

Saalistus ja tulvat uhkina Perämeren etelänsuosirrin
(*Calidris alpina schinzii*) pesimämenestykselle

Eveliina Airaksinen

Pro gradu -tutkielma
Oulun yliopisto
Biologian tutkinto-ohjelma
Huhtikuu 2021

Tiivistelmä

Lajien uhanalaisuuden seurannalla ja suojelulla pyritään pysäyttämään kiihtyvää luonnon monimuotoisuuden köyhtymistä. Uhanalaisuuden jatkuva seuranta mahdollistaa nopean reagoinnin eliölajin tilan heikkenemiseen. Uhanalaistumisen syyt ovat useimmiten ihmisen välillisesti tai välittömästi aiheuttamia. Ilmastonmuutos vaikuttaa lajistoon aikaistamalla kevään kulkua sekä lisäämällä sään vaihtelua ja sään ääri-ilmiöiden esiintymistä. Osalla lajeista edellä mainitut ilmiöt vaikuttavat muun muassa populaatioiden kasvuun, mutta myös sen vaihtelua lisäävästi, mikä voi edistää niiden tilan heikkenemistä. Pitkäikäisillä lajeilla lisääntyminen on alttiimpaa ympäristön vaikutuksille kuten pedoille, ravinnolle ja säälle. Varsinkin maassa pesivät linnut ovat alttiita saalistukselle, ja rannoilla pesät voivat tuhoutua tulvien takia. Pitkäaikaismuutokset lisääntymisessä voivat johtaa lintupopulaatioiden häviämiseen, joten on tärkeää selvittää, onko uhanalaisten lajien pesinnän onnistuminen heikentynyt ja mitkä tekijät vaikuttavat pesien säilyvyyteen.

Pro gradu -tutkielmassani tutkin saalistuksen ja tulvien vaikutuksia Perämeren etelänsuosirrin (*Calidris alpina schinzii*) pesimämenestykseen pitkäaikaisaineiston (2002–2020) avulla. Suomessa etelänsuosirri on luokiteltu erittäin uhanalaiseksi (EN). Sen elinympäristöjä ovat niittyraivat ja avoimet tulvarannat. Lajin pesimäympäristöt vähenevät ja niiden laatu heikkenee erityisesti rantaniittyjen laidunnuksen loppumisen myötä sulkeutuvan kasvillisuuden takia. Lisääntynyt ja ajoittain kova saalistuspaine uhkaa Perämeren alueella pesiviä lintulajeja ja etelänsuosirri on pienen populaatiokokonsa vuoksi erityisen altis myös satunnaistekijöille, kuten pesimäaikaisille tulville. Selvitän tutkielmassani, onko pesäsäilyvyydestä ajallista pitkäaikaisvaihtelua ja testaan, onko populaation pesäsäilyvyys heikentynyt. Selvitän, onko pesäsäilyvyyden ajallinen vaihtelu yhteydessä pesinnän ajoitukseen. Testaan myös toimivatko etelänsuosirrien pesät vaihtoehtoisena saaliina myyriä saalistaville pedoille. Tutkin meriveden vaihtelevan korkeuden merkitystä pesien säilymiselle, sekä pohdin tulvatuhojen merkitystä tulevaisuudessa.

Pesien säilyvyys ei heikentynyt tutkimusjakson aikana, mutta se vaihteli vuosien välillä. Yleisin pesän tuhoutumisen syy oli saalistus, mutta se ei lisääntynyt tutkimuksen aikana. Pienjyrsijöiden määrän vaihtelu keväällä ja syksyllä selitti pesäsäilyvyyden ajallista vaihtelua tukien vaihtoehtosaalistushypoteesia. Pesinnän aloitusajankohta oli yhteydessä pesäsäilyvyyden vuosivaihteluun. Aikaisena keväänä oli parempi pesäsäilyvyys. Säilyvyys tulvilta heikkeni tutkimuksen aikana, sillä tuulitulvat ovat lisääntyneet viimeisen viiden vuosikymmenen aikana. Ilmastonmuutos voi siis vaikuttaa aikaistamalla keväitä, mutta myös lisäämällä tulvia. Tulvien lisääntyminen on suuri uhka etelänsuosirripopulaatiolle. Jatkotutkimuksissa tulisi selvittää eri ympäristötekijöiden vaikutuksia tulvien ja saalistuksen aiheuttamiin pesätuhoihin.

Abstract

Monitoring and controlling endangered species aim to halt the accelerating loss of biodiversity. Continuous monitoring of the endangered species allows a faster response to the weakening condition of the species. The causes of endangerment are most often directly or indirectly caused by humans. Climate change is affecting the species by advancing springs, increasing variation of weather and the occurrence of the extreme weather events. These factors affect, among other things, to increased variability in population growth rates, which contributes to population decline. Reproduction in long-lived species is more sensitive to environmental influences such as predators, nutrition, and weather. Especially ground-nesting birds are more exposed to predation and on the shores, nests can be destroyed by floods. Long-term changes in reproduction can lead to the extinction of bird populations, so it is important to determine whether the nesting success of endangered species is impaired and what factors affect nest survival.

In my master's thesis, I study the effect of predation and floods on the nesting success of the Southern Dunlin (*Calidris alpina schinzii*), living in Bothnian Bay, using long-term data (2002–2020). In Finland, the Southern Dunlin has been classified as endangered (EN). Its habitats are coastal meadows and open floodplains. Area of these is decreasing, due to the overgrowth caused by the end of traditional grazing and eutrophication of the weathers. Increased predation pressure threatens bird species nesting in the Bay of Bothnia, and due to its small population size, the Southern Dunlin is also exposed to random environmental factors such as flooding during nesting. In my research, I study whether there is a variation in the probability of survival over time and test whether the species survival is impaired. I study whether the temporal variation of these survival probabilities is related to the onset of egg laying. Also, I test whether the nests of the Southern Dunlin act as an alternative prey for species preferring voles and small rodents in the peak years. I study the significance of varying sea level for the survival, and I discuss the significance of flood damage in the future.

Nest survival did not decrease during the study period, but it varied between years. The most common cause of nest loss was predation, but it did not increase during the study. The variation in the number of small rodents in spring and autumn explained the temporal variation and it gave support to the alternative prey hypothesis. The start date of nesting was related to the annual variation of nest survival. In early springs nesting success was better. Survival from floods decreased during the study as wind floods have increased over the last five decades. Climate change can therefore have an impact by advancing springs, but also increasing flooding. The increase of floods is a major threat to the Southern Dunlin population. Further research should investigate the effects of various environmental factors of damage caused by floods and predation.

Sisällys

Tiivistelmä	i
Abstract	ii
1. Johdanto	2
1.1 Kahlaajat ja niiden pesimämenestys merenrantaniityillä	3
1.2 Saalistus	3
1.3 Tulvat	5
1.4 Perämeren etelänsuosirri (<i>Calidris alpina schinzi</i>)	6
1.5 Tutkimuskysymykset	7
2. Aineisto ja menetelmät	8
2.1 Tutkimuslaji	8
2.2 Pesäaineisto	8
2.3 Petolinnut	9
2.4 Jyrsijät	9
2.5 Merivedenkorkeus	10
2.6 Tilastolliset menetelmät	10
3. Tulokset	13
3.1 Kaikki tuhoutumisen syyt	14
3.2 Säilyminen saalistukselta	18
3.3 Jyrsijärunsauden vaikutus saalistukselta säilymiseen	18
3.4 Säilyminen tulvimiselta	20
3.5 Meriveden korkeuden vaikutus säilyvyyteen	21
4. Pohdinta	22
5. Yhteenveto	26
6. Kiitokset	27
7. Kirjallisuus	28

1. Johdanto

Luonnon monimuotoisuuden köyhtyminen kiihtyy (esim. Vitousek ym. 1997). Lajien uhanalaisuuden seuranta ja suojeleminen ovat muun muassa keinoja, joilla se pyritään pysäyttämään. Myös Suomessa luonnonvaraisena ja luontaisella levinneisyysalueella elävät lajit ovat uhanalaisuusarvioinnin eli lajien häviämisen riskin arvioinnin kohteena. Luonnonsuojelulain 46 §:n mukaan eliölaji voidaan todeta uhanalaiseksi, mikäli sen luontainen säilyminen Suomessa on vaarantunut. Uhanalaisuuden luokittelu perustuu määrällisiin ja populaation muutosnopeuteen perustuviin kriteereihin, jotka kuvastavat eriasteisia häviämisen riskejä. Uhanalaisia eliölajeja ovat äärimmäisen uhanalaisiksi (CR), erittäin uhanalaisiksi (EN) ja vaarantuneiksi (VU) luokitellut lajit. Lajien uhanalaisuuden jatkuva seuranta mahdollistaa nopeamman reagoinnin eliölajin tilan mahdolliseen heikkenemiseen. Lajien suojelutoimet riippuvat lajin uhanalaisuuden syistä, sekä kansainvälisistä ympäristösopimuksista ja EU:n yhteisölaainsäädännöllisistä velvoitteista (Hyvärinen ym. 2019).

Lajien uhanalaistumisen syyt ovat useimmiten alueiden ja luonnonvarojen käytössä ja käytänteissä (Hyvärinen ym. 2019). Ihmisen vaikutuksesta useiden lajien elinympäristöt ovat vähentyneet, heikentyneet laadultaan ja pirstoutuneet. Uusia uhkia syntyy myös vieraslajien tahallisen ja tahattoman leviämisen seurauksena (Vitousek ym. 1997). Myös ilmastonmuutos voi vaikuttaa lajistoon aiheuttamalla muun muassa asynkroniaa toisistaan riippuvaisten trofiatasojen fenologiaan esimerkiksi aikaistamalla keväitä (esim. Réale ym. 2003; Vatka ym. 2011; Vatka ym. 2014). Lisäksi ilmastonmuutos lisää sään vaihtelua ja sen ääri-ilmiöiden esiintymistä (Solomon ym. 2007). Tästä johtuen esimerkiksi populaation kasvu voi kääntyä negatiiviseksi tai sen vaihtelu lisääntyy, mikä saattaa edistää populaatioiden pienenemistä (Frederiksen ym. 2008). Siksi uhkien arvioimiseen ja suojelutoimien järkevään suunnitteluun ja toteuttamiseen tarvitaan siis populaatiokohtaista pitkäaikaistietoa demografiasta, sekä siihen vaikuttavista tekijöistä (Selwood ym. 2015).

Populaation koon vaihteluun vaikuttavat: yksilön selviytymistodennäköisyys, jälkeläistuotto, sekä tulo- ja lähtömuutto (esim. Metcalf & Pavard 2007). Jälkeläistuoton tulisi olla tarpeeksi suurta, jotta se kompensoi kuolleisuuden (Begon ym. 2005). Pitkäikäisillä lajeilla aikuisten yksilöiden säilyvyydellä on yleensä suurin kontribuutio populaation kasvuun ja siten muutokset säilyvyydessä voivat aiheuttaa voimakkaita muutoksia populaation kasvuun. Lyhytikäisemmillä lajeilla lisääntymiseen liittyvien tekijöiden kontribuutio kasvukertoimeen on suurempi (Perón ym. 2016). Pitkäikäisillä lajeilla lisääntyminen on alttiimpi ympäristön vaikutuksille, kuten pedoille, ravinnolle ja säälle. Tästä johtuen lisääntymisessä esiintyy enemmän vaihtelua kuin säilyvyydessä (De Kroon ym. 2000). Vaikka pitkäikäisillä lajeilla säilyvyys on kasvukertoimen kannalta merkityksellisin elinkierron osa, populaation kasvun vaihtelu voi selittyä suuremmissa määrin lisääntymismenestyksen vaihtelulla. Lisääntymismenestyksessä tapahtuneet muutokset voivat siis

johtaa populaation vähenemiseen, vaikka sen vaikutus populaation kasvuun onkin pienempi (esim. Lampila ym. 2006). Linnuilla muun muassa voimakas pesien tuhoutuminen esimerkiksi petojen saalistusvaikutuksen takia voi johtaa populaation pienenemiseen (esim. Rönkä ym. 2006).

1.1 Kahlaajat ja niiden pesimämenestys merenrantaniityillä

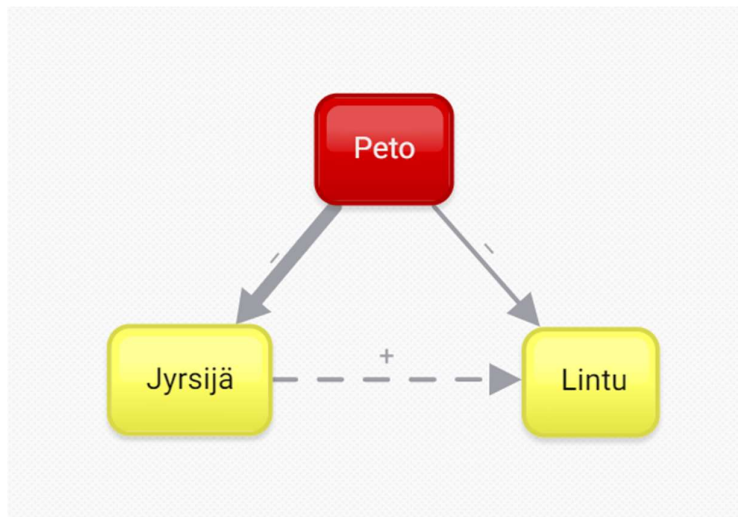
Niityillä ja maatalousympäristöissä pesivien kahlaajien määrät ovat vähentyneet Euroopassa voimakkaasti (esim. Donald ym. 2001). Itämeren rantaniityillä pesivät kahlaajat ovat kärsineet pesimäpaikkojen vähenemisestä 1960-luvulta lähtien muun muassa niittyjen laidunnuksen ja niiton lopettamisen myötä (Soikkeli & Salo 1979). Väheneminen heijastaa enemmän pesinnän onnistumisessa tapahtuneita muutoksia kuin säilyvyys muutoksia (Roodbergen ym. 2012). Pesien saalistus on merkittävin lisääntymistä heikentävä tekijä linnuilla ja maassa pesivien lintulajien, kuten kahlaajien, pesät ovat erityisen alttiita pedoille (esim. Martin 1993). Lisääntynyttä pesien saalistusta pidetäänkin yhtenä kahlaajien vähenemisen syynä (Rönkä ym. 2006; Roodbergen ym. 2012). Merenrantaniityillä pesivät kahlaajat ovat alttiina myös tulvatuhoille, joita aiheuttavat muun muassa myrskytuulet (Van De Pol ym. 2010), mutta niiden lisääntymisestä pitkällä aikavälillä on vain vähän tietoa.

1.2 Saalistus

Yleisesti ottaen pesien saalistus heijastaa petojen määrää, mitä enemmän petoja, sitä heikompi on pesien säilyvyys (Zanette & Jenkins 2000). Pesiä saalistavien petojen määrät ovat lisääntyneet Euroopassa ja tämän seurauksena pesien säilyvyys on heikentynyt laajalti (MacDonald & Bolton 2008; Roodbergen ym. 2012). Petojen määrä on lisääntynyt etenkin vieraslajipetojen leviämisen takia. Vieraslajipetojen vaikutus saaliseläimeen on myös rajumpi, kuin kotoperäisten petojen (Niemczynowicz ym. 2017). Vieraslajipetojen käyttäytyminen on uutta, eivätkä saaliseläimet välttämättä ole sopeutuneet niiden uhkaan (Salo ym. 2007). Pohjois-Eurooppaan on levinnyt viimeisen viiden vuosikymmenen aikana muun muassa minkki (*Neovison vison*) ja supikoira (*Nyctereutes procyonoides*), jotka aiheuttavat merkittäviä pesätuhoja (Nordström ym. 2002; Dahl & Åhlén 2019). Minkin kontrolloiminen loukuttamalla pesimäaikana vähentää minkin runsautta ja lisää muun muassa kahlaajien pesimämenestystä (Niemczynowicz ym. 2017).

Pesiin kohdistuva saalistuspaine saattaa vaihdella muiden saaliseläinten saatavuuden mukaan (Bowler ym. 2020). Vaihtoehtosaalistushypoteesin (VSH) mukaan vaihtoehtoisen saaliseläin lisääntyminen ja populaation koon vaihtelu johtuvat vaihtelevasta petopaineesta (Korpimäki ym. 1990; Bêty ym. 2002). Jotkin pesäpedot suosivat pieniä jyräjyitä saaliseläiminä niiden ollessa runsaita, jolloin ne ovat myös helpompia saaliita kuin esimerkiksi lintujen pesät (Bêty ym. 2001; Bêty ym. 2002; Bowler ym. 2020). Generalistipedoilla on toiminnallinen vaste saaliseläimen populaation

pienenemiselle. Mikäli ensisijaisen saaliseläimen kanta pienenee liikaa, peto vaihtaa saaliseläimen toiseen, helpommin saatavilla olevaan kohteeseen (Hagen 1952; Bowler ym. 2020). Pikkunisäkäspopulaation heiketessä pedot siis siirtyvät käyttämään ravinnokseen muun muassa maassa pesivien lintujen munia (Kuva 1) (Béty ym. 2001; Béty ym. 2002; Bowler ym. 2020). Vaihtohtosaalishypoteesi on saanut tukea etenkin voimakkaasti vaihtelevien jyrsijäkantojen yhteydessä. Siperiansopuleiden (*Lemmus sibiricus*) ja amerikankaulussopuleiden (*Dicrostonyx groenlandicus*) runsauden vaikutus selitti arktisten kahlaajien päivittäisen pesäsäilyvyyden vuosivaihtelua Kanadassa (McKinnon ym. 2014). Vaihtohtosaaliiden, jyrsijöiden ja petojen vuorovaikutussuhteet eivät aina kuitenkaan mene vaihtohtosaalishypoteesin mukaan. Muuttuvat ympäristötekijät, kuten pitkittynyt lumipeite, saattavat muuttaa saalistajien käyttäytymistä (Machín ym. 2019). Maassa pesivien lintujen munat ja poikaset saattavat joutua saaliiksi myös petojen etsiessä jyrsijöitä ravinnokseen, vaikka jyrsijöitä olisi runsaasti saatavilla (Grendelmeier ym. 2018).



Kuva 1. Eläinten välinen suora (yhtenäinen nuoli) ja epäsuora (katkonainen nuoli) vaikutus. Nuolen paksuus kuvaa saaliseläinten ensisijaisuussuhdetta pedolle. Toiseen eläimeen kohdistuva suora vaikutus on negatiivista (-) ja epäsuora vaikutus on positiivista (+) (Bowler ym. 2020).

Kahlaajilla ja muilla linnuilla aikainen pesintä on yleensä edullista, mutta sen onnistuminen riippuu ravinnon saatavuudesta (Durant ym. 2005; Meltofte ym. 2007). Aikaisin pesivillä on usein suurempi pesyekoko, sekä aikaa uudelleen pesinnälle, mikäli ensimmäinen pesä tuhoutuu (Sandercock ym. 1999). Pesinnän aloitusajan vaihteluun vaikuttavat erilaiset ympäristötekijät, kuten lumipeite arktisilla alueilla (Meltofte ym. 2007; Machín ym. 2019; McGuire ym. 2020). Machín ym. (2019) selvittivät lumipeitteen ja saalistajien vaikutusta kahlaajalajien pesimämenestykseen Vindelfjälleen luonnonsuojelualueella Ruotsissa. He havaitsivat lumipeitteen sulamisen ajankohdalla olevan suuri merkitys kahlaajien pesäsäilyvyydelle, sillä keväällä pitkään pysyvä lumipeite myöhästyttää pesintää ja altistaa pesät suuremmalle saalistuspaineelle. Myöhäisenä keväänä pitkään pysyvät lumipeitteen on havaittu vähentävän lintujen ravinnon määrää, mistä johtuen pesinnän myöhästymisen lisäksi poikasten säilyvyys voi olla heikompi (McGuire ym. 2020).

1.3 Tulvat

Meriveden korkeus vaihtelee erilaisten sää- ja ilmastotekijöiden suhteen ja voi paikallisesti nousta tulvaksi, joka tuhoaa rannoilla pesivien lintujen pesiä (Van De Pol ym. 2010; Niemczynowicz ym. 2017). Suomen merialueilla tulvimista aiheuttavat tuuli, Seiche-efekti ja meteotsunamit. Vuotuinen merenpinnan korkeuden vaihtelu Suomen rannikolla johtuu pääasiassa geostrofisesta tuulesta eli paine-eron aiheuttamasta ilmavirtauksesta eteläisellä Itämerellä (Johansson ym. 2014). Seiche-efekti eli kylpyamme-efekti on syvänteessä tapahtuvaa pitkäkestoista oskillaatiota, jonka kesto riippuu syvänteen geometriasta ja syvyydestä. Useimmiten sen kesto on kymmenistä sekunneista useisiin tunteihin. Seiche saa alkunsa ilmanpaineesta, tuulesta tai seismisestä aktiivisuudesta (Rabinovich 2009). Seiche-tyyppisiä tulvia havaitaan Pohjanlahden pohjoisosassa niin kutsutusta lahti-ilmiöstä johtuen. Lahti-ilmiössä maksimimerivedenkorkeus nousee lahden kaventuessa ja madaltuessa kohti sen sisäosia (Wolski ym. 2014). Meteotsunami johtuu erilaisten sääilmiöiden aiheuttamasta ilmanpaineen nopeasta muutoksesta merenpinnan tuntumassa. Ilmanpaine muuttuu korkeaksi ennen voimakasta tuulenpuuskaa ja laskee välittömästi tuulenpuuskan loputtua. Se aiheuttaa voimakasta, nopeaa ja aaltoilevaa merivedenpinnan nousua (Pellikka ym. 2014).

Epävakaata säää, myrskyt ja tulvat ovat lisääntyneet Itämeren piirissä ilmastonmuutoksen seurauksena niin sanottuina tuulikuukausina touko-heinäkuussa (Pellikka ym. 2018). Tulvien vaikutus linnustoon on voimakkainta, kun se ajoittuu lintujen pesimäaikaan (Niemczynowicz ym. 2017), mutta myrskytulvien (vedenpinta yli 70 cm) tai sitä alempien ylävesien esiintymisestä tähän aikaan ei ole tietoa. Perämerellä pahimmat pesätuhot syntyvät siis tulvan iskiessä touko-kesäkuussa, jolloin suurimmalla osalla lajeista on munapesät (Soikkeli 1967; Pakanen ym. 2016a; Pakanen 2018).

1.4 Perämeren etelänsuosirri (*Calidris alpina schinzii*)

Etelänsuosirri on luokiteltu Suomessa erittäin uhanalaiseksi (EN), sen elinympäristöjä ovat niittyraivat ja avoimet tulvarannat. Itämeren etelänsuosirripopulaatio on yksi Euroopan uhanalaisimmista kahlaajapopulaatioista (Thorup 2006; Thorup ym. 2009). Laji on Itämeren mittakaavassa äärimmäisen uhanalainen, sillä Suomessa, Ruotsissa, Virossa, Venäjällä, Saksassa ja Tanskassa pesivän Itämeren etelänsuosirripopulaatio on laskenut noin 500 pariin (Helcom 2013). Laji kärsii erityisesti pesimäpaikkojen häviämisestä, sillä karjatalouden vähenemisen myötä merenraivat sulkeutuvat kasvillisuuden lisääntyessä. Lisäksi vesien rehevöityminen lienee lisännyt umpeenkasvua rannoilla, jotka luontaisesti olisivat avoimia ja matalakasvuisia. Pesimäpaikkoja ennallistetaan ja ylläpidetään laidunnuksen avulla ja nykyisin melkein kaikki pesimäpaikat ovat laitumia. Tämä altistaa pesät tallaamiselle, mutta sitä voidaan ehkäistä ajoittamalla laidunnus suosirrien pesien kuoriutumisen jälkeen (Pakanen ym. 2016a).

Etelänsuosirrien vähentyminen on havaittu myös geneettisissä tutkimuksissa, joiden mukaan muun muassa paikallispopulaatiot ovat erilaistuneet toisistaan (Rönkä 2016). Lisäksi jotkin populaatiot kärsivät sukusiitoksen vaikutuksista (Blomqvist ym. 2010). Geneettisten ongelmien taustalla on vähentynyt liike populaatioiden välillä, jota pahentaa pesimälaikkujen eristäytyneisyys (Pakanen ym. 2017). Nykyään etelänsuosirripopulaation suurimpia uhkia onkin sen pieni populaatiokoko. Tämän takia se on alttiina ympäristöstä johtuville satunnaistekijöille kuten pesimäaikaisille tulville. Tulvat voivat heikentää lajin elinkykyä, mutta niiden merkitystä etelänsuosirrien lisääntymismenestykselle ei ole tutkittu (Pakanen ym. 2014; Hyvärinen ym. 2019).

Myös petojen aiheuttama saalistuspaine uhkaa rantalintujen pesinnän onnistumista Perämeren alueella (Rönkä ym. 2006). Keskimäärin etelänsuosirrin pesistä tuhoutuu 46.5 % ja pesien yleisin tuhoutumissy syy on saalistus (Pakanen ym. 2011; Pakanen ym. 2016a). Etelä-Ruotsin Skånessa saalistuksen havaittiin olevan syy 60 % etelänsuosirrin pesätuhoista (Jönsson 1991). Suomessa etelänsuosirrin pesinnän onnistumiseen on voinut vaikuttaa pitkällä aikavälillä tapahtunut muutos saalistajien määrässä, petolajistossa ja petopaineessa, mutta pesäsäilyvyyden pitkäaikaismuutoksia ei ole tähän mennessä tutkittu. Lajin pääsaalistajat ovat yleispedit minkki, supikoira, kettu (*Vulpes vulpes*), ruskosuohaukka (*Circus aeruginosus*) ja varis (*Corvus corone*) (Pakanen ym. 2014). Petolajistosta johtuen etelänsuosirrin pesien säilyminen saattaa siis olla myös yhteydessä jyrksijäpopulaation vaihteluun vaihtohehtosaalisilmion kautta.

1.5 Tutkimuskysymykset

Tutkin Perämeren rannikolla pesivien etelänsuosirrien pesäsäilyvyyttä vuosina 2002–2020 kerätyn aineiston avulla. Tarkastelen yleistä pesäsäilyvyyttä, johon vaikuttavat kaikki tuhoutumisen syyt, sekä tarkemmin pesän todennäköisyyttä säilyä elossa saalistukselta ja tulvilta.

- 1) Tutkin esiintykö näissä kolmessa säilyvyystodennäköisyydessä ajallista vaihtelua ja testaan, onko niissä havaittavissa ajallista trendiä, joka kertoisi heikentyneestä säilyvyydestä.
- 2) Selvitän onko näiden säilyvyystodennäköisyyksien ajallinen vaihtelu yhteydessä pesimäkauden aikaisuuteen eli muninnan aloitukseen.
- 3) Testaan toimivatko etelänsuosirrien pesät vaihtoehtoisena saaliina yleispedolle testaamalla vaihtoehdosaalishypoteesin ennustetta: Onko pesäsäilyvydellä positiivinen yhteys pääsaalislajin tiheyteen?
- 4) Tutkin pesimäaikaisen merivedenkorkeuden vaikutusta pesien säilyvyyteen. Tämän tiedon avulla arvioin pesimäpaikkojen ominaisuuksien merkitystä (esimerkiksi pesimäpaikan korkeus tai pesimäniityn leveys) tulvatuholle, sekä pohdin tulvatuhojen merkitystä tulevaisuudessa.

2. Aineisto ja menetelmät

2.1 Tutkimuslaji

Etelänsuosirrit saapuvat Perämerelle keväällä ensimmäisten kahlaajalajien joukossa huhtikuun puolenvälin jälkeen, kun keskilämpötila kohoaa nollan yläpuolelle (Pakanen ym. 2018). Muuttoparven hajoaminen ja reviirien muodostus alkaa melko pian muuton jälkeen. Muninta alkaa toukokuun alkupuolella ja keskimääräinen muninnan aloituspäivä on 13. toukokuuta (Pakanen ym. 2016a). Ensimmäistä kertaa lisääntyvä, tavallisesti 2-vuotias, naaras munii myöhemmin kuin kokeneempi naaras (Soikkeli 1967). Normaalisti naaras munii neljä munaa (Pakanen ym. 2019). Muninnan väli on noin 1–1.5 päivää, ja muninta kestää keskimäärin 4.5 päivää (Soikkeli 1967). Jos pesä tuhoutuu, etelänsuosirrit yrittävät pesiä uudelleen olosuhteista riippuen (Pakanen ym. 2014). Uudelleenpesinnän todennäköisyys vähenee pesimäkauden edetessä, ja se riippuu myös pesäsaalistusriskin voimakkuudesta (Soikkeli 1967; Pakanen ym. 2014). Kriittisin vaihe pesinnässä on poikasten kuoriutuminen ja sitä seuraava maastopoikasvaihe, sillä etelänsuosirrit eivät pesi uudelleen, mikäli kuoriutuneet poikaset menehtyvät (Soikkeli 1967). Munia haudotaan noin 21 päivää eli pesinnän munavaihe kestää noin 26 päivää (Soikkeli 1967). Poikasten kuoriutuminen alkaa toukokuun lopulla ja jatkuu kesäkuun loppuun. Uudelleen pesinnän seurauksena munitut pesät kuoriutuvat kesäkuun puolenvälin jälkeen. Naaraat pesivät erittäin harvoin uudestaan toisen koiraan kanssa (Soikkeli 1967). Lentokykyisiä poikaset ovat noin kolmen viikon ikäisinä. Naaraat hoitavat poikasia koiraita lyhyemmän ajan ja niiden syysmuutto alkaa jo kesäkuussa (Soikkeli 1967; Pakanen ym. 2018). Koiraat jäävät hoitamaan jälkeläisiä, joten niiden syysmuutto ajoittuu kesäkuun puolestavälistä heinäkuun puoleenväliin (Soikkeli 1967; Pakanen ym. 2018). Poikasten voimakkain kuolleisuus tapahtuu ennen lentoa lähtöä. Poikasten säilyvyys yksivuotiaaksi oli Ruotsin länsirannikolla vuosina 1990–2005 hieman heikompaa (17 %), kuin Pohjanlahden rannikolla Suomessa (20 %) ja Etelä-Ruotsin Skånessa (20.1 %) (Pakanen ym. 2020).

2.2 Pesäaineisto

Etelänsuosirrin pesimäaineisto kerättiin Perämeren rantaniityiltä Oulun (64°50'N, 25°00'E) seudulta vuosien 2002–2020 aikana. Pesimäpaikat sijaitsevat Lumijoella, Siikajoella ja Hailuodossa. Tutkimusalueen linnut kattavat lähes kaikki Perämeren alueella lisääntyvät etelänsuosirrit (Pakanen 2011). Lintujen ja niiden reviirien etsintä aloitettiin huhtikuun lopussa. Pesiä etsittiin muninnan alkaessa, ja niiden etsintää jatkettiin heinäkuun puoleen väliin saakka. Pesiä etsittiin tarkastamalla reviirien ydinalueita soidinkuoppien ja pesiltä lähtevien ja niille palaavien lintujen avulla. Pesien sijainti tallennettiin vuodesta 2003 lähtien GPS:n (Global Positioning System) avulla (Pakanen ym. 2014). Pesän ikä löytöhetkellä arvioitiin joko munintavaiheen perusteella (1–3 munaa) tai

kelluttamalla munat (Pakanen ym. 2011). Näin saatiin arvio kuoriutumishetkestä. Pesiä seurattiin 1–7 päivän välein poikasten kuoriutumiseen saakka. Pesän tuhoutumisen syy (saalistus, tulva, talleantuminen, hylkäys) kirjattiin ylös. Pesä todettiin tuhoutuneeksi, jos se oli tyhjä ennen arvioitua kuoriutumista (Pakanen ym. 2011). Mikäli pesä nostettiin turvaan tulvalta lisäämällä maata pesän alle, se tulkittiin tuhoutuneeksi tulvan vaikutuksesta.

2.3 Petolinnut

Petolintujen saalistusvaikutusta etelänsuosirrin pesimämenestykseen tutkittiin epäsuorasti petolintujen poikuekoon kautta. Sen ajateltiin olevan yhteydessä myyrien runsauteen tutkimusalueen lähistöllä. Petolintulajit helmipöllö (*Aegolius funereus*) ja viirupöllö (*Strix uralensis*) valittiin siten, että lajit ilmentävät vahvasti myyräkantojen vaihtelua (Ims & Andreassen 2000; Brommer ym. 2002; Sundell ym. 2004). Pöllöjä rengastetaan Suomessa vuosittain ja niiden rengastuksen laajuus on niittänyt kansainvälistä mainetta, sillä kaikki löytyvät yksilöt pyritään rengastamaan. Pöllöpoikueiden rengastus tapahtuu pöllöjen lisääntymisaikaan, kun poikaset ovat vielä pesässä (Sauola 1987).

Jari Valkaman (Luonnontieteellinen keskusmuseo, Helsinki) keräämä helmipöllö- ja viirupöllöpoikueiden rengastusaineisto on Pohjois-Pohjanmaan alueelta vuosilta 2002–2020. Se sisältää seuraavat muuttujat: laji, renkaannumero, rengastuspäivä, linnun ikä, poikueen numero, poikasten määrä, kunta ja rengastuspaikan koordinaatit. Aineiston avulla laskettiin vuosittainen helmipöllöjen ja viirupöllöjen keskimääräinen poikuekoko. Havaintopaikat ovat Haukipudas, Oulu, Kiiminki, Kempele, Muhos, Oulunsalo, Lumijoki, Liminka, Tyrnävä, Siikajoki, Hailuoto, Raahe, Pyhäjoki, Merijärvi, Oulainen, Alaveteli, Haapavesi, Ii, Kestilä, Piippola, Pudasjärvi, Pulkkila, Rantsila, Ruukki, Siikalatva, Toholampi, Tornio, Utajärvi, Vaala, Yli-Ii, Ylivieska ja Ähtäri. Havaintopaikkojen sijainnin selvyuden vuoksi koin järkeväksi erotella nykyisestä Oulusta Haukiputaan, Kiimingin ja Oulunsalon.

2.4 Jyrsijät

Pienjyrsijäaineisto on Risto Tornbergin keräämä. Pienjyrsijöiden runsauden vaihtelua seurattiin Sanginjoen (65°0'N, 25°48'E) alueelta vuosien 2002–2014 aikana. Vuonna 2010 pyynti suoritettiin Oulunsalon (64°57'N, 25°19'E) rantametsässä. Pyyntiruutua kutsutaan pienruuduksi (small quadrat) ja menetelmää kutsutaan small quadrat methodiksi (SQM) (Myllymäki ym. 1971). Sanginjoella 15 m x 15 m pienruutuja oli kymmenen. Pienruuduissa tappavia loukkuja asennettiin kolme per nurkka eli yhteensä 12 loukkua pienruutua kohden. Loukkujen etäisyys ruudun nurkasta oli 1–2 m. Pyyntiaika oli kaksi vuorokautta, koska 60–70 % pikkunisäkkäistä tulee pyydetyksi siinä ajassa. Pienruutujen habitaatit olivat viljelty pelto, mäntymetsä, kuusimetsä, rämeinen kuusimetsä, taimikko, käenkaalityypin lehtometsä, kaksi pakettipeltoa, sekä taimikon ja nuoren metsän sekoitus. Viljellyllä

pellolla loukut olivat linjassa ojien varressa. Oulunsalon paikalla käytettiin linjapyyntiä. Myyrien linjapyyntissä loukut ovat 10 m välein siten, että 2 linjaa kulkee vierekkäin muutaman metrin päässä toisistaan. Saalislajeja olivat peltomyyrä (*Microtus agrestis*), metsämyyrä (*Myodes glareolus*), metsäpäästäinen (*Sorex araneus*), vaivaispäästäinen (*Sorex minutus*) ja idänpäästäinen (*Sorex caecutiens*) (Risto Tornberg, suullinen tiedonanto).

2.5 Merivedenkorkeus

Hain Ilmatieteen laitoksen latauspalvelusta Oulun mareografin mittaamat päivittäiset meriveden maksimikorkeudet 1.5.–20.7. vuosilta 2002–2020. Päivittäisten maksimivedenkorkeusarvojen avulla mallinsin pesäsäilyvyyden yhteyttä vedenkorkeuteen (ks. alla). Selvittääkseni onko tulvien esiintyminen lisääntynyt hain maksimivedenkorkeudet ensimmäisten pesien ajalle, 15.5.–15.6., vuosilta 1971–2020. Määritin aineiston avulla kaksi muuttujaa jokaiselle vuodelle. Ensimmäinen muuttuja oli binäärinen ja kertoi, nousiko tulvavesi kyseisenä vuotena yli 40 cm korkeuteen vai ei. Toinen muuttuja oli yli 40 cm nousseiden tulvien esiintymiskertojen määrä vuotta kohti. Oulun mareografi sijaitsee Toppilansaaren pohjoiskärjessä Toppilansalmessa Oulujoen suistoalueella. Mittaus tapahtuu tasatunnein vuorokauden ympäri, joten ladatusta aineistosta täytyi itse hakea päivittäiset meriveden maksimikorkeudet (Ilmatieteen laitos 2021).

2.6 Tilastolliset menetelmät

Tutkin onko tulvien esiintyminen lisääntynyt 1970-luvulta lähtien yleistettyjen lineaaristen mallien avulla (McCullagh & Nelder 1989). Kun selittävänä muuttujana oli yli 40 cm yltävän tulvan esiintyminen vuoden aikana (esiintyi tulva / ei esiintynyt tulvaa), käytin binomijakaumaa ja logit linkkifunktiota. Kun selittävänä muuttujana oli yli 40 cm korkeudelle yltävien tulvien määrä pesimäkauden aikana, käytin Poisson-jakaumaa ja log-linkkifunktiota. Molemmissa malleissa sovitin aineistoon mallin, jossa tulvan esiintymistä tai tulvien määrää selitti lineaarinen trendi vuosien suhteen. Sovitin mallit aineistoon R-ohjelman avulla (R Core Team 2019).

Tarkastelin pesinnän onnistumista, eli poikasten kuoriutumistodennäköisyyttä päivittäisen pesäsäilyvyyden kautta, koska onnistuneiden pesien osuus on usein yliarvio (Mayfield 1975). Päivittäinen pesäsäilyvyys on pesän todennäköisyys selviytyä yhdestä päivästä ja pesinnän onnistumisella tarkoitetaan pesän kuoriutumistodennäköisyyttä (Dinsmore ym. 2002). Onnistuneiden pesien todennäköisyys ei ota huomioon sitä, että osaa pesistä ei löydetä koskaan, koska ne ovat tuhoutuneet. Onnistuneiden pesien todennäköisyys ei myöskään ota huomioon sitä, että pesät ovat eri ikäisiä löydettyinä. Pesän ikä vaikuttaa sen todennäköisyyteen selviytyä munien kuoriutumiseen asti, sillä jotkut pesistä ovat vanhempia aiemmin ja niiden todennäköisyys selviytyä munien kuoriutumiseen asti on pienempi (Dinsmore ym. 2002; Pakanen ym. 2011). Päivittäinen

pesäsäilyvyys lasketaan huomioimalla pesän altistusaika eli aika, jonka pesä oli seurannan alla. Pesän tuhoutumistodennäköisyys lasketaan summaamalla jokaisen pesän altistuspäivät, eli pesäpäivät, ja jakamalla ne tuhoutuneiden pesien määrällä. Päivittäinen pesäsäilyvyys = $1 - [N_{\text{(tuhoutuneet pesät)}} / N_{\text{(pesäpäivät)}}]$ (White & Burnham 1999; Dinsmore ym. 2002). Pesinnän onnistumistodennäköisyys saadaan korottamalla päivittäinen säilyvyyssodennäköisyys pesimäajan päivien lukumäärän (muninta ja haudonta) potenssiin (Dinsmore ym. 2002). Etelänsuosirillä se on noin 26 päivää (Soikkeli 1967).

Analysoin päivittäistä pesäsäilyvyyttä MARK-ohjelman avulla, joka mahdollistaa yleistettyjen lineaaristen regressiomallien soveltamisen aineistoon ja jatkuvien muuttujien tarkastelun (White & Burnham 1999; Dinsmore ym. 2002). Jokaiselta pesältä kerättiin seuraavat tiedot analysointia varten. Pesän löytymispäivä (k), viimeinen päivä, jolloin pesä havainnoitiin elävänä (l), sekä viimeinen päivä, jolloin pesä havainnoitiin (m). Lisäksi kirjattiin tieto siitä, säilyikö pesä ajanjakson elossa vai tuhoutuiko se. Onnistunut pesä kartuttaa pesäpäiviä löytöpäivästä kuoriutumishetkeen. Tuhoutunut pesä arvioidaan säilyvän kahden viimeisen pesävierailun (l ja m) puoleen väliin. Pesävierailuvälin päivien lukumäärän ollessa pariton puolet pesistä arvoitiin tuhoutuneen 1 päivä yli puolenvälin ja puolet pesistä arvioitiin tuhoutuneen 1 päivä alle puolenvälin (Dinsmore ym. 2002; Pakanen ym. 2011). Kun pesä oli tuhoutunut tulvan takia, asetettiin tuhoutumispäivä tulvapäivään.

Vuosien 2002–2020 aikana seurattiin yhteensä 571 pesää, joista kertyi aineistoa pesäsäilyvyysanalyysiin. Niistä kertyi yhteensä 6205 pesäpäivää. Tarkastelin päivittäistä pesäsäilyvyyttä suhteessa eri tuhoutumisen syihin. Ensimmäinen tarkastelu huomioi kaikki tuhoutumisen syyt ja kertoo yleisen pesinnänonnistumisen vaihtelusta. Toinen tarkastelu huomioi ainoastaan pesien tuhoutumisen saalistuksen suhteen ja huomioi muista syistä tuhoutuneet pesät siihen asti, kun niiden arvioitiin tuhoutuneen. Muista syistä tuhoutuneet pesät merkattiin siis säilyneiksi. Kolmas tarkastelu huomioi ainoastaan pesien tuhoutumisen tulvien takia ja huomioi muista syistä tuhoutuneet pesät siihen asti, kun niiden arvioitiin tuhoutuneen.

Sovitin näihin kolmeen aineistoon samat mallit, jotka kuvasivat pesäsäilyvydessä testattavaa vaihtelua. Kaikista yleisin eli parametrisoiduin malli oli ajasta riippuva vuosimalli. Sovittamalla redusoituja malleja testasin, miten eri tekijät selittävät tätä vuosivaihtelua. Lineaaristen ja kvadraattisten trendimallien avulla testasin, onko säilyvydessä tapahtunut ajallisia muutoksia, kuten onko säilyvyys heikentynyt. Lisäksi testasin, onko kevään aikaisuudella eli ensimmäisen muninnan aloituspäivällä merkitystä säilyvyydelle. Tutkiessani säilyvyyttä saalistukselta sovitin lisäksi mallin, jossa säilyvyyttä selitettiin helmipöllön ja viirupöllön keskimääräisellä poikuekoolla. Tämän lisäksi analysoin erikseen pesäaineiston vuosilta 2002–2014 ja sovitin malleja, joissa pesäsäilyvyyttä selitettiin kevään ja syksyn myyräindeksien lineaarisilla ja kvadraattisilla vaikutuksilla. Tässä aineistossa oli 441 pesää ja 5005 pesäpäivää.

Käytin mallinvalinnassa Akaiken Informaatio kriteeriä (AIC; Akaike 1973). AIC-työkalun avulla voidaan vertailla muuttujakombinaatioiden saamaa tukea. Työkalun avulla pystytään valitsemaan parsimonisimmat mallit eli mallit, jotka selittävät parhaiten vaihtelua suhteessa käytettyjen parametrien määrään (Burnham & Anderson 2002). Käytin AIC_c -arvoja, jotka on korjattu pienen aineiston suhteen. Olennaisin tieto on mallien AIC-eroissa (ΔAIC_c). Parhaiten tuetun mallin AIC_c -arvo on pienin. $\Delta AIC_c = AIC_c$ -arvon erotus parhaiten tuettuun AIC_c -arvoon. Mallien katsotaan saavan vähemmän tukea, mikäli niiden $\Delta AIC_c > 2$. Mallinvalinnan epävarmuus on huomioitava, mikäli useampi malli on kahden AIC_c yksikön sisällä. Tällöin otetaan mallinvalinnan epävarmuus huomioon malleja keskiarvoistamalla. Akaiken painoarvon (w) avulla painotetaan kunkin mallin tuottamia parametriestimaatteja (Burnham & Anderson 2002).

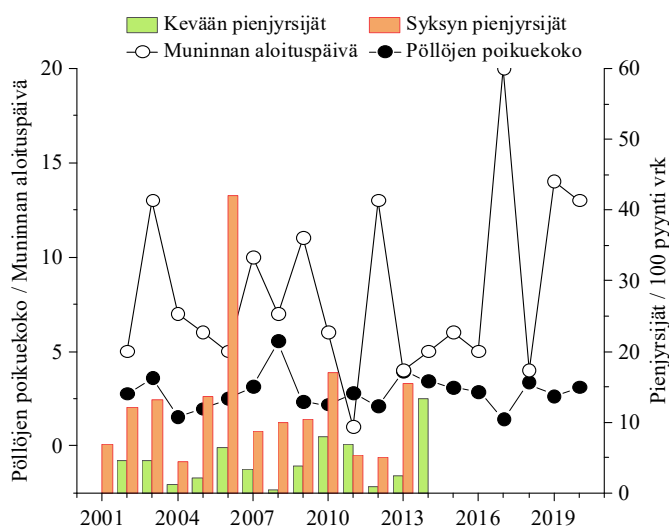
Devianssianalyysin (ANODEV-analyysi) avulla arvioin kuinka paljon säilyvyyden vuosivaihteluista eri muuttujat selittivät. Devianssianalyysissä verrataan ajasta riippuvan mallin, vakiomallin ja kovariaattimallin deviansseja seuraavasti (Grosbois ym. 2008).

$$\frac{Dev_{(c)} - Dev_{(cov)}}{Dev_{(c)} - Dev_{(t)}}$$

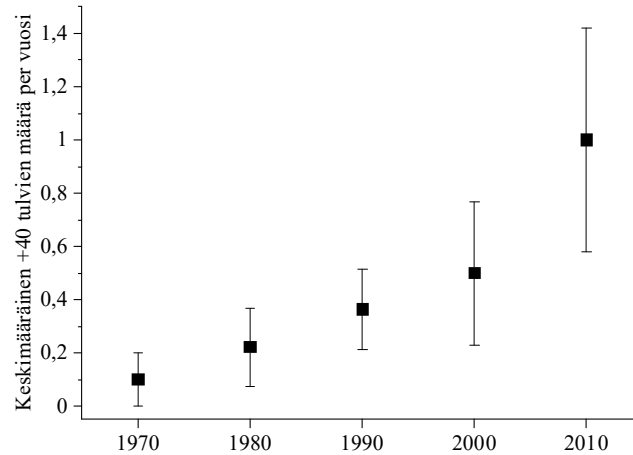
Kaavassa $Dev_{(c)}$ on vakiomallin devianssi, $Dev_{(cov)}$ on kovariaattimallin devianssi ja $Dev_{(t)}$ on ajasta riippuvan mallin devianssi (Grosbois ym. 2008).

3. Tulokset

Kuoriutumiseen tai tuhoutumiseen asti seuratuista pesistä kuoriutui 52.1 % (N = 620). Saalistus oli pesien yleisin tuhoutumisen syy (62.6 %, N = 297). Tulvat tuhosivat toiseksi eniten pesiä (20.5 %) ja loput tuhoutumisen syyt olivat harvinaisempia (tallaantuminen 5.1 %, hylkääminen 6.1 % ja muu syy 5.7 %). Pöllöjen poikuekoko, pienjyrsijämäärät sekä pesinnän aloitus vaihtelivat voimakkaasti tutkimuksen aikana ilman selkeää trendiä (Kuva 2). Näiden väliset korrelaatiot olivat heikkoja. Voimakkain korrelaatio oli -0.35 pesinnänajoituksen ja kevään myyräindeksin välillä. Pesimäaikaisten tulvien esiintyminen puolestaan näyttää lisääntyneen Perämerellä viimeisten vuosikymmenien aikana (Kuva 3). Tämä näkyi sekä pesimäaikaisen tulvan todennäköisyyden suhteen ($\beta_{\text{TULVAN TDK}}: 0.0478$, SE 0.024, $z = 2.012$, $p = 0.044$), että pesimäkauden aikana esiintyneiden yli 40 cm yltäneiden tulvien lukumäärän suhteen ($\beta_{\text{TULVIEN LKM}}: 0.05021$, SE = 0.017, $z = 2.942$, $p = 0.003$; Kuva 3).



Kuva 2. Helmipöllöjen ja viirupöllöjen poikuekokojen, pienjyrsijämäärien, sekä etelänsuosirrien muninnan aloituspäivien vaihtelu vuosina 2001–2020.



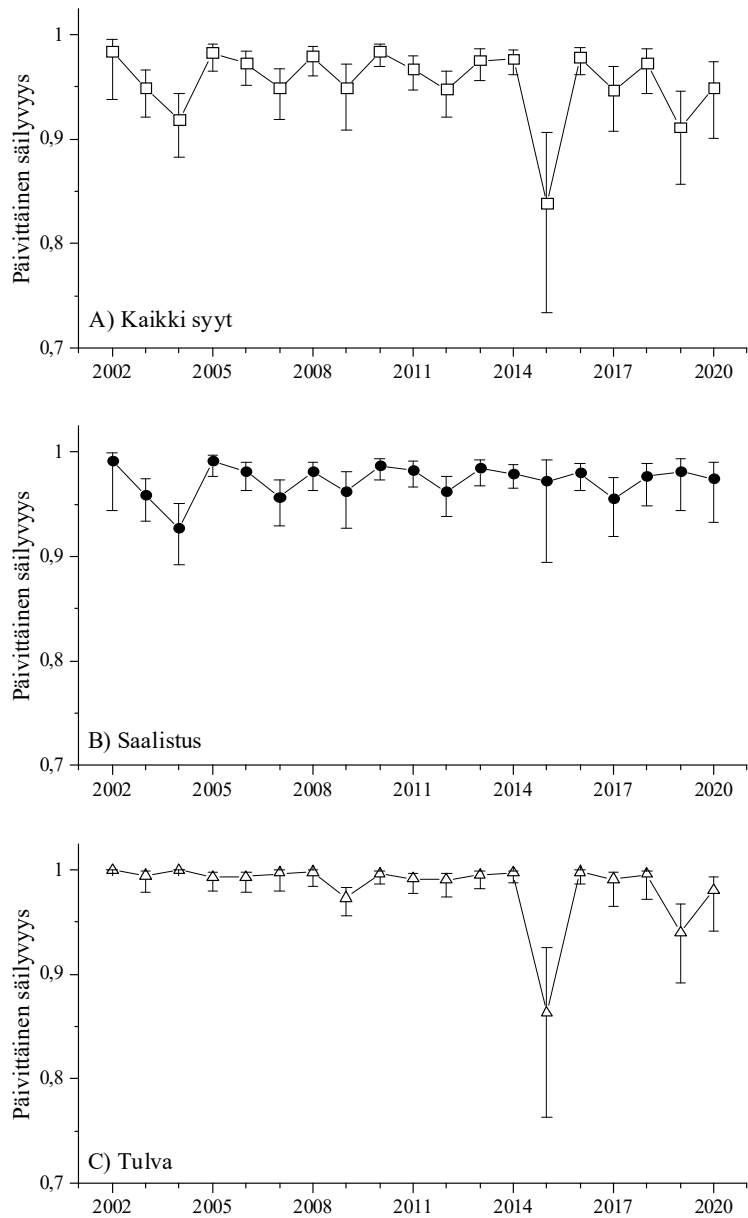
Kuva 3. Tulvien esiintyminen Perämerellä. Oulun mittausasemalla pesimäaikaan (15.5.–15.6.) tapahtuneiden yli 40 cm yltäneiden tulvien keskimääräinen määrä vuotta kohden on lisääntynyt viimeisten viiden vuosikymmenen aikana. Hajontalukuna on keskivirhe.

3.1 Kaikki tuhoutumisen syyt

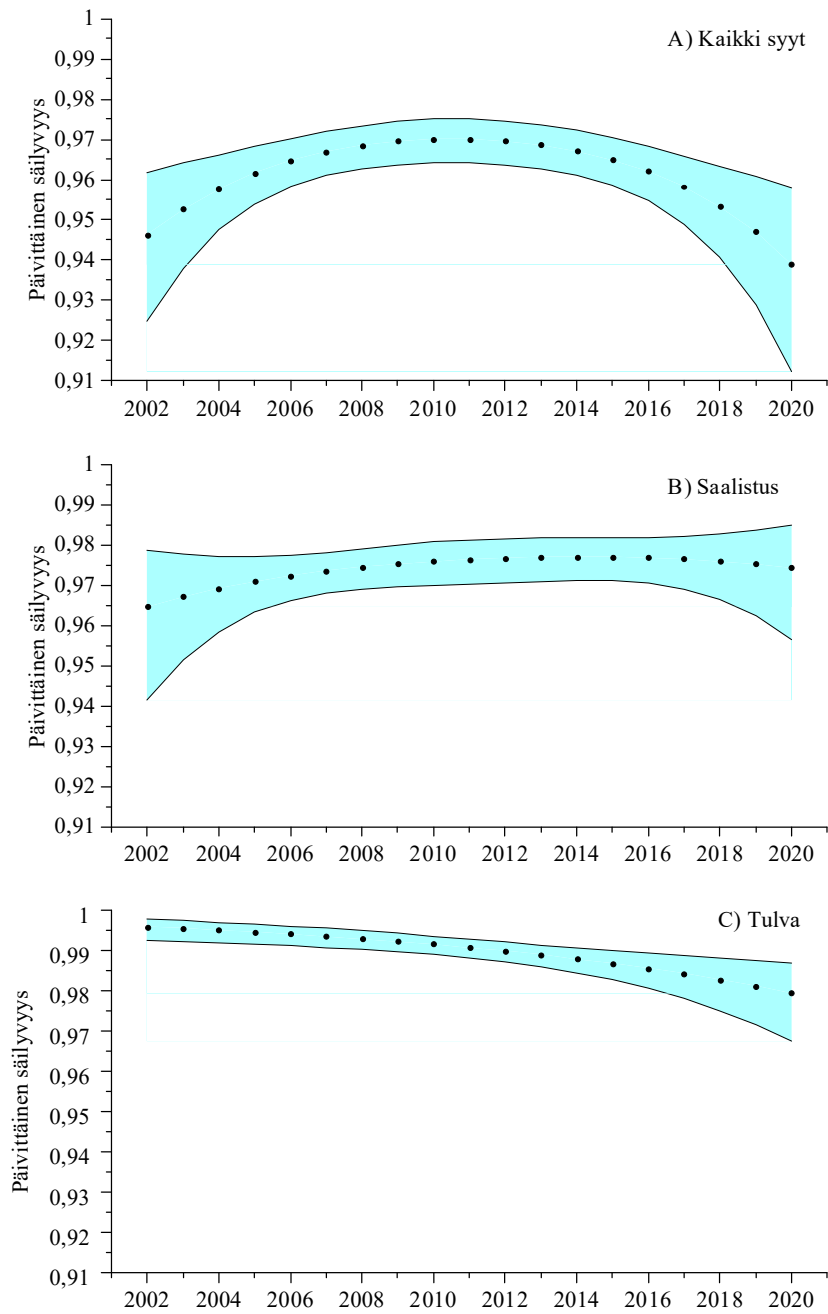
Päivittäinen pesäsäilyvyys vaihteli voimakkaasti vuosien välillä (Taulukko 1, mallit A1 vs. A4, $\Delta AIC_c = 46.26$; Kuva 4A). Se oli keskimäärin $0.962 \pm SE 0.006$. Pesinnän onnistumistodennäköisyys yli munintavaiheen oli siis 36.5 %. Tämä poikkeaa selkeästi onnistuneiden osuudesta kaikista pesistä. Matalimmillaan pesien onnistumistodennäköisyys oli 1 % vuonna 2015 ja korkeimmillaan 65.5 % vuonna 2002. Pesien säilyvydessä havaittiin yhteys pesinnän aloituspäivään eli fenologiaan. Pesät säilyivät paremmin, jos pesintä alkoi sinä vuonna aikaisin (regressiokerroin logit asteikolla: $\beta_{\text{PESINTÄ}} = -0.0672$, LV -0.094, -0.040). Pesinnän aloituspäivä selitti 27 % vuosivaihtelusta. Pesäsäilyvydessä ei ollut lineaarista trendiä (Taulukko 1, malli A5; Kuva 5A), mutta kvadraattinen malli sai tukea suhteessa vakiomalliin (Taulukko 1, mallit A3 vs. A4). Mallin ennusteiden mukaan pesäsäilyvyys oli keskimäärin korkeampaa tutkimusjakson keskivaiheilla kuin alussa ja lopussa (Kuva 5A).

Taulukko 1. Yhteenveto etelänsuosirrien pesäsäilyvyyden vuosittaista vaihtelua kuvaavista malleista. AIC_c = Akaiken informaation kriteeri, ΔAIC_c = AIC_c -arvon erotus parhaiten tuetun mallin AIC_c arvoon, w = AIC_c painoarvo, k = parametrien määrä ja devianssi = ilmaisee poikkeaman saturoidusta mallista.

#	Malli	AIC_c	ΔAIC_c	w	k	Devianssi
A1	Vuosi	1311,92	0,00	1,000	19	1273,80
A2	Pesinnän aloitus	1338,15	26,23	0,000	2	1334,15
A3	Kvadraattinen trendi	1352,32	40,40	0,000	3	1346,32
A4	Vakio	1358,19	46,26	0,000	1	1356,19
A5	Lineaarinen trendi	1360,10	48,18	0,000	2	1356,10



Kuva 4. Etelänsuosirrien päivittäisen pesäsäilyvyyden vaihtelu tutkimusjakson (2002–2020) aikana, kun A) kaikki syyt, B) vain saalistus ja C) vain tulvat olivat pesien tuhoutumisen syynä.



Kuva 5. Trendimallien ennusteet etelänsuosirrien pesäsäilyvyydelle koko tutkimusjaksolta (2002–2020), kun A) kaikki syyt, B) vain saalistus ja C) vain tulvat olivat pesien tuhoutumisen syynä.

3.2 Säilyminen saalistukselta

Pesäsäilyvyys saalistukselta oli keskimäärin 0.974 (SE 0.0019) ja se vaihteli vuosien välillä (Taulukko 2, mallit B1 vs. B6, $\Delta AIC_c = 15.87$; Kuva 4B). Keskimäärin pesän todennäköisyys säilyä saalistukselta oli 50.4 %. Vuosittaista vaihtelua selittävistä tekijöistä pesinnän aloituspäivää kuvaava malli sai eniten tukea (Taulukko 2, mallit B2 vs. B6, $\Delta AIC_c = 13.04$). Pesät säilyivät paremmin, jos pesintä alkoi aikaisin (regressiokerroin logit asteikolla: $\beta_{\text{PESINTÄ}} = -0.0658$, LV -0.098, -0.034). Pesinnän aloituspäivä selitti 29 % vuosivaihtelusta. Pöllöjen poikuekoko oli myös yhteydessä säilyvyyteen (Taulukko 2, mallit B3 vs. B6, $\Delta AIC_c = 2.58$), mutta se selitti vain 9 % vuosivaihtelusta. Pesäsäilyvyys parani poikuekoon kasvaessa (regressiokerroin logit asteikolla: $\beta_{\text{PÖLLÖJEN POIKUEKOKO}} = 0.179$, LV 0.010, 0.347). Pesien säilyvyys saalistukselta ei osoittanut ajallisia trendejä (Taulukko 2, mallit B4 ja B5).

Taulukko 2. Yhteenveto etelänsuosirrien pesäsäilyvyyden vuosittaista vaihtelua kuvaavista malleista. AIC_c = Akaiken informaation kriteeri, ΔAIC_c = AIC_c -arvon erotus parhaiten tuetun mallin AIC_c arvoon, w = AIC_c painoarvo, k = parametrien määrä ja devianssi = ilmaisee poikkeaman saturoidusta mallista.

#	Malli	AIC_c	ΔAIC_c	w	k	Devianssi
B1	Vuosi	1004,89	0,00	0,803	19	966,77
B2	Pesinnän aloitus	1007,72	2,83	0,195	2	1003,72
B3	Pöllöjen poikuekoko	1018,18	13,29	0,001	2	1014,17
B4	Kvadraattinen trendi	1018,96	14,07	0,001	3	1012,95
B5	Lineaarinen trendi	1020,08	15,19	0,000	2	1016,08
B6	Vakio	1020,76	15,87	0,000	1	1018,76

3.3 Jyrsijärunsauden vaikutus saalistukselta säilymiseen

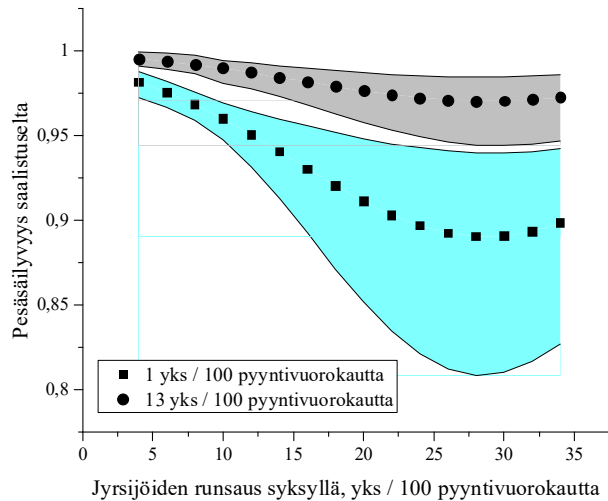
Tutkin pienjyrsijärunsauden merkitystä pesien säilyvyyteen saalistukselta aineistolla, jonka keruujalle oli saatavissa pyyntiaineistoa. Ajallista vaihtelua selittävistä malleista eniten tukea saivat mallit, joissa oli mukana kevään ja edeltäneen syksyn pienjyrsijämäärien lineaariset ja kvadraattiset vasteet (Taulukko 3, mallit C2 vs. C11, $\Delta AIC_c = 18.45$; mallit C3 vs. C11, $\Delta AIC_c = 16.87$). Kevään jyrsijämäärän kvadraattinen vaste ei kuitenkaan saanut tukea, ja parametrin luottamusväli ylittää nollan mallissa C2 (Taulukko 4). Kevään jyrsijämäärällä oli positiivinen vaikutus pesäsäilyvyyteen, mutta syksyn jyrsijämäärällä oli negatiivinen vaikutus pesäsäilyvyyteen (Taulukko 4; Kuva 6). Kevään ja syksyn jyrsijämäärien tuki kasvoi, kun ne olivat samassa mallissa.

Taulukko 3. Yhteenvedo etelänsuosirrien pesäsäilyvyyden vuosittaista vaihtelua kuvaavista malleista. AIC_c = Akaiken informaation kriteeri, ΔAIC_c = AIC_c -arvon erotus parhaiten tuetun mallin AIC_c arvoon, w = AIC_c painoarvo, k = parametrien määrä ja devianssi = ilmaisee poikkeaman saturoidusta mallista. Kevät/syky = kyseisen vuoden kevät/syky. kevät2/syky2 = edeltävän vuoden kevät/syky.

#	Malli	AIC_c	ΔAIC_c	w	k	Devianssi
C1	Vuosi	795,58	0,00	0,920	13	769,51
C2	Kevät + kevät2 + syky + syky2	801,26	5,68	0,054	5	791,25
C3	Kevät + syky + syky2	802,84	7,26	0,024	4	794,83
C4	Kevät + kevät2 + syky	809,75	14,16	0,001	4	801,74
C5	Kevät + syky	810,47	14,88	0,001	3	804,46
C6	Kevät * syky	812,45	16,87	0,000	4	804,45
C7	Kevät	815,87	20,28	0,000	2	811,86
C8	Syky	816,53	20,95	0,000	2	812,53
C9	Kevät + kevät2	816,80	21,21	0,000	3	810,79
C10	Syky + syky2	818,22	22,64	0,000	3	812,22
C11	Vakio	819,71	24,13	0,000	1	817,71

Taulukko 4. Jyrjäjämiärien lineaaristen- ja kvadraattisten vasteiden regressiokertoimet logit asteikolla (β) ja luottamusvälit (LV- ja LV+).

Malli	β	LV-	LV+
Vakio	4,3830	3,6702	5,0958
Kevät lineaarinen	0,2653	0,1095	0,4211
Kevät kvadraattinen	-0,0109	-0,0220	0,0003
Syky lineaarinen	-0,1808	-0,2768	-0,0849
Syky kvadraattinen	0,0031	0,0012	0,0050



Kuva 6. Edeltävän syksyn (x-akseli) ja kevään (viivat) pienjyrsijämäärien vaikutus etelänsuosirrien pesien säilyvyyteen saalistukselta (y-akseli). Kevään jyrsijämäärien vaikutus näkyy viivojen avulla, jotka on laskettu jyrsijämäärille 1 yksilöä / 100 pyyntivuorokautta ja 13 yksilöä / 100 pyyntivuorokautta. Arvot on laskettu keskiarvoistamalla mallien C2 ja C3 estimaatit (Taulukko 3).

3.4 Säilyminen tulvimiselta

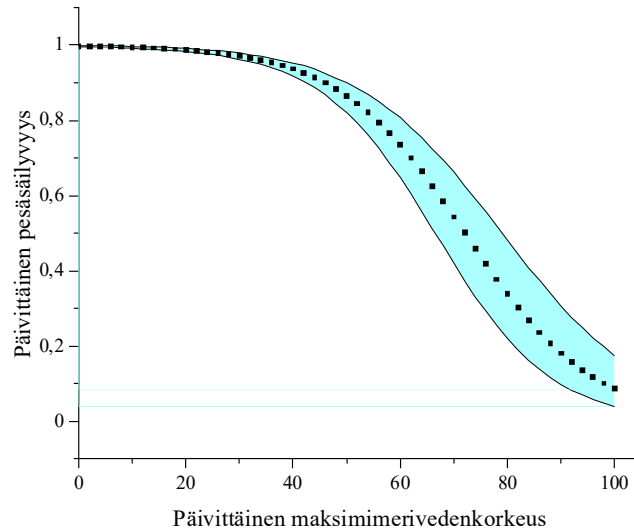
Pesäsäilyvyys tulvilta vaihteli voimakkaasti vuosien välillä (Taulukko 5, mallit D1 vs. D5, $\Delta AIC_c = 64.2$; Kuva 4C). Pesien säilyvyys tulvilta heikentyi tutkimuksen aikana (Taulukko 5, mallit D2 vs. D5, $\Delta AIC_c = 9.7$; Kuva 5C). Pesinnän aloituspäivällä oli merkitystä myös tulvilta säilymiselle (Taulukko 5, mallit D3 vs. D5, $\Delta AIC_c = 9.5$; regressiokerroin logit asteikolla: $\beta_{PESINTÄ} = -0.0898$, LV $-0.139, -0.0402$). Pesinnän aloituspäivä selitti noin 11 % vuosivaihtelusta.

Taulukko 5. Yhteenveto etelänsuosirrien pesäsäilyvyyden vuosittaista vaihtelua kuvaavista malleista. AIC_c = Akaiken informaation kriteeri, ΔAIC_c = AIC_c -arvon erotus parhaiten tuetun mallin AIC_c arvoon, w = AIC_c painoarvo, k = parametrien määrä ja devianssi = ilmaisee poikkeaman saturoidusta mallista.

#	Malli	AIC_c	ΔAIC_c	w	k	Devianssi
D1	Vuosi	589,88	0,00	1,000	19	551,77
D2	Lineaarinen trendi	644,35	54,47	0,000	2	640,35
D3	Pesinnän aloitus	644,59	54,71	0,000	2	640,59
D4	Kvadraattinen trendi	646,15	56,28	0,000	3	640,15
D5	Vakio	654,08	64,20	0,000	1	652,07

3.5 Meriveden korkeuden vaikutus säilyvyyteen

Päivittäiset maksimivedenkorkeudet selittävät todella hyvin pesien säilyvyyttä tulvilta. Mallin AIC_c arvo oli 250 pienempi kuin vakiomallin AIC_c arvo. Etelänsuosirrien pesien säilyvydessä alkaa näkyä selkeää muutosta meriveden noustessa 40 cm normaalitason yläpuolelle ja pesien säilyvyys laskee jyrkästi meriveden noustessa. Meriveden noustessa 100 cm normaalitason yläpuolelle säilyvyys on alle 10 % (Kuva 7).



Kuva 7. Päivittaisen maksimimerivedenkorkeuden vaikutus etelänsuosirrien pesäsäilyvyyteen.

4. Pohdinta

Etelänsuosirrin pesäsäilyvyys ei heikentynyt tutkimusjakson (2002–2020) aikana, mutta pesäsäilyvydessä oli voimakasta vaihtelua vuosien välillä. Matalimmillaan pesien onnistumistodennäköisyys oli vuonna 2015 (1 %) ja korkeimmillaan vuonna 2002 (65.5 %). Keskimääräinen pesän onnistumistodennäköisyys tutkimusjakson aikana oli suhteellisen matala, vain 36.5 %. Se on matalampi kuin keskimäärin 1960-luvulla, jolloin Porin läheisyydessä pesivien etelänsuosirrien pesistä kuoriutui 75 % vuosina 1962–1966 ja 38 % vuosina 1967–1969 (Soikkeli 1970). Tämän perusteella näyttäisi, että etelänsuosirrin pesien säilyvyys olisi heikentynyt samaan tapaan kuin lapinsirrien (*Calidris temminckii*) pesäsäilyvyys lajin vähentyessä voimakkaasti Perämerellä (Rönkä ym. 2006) ja monen muun kahlaajalajin pesäsäilyvyys maailmalla (Kubelka ym. 2018). Tulosten vertaaminen voi olla kuitenkin vaikeaa, koska entisajan tutkimukset helposti yliarvioivat onnistumisen todennäköisyyttä (Bulla ym. 2021). Vanhat tutkimukset eivät huomioineet pesien altistumispäiviä tuhoutumiselle ja laskivat pesien onnistumistodennäköisyydet ainoastaan osuutena kaikista pesistä. Tästä johtuen vertailut uudempiin tutkimuksiin, jotka ottavat huomioon myös pesäpäivät, voivat olla vääristyneitä (Bulla ym. 2019; Bulla ym. 2021). Onnistuneiden pesien osuus havaittiin tässäkin tutkimuksessa yliarvioksi pesien onnistumistodennäköisyydestä.

Yleisin pesien tuhoutumisen syy oli saalistus, vain 50 % pesistä säilyi saalistukselta. Saalistus ei kuitenkaan lisääntynyt tutkimusjakson aikana. Tämä poikkeaa yleisestä trendistä, jonka mukaan pesiin kohdistuva saalistuspaine on lisääntynyt (Roodbergen ym. 2012). Saalistuksen vaikutus etelänsuosirrin pesien kuoriutumistodennäköisyyteen ei poikkea Itämeren eri etelänsuosirripopulaatioista raportoiduista arvioista. Pesien kuoriutumistodennäköisyydet saalistusta tarkasteltaessa olivat Tanskassa 46.5 % (Thorup 1998; Pakanen ym. 2011) ja Ruotsissa 42.9 % (Pauliny ym. 2008). Saalistuksen vaikutus etelänsuosirrien pesimämenestykseen on siis voimakasta laajalti ja on mahdollista, että saalistuspaine on ollut voimakasta jo pidempään myös Perämerellä. Osaksi samoilla alueilla pesineen lapinsirrin pesäsäilyvyys saalistukselta laski selkeästi samanpituisen tutkimusjakson aikana (Rönkä ym. 2006; Pakanen 2011). Lapinsirrin pesien säilymistodennäköisyys saalistukselta oli 64 % 1980-luvulla ja se laski tutkimusjakson aikana ollen 25 % 1990-luvulla (Rönkä ym. 2006). Etelänsuosirrin suhteen luotettava vertailu 1960-luvun saalistukseen vaatisi kuitenkin uuden tutkimuksen, jossa tarkasteltaisiin päivittäistä pesäsäilyvyyttä myös 1960-luvun aineistosta. Pesäsäilyvydessä tapahtuneiden muutosten ymmärtämisessä auttaa tieto vuosittaista vaihtelua aiheuttavista tekijöistä.

Pienjyrsijöiden runsauden merkitystä saalistuksen pesäsäilyvyysvaikutuksia tarkasteltaessa merkittävimpiä malleja olivat ne, joissa oli mukana kevään ja edeltäneen syksyn pienjyrsijämäärien lineaariset ja kvadraattiset vasteet. Pesien säilyvyys oli positiivisesti yhteydessä pienjyrsijämäärän

kanssa ja näin ollen tulokset tukevat vaihtoehtosaalishypoteesia. Myös Kanadassa ja Norjassa pienjyrsijärunsauden vaikutuksista lintujen säilyvyyteen on saatu vaihtoehtosaalishypoteesia tukevia tuloksia (McKinnon ym. 2014; Breisjøberget ym. 2018; Bowler ym. 2020). Lisäksi ilmasto-olosuhteiden ja petolajien esiintymisen erilaisissa elinympäristöissä on havaittu vaikuttavan vaihtoehtosaalisefektiin (Breisjøberget ym. 2018; Bowler ym. 2020).

Pienjyrsijärunsaus selitti pesäsäilyvyyttä pöllöjen poikuekokoja paremmin. Pesäsäilyvyyden tulisi parantua pöllöjen poikuekoon kasvaessa, koska myyrien runsaus lisää pöllöjen jälkeläistuottoa (Brommer ym. 2002; Sundell ym. 2014), mutta vaikuttaa myös vaihtoehtoiseen saaliiseen, eli esimerkiksi kahlaajien pesiin, kohdistuvaan saalistuspaineen vähenemiseen (Bêty ym. 2001; Bêty ym. 2002). Pöllöjen poikuekoko oli heikosti yhteydessä pesäsäilyvyyteen selittäen vain 9 % pesäsäilyvyyden vuosivaihtelusta. Pöllöjen poikastuottoon vaikuttaa pääsaaliin saatavuuden lisäksi kuitenkin myös sääolosuhteet, etenkin loppupalven ja aikaisen kevään lämpötilalla on merkitystä (Lehikoinen ym. 2011).

Pöllöjen poikuekoko ei välttämättä toimi yksinään, koska se ei huomioi petojen runsautta. Pienjyrsijämalleissa huomioitiin syksyn pienjyrsijärunsauden vaikutus pesäsäilyvyyteen. Mitä enemmän syksyllä oli pienjyrsijöitä, sitä huonompi pesien säilyvyys oli seuraavana pesimäkautena. Korkea syksyinen pienjyrsijäkanta vaikuttaa todennäköisesti suoraan keväiseen petojen määrään. Se parantaa aikuisten ja nuorten petojen selviytymistä ja hyvät ravintoresurssit syksyllä mahdollistavat myös lisääntymiseen valmistautumisen (Brommer ym. 2002; Lehikoinen ym. 2011). Korkeilla jyrsijämäärillä on siis positiiviset lyhytaikaisvaikutukset kyseisen kesän pesintään, mutta myös negatiiviset pitkäaikaisvaikutukset (Bêty ym. 2002). Kaiken kaikkiaan pienjyrsijöiden runsauden vaihtelu keväällä ja syksyllä selittää hyvin etelänsuosirrin pesäsäilyvyyttä. Vuosimalli oli silti pienjyrsijämallia parempi. Tämä tarkoittaa, että monet muutkin tekijät aiheuttavat vuosittaista vaihtelua pesäsäilyvyyteen.

Kevään fenologia selitti pesäsäilyvyyden vaihtelua. Vaikutus oli selkeintä saalistuksen suhteen ajoituksen selittäessä 29 % vuosivaihtelusta. Samanlainen vaste löytyi tulvamalleista, mutta se selitti vain 11 % pesäsäilyvyyden vuosivaihtelusta. Tulos oli odotettavissa, koska merivedenkorkeuden vaihtelu lisääntyy loppukesästä. Aikaisena keväänä oli myös keskimäärin pienempi pesien saalistustodennäköisyys. Tämä on yleinen ilmiö kahlaajilla ja muilla linnuilla (Meltote ym. 2007). Ilmiö voi liittyä siihen, että aikaisena keväänä linnut ehtivät pesiä ennen kuin petojen ravinnontarve on suurin.

Tundralla pesivien lajien pesintä saattaa viivästyä lumipeitteen takia, koska ravinnon saatavuus on heikkoa (McGuire ym. 2020) ja lumipeite voi vaikuttaa saalistajien käyttäytymiseen esimerkiksi

lisäämällä lumettomilla laikuilla pesiviin lintuihin kohdistuvaa saalistuspainetta (Machín ym. 2019). Perämeren niityillä myöhäisenä keväänä rannan jääpeite säilyy pidempään ja estää ruokailemisen rantalietteellä. Samanlaista laikkuvaikutusta ei kuitenkaan pääse syntymään, koska niitty sulaa rantaa aiemmin. Näin ollen vaikutuksen täytyy syntyä erilaisen mekanismin kautta. Aikaisena keväänä etelänsuosirrin pesille suojaa tuovat pesiään aktiivisesti puolustavat töyhtöhyypät (*Vanellus vanellus*) saattavat pesivät runsaammin rantaniityillä, mutta myöhäisenä keväänä ne valitsevat pelлот pesimäpaikakseen, koska olosuhteet ovat siellä paremmat aikaisemmin (Eriksson & Götmark 1982; Berg ym. 1992). Vaihtoehtoisesti aikaisena keväänä peltotöiden aiheuttama tuho saattavat saada töyhtöhyypät siirtymään rantaniitylle pesimään (Galbraith 1988; Berg ym. 1992).

Kevään aikaistuminen ilmastonmuutoksen myötä saattaa olla positiivinen ilmiö etelänsuosirrin pesimämenestyksen kannalta. Aikaisin pesivillä linnuilla on pesäsäilyvyyden parantumisen lisäksi parempi poikasten säilyvyys (Pakanen ym. 2016b) ja riittävästi aikaa uudelleen pesinnälle, mikäli ensimmäinen pesä tuhoutuu (Pakanen ym. 2014). Aikainen pesinnän aloitus mahdollistaa myös aikaisemman syysmuuton aikuisille linnuille ja uudet poikaset ehtivät kasvaa riittävästi selviytyäkseen syysmuutosta (Melfo ym. 2007). Ilmastonmuutoksen myötä aikaistuva kevät on siis kenties etelänsuosirrin pesimämenestystä parantava tekijä, sillä mitä aikaisemmin se pääsee pesimään, sitä parempi sen pesimämenestys on. Muihin vuoden- tai elinkierron vaiheisiin vaikutus saattaa kuitenkin olla toisenlainen, kuten esimerkiksi tulvien vaikutus pesintään.

Pesäsäilyvyys tulvilta heikentyi tutkimuksen aikana ja sen additiivinen vaikutus saalistuksen lisäksi on pienelle etelänsuosirripopulaatiolle merkittävä satunnaistekijä populaation vähenemisen kannalta (Pakanen ym. 2014; Hyvärinen ym. 2019). Ilmatieteen laitoksen merivedenkorkeusaineiston perusteella yli 40 cm korkeudelle yltävien tulvien todennäköisyys, sekä tulvien lukumäärä vuotta kohti ovat lisääntyneet viimeisen viiden vuosikymmenen aikana. Tilanne on selkeästi pahentunut 2010-luvulle tultaessa. Tämä on linjassa tutkimusten kanssa, jotka osoittavat Itämeren alueen epävakaiden säiden ja tulvien lisääntyneet ilmastonmuutoksen seurauksena (Pellikka ym. 2018). Etelänsuosirrin pesien tulvatuhot lisääntyvät meriveden noustessa 40 cm normaalitason yläpuolelle ja meriveden noustessa 100 cm normaalitason yläpuolelle pesäsäilyvyys on alle 10 % (Kuva 7). Voidaan siis päätellä, että etelänsuosirrien pesäsäilyvyys heikkenee voimakkaasti ja pesäsäilyvyyden vuosittainen vaihtelu lisääntyy, mikäli tulvien esiintyminen lisääntyy tai pysyy samalla tasolla kuin viime vuosina. Jatkotutkimuksissa tulisi arvioida lisääntyneiden tulvien vaikutuksia populaation elinkykyyn.

Tulevaisuudessa merenpinnan nousu varmastikin pahentaa tilannetta. Globaalisti merenpinnan nousu on seurausta ilmaston lämpenemisestä napajäätiköiden sulamisen myötä. Merenpinnan nousua Pohjanlahdella lieventää kuitenkin maanpinnan kohoaminen (Leijala ym. 2018). Oulussa

merenpinnan on arvoitu nousevan kahdeksassakymmenessä vuodessa 28 cm, sillä maankohoaminen on voimakkaampaa kuin etelässä ja se kompensoi merenpinnan nousua (Johansson ym. 2014). Merenpinnan nousuun Perämeren etelänsuosirripopulaatio kykenee mahdollisesti mukautumaan habitaatinvalinnan kautta, mutta satunnaisen tulvimisriskin kasvamiseen mukautuminen voi olla haastavampaa.

Tulvien esiintyminen on hyvin satunnaista ja yleistynyt vasta viime vuosina, joten linnut eivät ole voineet sopeutua niihin. Tämä näkyy muun muassa tarkasteltaessa etelänsuosirrin uudelleenpesintää. Suurin osa uusintapesistä (82 %) oli tehty lähelle rantaviivaa tai heti rantaviivan tuntumaan, vaikka tulvavesi olisi tuhonnut ensimmäisen pesän (Pakanen ym. 2014). Etelänsuosirrit eivät välttämättä kykene oppimaan pesän siirtämistä uudelleen pesinnän yhteydessä kauemmas rantaviivasta. Sama ilmiö näkyy muissakin lajeissa. Pitkäikäiset meriharakat (*Haematopus ostralegus*) eivät ole oppineet pesimään korkeammalle paikalle, vaikka pesimäalueen tulvat ovat lisääntyneet ja säännöllistyneet. Pesän rakentaminen korkeammalle tapahtui vain, mikäli yksilön reviiri oli lähellä rantavallia (Bailey ym. 2017). Kahlaajien mahdollisia vasteita tulvien lisääntymisille voisivat olla pesän rakentaminen korkeammalle niityllä tai pesinnän aikaistaminen, mikäli tulviminen yleistyy myöhemmin kesällä (Van De Pol ym. 2010). Pesien rakentaminen korkeampien kumpujen päälle saattaisi kuitenkin altistaa pesät saalistukselle (Bailey ym. 2017). Etelänsuosirrit pesivät niin aikaisin kuin mahdollista, joten poikaset ovat turvassa, mikäli tulva tapahtuu pesimisajan jälkeen. Tarkemmin tulvien vaikutusta etelänsuosirrien pesien sijaintiin voisi tarkastella rannoista tehtyjen topografisten mallinnusten avulla.

Voimakkaan saalistuksen vähentäminen suojelutoimin voi auttaa ahdingossa olevaa Itämeren populaatiota. Saalistusta voidaan vähentää pesiä suojaamalla, ja tämän on havaittu toimivan myös etelänsuosirrillä (Pauliny ym. 2008). Se ei ole kuitenkaan ongelmaton keino, sillä se on kallista, soveltuu vain paikallisesti, ja se voi jopa lisätä emojen kuolleisuutta (Isaksson ym. 2007). Parempi ratkaisu olisi luoda ympäristöjä, joissa pesät säilyisivät paremmin. Saalistuspaine vaikuttaisi olevan esimerkiksi kovempaa kapeammalla rannalla (Koivula & Rönkä 1998). Kapeilla rannoilla etäisyys metsän reunaan on lyhyt, jolloin metsää elinympäristönään käyttävien maapetojen aiheuttama saalistuspaine lisääntyy. Muodostamalla laajoja niittyjä, joilla etäisyydet metsän reunaan ovat pitkät, voidaan todennäköisesti parantaa pesien säilyvyyttä. Tämä voisi auttaa myös tulvatuhojen vähentämisessä, mikäli etelänsuosirrit saataisiin pesimään kauemmaksi rannasta. Pesimäympäristön laadun vaikutuksia pesäsäilyvyyteen tulisi selvittää jatkotutkimuksissa.

5. Yhteenveto

Uhanalaisuuden ja populaatioiden vähenemisen taustalla on aina muutos jossakin elinkierron vaiheessa. Monet maassa pesivät lintulajit kärsivät heikentyneestä lisääntymismenestyksestä, joka johtuu suurimmaksi osaksi lisääntyneestä pesien saalistuksesta. Etelänsuosirri on erittäin uhanalainen (EN) kahlaajalaji, jonka elinympäristöjä ovat niittyraivat ja avoimet tulvarannat. Laji kärsii erityisesti pesimäpaikkojen häviämisestä ja petojen aiheuttamasta saalistuspaineesta. Itämeren piirissä ilmastonmuutoksen seurauksena lisääntyneet tulvat ja epävakaa sää ovat myös uhkana etelänsuosirrille.

Tutkin etelänsuosirrin pesinnän onnistumista Perämeren rantaniityiltä Oulun (64°50'N, 25°00'E) seudulta vuosien 2002–2020 aikana kerätyn aineiston avulla. Tutkin esiintyykö säilyvyytödennäköisyyksissä ajallista vaihtelua ja onko niissä havaittavissa ajallista trendiä, sekä onko säilyvyytödennäköisyyksien ajallinen vaihtelu yhteydessä kevään aikaisuuteen. Testasin toimivatko etelänsuosirrien pesät vaihtoehtoisena saaliina yleispedolle ja selvitin tulvanaikaisen merivedenkorkeuden merkityksen pesien säilyvyyden kannalta. Tarkastelin yleistä pesäsäilyvyyttä, johon vaikuttavat kaikilta tuhoutumisen syyt, sekä tarkemmin pesän todennäköisyyttä säilyä elossa saalistukselta ja tulvilta.

Pesimäaineisto koostui pesien seurannoista, joiden avulla tutkin pesien päivittäistä säilyvyytödennäköisyyttä huomioimalla altistuspäivät. Pesäsäilyvyydessä esiintyvää vaihtelua mallinnettiin MARK-ohjelman avulla. Vaihtoehtosaalishypoteesin tarkastelussa käytin helmipöllö- ja viirupöllöpoikueiden kokoa, sekä pienjyrsijöiden runsauden vaihtelua kuvaavia aineistoja. Oulun mareografin mittaaman merivedenkorkeusaineiston avulla tarkastelin merivedenkorkeusvaihtelun vaikutusta pesien säilyvyyteen, sekä tutkin ovatko pesimäaikaiset tulvat lisääntyneet vuosien 1971–2020 aikana.

Perämeren etelänsuosirrin pesäsäilyvyydessä oli voimakasta vuosittaista vaihtelua tutkimusjakson aikana. Pesien säilyvyys ja säilyvyys saalistukselta eivät heikentyneet tutkimusjakson aikana. Pesinnänonnistuminen on kuitenkin heikkoa ja se on todennäköisesti heikentynyt 1960-lukuun verrattuna. Vuosittaista vaihtelua selitti kevään aikaisuus eli kevään ensimmäisen pesän munintapäivä. Aikaisena keväänä oli paras pesäsäilyvyys ja selkein vaikutus näkyi pesien säilyvyydessä saalistukselta. Pesien säilyvyydellä saalistukselta oli positiivinen yhteys kevään pienjyrsijämääriin ja negatiivinen yhteys syksyn pienjyrsijämääriin. Tulokset tukevat vaihtoehtosaalishypoteesia. Pöllöjen poikuekoko ei kuitenkaan toiminut yhtä hyvänä selittäjänä.

Pesäsäilyvyydessä tulvilta oli voimakasta vuosien välistä vaihtelua ja pesien säilyvyys tulvilta heikkeni tutkimuksen aikana. Pesäsäilyvyys heikkeni etenkin, kun merivedenkorkeus nousi 40 cm yli

normaalitason. Pesäsäilyvyys oli vain 10 %, kun vedenkorkeus nousi 100 cm yli normaalitason. Tämä on huolestuttavaa, koska havaitsin yli 40 cm korkeuteen nousevien tulvien lisääntyneen viimeisen viiden vuosikymmenen aikana. Ilmastonmuutoksen vaikutus etelänsuosirrin pesäsäilyvyyteen on merkittävä, sillä se lisää tulvia ja vaikuttaa myös petojen käyttäytymiseen. Etelänsuosirrien suojelutoimien tulisi keskittyä parantamaan matalaa pesäsäilyvyyttä. Rantaniittyjen muokkaaminen leveämmäksi voisi olla hyvä pesien suojelukeino saalistukselta ja tulvimiselta.

6. Kiitokset

Kiitokset ohjaajilleni Kari Koivulalle ja Veli-Matti Pakaselle ohjauksesta ja etelänsuosirriaineistosta. Teiltä saa vastauksen kysymykseen kuin kysymykseen, välillä jopa vuorokauden ajasta ja viikompäivästä riippumatta. Erityisesti haluan kiittää Vellua innokkaasta ja tiiviistä ohjauksesta.

Suuri kiitos Jari Valkamalle helmipöllö- ja viirupöllöpoikueaineistosta, sekä Risto Tornbergille myyräaineistosta.

7. Kirjallisuus

Kirjat:

- Begon M., Townsend C. R. & Harper J. L. (2005). *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. (4. painos). Malden, MA: Blackwell 738 s.
- Burnham K. P. & Anderson D. R. (2002) *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach*. Springer. New York 488 s.
- Hagen Y. (1952). *Rovfuglene og viltpleien*. Gyldendal Norsk forlag. Oslo.
- Helcom Red List (2013). HELCOM red list of Baltic Sea species in danger becoming extinct. *Baltic Sea Environ. Proc. No. 140*. Baltic Marine Environment Protection Commission. Helsinki.
- Hyvärinen E., Juslén A., Kemppainen E., Uddström A. & Liukko U.-M. (toim.) (2019). *Suomen lajien uhanalaisuus – Punainen kirja 2019*. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus, Helsinki 704 s.
- McCullagh P. & Nelder J. A. (1989). *Generalized linear models* (2. painos). Chapman and Hall. Lontoo.
- R Core Team (2019). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Wien.
- Solomon S. & Working Group I (2007). Intergovernmental Panel on Climate Change. *The physical science basis: contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press. Cambridge.

Artikkelit kirjassa:

- Akaike H. (1973). *Information theory as an extension of the maximum likelihood principle*. Teoksessa: Petrov B. N. & Csaki F. (toim.) (1973). *Second international symposium on information theory*. Academia Kiado, Budapest.
- Rabinovich A. B. (2009). *Seiches and harbor oscillations*. Teoksessa: Young C. K. (toim.) *Handbook of coastal ocean engineering*. California State University, Los Angeles 1192 s. DOI: 10.1142/6914

Artikkelit:

- Bailey L. D., Ens B. J., Both C., Heg D., Oosterbeek K. & van de Pol M. (2017). No phenotypic plasticity in nest-site selection in response to extreme flooding events. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 372: 1723. DOI: 10.1098/rstb.2016.0139
- Berg Å., Lindberg T. & Källebrink K. G. (1992). Hatching success of lapwings on farmland: differences between habitats and colonies of different sizes. *Journal of Animal Ecology* 61: 469–476. DOI: 10.2307/5337
- Bêty J., Gauthier G., Giroux J.-F. & Korpimäki E. (2001). Are goose nesting success and lemming cycles linked? Interplay between nest density and predators. *Oikos* 93: 388–400.
- Bêty J., Gauthier G., Korpimäki E. & Giroux J.-F. (2002). Shared predators and indirect trophic interactions: lemming cycles and arctic-nesting geese. *Journal of Animal Ecology* 71: 88–98.

- Blomqvist D., Pauliny A., Larsson M. & Flodin L.-Å. (2010). Trapped in extinction vortex? Strong genetic effects in a declining vertebrate population. *BMC Evolutionary Biology* 10: 33. DOI: 10.1186/1471-2148-10-33
- Bowler D. E., Kvasnes M. A. J., Pedersen H. C., Sandercock B. K. & Nilsen E. B. (2020). Impacts of predator-mediated interactions along a climatic gradient on the population dynamics of an alpine bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 287: 20202653. DOI: 10.1098/rspb.2020.2653
- Breisjøberget J. I., Odden M., Wegge P., Zimmermann B. & Andreassen H. (2018). The alternative prey hypothesis revisited: Still valid for willow ptarmigan population dynamics. *PLOS One*. DOI: 10.1371/journal.pone.0197289
- Brommer J. E., Pietiäinen H. & Kolunen H. (2002). Reproduction and survival in a Variable Environment: Ural Owls (*Strix Uralensis*) and the three-year vole cycle. *The Auk* 119 (2): 544–550. DOI: 10.1093/auk/119.2.544
- Bulla M., Reneerkens J., Weiser E. L., Sokolov A., Taylor A. R., Sittler B., McCaffery B. J., Ruthrauff D. R., Catlin D. H., Payer D. C., Ward D. H., Solovyeva D. V., Santos E. S. A., Rakhimberdiev E., Nol E., Kwon E., Brown G. S., Hevia G. D., River Gates H., Johnson J. A., van Gils J. A., Hansen J., Lamarre J.-F., Rausch J., Conklin J. R., Liebezeit J., Bêty J., Lang J., Alves J. A., Fernández-Elipe J., Exo K.-M., Bollache L., Bertellotti M., Giroux M.-A., van de Pol M., Johnson M., Boldenow M. L., Valcu M., Mikhail Soloviev M., Sokolova N., Senner N. R., Lecomte N., Meyer N., Schmidt N. M., Gilg O., Smith P. A., Machín P., McGuire R. L., Carboncini R. A. S., Ottvall R., van Bemmelen R. S. A., Swift R. J., Saalfeld S. T., Jamieson S. E., Brown S., Piersma T., Albrecht T., D’Amico V., Lanctot R. B. & Kempnaers B. (2019). Comment on “Global pattern of nest predation is disrupted by climate change in shorebirds”. *Science* 364 (6445): eaaw8529. DOI: 10.1126/science.aaw8529
- Bulla M., Valcu M., Kempnaers B., Taylor A., Sitter B., Solovyeva D., Santos E. S. A., Kwon E., Hevia G. D., Gates H. R., van Gils J. A., Lamarre J.-F., Conklin J. R., Liebezeit J., Bêty J., Lang J., Alves J. A., Fernández-Elipe J., Exo K.-M., Bollache L., Bertellotti M., Giroux M.-A., van de Pol M., Johnson M., Johnosn M., Boldenow M. L., Senner N. R., Lecomte N., Meyer N., Gilg O., Smith P., Machín P., McGuire R., Carboncini R. A. S., LANctot R., van Bemmelen R., Swift R. J., Jamieson S. E., Brown S. & D’Amico V. L. (2021). Still no evidence for disruption of global patterns of nest predation in shorebirds. *BioRxiv*. DOI: 10.1101/2021.02.17.431576
- Dahl F. & Åhlén P.-A. (2019). Nest predation by raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* in the archipelago of northern Sweden. *Biological Invasions* 21: 743–755. DOI: 10.1007/s10530-018-1855-4
- De Kroon H., Van Groenendael J. & Ehrlén J. (2000). Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology* 81 (3): 607–618. DOI: 10.1890/0012-9658(2000)081[0607:3AEAROMA]2.0.CO;2
- Dinsmore S. J., White G. C. & Knopf F. L. (2002). Advanced techniques for modeling avian nest survival. *Ecology* 83 (12): 3476–3488.
- Donald P. F., Green R. E. & Heath M. F. (2001). Agricultural intensification and the collapse of Europe’s farmland bird populations. *The Royal Society* 268: 25–29. DOI: 10.1098/rspb.2000.1325
- Durant J., Hjernmann D. Ø., Anker-Nilssen T., Beaugrand G., Mysterud A., Pettorelli N. & Stenseth N. C. (2005). Timing and abundance as key mechanism affecting trophic interactions

- in variable environments. *Ecology Letters* 8 (9): 952–958. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2005.00798.x
- Eriksson M. O. G. & Götmark F. (1982). Habitat selection: Do passerines nest in association with Lapwings *Vanellus vanellus* as defence against predators? *Ornis Scandinavica* 13: 189–192. DOI: 10.2307/3676297
- Frederiksen M., Daunt F., Harris M. P. & Wanless S. (2008). The demographic impact of extreme events: stochastic weather drives survival and population dynamics in a long-lived seabird. *Journal of Animal Ecology* 77: 1020–1029. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2008.01422.x
- Galbraith H. (1988). Effects of agriculture on the breeding ecology of lapwings *Vanellus vanellus*. *Journal of Applied ecology* 25: 487–503. DOI: 10.2307/2403839
- Grendelmeier A., Arlettaz R. & Pasinelli G. (2018). Numerical response of mammalian carnivores to rodents affects bird reproduction in temperate forests: A case of apparent competition? *Ecology and Evolution* 8: 11596–11608. DOI: 10.1002/ece3.4608
- Grosbois V., Gimenez O., Gaillard J.-M., Pradel R., Barbraud C., Clobert J., Møller A. P. & Weimerskirch H. (2008). Assessing the impact of climate variation on survival in vertebrate populations. *Biological Reviews* 83: 357–399. DOI: 10.1111/j.1469-185X.2008.00047.x
- Ims R. A. & Andreassen H. P. (2000). Spatial synchronization of vole population dynamics by predatory birds. *NATURE* 408: 194–196.
- Isaksson D., Wallader J. & Larsson M. (2007). Managing predation ground-nesting birds: The effectiveness of nest exclosures. *Biological Conservation* 136 (1): 136–142. DOI: 10.1016/j.biocon.2006.11.015
- Johansson M. M., Pellikka H., Kahma K. K., Ruosteenoja K. (2014). Global sea level rise scenarios adapted to the Finnish coast. *Journal of Marine Systems* 129: 35–46.
- Jönsson P. E. (1991). Reproduction and Survival in a Declining Population of the Southern Dunlin (*Calidris alpina schinzii*). *Wader Study Group Bulletin* 61: 56–68.
- Koivula K. & Rönkä A. (1998). Habitat deterioration and efficiency of antipredator strategy in a meadow-breeding wader, Temminck's stint (*Calidris temminckii*). *Oecologia* 116: 348–355. DOI: 10.1007/s004420050597
- Korpimäki E., Huhtala K. & Sulkava S. (1990). Does the year-to-year variation in diet of eagle and Ural owls support the alternative prey hypothesis? *Oikos* 58: 47–54.
- Kubelka V., Šálek M., Tomkovich P., Végvári Z., Freckleton R. & Székely T. (2018). Global pattern of nest predation is disrupted by climate change in shorebirds. *Science* 365 (6415). DOI: 10.1126/science.aat8695
- Lampila S., Orell M., Belda E. & Koivula K. (2006). Importance of adult survival, local recruitment and immigration in a declining boreal forest passerine, the willow tit *Parus montanus*. *Oecologia* 148: 405–413. DOI: 10.1007/s00442-006-0386-3
- Lehikoinen A., Ranta E., Pietiäinen H., Byholm P., Saurola P., Valkama J., Huitu O., Henttonen H. & Korpimäki E. (2011). The impact of climate and cyclic food abundance on the timing of breeding and brood size in four boreal owl species. *Oecologia* 165: 349–355. DOI: 10.1007/s00442-010-1730-1

- Leijala U., Björkqvist J.-V., Johansson M. M., Pellikka H., Laakso L. & Kahma K. K. (2018). Combining probability distributions of sea level variations and wave run-up to evaluate coastal flooding risks. *Natural Hazards and Earth System Sciences* 18: 2785–2799.
- MacDonald M. A. & Bolton M. (2008). Predation on wader nests in Europe. *Ibis* 150 (s1): 54–73. DOI: 10.1111/j.1474-919X.2008.00869.x
- Machín P., Fernández-Elipe J., Hungar J., Angerbjörn A., Klaassen R. H. G. & Aguirre J. I. (2019). The role of ecological and environmental conditions on the nesting success of waders in sub-Arctic Sweden. *Polar Biology* 42: 1571–1579. DOI 10.1007/s00300-019-02544-x
- Martin T. E. (1993). Nest predation and nest sites. *BioScience* 43 (8): 523–532.
- Mayfield H. F. (1975). Suggestion for calculating nest success. *The Wilson Bulletin* 87 (4): 456–466.
- McGuire R. L., Lanctot R. B., Saalfeld S. T., Ruthrauff D. R. & Liebezeit J. R. (2020). Shorebird reproductive response to exceptionally early and late springs varies across sites in arctic Alaska. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8: 577652. DOI: 10.3389/fevo.2020.577652
- McKinnon L., Berteaux D. & Bêty J. (2014). Predator-mediated interactions between lemmings and shorebirds: A test of the alternative prey hypothesis. *The Auk: Ornithological Advances* 131: 619–628.
- Meltofte H., Høye T. T., Schmidt N. & Forchhammer M. C. (2007). Differences in food abundance cause inter-annual variation in the breeding phenology of High Arctic waders. *Polar Biology* 30. DOI: 10.1007/s00300-006-0219-1
- Metcalf C. J. E. & Pavard S. (2007). Why evolutionary biologists should be demographers. *Trends in Ecology & Evolution* 22 (4): 205–212. DOI: 10.1016/j.tree.2006.12.001
- Myllymäki A., Paasikallio A., Pankakoski E. & Kanervo V. (1971). Removal experiments on small quadrats as a means of rapid assessment of the abundance of small mammals. *Annales Zoologici Fennici* 8 (1): 177–185.
- Niemczynowicz A., Świętochowski P., Brzeziński M. & Zalewski A. (2017). Non-native predator control increases the nesting success of birds: American mink preying on wader nests. *Biological Conservation* 212: 86–95. DOI: 10.1016/j.biocon.2017.05.032
- Nordström M., Högmander J., Nummelin J., Laine J., Laanetu N. & Korpimäki E. (2002). Variable responses of waterfowl breeding populations to long-term removal of introduced American mink. *Ecography* 25 (4): 385–394. DOI: 10-1034/j.1600-0587.2002.250401.x
- Pakanen V.-M., Luukkonen A. & Koivula K. (2011). Nest predation and trampling as management risks in grazed coastal meadows. *Biodiversity and Conservation* 20: 2057–2073. DOI: 10.1007/s10531-011-0075-3
- Pakanen V.-M., Rönkä N., Thomson R. L. & Koivula K. (2014). Informed re-nesting decisions: the effect of nest predation risk. *Oecologia* 174: 1159–1167. DOI 10.1007/s00442-013-2847-9
- Pakanen V.-M., Aikio S., Luukkonen A. & Koivula K. (2016 a). Grazed wet meadows are sink habitats for the southern dunlin (*Calidris alpina schinzii*) due to nest trampling by cattle. *Ecology and Evolution* 6: 7176–7187. DOI: 10.1002/ece3.2369

- Pakanen V.-M., Orell M., Vatka E., Rytkönen S. & Broggi J. (2016 b). Different ultimate factors define timing of breeding in two related species. *PloS ONE* 11 (9): e0162643. DOI: 10.1371/journal.pone.0162643
- Pakanen V.-M., Koivula K., Flodin L.-Å., Grissot A., Hagstedt R., Larsson M., Pauliny A., Rönkä N. & Blomqvist D. (2017). Between-patch natal dispersal declines with increasing natal patch size and distance to other patches in the endangered Southern Dunlin *Calidris alpina schinzii*. *Ibis* 159 (3): 611–622. DOI: 10.1111/ibi.12463
- Pakanen V.-M. (2018). Large scale climate affects the timing of spring arrival but local weather determines the start of breeding in a northern Little Tern (*Sternula albifrons*) population. *Ornis Fennica* 95: 178–184.
- Pakanen V.-M., Jaakkonen T., Saarinen J., Rönkä N., Thomson R. L. & Koivula K. (2018). Migration strategies of the Baltic dunlin: rapid jump migration in the autumn but slower skipping type spring migration. *Journal of Avian Biology* 49 (1). DOI: 10.1111/jav.01513
- Pakanen V.-M., Blomqvist D., Breiehagen T., Flodin L.-Å., Hildén O., Lank D. B., Larsson M., Lislevand T., Nuotio K., Olsson P., Ottvall R., Pauliny A., Pehlak H., Rönkä A., Rönkä N., Schamel D., Soikkeli M., Thomson R. L., Thorup O., Tomkovich P., Tracy D. & Koivula K. (2019). Low frequencies of supernormal clutches in the Southern Dunlin and the Temminck's Stint. *Ardea* 107 (1): 61–74. DOI: 10.5253/arde.v107i1.a9
- Pakanen V.-M., Hagstedt R., Pauliny A. & Blomqvist D. (2020). Survival during the pre-fledging period rather than during post-fledging drives variation in local recruitment of an endangered migratory shorebird, the Southern Dunlin *Calidris alpina schinzii*. *Journal of Ornithology*. DOI 10.1007/s10336-020-01814-4
- Pauliny A., Larsson M. & Blomqvist D. (2008). Nest predation management: effects on reproductive success in endangered shorebirds. *Journal of Wildlife Management* 72 (7): 1579–1583. DOI: 10.2193/2007-199
- Pellikka H., Rauhala J., Kahma K. K., Stipa T., Boman H. & Kangas A. (2014). Recent observations of meteotsunamis on the Finnish coast. *Natural Hazards* 74: 197–215. DOI 10.1007/s11069-104-1150-3
- Pellikka H., Leijala U., Johansson M. M., Leinonen K. & Kahma K. K. (2018). Future probabilities of coastal floods in Finland. *Continental Shelf Research* 157: 32–42.
- Perón G., Gaillard J.-M., Barbraud C., Bonenfant C., Charmantier A., Choquet R., Coulson T., Grosbois V., Loison A., Marzolin G., Owen-Smith N., Pardo D., Plard F., Pradel R., Toïgo C. & Gimenez O. (2016). Evidence of reduced individual heterogeneity in adult survival of long-lived species. *International Journal of Organic Evolution* 70 (12): 2909–2914. DOI: 10.1111/evo.13098
- Réale D., McAdam A. G., Boutin S. & Berteaux D. (2003). Genetic and plastic responses of a northern mammal to climate change. *Proceedings of the Royal Society B* 270: 591–596. DOI: 10.1098/rspb.2002.2224
- Roodbergen M., van Werf B. & Hötter H. (2012). Revealing the contributions of reproduction and survival to the Europe-wide decline in meadow birds: review and meta-analysis. *Journal of Ornithology* 153: 53–74. DOI: 10.1007/s10336-011-0733-y
- Rönkä A., Koivula K., Ojanen M., Pakanen V.-M., Pohjoismäki M., Rannikko K. & Rauhala P. (2006). Increased nest predation in a declining and threatened Temminck's Stint *Calidris temminckii* population. *Ibis* 148 (1): 55–65. DOI: 10.1111/j.1474-919X.2006.00481.x

- Salo P., Korpimäki E., Banks P. B., Nordström M. & Dickman C. R. (2007). Alien predators are more dangerous, than native predators to prey populations. *Proceedings of the Royal Society B* 274: 1237–1243. DOI: 10.1098/rspb.2006.0444
- Sandercock B. K., Lank D. B. & Cooke F. (1999). Seasonal declines in the fecundity of arctic-breeding sandpipers: different tactics in two species with an invariant clutch size. *Journal of Avian Biology* 30: 460–468. DOI: 10.2307/3677018
- Saurola P. (1987). Bird ringing in Finland: status and guide-lines. *Acta Regiae societatis scientiarum et litterarum Gothoburgensis Zoologica* 14: 189–201.
- Selwood K. E., McGeoch M. A. & Nally R. M. (2015). The effects of climate change and land-use change on demographic rates and population viability. *Biological reviews* 90 (3): 837–853. DOI: 10.1111/brv.12136
- Soikkeli M. (1967). Breeding cycle and population dynamics in the dunlin (*Calidris alpina*). *Annales Zoologici Fennici* 4 (2): 158–198.
- Soikkeli M. (1970). Mortality and reproductive rates in a Finnish population of Dunlin (*Calidris alpina*). *Ornis Fennica* 47: 149–158.
- Soikkeli M. & Salo J. (1979). The bird fauna of abandoned shore pastures. *Ornis Fennica* 56: 124–132.
- Sundell J., Huitu O., Henttonen H., Kaikusalo A., Korpimäki E., Pietiäinen H., Saurola P. & Hanski I. (2004). Large-scale spatial dynamics of vole populations in Finland revealed by the breeding success of vole-eating avian predators. *Journal of Animal Ecology* 73: 167–178.
- Thorup O. (1998). Ynglefuglene på Tipperne 1928-1992. *Dansk Ornitolog Forenings Tidsskrift* 92: 1–192.
- Thorup O. (2006). Breeding waders in Europe 2000. *International Wader Studies* 14.
- Thorup O., Timonen S., Blomqvist D., Flodin L.-Å., Jönsson P. E., Larsson M., Pakanen V.-M. & Soikkeli M. (2009). *Ardea* 97 (1): 43–50. DOI: 10.5253/078.097.0106
- Van De Pol M., Ens B. J., Heg D., Brouwer L., Krol J., Maier M., Exo K.-M., Oosterbeek K., Lok T., Eising C. M. & Koffijberg K. (2010). Do changes in the frequency, magnitude and timing of extreme climatic events threaten the population viability of coastal birds? *Journal of Applied Ecology* 47 (4): 720–730. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2010.01842.x
- Vatka E., Orell M. & Rytönen S. (2011). Warming climate advances breeding and improves synchrony of food demand and food availability in a boreal passerine. *Global Change Biology* 17 (9): 3002–3009. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2011.02430.x
- Vatka E., Rytönen S. & Orell M. (2014). Does the temporal mismatch hypothesis match in boreal populations? *Oecologia* 176: 595–605. DOI: 10.1007/s00442-014-3022-7
- Vitousek P. M., Mooney H. A., Lubchenco J & Melillo J. M. (1997). Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science* 277: 494–499. DOI: 10.1126/science.277.5325.494
- Wolski T., Wiśniewski B., Giza A., Kowalewska-Kalkowska H., Boman H., Grabbi-Kaiv S., Hammarklint T., Holfort J. & Lydeikaitė Ž. (2014). Extreme sea levels at selected stations on the Baltic Sea coast. *Oceanologia* 56 (2): 259–290. DOI: 10.5967/oc.56-2.259
- White G. C. & Burnham K. P. (1999). Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46 (1): 120–139. DOI: 10.1080/00063659909477239

Zanette L. & Jenkins B. (2000). Nesting success and nest predators in forest fragments: a study using real and artificial nests. *The Auk* 117 (2): 445–454. DOI: 10.1093/auk/117.2.445

Väitöskirjat:

Pakanen V.-M. (2011). Linking demography with dispersal and habitat selection for species conservation. Väitöskirja. Oulun yliopisto, Biologian laitos.

Rönkä N. (2016). Phylogeography and conservation genetics of waders. Väitöskirja. Oulun yliopisto, Biologian laitos.

Internet-sivut:

Ilmatieteen laitos (2021). < <https://www.ilmatieteenlaitos.fi/havaintojen-lataus> > (16.1.2021).