

Muninta- ja kuoriutumisjärjestyksen vaikutus kirjosiepon poikasten painon kehitykseen

Ville Ojala

Pro gradu -tutkielma

Turun yliopisto
Biologian laitos
9.4.2019

Linja: Biologian opettajan tutkinto-ohjelma
Erikoistumisala: Ekologia

Laajuus: 20 op

Tarkastajat:

1:

2:

Hyväksytty:

Arvolause:

Turun yliopiston laatu järjestelmän mukaisesti tämän julkaisun alkuperäisyys on tarkastettu Turnitin OriginalityCheck-järjestelmällä

TURUN YLIOPISTO

Biologian laitos

OJALA, VILLE: Muninta- ja kuoriutumisjärjestyksen vaikutus kirjosiiepon poikasten painon kehitykseen

Pro gradu -tutkielma, 27s

Huhtikuu 2019

Turun yliopiston mukaisesti tämän julkaisun alkuperäisyys on tarkistettu Turnitin Originality Check -järjestelmällä

TIIVISTELMÄ

Monet linnut aloittavat haudonnan jo ennen kuin kaikki munat on munittu. Tämä johtaa viimeisenä munittujen munien kuoriutumiseen myöhemmin, eli kuoriutumisen asynkroniaan. Tämän tutkimuksen tarkoituksena oli selvittää, miten muninta- ja kuoriutumisjärjestys vaikuttavat kirjosiiepon (*Ficedula hypoleuca*) poikasten painon kehitykseen pesäpoikasaikana. Toissijaiseksi tavoitteeksi tutkimuksen aikana muodostui selvittää näiden tekijöiden vaikutus poikasten kuolleisuuteen. Aineisto kerättiin touko - heinäkuussa 2018 Ruissalossa, jossa sijaitsee Turun yliopiston kasvitieteellinen puutarha ja sen lähialueilla Turun yliopiston ylläpitämät linnunpöntöt. Pesimäkauden alettua linnunpönttöjä seurattiin säännöllisesti. Pönttöjä, joissa havaittiin kirjosiiepon pesän alku, seurattiin tarkemmin. Munat merkittiin numerolla munintajärjestyksen mukaisesti ja siirrettiin muninnan aikana tekopesään. Oikeasta pesästä siirretyt munat korvattiin valemunilla. Muninnan loputtua, suoritettiin kuoriutumisjärjestyksen manipulaatio seuraavana päivänä. Pesät jaettiin kolmeen kokeelliseen ryhmään seuraavanlaisesti: I) Käänteinen ryhmä, jossa kaksi ensimmäisenä munittua munaa sijoitettiin takaisin pesään päivää myöhemmin, II) Luonnontilainen ryhmä, jossa kaksi viimeisenä munittua munaa sijoitettiin takaisin pesään päivää myöhemmin, III) Synkroninen ryhmä, jossa kaikki munat sijoitettiin pesään samaan aikaan. Ensimmäisenä kuoriutuneet poikaset merkittiin nyppimällä varovasti selkäuntuvat pois. Poikaset punnittiin 5. ja 12. päivän iässä. Poikasista 12. päivään mennessä parhaiten olivat kasvaneet käänteisen ryhmän jälkimmäisinä munitut, mutta ensimmäisinä kuoriutuneet poikaset, sekä synkronisen ryhmän poikaset. Selkeästi heikoiten olivat kasvaneet käänteisen ryhmän ensimmäisinä munitut poikaset, jotka oli laitettu kuoriutumaan viimeisenä. Havaittiin, että ikä, muninta- ja kuoriutumisjärjestys sekä näiden tekijöiden yhdysvaikutus olivat merkitseviä tekijöitä poikasten painon kannalta. Myös pesyeen kuoriutumisaikaa vaikutti poikasten painoon. Tulosten perusteella aikaisempi kuoriutumisjärjestys ja myöhäisempi munintajärjestys tuovat yksilölle kilpailuedun kasvuun nähden. Luonnontilaisessa ryhmässä poikasten painojen välillä ei ollut juurikaan eroja, sillä tässä ryhmässä poikasilla oli jompikumpi etu, kuten luonnontilaisessakin pesyeessä. Tulevissa tutkimuksissa tulisikin pyrkiä selvittämään, miksi kirjosiiepot tekevät poikueen kuoriutumisesta asynkronisen, ja kuitenkin pyrkivät kompensoimaan kasvua viimeisinä kuoriutuneissa poikasissa. Syyksi tähän on arveltu esimerkiksi sitä, että pesintätilanteen muuttuessa huonommaksi, ainakin osa pesyeen yksilöistä selviytyisi hengissä.

ASIASANAT: kirjosiieppo, *Ficedula hypoleuca*, munintajärjestys, kuoriutumisjärjestys

SISÄLLYS

1. JOHDANTO	1
1.1 Aikaisempia tutkimuksia	2
1.2 Tutkimuksen tavoitteet ja hypoteesit.....	3
2. AINEISTO JA MENETELMÄT	5
2.1 Tutkimusaineisto ja -ympäristö.....	5
2.2 Pesyeiden manipulaatio.....	5
2.3 Pesyeiden seuranta ja mittaukset.....	7
2.4 Aineiston käsittely.....	8
3. TULOKSET	10
3.1 Koeryhmien keskiarvot	10
3.2 Painon kehitykseen vaikuttavat tekijät.....	11
3.3 Koeryhmien pienimmän neliösumman keskiarvot ja koeryhmien erojen väliset merkitsevyydet	13
3.4 Koeryhmien kuolleisuus	15
4. TULOSTEN TARKASTELU JA POHDINTA.....	18
4.1 Käsittelyryhmien väliset erot painon kehityksessä.....	18
4.2 Kuoriutumisjärjestyksen vaikutus painon kehitykseen.....	19
4.3 Munintajärjestyksen vaikutus painon kehitykseen.....	20
4.4 Muninta- ja kuoriutumisjärjestyksen vaikutukset kuolleisuuteen.....	22
5. YHTEENVETO.....	23
KIITOKSET	24
6. KIRJALLISUUS.....	25

1. JOHDANTO

Monet linnut aloittavat haudonnan jo ennen kuin kaikki pesyeen munat on munittu (Magrath 1990, Laaksonen 2004). Tämä johtaa poikasten kuoriutumiseen eri aikoina, eli kuoriutumisaajan asynkroniaan, joka puolestaan usein johtaa pesyeen yksilöiden välisiin koko- ja kuntoeroihin. Kuoriutumisaajan asynkroniaan arvellaan olevan monia syitä. Se voi olla vanhempien keino tuottaa jälkeläisiinsä vaihtelua hallitsevista valintaolosuhteista riippuen, keino helpottaa vanhempien työkuormaa poikasiensa kasvattamiseen, keino varautua ympäristöolosuhteiden muutokseen tai tulosta ympäristöstä tai fylogeneettisestä rajoitteesta. (Hussel 1972, Magrath 1990, Mock & Schwagmeyer 1990, Slagsvold & Lifjeld 1989.) Kuoriutumisen asynkronian on myös ajateltu olevan vanhempien keino varmistaa, että esimerkiksi huonon ravintotilanteen koittaessa, ainakin ensimmäisenä kuoriutuneet poikaset selviävät hengissä. Näin pesye ei tuhoudu kokonaan ja poikasten kuolleisuus rajoittuu asynkronian vuoksi vain pariin viimeisenä kuoriutuneeseen poikaseen. (Clark & Wilson 1981, Mock 1994, Murray 2006, Pijanowski 1992.) Viimeisiä muniä voidaan toisaalta myös pitää ylimääräisenä vakuutuksena sille, että esimerkiksi munapredaation, tai joidenkin munien kuoriutumattomuuden vuoksi poikasmäärä pysyy ns. vakiona (Konarzewski 1993).

Oli varsinainen syy mikä tahansa, niin kuoriutumisen asynkronia kuitenkin asettaa sisäruukset kilpailuasemaan toisiinsa nähden. Ensimmäisenä munituista ja siten ensimmäisenä hautomaan aloitetuista munista poikaset kuoriutuvat ensimmäisinä ja saavat oletettua kilpailuedun kasvuun muuhun pesueeseen nähden (Laaksonen 2004). Ensimmäisinä kuoriutuneet poikaset ovatkin useimmiten kooltaan hieman muuta poikuetta isompia (esim. Cotton ym. 1998, Laaksonen 2004, Rosivall ym. 2005, Stier ym. 2014). Nämä poikaset eivät kuitenkaan aina välttämättä ole poikueen hyväkuntoisimpia yksilöitä, vaikka viimeisenä kuoriutuneiden poikasten kuolleisuuden onkin havaittu olevan suurempi kuin poikueen muiden poikasten (Laaksonen 2004).

Muniin, ja sitä kautta myös poikasiin, siirtyy emolta hormoneja, joilla saattaa olla vaikutusta poikasten kasvuun ja selviytymiseen. Nämä hormonit siirtyvät munan keltuaiseen, ja onkin havaittu, että maternaalista alkuperää olevien hormonien määrät voivat vaihdella pesyeen yksilöiden välillä paljonkin. (Eising ym. 2003.) Useilla lajeilla viimeisinä munituissa munissa on havaittu olevan suurempi määrä maternaalisia androgeenejä, esimerkiksi testosteronia, verrattuna ensimmäisenä munittuihin muniin (Groot-

huis ym. 2014, Schwabl 1993). Sikiöaikaiset korkeat androgeenitasot voivat tuottaa enemmän kerjääviä ja nopeammin kasvavia poikasia. Viimeisten munien korkeammat androgeenipitoisuudet voivat johtua emon yrityksestä lisätä poikueen yksilöiden välistä vaihtelua, jolloin viimeisenä kuoriutuneet poikaset saisivat tasoittava kilpailuedun kasvuun nähden. (Groothuis ym. 2004.)

Muninta- ja kuoriutumisjärjestyksestä johtuvat poikasten väliset kokoerot ja sisaruskilpailu ovat esimerkkejä ensimmäisten elinviikkojen epäsuotuisista olosuhteista, joiden on havaittu vaikuttavan lintujen aikuisiän terveyteen ja selviytymiseen. Tällöin puhutaan viivästyneestä vaikutuksesta, joka näyttäytyy yksilön kunnossa vasta aikuisiässä. (Nettle ym. 2014, Stier ym. 2014.) Esimerkiksi suurempi poikasten paino pesästä lähdön aikana tarkoittaa tavallisesti parempaa kuntoa, ja on yhdistetty korkeampaan selviytymiseen aikuisena (esim. Linden ym. 1992).

1.1 Aikaisempia tutkimuksia

Sisarkilpailua linnuilla ja sen vaikutuksia poikasten kasvun kehitykseen on tutkittu paljon. Esimerkiksi pienempikokoiset kottaraispoikaset (*Sturnus vulgaris*) kerjäävät intensiivisemmin ruokaa vanhemmiltaan, jotka tästä huolimatta ruokkivat enemmän isompikokoisia poikasiaan. (Cotton ym. 1998.) Sisarkilpailua manipuloimalla voidaan selvittää varhaisten kasvuolosuhteiden vaikutuksia poikasen painon kehitykseen. Nettlen ym. (2014) suorittamassa kokeessa tutkittiin kottaraisten poikasten välisen sisaruskilpailun vaikutuksia poikasten painon muutokseen. Alun perin samanpainoiset poikaset jaettiin ristiinkasvatusta varten kahteen ryhmään, joista toisessa olevat yksilöt olivat kasvatuspesänsä isoimpia poikasia, ja toisessa olevat kasvatuspesänsä pienimpiä poikasia. Ryhmien välillä ei ollut eroa painon kerryttämisessä, mutta poikasten paino pysyi linjassa alkuun nähden. Tämän perusteella voidaan päätellä sisaruskilpailun ylläpitävän jo olemassa olevia kokoeroja sisarusten välillä.

Kuitenkin, Metcalfe & Monaghanin (2001) mukaan kompensaatiokasvulla yksilö voi tietyssä tilanteessa kasvaa nopeammin, mutta nopeamman kasvun myötä seurauksena voi olla haittaa yksilön selviytymiselle myöhemmin elämässä. Esimerkiksi Stierin ym. (2014) talitiaisilla (*Parus major*) suoritetussa kokeessa havaittiin, että vaikka viimeisenä kuoriutuneiden poikasten yksilöpaino oli varhaisena poikasaikana pienempi kuin ensimmäisenä kuoriutuneiden, oli niiden paino saavuttanut jo muiden poikueen yksilöiden

painon pesästä lähtemisen aikana. Jälkimmäisinä munituilla ja kuoriutuneilla poikasilla havaittiinkin suuremmat testosteronitasot seitsemännen päivän iässä, mikä saattoi edesauttaa niiden kasvua. Jälkimmäisinä kuoriutuneet poikaset ovat pienemmän kokonsa vuoksi heikommassa asemassa, jonka vuoksi ne joutuvat esimerkiksi kerjäämään enemmän. Näin jälkimmäisenä kuoriutuneet poikaset myös altistuivat enemmän oksidatiiviselle stressille.

Sepelsieppojen (*Ficedula albicollis*) pesyeitä käsittelevässä tutkimuksessa huomattiin, että viimeisenä munitut munat olivat suurempia kuin ensimmäisinä munitut munat, ja mitä suurempia viimeiseksi munitut munat olivat, sitä paremmin niistä kuoriutuneet poikaset selvisivät ja kasvoivat muun pesyeen tahdissa. Tämän perusteella tutkimuksessa pääteltiin, että naaras pyrkii kompensoimaan kuoriutumisen asynkronian tuottamaa haittaa viimeisenä munituissa munissa (Rosivall ym. 2005). Toisaalta Kristin ym. (2004) tutkimuksessa päädyttiin siihen lopputulokseen, ettei sepelsieppojen munien koko vaikuttanut poikasten kasvuun tai kuntoon. Sen sijaan tutkimuksessa pääteltiin, että emon tuottama munien koon vaihtelu johtuu tekijöistä, jotka eivät ole emon säädelävissä. Mutta, myös kirjosiapoilla tehdyssä tutkimuksessa havaittiin, että suuremmista munista kuoriutuneilla poikasilla kasvu oli nopeampaa aikaisessa poikasvaiheessa, ja että munittujen munien koko kasvoi muninnan edetessä. (Hillström 1999.)

Nykyisten teorioiden mukaan lintuemot pyrkivät lisäämään fenotyypistä vaihtelua poikasissaan, jotka näin ollen soveltuisivat erilaisiin ympäristöolosuhteisiin. Vaihtelua pyritään tuottamaan erilaisilla keinoilla, kuten kuoriutumisaajan vaihtelulla sekä prenataalisella resurssien allokoinnilla, esimerkiksi maternaalisten androgeenien määrän vaihtelulla. Toisaalta, kuoriutumisaajan asynkronian vuoksi emot pyrkivät myös kompensoimaan viimeisenä kuoriutuvien poikasten selviytymismahdollisuuksia. Tiedetyt fenotyypit voivat kuitenkin selviytyä huonosti aikuisuudessa, jolloin poikasen paikka munintajärjestyksessä voi mahdollisesti vaikuttaa vahvasti poikasen tulevaisuuteen jo ennen poikasen kuoriutumista.

1.2 Tutkimuksen tavoitteet ja hypoteesit

Tämän tutkimukseni päätavoitteena on selvittää kuoriutumisjärjestys-manipulaation avulla kokeellisesti, miten munintajärjestys ja kuoriutumisjärjestys vaikuttavat kirjosiapon poikasten painon kehitykseen kuoriutumisen ja pesästä lähdön välisenä aikana.

Tutkimuksen aikana toissijaiseksi tavoitteeksi muodostui tarkastella muninta- ja kuoriutumisjärjestyksen vaikutuksia poikaskuolleisuuteen. Kuoriutumisjärjestyksiä manipuloimalla saadaan luotua erilaisia tilanteita, joissa aikaisemmin kuoriutuneista ja jälkimmäisinä kuoriutuneista poikasista saadaan kuoriutumisjärjestykseen liittyvää tietoa poikasten painon kehityksestä, sekä aikaisemmin ja jälkimmäisinä munituista munista kuoriutuneista poikasista munintajärjestykseen liittyvää tietoa.

Tutkimuksessa poikasia ei ristiinkasvateta, vaan ne pidetään oman poikueensa sisällä, jolloin nähdään sisarusten välisen kilpailun ja eri kilpailuetujen vaikutukset poikasten painon kehitykseen siinä asetelmassa, jonka poikaset olisivat kokeneet ilman manipulaatiota. Toivon tutkimuksestani olevan hyötyä myös tulevaisuudessa tehtäville kirjositsepon pesintään ja poikasten kehitykseen liittyville tutkimuksille.

Aiempien tutkimusten ja tietojen perusteella hypoteesini (H1) on, että muninta- ja kuoriutumisjärjestyksellä on vaikutusta kirjositsepon poikasten painon kehitykseen pesäpoikasaikana. Näin ollen nollahypoteesini (H0) mukaan muninta- ja kuoriutumisjärjestyksellä ei ole tilastollisesti merkitsevää vaikutusta poikasten painon kehitykseen. Kuoriutumisjärjestyksen osalta oletan, että ensimmäisenä kuoriutuneet poikaset ovat painoltaan suurempia kuin viimeisenä kuoritut poikaset. Aiempien tutkimusten perusteella oletan kuitenkin, että munintajärjestykseltään viimeisinä munituista munista kuoriutuneet poikaset, ovat pesästä lähdön aikana keskiarvoltaan ainakin lähes yhtä painavia kuin pesyeseen muut poikaset. Poikasten, jotka saavat molemmat oletetut kilpailuedut, eli myöhäisemmän munintajärjestyksen ja aikaisemman kuoriutumisjärjestyksen, oletan olevan painoltaan suurempia, kuin muiden ryhmien poikasten. Vastaavasti poikaset, joilla ei ole kumpaakaan oletettua kilpailuetua, oletan jäävän painoa tarkastellessa keskiarvoltaan muita ryhmiä pienemmiksi.

2. AINEISTO JA MENETELMÄT

2.1 Tutkimusaineisto ja -ympäristö

Tutkimuslajinani oli kirjosiippo (*Ficedula hypoleuca*). Kirjosiippo on pieni koloissa pesivä varpuslintulaji, jonka molemmat emot ruokkivat poikasiaan. Kirjosiippo munii noin 5 - 8 munaa, joita se hautoo noin 13 - 15 vuorokautta. Haudonta aloitetaan usein jo ennen viimeisten munien munimista. Poikaset lähtevät pesästä noin 16 vuorokauden ikäisinä. (Lundberg & Alatalo 1992.)

Kirjosiippoa pidetään yleisesti hyvänä tutkimuslajina ja sitä on tarkemmin tutkittu Euroopassa jo 1930-luvulta alkaen. Kirjosiippo pesii mielellään pöntöissä, joten se on helposti houkuteltavissa pesimään juuri tiettyyn paikkaan. Pöntöissä pesimisen ja poikasten intensiivisen ruokinnan vuoksi kirjosiippo on helppo pyydystää tutkittavaksi, eikä se juurikaan häiriinny käsittelystä. Kirjosiippo ei myöskään helposti hylkää pesintäpaikkaansa häirinnän jälkeen. (Lundberg & Alatalo 1992.) Näiden seikkojen lisäksi, kirjosiippo on hyvin yleinen laji Suomessa (arviolta 300 000 – 800 000 paria vuonna 2004), joten tutkimusaineistoa on hyvin saatavilla (Laine 2004).

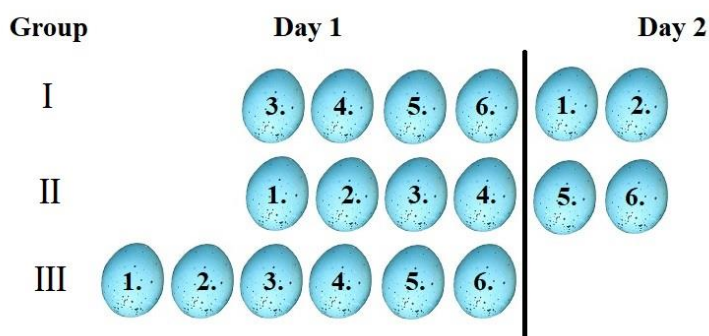
Tutkimuksen suoritin Turun Ruissalon saarella. Ruissalossa toimii Turun yliopiston kasvitieteellinen puutarha ja puutarhan alueella toteutetaan linnustonseurantatutkimusta ja rengastustoimintaa. Puutarhan ja sen lähialueilla sijaitsevat myös Turun yliopiston ylläpitämät linnunpöntöt, joita käytin hyväksi tämän tutkimuksen aineiston keräämisessä. Kyseisenä vuonna linnunpönttöjä asennettiin alueelle lisää ennen kirjosiippojen pesimäkauden alkua. Tutkimuksen alkamisajankohtaan mennessä linnunpönttöjä tutkimusalueella oli noin 300 kappaletta.

2.2 Pesyeiden manipulaatio

Kirjosiippojen pesimäkauden alettua seurasin linnunpönttöjä säännöllisesti, jotta sain selville pöntöissä pesivät lajit. Pönttöjä, joissa havaitsin kirjosiipon pesän alun, seurasin alussa muutaman päivän välein. Pesän ollessa lähes valmis, tarkistin pöntöt joka päivä tarkan munintapäivän selvittämiseksi. Siirsin munat muninnan aikana pöntön alle lehdistä ja heinistä tehdyn tekopesän sisältävään puiseen rasiaan, joka oli kiinnitetty pöntön pohjaan rautalangan avulla. Näin munat pysyivät mahdollisimman luonnollisessa ympä-

ristössä ja lähellä oikeaa pesäänsä. Munat merkitsin numerolla munintajärjestyksen mukaisesti, jotta jokaisen munan munintajärjestys ja kuoriutumispäivä olisivat myöhemmin tarkasti tiedossa. (Kuva 2.) Oikeiden munien tilalle sijoitin pesään valemunia, jotka olivat oikeiden munien värisiä ja kokoisia. Valemunat tuntuivat usein jo ennen muninnan päättymistä lämpimältä, joten haudonta alkoi useimmiten jo ennen viimeisen munan munintaa. Kun pöntössä ei ollut enää uutta munaa, tulkitsin muninnan loppuneeksi ja suoritin kuoriutumisjärjestyksen manipulaation seuraavana päivänä. Tällöin siirsin oikeat munat takaisin pönttöön haudottavaksi koeasetelman mukaisesti (Kuva 1). Pesät jaoin kolmeen kokeelliseen ryhmään seuraavanlaisesti:

- I. Käänteinen ryhmä, jossa kaksi ensimmäisenä munittua munaa sijoitetaan takaisin pesään päivää myöhemmin kuin muut munat;
- II. Luonnontilainen ryhmä, jossa kaksi viimeisenä munittua munaa sijoitetaan pesään päivää myöhemmin kuin muut munat;
- III. Synkroninen ryhmä, jossa kaikki munat sijoitetaan takaisin pesään samaan aikaan.



Kuva 1. Tutkimuksen kokeelliset ryhmät. Ryhmässä I kaksi ensimmäisenä munittua munaa sijoitettiin kuoriutumaan päivää myöhemmin kuin muut munat. Ryhmässä II kaksi viimeisenä munittua munaa sijoitettiin kuoriutumaan päivää myöhemmin kuin muut munat. Ryhmässä III kaikki munat sijoitettiin kuoriutumaan samana päivänä.

Ryhmässä I, jossa kaksi ensimmäisenä munittua munaa sijoitettiin takaisin pesään päivää myöhemmin kuin muut munat, tarkastelin tilannetta, jossa ensin munittujen munien kilpailuetu, eli aikaisempi kuoriutuminen, otetaan niiltä pois. Ryhmässä tarkastelin sitä, jäävätkö nämä ensiksi munitut, mutta viimeiseksi kuoriutuneet poikaset, pesyeensä pienimmiksi vai saavatko ne kasvussa kiinni muut pesyeen yksilöt. Ryhmän muut poikaset

saavat puolestaan molemmat oletettavat edut: aikaisemman kuoriutumisen sekä myöhemmästä munintajärjestyksestä tulevat mahdolliset edut. Ryhmä II, jossa sijoitin kaksi viimeisenä munittua munaa pesään päivää myöhemmin kuin muut munat, on luonnontilan kaltainen ryhmä, jossa viimeisenä munitut munat kuoriutuvat muita myöhemmin, koska haudonta on aloitettu jo ennen kuin ne on munittu. Ryhmän tuloksista tarkastelin erityisesti sitä, että saavatko viimeisenä munitut ja näin ollen luonnontilassakin viimeisenä kuoriutuneet poikaset kasvussa kiinni muun pesyeen yksilöt. Ryhmässä III pyrin poistamaan kuoriutumisyjärjestyksen tuoman edun kokonaan ja tarkastelin sitä, miten pesyeen yksilöt kasvavat, kun yksikään yksilö ei saa aikaisemmasta kuoriutumisesta johtuvaa etulyöntiasemaa.



Kuva 2. Muniin merkittiin munintajärjestys ja siirrettiin pöntön alle kiinnitettyyn valespesään. Oikeasta pesästä siirretyt munat korvattiin valemunilla, kunnes muninta oli päättynyt ja manipulaatio suoritettiin. Manipulaation avulla saatiin tietyt poikaset kuoriutumaan päivää aikaisemmin tai myöhemmin kuin muut.

2.3 Pesyeiden seuranta ja mittaukset

Manipulaation jälkeen seurasin munien kuoriutumista arvioidun haudonta-ajan päättymisen aikoihin päivittäin. Ensimmäisinä kuoriutuneiden poikasten oletin kuoriutuvan munista, jotka sijoitin pesään ennen muita ja tämän tarkistin kuoriutuneiden munien merkinnöistä. Ensimmäisenä kuoriutuneet poikaset merkitsin nyppimällä varovasti selkäuntuvat pois, jotta poikasten tunnistaminen olisi mahdollista senkin jälkeen, kun kaikki munat ovat kuoriutuneet. Synkronisessa ryhmässä poikaset kuoriutuivat samana päivänä, joten poikasia ei yksilöity heti kuoriutumisen jälkeen. Synkronisessa ryhmässä

ei voitu poikasten kuoriuduttua tietää, mikä yksilö oli kuoriutunut mistäkin munasta. Poikaset rengastettiin yksilöllisillä renkailla viiden päivän ikäisinä tai kun ne olivat rengastamiseen soveltuvassa koossa. Punnitsin poikaset 5 ja 12 päivän iässä 0,01 gramman tarkkuudella. Kahdentoista vuorokauden ikäiset poikaset lähtevät pesästään neljän - viiden vuorokauden päästä. Siten kahdella eri mittauksella sain seurattua poikasten painoa ja sen kehittymistä poikasajan eri vaiheissa.

Tutkimuksen aineiston määrä oli riippuvainen tutkimuspönttöihin pesivien kirjosioppoparien määrästä. Tutkimusvuosi 2018 oli kirjosioppojen määrässä poikkeuksellinen. Tuntemattomasta syystä johtuen, naaraskirjosioppoja saapui Ruissaloon huomattavasti tavallista vähemmän, jonka vuoksi kirjosiopot aloittivat pesinnän yhteensä vain 45 tutkimuspönttöön tutkimuskauden aikana. 12 pesyettä kuitenkin menehtyi niin aikaisessa vaiheessa, ettei niitä saatu tutkimukseen lainkaan mukaan, ja 11 pesyettä menehtyi tutkimuksen aikana, jolloin niistä ei saatu tietoja enää 12. päivältä. Kokonaisuudessaan kirjosiopon tutkimuspönttöihin tehdyistä pesistä tuhoutui siis noin 51 % pesinnän aikana. Tämä saattoi johtua poikkeuksellisen lämpimästä ja kuivasta alkukesästä. Yhteensä 22 jäljelle jääneestä pesyeestä saatiin useimmista poikasista mittaustulokset sekä 5. että 12. päivältä. Tutkimusaineistoon sain yhteensä 112 kirjosiopon poikasta.

2.4 Aineiston käsittely

Koko kenttäkauden ajan kokosin aineistoa Microsoft Office Excel -ohjelmistoon. Excelin avulla järjestin ja ryhmittelin aineiston kenttäkauden jälkeen sopivaan muotoon. Tilastolliset analyysit suoritin SAS Enterprise Guide -ohjelmiston avulla. Aineistosta otin tunnusluvut ja SAS EG:n avulla loin GLIMMIX-proseduurilla kaksi tilastollista sekamallia.

Koeryhmiä tutkimuksessa olivat käänteinen ryhmä, luonnontilainen ryhmä ja synkroninen ryhmä. Käänteisen ryhmän ja luonnontilaisen ryhmän sisällä oli vielä eri munintajärjestyksestä tulevat ryhmät, eli munintajärjestys yksilöllä oli joko 1 tai 2, sekä eri kuoriutumisjärjestyksestä tulevat ryhmät, eli kuoriutumisjärjestys yksilöllä oli joko 1 tai 2. Jos muna on munittu pesyeen ensimmäisten joukossa, sai se munintajärjestyksen koodiksi 1, jos taas jälkimmäisten joukossa, sai se munintajärjestyksen koodiksi 2. Sama pätee myös kuoriutumisjärjestykseen, eli ensimmäisenä päivänä kuoriutuneet poikaset saivat kuoriutumisjärjestyksen koodiksi 1 ja jälkimmäisinä kuoriutuneet poikaset saivat

kuoriutumisjärjestyksen koodiksi 2. Näiden koodiryhmien yksilöiden määrät vaihtelivat pesyeessä koeryhmästä riippuen (Kuva 1).

Ensimmäisellä mallilla tarkastelin iän, munintajärjestyksen ja kuoriutumisjärjestyksen vaikutusta sekä näiden yhdysvaikutusta kahden tekijän ja kaikkien kolmen tekijän osalta, käänteisen ryhmän ($n = 53$) ja luonnontilaisen ryhmän ($n = 41$) poikasten painoihin. Synkronisella ryhmällä ei ollut kuoriutumisjärjestystä, eikä yksilöiden munintajärjestystä voitu tietää. Tämän vuoksi ilman kyseisiä arvoja, ne jäivät mallista pois. Niille ei voinut myöskään koodata arvoksi esimerkiksi "0", koska tällöin ne olisivat lisänneet sekä muninta- että kuoriutumisjärjestyksien muuttujille uuden arvon, jolloin 1. ja 2. munittujen munien ja niistä 1. tai 2. kuoriutuneiden poikasten välinen tarkastelu olisi vääristynyt.

Synkronisen ryhmän saaminen mukaan malliin vaati ryhmien koodaamisen puhtaasti erillisinä käsittelyryhminä, eikä munintajärjestystä ja kuoriutumisjärjestystä tarkasteltu erillisinä tekijöinä enää tässä mallissa. Koodasin käsittelyryhmät suoraan muninta- ja kuoriutumisjärjestysten mukaisesti. Käsittelyryhmät olivat 0 ($n = 18$), 11 ($n = 32$), 12 ($n = 13$), 21 ($n = 40$), 22 ($n = 9$), joissa ensimmäinen luku kertoo ryhmän poikasten munintajärjestyksen ja toinen luku ryhmän poikasten kuoriutumisjärjestyksen pesyeessään. Ryhmään "0" kuuluivat samaan aikaan kuoriutuneet poikaset, eli synkronisen ryhmän poikaset. Mallissa tarkastelin iän, käsittelyn, pesyekoon ja pesyeen kuoriutumisaikakohdan vaikutusta, sekä iän ja käsittelyn yhdysvaikutusta, poikasten painoihin. Pesyeen kuoriutuneiden yksilöiden määrän ja pesyeen kuoriutumisaikakohdan vaikutuksia tarkasteltiin vain tässä mallissa, jotta mukaan tarkasteluun saatiin myös synkronisen ryhmän poikaset. Kuoriutumisaikakohta jaoteltiin pesimäkauden alkupuoliskoon (4.6 – 17.6) ja loppupuoliskoon (18.6 – 1.7).

Malleihin sisällytin satunnaistekijöiksi pesyeen pöntön identiteetin, sekä toistomittaukset. Pöntön vaikutusta tarkastelin myös Likelihood Ratio testillä. Normaalisuusoletusten täytyminen tarkistettiin mallien residuaaleista. Mallien AIC-arvot olivat 541,34 ja 626,41, joita voidaan pitää toistettujen mittausten mallissa riittävän alhaisena.

Pesinnän aikaisen suuren kuolleisuuden vuoksi tarkastelin myös eri käsittelyryhmien sekä muninta- ja kuoriutumisjärjestyksen vaikutusta poikasten kuolleisuuteen. Tarkastelun suoritin vertaamalla eri koeryhmien ja muninta- sekä kuoriutumisjärjestysten kuolleisuutta Microsoft Office Excel -ohjelmistolla taulukoiden ja kaavioiden avulla. Kuolleisuutta en tarkastellut tilastollisin menetelmin.

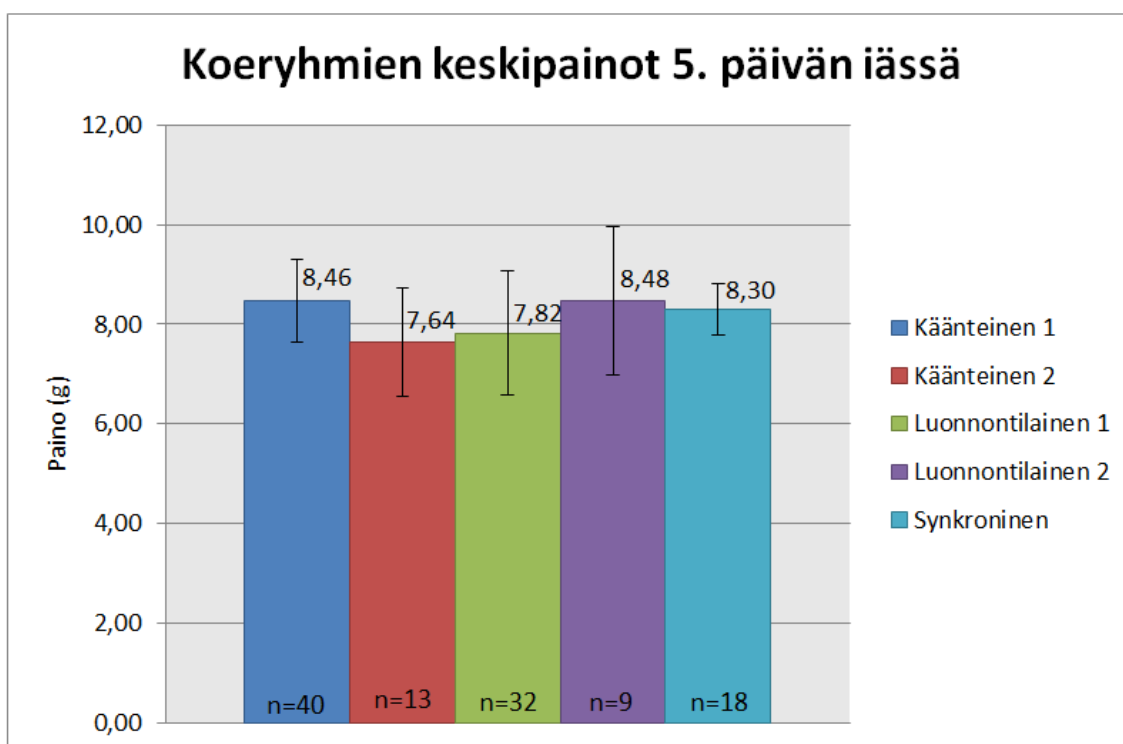
3. TULOKSET

3.1 Koeryhmien keskiarvot

Käänteisen ryhmän ensimmäisenä kuoriutuneiden (viimeisenä munittujen) poikasten painon keskiarvo 5. päivänä oli $8,46 \pm 0,83$ (SD) grammaa ($n = 40$) ja 12. päivänä $12,61 \pm 1,25$ grammaa. Käänteisen ryhmän toisena kuoriutuneiden (ensimmäisenä munittujen) poikasten painon keskiarvo 5. päivänä oli $7,64 \pm 1,08$ grammaa ($n = 13$) ja 12. päivänä $10,82 \pm 2,51$ grammaa. (Kuvat 3 & 4.)

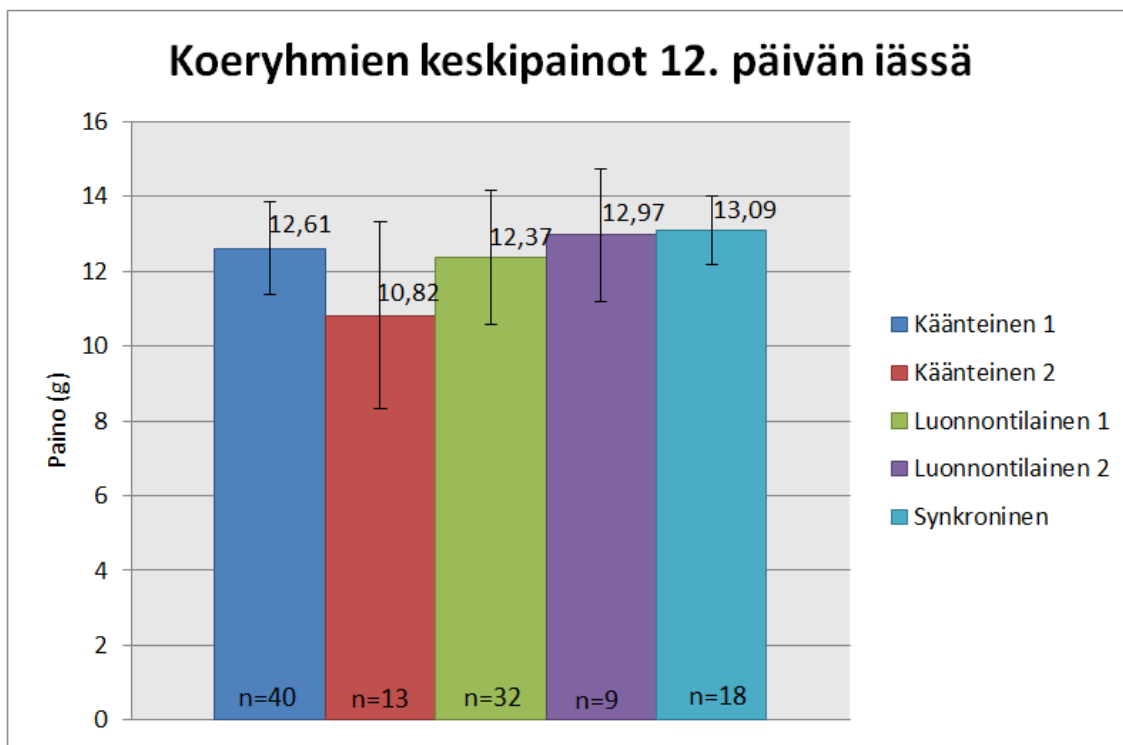
Luonnontilaisen ryhmän ensimmäisenä kuoriutuneiden (ensimmäisenä munittujen) poikasten painon keskiarvo 5. päivänä oli $7,82 \pm 1,25$ grammaa ($n = 32$) ja 12. päivänä $12,37 \pm 1,78$ grammaa. Luonnontilaisen ryhmän toisena kuoriutuneiden (viimeisenä munittujen) poikasten painon keskiarvo 5. päivänä oli $8,48 \pm 1,49$ grammaa ($n = 9$) ja 12. päivänä $12,97 \pm 1,77$ grammaa. (Kuvat 3 & 4.)

Synkronisen ryhmän samaan aikaan kuoriutuneiden poikasten painon keskiarvo 5. päivänä oli $8,30 \pm 0,52$ grammaa ($n = 18$) ja 12. päivänä $13,09 \pm 0,92$ grammaa (Kuvat 3 & 4).



Kuva 3. Koeryhmien poikasten painojen keskiarvot ja keskihajonnat 5. päivän iässä. Käänteisessä ryhmässä kaksi ensimmäisenä munittua munaa laitettiin kuoriutumaan päivää myöhemmin. Luonnontilaisessa ryhmässä kaksi viimeisenä munittua munaa laitettiin kuoriutumaan päivää myöhemmin. Synkroni-

nessa ryhmässä kaikki munat kuoriutuivat samana päivänä. Numero ryhmän perässä merkitsee kuoriutumisjärjestystä ryhmän sisällä (1. tai 2.).



Kuva 4. Koeryhmien poikasten painojen keskiarvot ja keskihajonnat 12. päivän iässä. Käänteisessä ryhmässä kaksi ensimmäisenä munittua munaa laitettiin kuoriutumaan päivää myöhemmin. Luonnontilaisessa ryhmässä kaksi viimeisenä munittua munaa laitettiin kuoriutumaan päivää myöhemmin. Synkronisessa ryhmässä kaikki munat kuoriutuivat samana päivänä. Numero ryhmän perässä merkitsee kuoriutumisjärjestystä ryhmän sisällä (1. tai 2.).

3.2 Painon kehitykseen vaikuttavat tekijät

Tarkastellessani käänteistä ja luonnontilaista ryhmää, havaitsin iän, munintajärjestyksen ja kuoriutumisjärjestyksen vaikuttavan merkittävästi poikasten painon kehitykseen. Lisäksi iällä, munintajärjestyksellä sekä kuoriutumisjärjestyksellä oli merkittävä kolmen tekijän yhdysvaikutus. (Taulukko 1.) Kolmen tekijän yhdysvaikutuksen vuoksi pelkkien päätekijöiden (kuoriutumisjärjestys, munintajärjestys) osalta ei voi tehdä suoria johtopäätöksiä.

Taulukko 1. Käänteisen ja luonnontilaisen koeryhmän välisen vertailun mallin merkitsevyydet poikasten painoon.

Riippumaton muuttuja	Paino			
	Estimaatti ± SE	df _{num,dem}	F / χ^2 *	P
Kiinteät tekijät				
Vakio	11.9876 ± 0.6279			
Ikä (d5)	-4.4944 ± 0.4704	1, 90	551.13	<.0001
Munintajärjestys (1)	-1.1974 ± 0.8384	1, 52.78	9.28	0.0036
Kuoriutumisjärjestys (1)	0.5760 ± 0.7694	1, 52.79	9.19	0.0038
Ikä*Munintajärjestys (d5 x 1)	1.3206 ± 0.6119	1, 90	1.76	0.1875
Ikä*Kuoriutumisjärjestys (d5 x 1)	0.3394 ± 0.5206	1, 90	2.21	0.1409
Mun.järj.*Kuur.järj. (1 x 1)	0.6460 ± 1.3099	1, 18.64	0.03	0.8586
Ikä*Mun.järj.*Kuur.järj. (d5 x 1 x 1)	-1.7510 ± 0.6974	1, 90	6.05	0.0158
Satunnaisvaikutukset				
Pönttö	1.3318 ± 0.5037	1	76.02*	<.0001
Toistomittaus (UN 2,1)	0.2043 ± 0.1263			
*Likelihood Ratio Test				

Tarkastellessani synkronisen ryhmän poikaset sisällyttävää käsittelyryhmä-mallia, merkitsevä vaikutus poikasten painoon oli iällä, käsittelyllä, kuoriutumisajankohdalla sekä iän ja käsittelyn yhdysvaikutuksella. Pesyekoolla ei ollut merkitsevää vaikutusta poikasten painon kehitykseen. Kuoriutumisajankohtaa tarkastellessa huomasin, että mallin perusteella alkukuusta kuoriutuneet poikaset olivat noin 1,34 grammaa painavampia kuin loppukuusta kuoriutuneet poikaset. (Taulukko 2.) Kuitenkin, kuoriutumisajankohta vaikutti jokaiseen käsittelyryhmään samalla tavalla. Käsittelyryhmien pesyeet, jotka kuoriutuivat jo alkukuusta, kasvoivat useimmin painavammaksi kuin loppukuusta kuoriutuneet pesyeet.

Taulukko 2. Synkronisen ryhmän sisältävän mallin merkitsevyydet poikasten painoon.

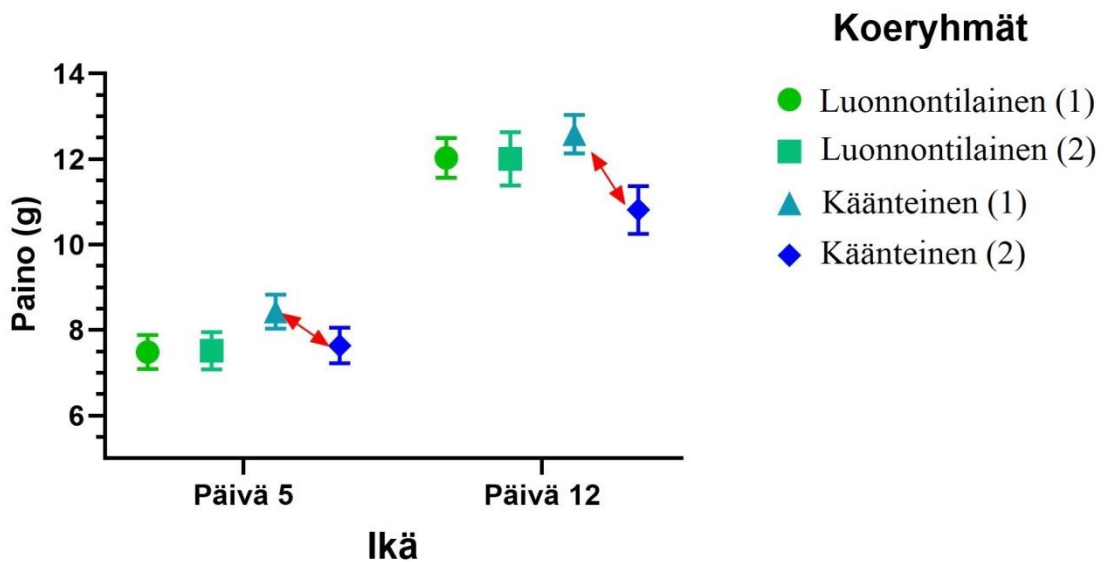
Riippumaton muuttuja	Paino			
	Estimaatti ± SE	df _{num,dem}	F / χ^2 *	P
Kiinteät tekijät				
Vakio	11.1089 ± 0.8928			
Ikä (d5)	-4.4944 ± 0.4472	1, 107	829.86	<.0001
Käsittely (0)	1.5782 ± 0.7745	4, 35.68	8.09	<.0001
Pesyeen kuoriutumisajankohta (1)	1.3415 ± 0.4376	1, 13.47	9.40	0.0087
Pesyeen koko (3)	0.3386 ± 1.0091	5, 13.67	1.17	0.3717
Ikä*Käsittely (d5 x 0)	-0.2978 ± 0.6578	4, 107	3.33	0.0130
Satunnaisvaikutukset				
Pönttö	0.7058 ± 0.2945	1	59.14*	<.0001
Toistomittaus (UN 2,1)	0.1372 ± 0.1002			
*Likelihood ratio test				

Sekamalleihin sisällytetyt satunnaistekijät olivat pönttö, eli pesye, sekä toistomittaukset, eli se, että painot punnittiin samoista yksilöistä sekä viidentenä että kahdentenatoista päivänä. Pöntön id oli merkitsevä tekijä poikasten painon kehitykseen. Likelihood Ratio Testissä pesyeen P-arvo oli <0.0001 .

3.3 Koeryhmien pienimmän neliösumman keskiarvot ja koeryhmien erojen väliset merkitsevyydet

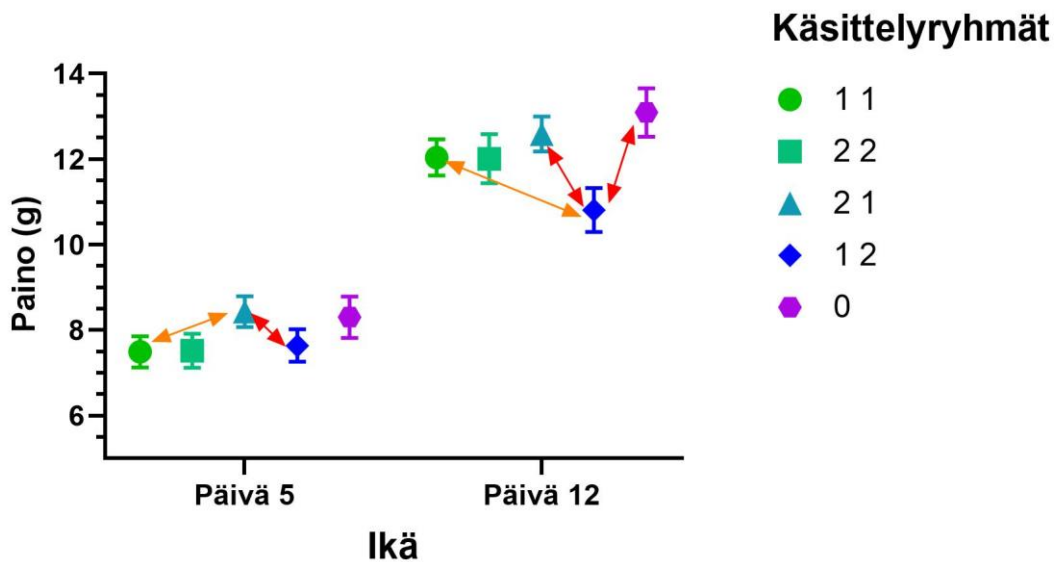
Koska iällä, munintajärjestyksellä ja kuoriutumisjärjestyksellä, sekä iällä ja käsittelyryhmällä oli merkitsevät yhdysvaikutukset, tuli näitä vaikutuksia tarkastella tarkemmin. Sekamallien avulla laskin pienimmän neliösumman keskiarvot koe- ja käsittelyryhmille 95 % luottamusvälein ja Tukey-Kramerin testillä tarkastelin ikäluokittain kaikkien ryhmien välisiä eroja merkitsevyystasolla 0,05.

Ensimmäisellä mallilla tarkastelin pelkästään käänteisen ryhmän ja luonnontilaisen ryhmän välisiä eroja. Käänteisen ryhmän ensimmäisenä kuoriutuneilla, eli jälkimmäisinä munituilla, oli merkitsevä ero käänteisen ryhmän toisena kuoriutuneisiin, eli ensimmäisenä munituihin poikasiin. Ero oli merkitsevä sekä viidennen ($df = 71.9$, $t = -4.53$, $P = <0.0001$) että kahdennetoista päivän ($df = 66.49$, $t = -3.81$, $P = 0.0003$) painon kanssa. (Kuva 5.)



Kuva 5. Koeryhmien painojen estimaatit keskivirheineen sekä Tukey-Kramerin testillä saadut merkitsevät erot (punaiset nuolet) käänteisen ryhmien ja luonnontilaisen ryhmien välillä ikäluokittain. Ryhmien nimissä on koeryhmä sekä koeryhmän sisäinen kuoriutumisyjärjestys.

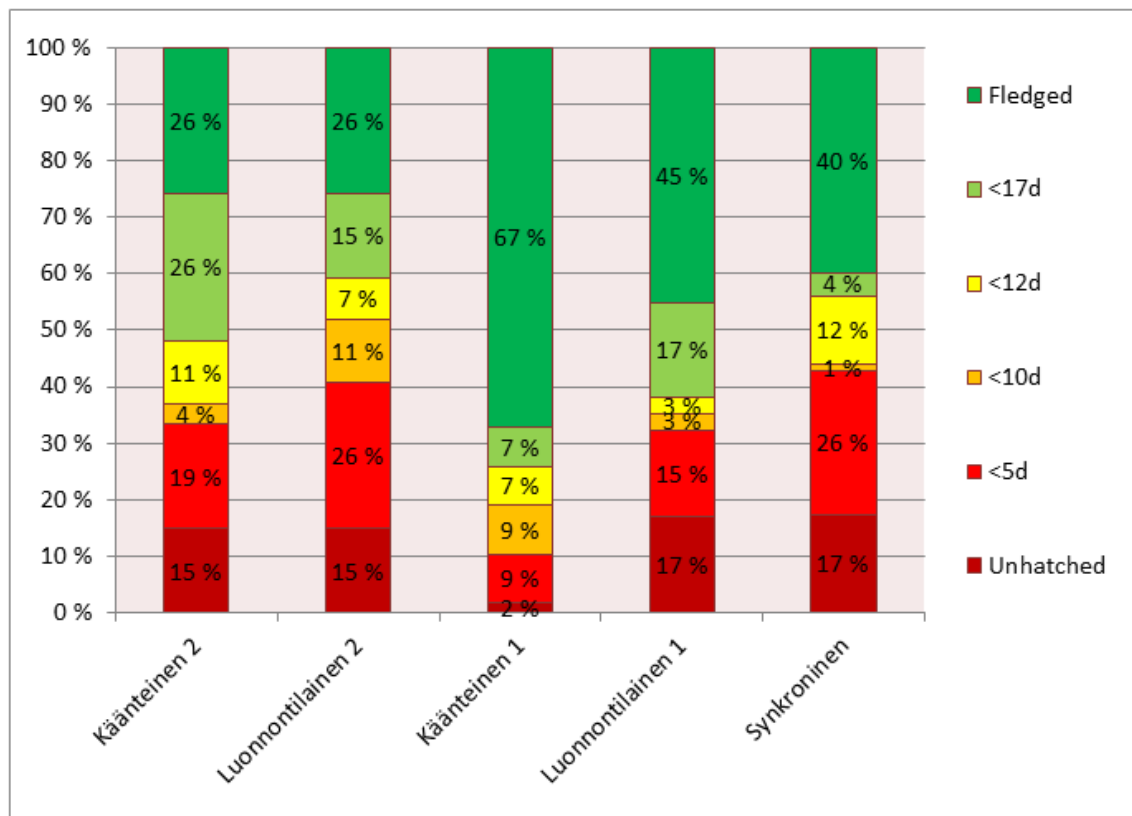
Käsittelyryhmiä vertailemalla myös synkronisella ryhmällä on merkitsevä ero käänteisen ryhmän jälkimmäisenä kuoriutuneisiin poikasiin kahdennentoista päivän painoissa ($df = 45.8, t = 2.98, P = 0.0045$) aikaisemmin löytyneiden käänteisen ryhmän sisäisten ryhmien välisten merkitsevien erojen lisäksi. Koska muita merkitseviä eroja ei löytynyt, mutta silmämääräisesti tarkasteltuna ryhmien painoissa on eroja, tarkasteltiin eroja myös $P < 0.1$ arvolla. Tällä tasolla löytyi viidennen päivän poikasista erot käänteisen ryhmän jälkimmäisenä kuoriutuneiden poikasten ja luonnontilaisen ryhmän ensimmäisenä kuoriutuneiden poikasten kanssa ($df = 19.66, t = -1.85, P = 0.0798$) sekä kahdennentoista päivän ikäisissä poikasissa käänteisen ryhmän jälkimmäisinä kuoriutuneiden poikasten ja luonnontilaisen ryhmän ensimmäisinä kuoriutuneiden poikasten välillä ($df = 50.11, t = 1.85, P = 0.0709$). (Kuva 6.)



Kuva 6. Käsittelyryhmien painojen estimaatit keskivirheineen sekä Tukey-Kramerin testillä saadut merkitsevät erot (punaiset nuolet) ja $P = <0.1$ erot (oranssit nuolet) kaikkien ryhmien välillä ikäluokittain. Ryhmien nimissä on järjestyksessä munintajärjestys ja kuoriutumisjärjestys. "0" on synkroninen ryhmä, eli pesyeessä samaan aikaan kuoriutuneiden poikasten ryhmä.

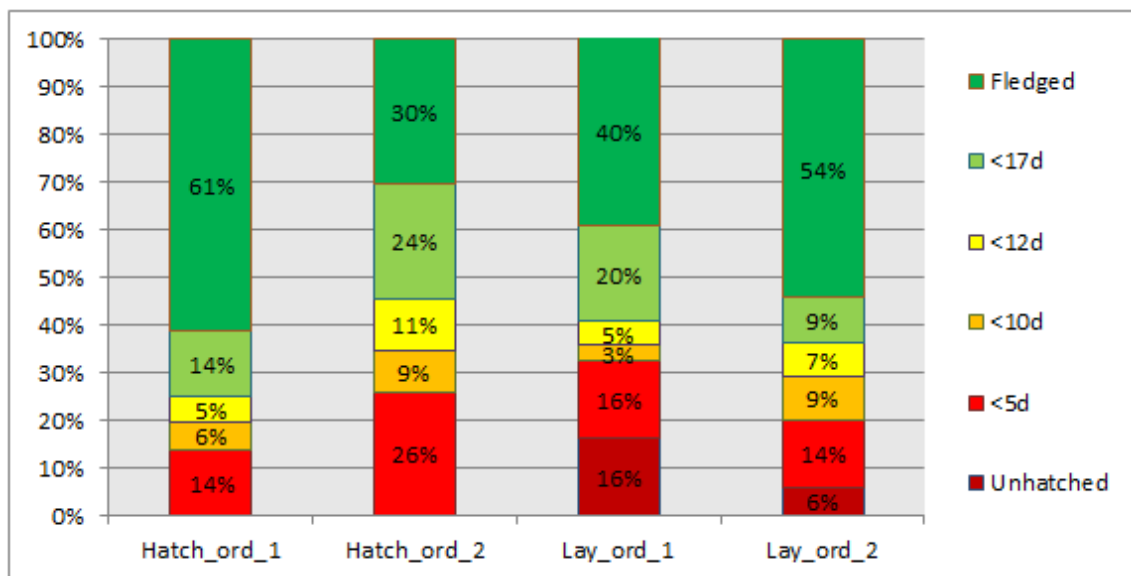
3.4 Koeryhmien kuolleisuus

Kenttätöskentelyn ja aineiston käsittelyn aikana huomasin poikasten kuolleisuuden olevan melko suuri. Eri käsittelyryhmien kuolleisuudessa erottui selkeästi "Käänteinen 2"- ja "Luonnontilainen 2"-ryhmät, eli molempien käsittelyryhmien viimeiseksi kuoriutumaan siirretyt poikaset. Molemmista näissä ryhmissä vain 26 % poikasista selviytyi munasta pesästä lähtöön asti. Molemmista näistä ryhmistä myös 15 % munista jäi kokonaan kuoriutumatta. Ryhmistä erottui myös "Käänteinen 1", eli ryhmä, jossa viimeisenä munitut munat siirrettiin kuoriutumaan päivää ennen kahta ensimmäiseksi munitua munaa. Tästä ryhmästä peräti 67 % poikasista selviytyi pesästä lähtöön asti. Ryhmät "Luonnontilainen 1" ja "Synkroninen" sijoittuvat näiden ryhmien välimaastoon, poikasten selviytymisen ollessa ryhmässä "Luonnontilainen 1" 45 % ja ryhmässä "Synkroninen" 40 %. (Kuva 7.)



Kuva 7. Poikasten kuolleisuus eri vaiheissa käsittelyryhmien välillä. Ryhmän nimessä koeryhmä sekä numerona kuoriutumisyjärjestys (1 tai 2).

Kun tarkastellaan eri muninta- ja kuoriutumisyjärjestyksen vaikutusta poikasten kuolleisuuteen, huomataan selkeitä eroja ryhmien välillä. Ensimmäisenä kuoriutuneista poikasista selvisi 61 % pesästä lähtöön asti, kun taas jälkimmäisinä kuoriutuneista poikasista samaan vaiheeseen asti selviytyi vain 30 %. Munintajärjestyksellä ei ole aivan yhtä selkeitä eroja eri järjestyksien välillä. Ensimmäisenä munituista munista selviytyi 40 % poikasista pesästä lähtöön asti, kun taas jälkimmäisinä munituista munista vastaava luku oli 54 %. (Kuva 8.)



Kuva 8. Poikasten kuolleisuus eri vaiheissa kuoriutumis- ja munintajärjestyksen mukaan jaoteltuna.

Tarkastelin poikasten kuolleisuutta myös kuoriutumisajankohdan mukaan. 4.6 – 17.6 välisenä aikana kuoriutuneiden pesyeiden poikasista menehtyi 60 %. 18.6 – 1.7 välisenä aikana kuoriutuneiden pesyeiden poikasista menehtyi 58 %.

4. TULOSTEN TARKASTELU JA POHDINTA

4.1 Käsittelyryhmien väliset erot painon kehityksessä

Koeryhmien ja niiden sisäisten kuoriutumisjärjestysten välillä on selkeitä painoeroja sekä viiden että kahdentoista päivän ikäisinä. Viidennen päivän painossa käänteisen koeryhmän ensimmäisenä kuoriutuneet (eli jälkimmäisinä munitut) olivat kasvaneet muita ryhmiä painavammiksi. Ainoastaan samaan aikaan kuoriutuneet synkronisen ryhmän poikaset olivat kasvaneet lähes samassa tahdissa, vaikkakaan tällä ryhmällä ei ollut merkitseviä eroja muihin ryhmiin. Kahdennentoista päivän painoissa on muuten samanlainen tilanne kuin viidennen päivän painoissa, mutta synkronisten ryhmä on kasvanut painavimmaksi ryhmäksi. Ryhmän pienen koon vuoksi merkitsevä ero on vain pienimmäksi jääneisiin, eli käänteisen ryhmän ensimmäisenä munittuihin, mutta jälkimmäisinä kuoriutuneisiin poikasiin.

Koeryhmien välisiä painoeroja tarkasteltaessa huomasin, että käänteisessä ryhmässä munintajärjestykseltään jälkimmäiset ja kuoriutumisjärjestykseltään ensimmäiset poikaset ovat kasvaneet muita ryhmiä paremmin sekä viidenteen, että kahdenteentoista päivään mennessä. Tästä voidaan päätellä, että tämän ryhmän poikasilla on muihin nähden molemmat mahdolliset kasvuun vaikuttavat edut, aikaisempi kuoriutumisjärjestys (esim. Cotton ym. 1998, Laaksonen 2004, Rosivall ym. 2005, Stier ym. 2014) ja jälkimmäinen munintajärjestys (Groothuis ym. 2004). Käänteisen ryhmän ensimmäisenä munitut, eli jälkimmäisinä kuoriutuneet poikaset jäivät puolestaan kokeen pienimmiksi poikasiksi kahdenteentoista päivään mennessä, mikä omalta osaltaan tukee käsitystä muninta- ja kuoriutumisjärjestyksen merkityksestä painon kehitykselle. Toisaalta, vaikka käänteisen ryhmän sisällä painoerot olivat tilastollisesti merkitseviä, ryhmän painot eivät eronneet merkitsevästi kummastakaan luonnontilaisesta ryhmästä.

Luonnontilaisen ryhmän molemmat kuoriutumisjärjestyksen mukaiset ryhmät sijoittuvat kahdennentoista päivän painoltaan kahden muun ryhmän väliin, eikä ryhmien painoissa ole eroa. Myöhäisemmästä kuoriutumisjärjestyksestä huolimatta jälkimmäisenä munitut ja kuoriutuneet poikaset ovat pysyneet ensimmäisenä munittujen ja ensimmäisinä kuoriutuneiden mukana painon kehityksessä. Myöhäisempi munintajärjestys on siis merkittävä tekijä kirjosisiepon painon kehityksessä. Puhtaasti keskiarvoissa, oli luonnontilaisen ryhmän viimeisenä munitut ja viimeisenä kuoriutuneet poikaset kasvaneet synkronisen

ryhmän poikasten jälkeen painavimmiksi, joten saattaa olla, että munintajärjestyksen tuoma etu poikasen painon kehitykseen on jopa merkittävämpi kuin kuoriutumisyjärjestyksen.

Synkronisen ryhmän poikaset olivat keskiarvoiltaan kasvaneet viidenteen päivään mennessä kolmanneksi parhaiten ja kahdenteentoista päivään mennessä parhaiten. Painossa synkronisen ryhmän poikaset olivat viidentenä päivänä toiseksi suurimpia, mutta luottamusvälien vuoksi niillä ei ollut merkitseviä eroja muihin ryhmiin. Kahdennentoista päivän painossa ryhmän poikaset olivat suurimpia, mutta luottamusvälien vuoksi merkitseviä eroja ei ollut kuin pienimmäksi jääneeseen ryhmään. Synkronisen ryhmän hyvä kasvu on mielenkiintoinen asia, sillä tässä ryhmässä poikaset kuoriutuivat samana päivänä, jolloin yhdelläkään yksilöllä ei ole kuoriutumisyjärjestyksestä tulevaa etua ja kaikki ovat tasavertaisessa kilpailuasemassa heti kuoriutumisesta lähtien. Munintajärjestyksen vaikutuksia synkronisessa ryhmässä ei voitu tarkastella, sillä samaan aikaan kuoriutuneesta pesyeestä oli mahdotonta tietää, mikä yksilö oli mistäkin munasta peräisin.

4.2 Kuoriutumisyjärjestyksen vaikutus painon kehitykseen

Kuoriutumisyjärjestyksen tuoma etu liittyy siihen, että poikaset saavat yhden päivän etumatkan muihin poikasiin nähden, kuoriutuessaan päivän aikaisemmin kuin muut. Luonnontilaisen ryhmän kuoriutumisyjärjestysten mukaisten ryhmien painot ovat lähes samalla tasolla sekä viiden että kahdentoista päivän iässä. Jos kuoriutumisyjärjestys vaikuttaisi puhtaasti yksinään edullisesti painon kehitykseen, tulisi näiden kahden ryhmän välillä olla ero painossa ensimmäisenä kuoriutuneiden hyväksi. Tämä ero tulee esille kuitenkin vain käänteisessä ryhmässä, jossa kahden eri kuoriutumisyjärjestyksen mukaisesti ryhmien ero on selvä ja merkitsevä. Koska luonnontilaisen ryhmän toisena kuoriutuneet poikaset pysyivät ensimmäisenä kuoriutuneiden kasvutahdissa mukana, ja käänteisen ryhmän ensimmäisenä kuoriutuneet, mutta jälkimmäisinä munitut poikaset kasvoivat painavammiksi kuin luonnontilaisen ryhmän ensimmäisenä munitut ja kuoriutuneet poikaset, kuoriutumisyjärjestyksen tuoma etu poikasen kasvuun ei näytä niin vahvalta kuin munintajärjestyksen tuoma etu. Kuoriutumisen asynkronia saattaa siis liittyä ennemminkin vanhempien keinoon helpottaa omaa työtään, kuten aikaisemmissa tutkimuksissa on arveltu (mm. Hussel 1972, Magrath 1990, Mock & Schwagmeyer 1990),

eikä niinkään aikaisemman kuoriutumisen tuoman edun luovuttamiseen tietyille poikasille.

Samaan aikaan kuoriutuneiden poikasten synkronisessa ryhmässä kasvu oli myös parhaimmasta päästä. Aikaisemmissa tutkimuksissa onkin havaittu, että sisarkilpailu ylläpitää jo olemassa olevia painoeroja (mm. Nettle ym. 2014), joita eri aikoihin kuoriutuminen saattaa tuottaa. Synkronisessa ryhmässä näitä eroja ei ole, jolloin samanaikainen kuoriutuminen näyttää ylläpitävän tasaista painoa ja kasvua. Sisarkilpailu ei kuitenkaan selitä sitä, että miksi juuri synkronisen ryhmän poikaset kasvoivat muita ryhmiä suuremmiksi. Kuoriutumisasajankohdaltaan ryhmän poikaset eivät olleet etuasemassa muihin ryhmiin nähden, sillä viidestä synkronisen koeryhmän pesyeestä vain yksi kuoriutui kauden ensimmäisellä puoliskolla, jolloin yleisesti kaikki poikaset kehittivät painoltaan paremmin kuin kauden jälkipuolella kuoriutuneet poikaset. Samaan aikaan kuoriutuneissa pesyeissä vanhemmat saattavat olla huomattavasti kovemmallalla, koska ne eivät ole saaneet kuoriutumisen asynkronian tuomaa työn jakautumista. Slagsvold & Lifjeld (1989) tutkivat kirjosiieppovanhempien kuntoa pesimäkauden aikana ja sen jälkeen sekä asynkronisesti kuoriutuneissa pesyeissä, että synkronisesti kuoriutuneissa pesyeissä. Tutkimuksessa havaittiin, että pesimäkauden jälkeinen kunto oli selkeästi parempaa asynkronisesti kuoriutuneiden poikasten vanhemmilla. On siis mahdollista, että synkronisten pesyeiden vanhemmat kokevat tarvetta ruokkia poikasiaan enemmän, joka puolestaan voisi selittää synkronisten poikasten hyvän painon kehityksen. Kuoriutumisen asynkronian hyötyjä vanhemmilla tulisikin tarkastella lisää tulevaisuuden tutkimuksissa.

4.3 Munintajärjestyksen vaikutus painon kehitykseen

Luonnontilaisessa ryhmässä jälkimmäisenä kuoriutuneet poikaset häviävät kuoriutumisen järjestyksen myötä päivän kasvun sisaruksiinsa nähden ja joutuvat näin ollen heti kuoriutuessaan heikompaan asemaan. Kuitenkin nämä jälkimmäisenä munitut ja näin ollen jälkimmäisinä kuoriutuneet poikaset saivat kasvussa muun pesyeen yksilöt kiinni ennen pesästä lähtöä. Painon keskiarvoiltaan nämä poikaset olivat juuri ennen pesästä lähtöä jopa suurempia (12,97 g) kuin ensiksi munitut ja ensiksi kuoriutuneet poikaset (12,37 g).

Erityisen hyvin munintajärjestyksen tuoman vaikutuksen näkee käänteisen ryhmän ja luonnontilaisen ryhmän viimeisenä kuoriutuneiden poikasten kohdalla. Käänteisen ryhmän viimeisenä kuoriutuneet poikaset olivat pesyeensä ensimmäisinä munittuja, kun taas luonnontilaisen ryhmän poikaset olivat pesyeensä viimeisinä munittuja. Ensimmäisenä munituista munista kuoriutuneet poikaset jäivät selkeästi painossa jälkeen verrattuna jälkimmäisinä munituista munista kuoriutuneisiin poikasiin. Vaikka lineaarinen sekamalli ei havainnut näiden ryhmien välillä merkitsevää eroa viidennen ja kahdennehtoista päivän painoissa, puhtaasti keskiarvoissa havaittavissa on kuitenkin selkeät erot. Ensimmäisistä munista kuoriutuneet poikaset painoivat keskiarvoltaan kahdentenatoista päivänä 10,82 grammaa ja jälkimmäisistä munista kuoriutuneet poikaset 12,97 grammaa. Tilastollisesta epämerkitsevyydestä huolimatta reilun kahden gramman ero pienen kirjosisiepon poikasen painossa on huomattava. Näiden ryhmien otoskoot olivat todella pienet ($n = 13$ & $n = 9$), jonka vuoksi varmempien tulosten saaminen vaatii lisää aineistoa.

Aikaisemmissa tutkimuksissa onkin havaittu, että jälkimmäisenä munitut munat ovat usein saaneet kasvussa muun pesyeen poikaset kiinni ennen pesästä lähtöä (mm. Hillström 1999, Stier ym. 2014). Aikaisemmissa tutkimuksissa jälkimmäisinä munituissa munissa on havaittu suurempi määrä kasvua edistäviä maternaalisia androgeenejä ja munien koon on havaittu kasvavan muninnan edetessä jälkimmäisiä munia kohden (mm. Groothuis ym. 2004, Hillström 1999, Krist ym. 2004, Rosivall ym. 2005). Jälkimmäisinä munituista munista on kuoriutunut myös esimerkiksi enemmän kerjääviä poikasia (Cotton ym. 1998, Stier ym. 2014). Ainakin nämä tiedossa olevat tekijät tuovat viimeisinä munittuihin muniin ja niistä kuoriutuneisiin poikasiin selkeän kasvuedun muuhun pesyeeseen nähden. Nopeampi kasvu ja siihen vaikuttavat tekijät voivat kuitenkin altistaa poikaset suuremmalle oksidatiiviselle stressille, joka voi vaikuttaa niiden kuntoon myöhemmin pesästä lähdön jälkeen (Nettle ym. 2014, Stier ym. 2014). Hormonien määrän vaikutusta kirjosisieppojen poikasajan jälkeiseen kuntoon on selvitetty mm. Ruuskasen ym. (2013) tutkimuksessa. Tutkimuksessa selvisi, että suurempi hormonien määrä ei vaikuta esimerkiksi yksilöiden aikuisiän fenotyyppiin, mutta perusaineenvaihdunnan tasoon se vaikutti kiihdyttävästi.

On kuitenkin epäselvää, miksi vanhemmat tuottavat tämän edun näihin poikasiin. Syy voi olla erilaisten fenotyyppien tuottaminen, jolloin pesyeen yksilöissä on enemmän vaihtelua erilaisiin ympäristöolosuhteisiin. Yksi hyvin potentiaalinen syy voi olla myös kuoriutumisen asynkronian tuottaman haitan kompensoiminen viimeisenä kuoriutuneil-

le poikasille, jolloin jo munintavaiheessa päätetään panostaa niihin enemmän, sillä haudonta on jo aloitettu ennen niiden munimista. (Rosivall ym. 2005.)

4.4 Muninta- ja kuoriutumisjärjestyksen vaikutukset kuolleisuuteen

Kuolleisuuden osalta huomattiin, että aikaisempi kuoriutumisjärjestys on vahva tekijä yksilön selviytymisessä pesästä lähtöön asti. Jälkimmäisenä kuoriutuneet poikaset ovat huomattavasti alttiimpia menehtymään pesinnän aikana, jonka vuoksi osittain myös näiden koeryhmien otoskoot jäivät tutkimuksessa paljon muita pienemmiksi. Kuoriutumisen asynkronialla voidaan säädellä poikasten selviytymistä esimerkiksi ravintotilanteen mukaan. Huonommassa tilanteessa, esimerkiksi huonon ravintotilanteen koittaessa, jälkimmäisenä kuoriutuneet yksilöt menehtyvät herkemmin. (Clark & Wilson 1981, Mock 1994, Murray 2006, Pijanowski 1992).

Munintajärjestyksellä ei vaikuta olevan yhtä vahvaa vaikutusta kuolleisuuteen, mutta suurempi osuus jälkimmäisenä munituista munista kuoriutuneista poikasista selvisi pesästä lähtöön asti ja pienempi osa jälkimmäisenä munituista munista jäi kuoriutumatta. Kuitenkin, käännteinen koeryhmä vääristää tuloksia hieman, sillä tämän ryhmän ensimmäisenä kuoriutuneet, eli toisena munitut poikaset, saivat molemmat edut ja kasvoivat näin ollen muita ryhmiä suuremmiksi, joka vaikutti varmasti myös ryhmän selviytymiseen positiivisesti. Käännteisen ryhmän jälkimmäisenä kuoriutuneet, mutta ensimmäisenä munitut poikaset, kehittyivät painoltaan muita ryhmiä pienemmiksi, joka puolestaan vaikutti tämän ryhmän selviytymiseen negatiivisesti. Luonnontilaisessa ryhmässä on kuolleisuudessa selkeä ero ensimmäisenä munitujen ja kuoriutuneiden poikasten sekä toisena munitujen ja kuoriutuneiden poikasten välillä. Tämä viittaa siihen, että huonommassa pesintätilanteessa, jälkimmäisenä munitut ja kuoriutuneet poikaset menehtyvät herkemmin (Clark & Wilson 1981, Mock 1994, Murray 2006, Pijanowski 1992).

5. YHTEENVETO

Tutkimukseni tulosten perusteella, sekä kuoriutumisjärjestyksellä että munintajärjestyksellä on vaikutus kirjositsepon poikasten painon kehitykseen. Kuoriutumisjärjestyksen tuoma etu tulee poikasten aikaisemmasta kuoriutumisesta, joka puolestaan johtuu pesyeen yksilöiden välisestä kuoriutumisen asynkroniasta. Asynkronisen kuoriutumisen vuoksi ensin munitut munat saavat kasvussa päivän edun viimeisenä munittuihin muniin nähden. Myös kuolleisuus oli huomattavasti pienempää ensimmäisenä kuoriutuneissa poikasissa. Munintajärjestykseltään viimeisissä munituissa munissa on kuitenkin poikasten kasvuun vaikuttava tekijä, jonka vuoksi kyseiset yksilöt eivät jää pesyeen muiden yksilöiden jälkeen kasvussa, vaan saavat ne kiinni pesästä lähtöön mennessä.

Pesyeen yksilöillä on normaalitilanteessa jompikumpi näistä kahdesta edusta, jonka vuoksi pesyeen yksilöt näyttävät pärjäävän normaalitilanteessa kasvun kannalta yhtä hyvin. Jälkimmäisenä kuoriutuneiden yksilöiden selkeästi suurempi kuolleisuus kuitenkin viittaa siihen, että huonommassa tilanteessa, esimerkiksi huonon ravintotilanteen koittaessa, nämä yksilöt menehtyvät herkemmin. Tämä voi olla vanhempien tuottama valinta panostaessaan jo alkuvaiheessa suurempiin yksilöihin enemmän, jotta edes osa poikasista selviäisi varmasti hengissä. Myös kuoriutumisen asynkronian tuottaminen aloittamalla haudonta vielä muninnan ollessa kesken saattaa liittyä siihen, että edes osa poikasista selviää hengissä. Tilanteen, esimerkiksi ravintotilanteen, ollessa normaali, voidaan kaikkia poikasia ruokkia yhtä paljon ja näin ollen useampi poikanen säilyy hengissä.

Samaan aikaan kuoriutuneiden poikasten pesyeiden suurin painon kehitys verrattuna muihin ryhmiin on selvittämättä jäänyt asia. Tällaisissa pesyeissä kilpailu oli varmaan suurempaa, sillä kaikki yksilöt kuoriutuivat samaan aikaan ja olivat näin ollen heti kuoriuduttuaan kilpailemassa pelkästään samankokoisten sisarustensa kanssa, kun taas normaalitilanteessa joukossa olisi pari pienempää yksilöä, joiden puolestaan tulisi kilpailla suurempien sisarustensa kanssa. On mahdollista, että vanhemmat kokivat tilanteen sellaisena, jossa kaikki yksilöt tulee pyrkiä hinnalla millä hyvänsä säilyttämään hengissä, koska näitä ”varapoikasia” ei tullutkaan pesään.

Tämän tutkimuksen tuloksissa tulee huomioida tutkimuksen pieni aineisto. Varmempien havaintojen saamiseksi tulisi aineiston kokoa kasvattaa. Tulevaisuudessa olisi hyvä selvittää esimerkiksi samaan aikaan kuoriutuneiden poikasten vaatiman panostuksen vai-

kutusta vanhempien kuntoon pesimäkauden aikana ja sen jälkeen. Myös jälkimmäisenä kuoriutuneiden poikasten kunnan kehitystä pesimäkauden jälkeen olisi hyvä selvittää, sillä ne todennäköisesti altistuvat kovemmalle stressille pesimäkauden kasvunsa aikana verrattuna ensimmäisenä kuoriutuneisiin yksilöihin.

KIITOKSET

Kiitän vastuuohjaajaani Tiia Kärkkäistä hyvästä ohjauksesta ja tuesta niin aineistoni keräämisen, tilastollisen tarkastelun kuin työni kirjoittamisenkin aikana. Ohjaajaani Pauliina Teerikorpea kiitän aineistoni keräämisen ja työni kirjoittamisen aikana saadusta neuvoista ja tuesta. Tapio Eevaa kiitän ohjauksesta työni kirjoittamisen aikana. Lisäksi haluan kiittää Societas pro Fauna et Flora Fennicaa apurahasta, joka mahdollisti tiiviin työn tekemisen aineiston keruun parissa.

6. KIRJALLISUUS

Clark, A. B. & Wilson, D. S. 1981. Avian breeding adaptations: Hatching asynchrony, brood reduction, and nest failure. *Quarterly Review of Biology*. 56: 253-277.

Cotton, P. A., Wright, J. & Kacelnik, A. 1998. Chick Begging Strategies in Relation to Brood Hierarchies and Hatching Asynchrony. *The American Naturalist*. 153(4), 412 - 420.

Eising, C. M., Müller, W., Dijkstra, C. & Groothuis, T. G. G. 2003. Maternal androgens in egg yolks: relation with sex, incubation time and embryonic growth. *General and Comparative Endocrinology*. 132(2), 241 - 247.

Groothuis, T. G.G., Müller, W., von Engelhardt, N., Carere, C. & Eising, N. 2004. Maternal hormones as a tool to adjust offspring phenotype in avian species. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. 49, 329 - 352.

Hillström, L. 1999. Variation in egg mass in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*: An experimental test of the brood survival and brood reduction hypotheses. Uppsala University, Department of Zoology. *Evol Ecol Res* 1, 753 - 768.

Hussel, D. J. T. 1972. Factors affecting clutch size in Arctic passerines. *Ecological Monographs* 42: 317-364.

Konarzewski, M. 1993. The evolution of clutch size and hatching asynchrony in altricial birds: the effect of environmental variability, egg failure and predation. *Oikos* 67: 97-106.

Krist, M., Remeš, V., Uvírová, L., Nádvorník, P. & Bureš, S. 2004. Egg size and offspring performance in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*): a within-clutch approach. *Oecologia*. Vol 140, Issue 1: 52–60.

Laaksonen, T. 2004. Hatching asynchrony as a bet-hedging strategy - an offspring diversity hypothesis. University of Turku, Department of Biology. *Oikos* 104:3, 616 - 620.

Laine, J. L. 2004. Suomalainen lintuopas. WSOY. Jyväskylä: 2004. 9. painos.

- Linden, M., Gustafsson, L. & Pärt, T. 1992. Selection on fledging mass in the collared flycatcher and the great tit. Department of Zoology, Uppsala University. *Ecology* 73(1), 336 - 343.
- Lundberg, A. & Alatalo, R.V. 1992. *The Pied Flycatcher*. Poyser, 1992.
- Magrath, R.D. 1990. Hatching asynchrony in altricial birds. *Biological Reviews* 65(4).
- Metcalf, N. B. & Monaghan, P. 2001. Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends in Ecology and Evolution* 16: 254 - 260.
- Mock, D. W. & Schwagmeyer, P. L. 1990. The peak load reduction hypothesis for avian hatching asynchrony. *Evolutionary Ecology* 4: 249-260.
- Mock, D. W. Brood reduction: narrow sense, broad sense. 1994. *Journal of avian biology* 25: 3-7.
- Murray, B. G. 2006. A new equation for calculating reproductive success of clutches as a function of the day on which incubation starts: Some implications. *The Auk* 123: 708-721.
- Nettle, D., Monaghan, P., Gillespie, R.m Brilot, B., Bedford, T. & Bateson, M. 2014. An experimental demonstration that early-life competitive disadvantage accelerates telomere loss. *Proceeding of the Royal Society B: Biological Sciences*. January 2015.
- Pijanowski, B. C. 1992. A revision of Lack's brood reduction hypothesis. *The American Naturalist* 139: 1270-1292.
- Rosivall, B., Szöllösi, E. & Török, J. 2005. Maternal compensation for hatching asynchrony in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. Eötvös Loránd University, Department of Systematic Zoology and Ecology. *Journals of Avian Biology* 36(6), 531 - 537.
- Ruuskanen, S., Lehikoinen, E., Nikinmaa, M., Siitari, H., Waser, W. & Laaksonen, T. 2013. Long-lasting effects of yolk androgens on phenotype in the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 67 (3): 361-372.
- Schwabl, H. 1993. Yolk is a source of maternal testosterone for developing birds. *PNAS*. 90(24), 11446 - 11450.

Slagsvold, T. & Lifjeld, J. T. 1989. Hatching Asynchrony in Birds: The Hypothesis of Sexual Conflict Over Parental Investment. *The American Naturalist* 134(2) 239-253.

Stier, A., Massemin, S., Zahn, S., Tissier, M. L. & Criscuolo, F. 2014. Starting with a handicap: effects of asynchronous hatching on growth rate, oxidative stress and telomere dynamics in free-living great tits. *Oecologia*. August 2015.