osa sijaitti kaupunkien keskustoissa, joissa pikkuvarpusen esiintyminen ei ole niin tavallista. Varpusen paikallisen häviämrisriskin on tutkittu olevan pienempi, jos pikkuvarpusia esiintyy samalla alueella (Vepsäläinen ym. 2005). Se voisi viitata siihen, että varpusella menee paremmin alueilla, joissa ihmistiheydet ovat kaupunkien keskustoja pienempiä. Pienemmän ihmistiheyden alueella ympäristön siistiminen on usein vähäisempää (Lorna ym. 2008) ja ruokintoja on enemmän (Jokimäki ym. 2002) kuin kaupunkien keskustoissa. Pikkuvarpusten runsastuminen ei siis ole todennäköinen syy varpusen taantumiselle kaupungeissa, mutta niiden esiintyminen saattaa kertoa, että alue soveltuu myös varpusille. Mikäli jonkinasteista ravintokilpailua esiintyy, se on todennäköisintä alhaisempien ihmistiheyksien taajamissa.

Tutkimuksessani sain selville, että varpusten määrä kasvoi ihmistiheyden kasvaessa, mikäli alueella oli runsaasti pensasaitoja tai ruokintoja. Varpusrunsauksien on tutkittu kuitenkin

korreloivan positiivisesti ihmistiheyden kanssa (Jokimäki ja Suhonen 1998, Chamberlain ym. 2007). Varpusten määrät ovat Iso-Britannian kaupungeissa suurempia alueilla, joissa on puutarhoja (Chamberlain ym. 2007). Liiallinen pihojen päällystämisen (Pauleit ym. 2005) ja kasvillisuuden siistiminen (Hinsley ja Bellamy 2000) vievät varpusilta ruokailu- ja suojapaikkoja pois, jolloin ne eivät pärjää enää kaikkein urbaaneimmissa elinympäristöissä, vaikka pesäpaikkoja olisikin vielä rakennuksissa jäljellä. Rakennusten kunnostaminen ja uusien rakentaminen vaikeuttaa myös varpusen pesäpaikan löytämistä (Lorna ym. 2008). Varpunen on paikkalintu, joka ei siirry pitkiä matkoja (Hole ym. 2002). Suomessa varpusen populaatiot ovat eriytyneitä, mutta tasaisten pinnanmuotojen mahdollistama populaatioiden välinen geenivirta on pitänyt geneettisen muuntelun vakaana (Kekkonen 2011). Taantuminen voi kuitenkin vähentää muuntelua varpusen populaatioissa, minkä takia sen urbaaneja populaatioita pitäisi suojella, jotta ne pysyisivät elinvoimaisina.

#### **4.2. Pikkuvarpusen esiintyminen**

Pikkuvarpusmäärät korreloivat positiivisesti ruokintojen määrän kanssa. Tämä oli odotettua, sillä ne hyödyntävät ruokintoja talvella varpusen tavoin. Pikkuvarpusia esiintyi myös sitä runsaammin, mitä enemmän pensasaitoja oli. Ne hakevat turvaa pensasaidoista samoilta pedoilta kuin varpusetkin. Rakennusten määrällä on tutkittu olevan positiivinen yhteys pikkuvarpusruunsauksiin (Vepsäläinen ym. 2005). Kuitenkaan ihmistiheydellä ei tutkimukseni mukaan ollut positiivista, vaan negatiivinen yhteys pikkuvarpusen määrään. Kun otetaan huomioon, että omakotitaloalueella on todennäköisesti enemmän rakennuksia ja sitä kautta myös ruokintoja (Jokimäki ym. 2002) kuin kerrostaloalueella, niin voidaan päätellä, että pikkuvarpuset viihtyvät puoliurbaaneilla alueilla, joissa on paljon ruokintoja, puutarhoja ja pesäpaikkoja. Pikkuvarpusen määrä ei varpusen tavoin noussut pienemmän ihmistiheyden alueelta suuremman ihmistiheyden alueelle, vaikka alueella olisi ollut vastaava määrä pensasaitoja tai ruokintoja. Tämäkin viittaa siihen, että pikkuvarpuset eivät viihdy niin urbaaneilla alueilla kuin varpunen (Zhang ja Zheng 2010).

### 4.3. Johtopäätökset

Varpunen on vähentynyt kaupungeissa, mutta varmaa syytä sille ei tiedetä. On todennäköistä, että vähenemiseen ovat vaikuttaneet monet syyt (Summers-Smith 2003). Kaupunkien laatu elinympäristönä on varpusen kannalta jatkuvasti heikentynyt pesä- ja suojapaikkojen sekä ravinnon vähenemisen takia. Varpuset kestävät siis entistä huonommin kaupunkien olosuhteita eikä niille löydy kaupungeista enää riittävästi resursseja. Varpuset kerääntyvät talvella kaupungeissa lähelle pensasaitoja ja ruokintoja, koska niiden ympäristö vastaa varpusen ekolokeron vaatimuksia kaupungeissa parhaiten. Talvi on niiden selviytymisen kannalta hankalaa aikaa, koska ravintoa on vähän. Varpunen ei vaikuta kuitenkaan kärsivän yhteiselmästä pikkuvarpusen kanssa vaan ne esiintyvät sopivilla alueilla usein sekaparvissa. Varpusen vähenemistä kaupungeissa voisi mahdollisesti estää pensasaitojen ja muun kasvillisuuden säästämällä sekä talviruokintojen lisäämisellä, koska rottaongelmat ovat vähentäneet ruokintojen määrää kaupungeissa (Lehikoinen A., julkaisematon). Myös pesäkolojen jättäminen vanhoihin rakennuksiin olisi varpusen kannalta tärkeää. Varpuset esiintyvät talvella siellä missä niillä on riittävästi ravintoa ja tarpeeksi suojapaikkoja. Kaupunkien elintason nousun aiheuttamat maankäytön muutokset ovat kuitenkin vieneet niiltä ruokailu- ja suojapaikkoja, mitkä ovat mahdollisesti vaikuttaneet sen vähenemiseen.

## KIITOKSET

Kiitos työn ohjaajille Aleksille Lehikoiselle (Helsingin yliopisto) ja Atte Komoselle (Jyväskylän yliopisto). Kiitos Helsingin ja Espoon varpuslaskennat hoitaneelle Aleksille Lehikoisen tutkimusryhmälle sekä Raaseporin laskennoissa apuna toimineille Raaseporin lintuharrastajien Lullulan jäsenille. Kiitos myös Sirke Piiraiselle avusta QGIS-paikkatieto-ohjelman käytössä.

## KIRJALLISUUS

- Arnold T. 2010. Uninformative Parameters and Model Selection Using Akaike's Information Criterion. *Journal of Wildlife Management* 74: 1175–1178.
- Baker P., Bentley A., Ansell R., Harris S. 2005. Impact of predation by domestic cats *Felis catus* in an urban area. *Mammal Review* 35: 302–312.
- Bennett A., Radford J., Haslem A. 2006. Properties of land mosaics: Implications for nature conservation in agricultural environments. *Biological Conservation* 133: 250–264.
- Booth G., Niccolucci M., Schuster E. 1994. Identifying proxy sets in multiple linear-regression - an aid to better coefficient interpretation. Usda Forest Service Intermountain Research Station Research Paper, 1–13.
- Brommer J., Kekkonen J., Wikström M. 2014. Using heterozygosity–fitness correlations to study inbreeding depression in an isolated population of white-tailed deer founded by few individuals. *Ecology and Evolution* 5: 357–367.
- Burnham K., Anderson D. 2004. Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods and Research* 33: 261–304.
- Chamberlain D., Toms M., Cleary-McHarg R., Banks A. 2007. House sparrow (*Passer domesticus*) habitat use in urbanized landscapes. *Journal of Ornithology* 148: 453–462.
- Colwell R., Fuentes E. 1975. Experimental studies of the niche. *Annual Review of ecology, Evolution and Systematics* 6: 281–310.
- Creel S., Schuette P., Christianson D. 2014. Effects of predation risk on group size, vigilance, and foraging behavior in an African ungulate community. *Behavioral Ecology* 25: 773–784.
- Delaugerre M., Grita F., Lo Cascio P., Ouni R. 2012. Lizards and Eleonora's Falcon (*Falco eleonora* Gené, 1839), a Mediterranean micro-insular commensalism. *Biodiversity Journal* 3: 3–12.
- Desrochers A., Hannon S., Nordin K. 1988. Winter Survival and Territory Acquisition in a Northern Population of Black-Capped Chickadees. *The Auk* 105: 727–736.
- Eberhart-Phillips L., Colwell M. 2014. Conservation challenges of a sink: the viability of an isolated population of the Snowy Plover. *Bird Conservation International* 24: 327–341.
- Fuller R., Warren P., Armsworth P., Barbosa O., Gaston K. 2008. Garden bird feeding predicts the structure of urban avian assemblages. *Diversity and Distributions* 14: 131–137.
- Graham I., Lambin X. 2002. The impact of weasel predation on cyclic field-vole survival: the specialist predator hypothesis contradicted. *Journal of Animal Ecology* 71: 946–956.

- Harrisson K., Pavlova A., Amos J., Takeuchi N., Lill A., Radford J. 2012. Fine-scale effects of habitat loss and fragmentation despite large-scale gene flow for some regionally declining woodland bird species. *Landscape Ecology* 27: 813–827.
- Hinsley S., Bellamy P. 2000. The influence of hedge structure, management and landscape context on the value of hedgerows to birds: A review. *Journal of Environmental Management* 60: 33–49.
- Hole D., Whittingham M., Bradbury R., Anderson G., Lee P. 2002. Widespread local house-sparrow extinctions. *Nature* 418: 931–932.
- Hyvärinen E., Juslén A., Kemppainen E., Uddström A., Liukko U.-M. (toim.) 2019. *Suomen lajien uhanalaisuus – Punainen kirja 2019*. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus. Helsinki.
- Jędrzejewski W., Jędrzejewska B., Okarma H., Ruprecht A. 1992. Wolf predation and snow cover as mortality factors in the ungulate community of the Białowieża National Park, Poland. *Oecologia* 90: 27–36.
- Jokimäki J., Clergeau P., Kaisanlahti-Jokimäki M. 2002. Winter bird communities in urban habitats: a comparative study between central and northern Europe. *Journal of Biogeography* 29: 69–79.
- Jokimäki J., Suhonen J. 1998. Distribution and habitat selection of wintering birds in urban environments. *Landscape and Urban Planning* 39: 253–263.
- Jones D., Reynolds S. 2008. Feeding birds in our towns and cities: a global research opportunity. *Journal of Avian Biology* 39: 265–271.
- Kawakami K., Mizusawa L., Higuchi H. 2008. Re-established mutualism in a seed-dispersal system consisting of native and introduced birds and plants on the Bonin Islands, Japan. *Ecological Research* 24: 741–748.
- Keiser C., Sheeks L., Mondor E. 2013. The effect of microhabitat feeding site selection on aphid foraging and predation risk. *Arthropod-Plant Interactions* 7: 633–641.
- Kekkonen J. 2011. *Evolutionary and conservation biology of the Finnish house sparrow*. Yliopistopaino, Helsinki.
- Keller I., Largiadér C. 2003. Recent habitat fragmentation caused by major roads leads to reduction of gene flow and loss of genetic variability in ground beetles. *The Royal Society* 270: 417–423.
- Komonen A. 2017. Elinympäristön käsite teoriassa ja käytännössä – selvyyttä sekavuuteen. *Luonnon Tutkija* 2: 74–79.
- Kontogeorgos I., Kiamos N., Montiel-Ruiz P., Georgopoulou E., Mylonas M., Xirouchakis S. 2019. Feeding ecology and prey selection by wintering Long-eared Owls *Asio otus* in Mediterranean agrosystems. *Ornithological Science* 18: 95–110.

- Lack P. 1987. The effects of severe hedge cutting on a breeding bird population. *Bird study* 34: 139–146.
- Lack P. 1988. Hedge intersections and breeding bird distribution in farmland. *Bird study* 35: 133–136.
- Lawton J., Bignell D., Bolton B., Bloemers G., Eggleton P., Hammond P., Hodda M., Holt R., Larsen T., Mawdsley N., Stork N., Srivastava D., Watt A. 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature* 391: 72–76.
- Lehikoinen A., Below A., Jukarainen A., Laaksonen T., Lehtiniemi T., Mikkola-Roos M., Pessa J., Rajasärkkä A., Rusanen P., Sirkiä P., Tiainen J., Valkama J. 2018. Suomen lintujen pesimäkantojen koot. *Linnut-vuosikirja* 2018: 38–45.
- Lehikoinen A., Väisänen R. 2013. Suomen talvilinnuston muutokset eri elinympäristöissä 1987-2014. *Linnut-vuosikirja* 2013: 80–95.
- Looney C., D'Amato A., Fraver S., Palik B., Frelich L. 2018. Interspecific competition limits the realized niche of *Fraxinus nigra* along a waterlogging gradient. *Canadian Journal of Forest Research* 48: 1292–1301.
- Macdonald D., Johnson P. 1995. The relationship between bird distribution and the botanical and structural characteristic of hedges. *Journal of Applied Ecology* 32: 492–505.
- MacLeod R., Barnett P., Clark J., Cresswell W. 2006. Mass-dependent predation risk as a mechanism for house sparrow declines? *Biology Letters* 2: 43–46.
- Martinez A., Robinson S. 2016. Using foraging ecology to elucidate the role of species interactions in two contrasting mixed-species flock systems in northeastern peru. *The Wilson Journal of Ornithology* 128: 378–390.
- Menges E., Hawkes C. 1998. INTERACTIVE EFFECTS OF FIRE AND MICROHABITAT ON PLANTS OF FLORIDA SCRUB. *Ecological Applications* 8: 935–946.
- Parsons H., Major R., French K. 2006. Species interactions and habitat associations of birds inhabiting urban areas of Sydney, Australia. *Austral Ecology* 31: 217–227.
- Pauleit S., Ennos R., Golding Y. Modeling the environmental impacts of urban land use and land cover change – a study in Merseyside, UK. *Landscape and Urban Planning* 71: 295–310.
- QGIS Development Team. 2019. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <https://www.qgis.org/>.
- R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>.



- Robb G., McDonald R., Chamberlain D., Reynolds S., Harrison T., Bearhop S. 2008. Winter feeding of birds increases productivity in the subsequent breeding season. *Biology Letters* 4: 220–223.
- Savard J., Clergeau P., Mennechez G. 2000. Biodiversity concepts and urban ecosystems. *Landscape and urban planning* 48: 131–142.
- Sazima C., Krajewski J., Bonaldo R., Sazima I. 2007. Nuclear-follower foraging associations of reef fishes and other animals at an oceanic archipelago. *Environmental Biology of Fishes* 80: 351–361.
- Scheel D. 1993. Watching for lions in the grass: the usefulness of scanning and its effects during hunts. *Animal Behaviour* 46: 695–704.
- Seress G., Bókony V., Heszberger J., Liker A. 2011. Response to Predation Risk in Urban and Rural House Sparrows. *Ethology* 117: 896–907.
- Shaw L., Chamberlain D., Evans M. 2008. The House Sparrow *Passer domesticus* in urban areas: reviewing a possible link between post-decline distribution and human socioeconomic status. *Journal of Ornithology* 149: 293–299.
- Sheppard C., Inger R., McDonald R., Barker S., Jackson A., Thompson F., Vitikainen E., Cant M., Marshall H. 2018. Intragroup competition predicts individual foraging specialisation in a group-living mammal. *Ecology Letters* 21: 665–673.
- Sims V., Evans K., Newson S., Tratalos J., Gaston K. 2008. Avian assemblage structure and domestic cat densities in urban environments. *Diversity and Distributions* 14: 387–389.
- Stensland E., Angerbjörn A., Berggren P. 2003. Mixed species groups in mammals. *Mammal Review* 33: 205–223.
- Summers-Smith J. 2003. The decline of the House Sparrow: a review. *British Birds* 96: 439–446.
- Svanbäck R., Bolnick D. 2006. Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *The Royal Society* 274: 839–844.
- Tylianakis J., Didham R., Bascompte J., Wardle D. 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11: 1351–1363.
- Valkama, Jari, Vepsäläinen, Ville & Lehtikoinen, Aleksis 2011: Suomen III Lintuatlas. – Luonnontieteellinen keskusmuseo ja ympäristöministeriö. <<http://atlas3.lintuatlas.fi>> (viitattu 10.12.2019) ISBN 978-952-10-6918-5.
- Veech J. 2006. A probability-based analysis of temporal and spatial co-occurrence in grassland birds. *Journal of biogeography* 33: 2145–2153.
- Vepsäläinen ym. 2005. Population increase and aspects of colonization of the Tree Sparrow *Passer montanus*, and its relationships with the House Sparrow *Passer domesticus*, in the agricultural landscapes of Southern Finland. *Ornis Fennica* 82: 117–128.

- von Post M., Smith H. 2014. Effects on rural House Sparrow and Tree sparrow populations by experimental nest-site addition. *Journal of Ornithology* 156: 231–237.
- von Post M., Stjernman M., Smith H. 2013. Effects of supplemental winter feeding on House Sparrows (*Passer domesticus*) in relation to landscape structure and farming systems in southern Sweden. *Bird study* 60: 238–246.
- Väisänen R., Lehikoinen A., Sirkiä P. 2017. Suomen pesivän maalinnuston kannanvaihtelut 1975-2017. *Linnut-vuosikirja* 2017: 16–31.
- Wharton T., Kriticos D. 2004. The fundamental and realized niche of the Monterey Pine aphid, *Essigella californica* (Essig) (Hemiptera: Aphididae): implications for managing softwood plantations in Australia. *Diversity and Distributions* 10: 253–262.
- Wilkinson N. 2006. Factors influencing the small-scale distribution of House Sparrows *Passer domesticus* in a suburban environment. *Bird Study* 53: 39–46.
- Wright S. 1979. Competition Between Insectivorous Lizards and Birds in Central Panama. *American Zoologist* 19: 1145–1156.
- Yamamichi M., Yoshida T., Sasaki A. 2011. Comparing the Effects of Rapid Evolution and Phenotypic Plasticity on Predator-Prey Dynamics. *The American Naturalist* 178: 287–304.
- Zhang S., Zheng G. 2010. Effect of urbanization on the abundance and distribution of Tree Sparrows (*Passer montanus*) in Beijing. *Chinese Birds* 1: 188–197.