

Ilmastonmuutoksen vaikutukset hyönteissyöjälintuihin MM-hypoteesin valossa

Tuukka Rantanen



Ekologian ja genetiikan tutkimusyksikkö

Oulun Yliopisto

Kesä 2022

Sisällysluettelo

Tiivistelmä

1. Johdanto
2. Keskeiset käsitteet
 - 2.1 Fenologia
 - 2.2 Ilmastonmuutos
 - 2.3 Mismatch/match
3. Fenologia ja Ilmastonmuutos ja /mismatch
 - 3.1 Lintujen fenologia
 - 3.2 Hyönteiset ja fysiologia
 - 3.3 Sää- ja ilmastotekijät
4. mismatch ja evoluutioon johtavat tekijät
 - 4.1 Kelpoisuus
 - 4.2 Evoluutio
 - 4.3 Populaatiotaso
 - 4.4 Fenologinen plastisuus
5. Lopputulos

Tiivistelmä

Match ja mismatch hypoteesi (MM-hypoteesi) on viime aikoina ilmastonmuutoksen ohella kasvanut puheenaihe. Se koskee ilmaston lämpenemisestä aiheutuvia fenologisia muutoksia, jotka voivat johtaa ongelmiin lajienvälisten ja lajiensisäisten vuorovaikutussuhteiden välillä. Ongelma on suuri varsinkin lintujen ja niiden pesinnän kohdalla. Lintujenpoikasten pääasiallisena ravintona toimivat hyönteiset reagoivat ilmaston lämpenemiseen eri tavoin, joka johtaa lintujen ja hyönteisten väliseen epäsynchroniaan. Tämä johtuu pääasiallisesti fysiologioissa esiintyvien erojen vuoksi.

Fysiologiassa esiintyvien erilaisuuksien lisäksi muutoksia synkroniassa voi aiheuttaa ilmastossa ja säässä tapahtuvat äkilliset muutokset, jotka ovat yleistyneet ilmaston lämmetessä. Tällöin tietyllä alueella elävillä populaatioilla voi mennä toisia paremmin tai huonommin, riippuen ilmasto-oloista.

Lintujen tulee kyetä aloittamaan pesintä oikeaan aikaan keväällä, jotta se onnistuu hyvin ja ravintoa on poikasten kuoriuduttua paljon. Tällöin lajien välinen synkronia tapahtuu. Jos pesinnän ajoitus epäonnistuu, ja lintujen ja hyönteisten välillä esiintyy epäsynchroniaa, pesintä todennäköisesti huononee ja johtaa kelpoisuuden laskuun. Kelpoisuuksissa esiintyvät erot voivat lopulta johtaa evolutiivisiin muutoksiin, jos luonnonvalinta suosii jotakin toista yksilöä tai populaatiota toista enemmän.

Pääasiallisesti evolutiivisia muutoksia ei olla vielä havaittu, vaan muutoksia on tapahtunut käytännössä vain fenologisessa plastisuudessa, joka kuvaa eliön kykyä mukautua ympäristön muutoksiin. Tulevaisuudessa fenologinen joustavuus ei välttämättä enää riitä, vaan eliöiden on joko mukauduttava ympäristön luomiin muutoksiin, muutettava muualle, tai kuolla.

Vaikka aiheesta on tehty paljon tutkimusta, sitä tarvitaan paljon lisää, jotta voidaan ymmärtää paremmin ilmastonmuutoksesta aiheutuvia ilmiöitä. Nykyinen tutkimus kohdistuu vahvasti eliöiden välisiin suhteisiin. Erilaisia evoluutioon vaikuttavia tekijöitä on tutkittu liian vähän ja olisi toivottavaa, että tutkimuksia tehtäisiin enemmän tällä osa-alueella ja että tietämystä lisättäisiin. MM-hypoteesi koskettaa lintujen lisäksi hyvin suurta osaa maailman eliöstöstä. Toisia se koskee enemmän ja toisia vähemmän. Tämän ymmärtäminen on erityisen tärkeää lajimonimuotoisuuden säilyvyyden kannalta ja on tärkeää, että tietoa saadaan aiheesta lisää.

1. Johdanto

Fenologia määrittää vuosittaisen elämänkaaren vaiheiden ajankohdan (Visser & Gienapp, 2019). Elinkierto eli elämänkaari kuvastaa eläimen matkaa hedelmöityneestä munasolusta seuraavan sukupolven vastaavaan vaiheeseen. Kaikilla elävillä olennoilla on elämänkaari, toisilla se on pidempi ja toisilla lyhyempi. Lintujen elämänkaareen kuuluu muun muassa pesiminen, lisääntyminen, kevät- ja syysmuutto ja sulkasato (Wobker ym., 2021). Nämä tekijät ovat riippuvaisia fenologiasta ja muuttuvasta ympäristöstä. Linnut ovat vuosisatojen ja vuosituhansien saatossa kehittäneet luonnon olosuhteita mukailevia piirteitä, jotta ne kykenevät lisääntymään mahdollisimman tehokkaasti, parantaen siten kelpoisuuttaan (Wobker ym., 2021). Tämä nähdään muun muassa keväisen muuton ajoituksessa, kun linnut pyrkivät ajoittamaan muuttonsa siten, että ympäristön olosuhteet olisivat mahdollisimman sopivat lisääntymisen ja pesimisen kannalta (Durant ym., 2007).

Fenologialla on suuri vaikutus edellä mainittuihin elämänvaiheisiin. Fenologia vaikuttaa näiden vuosittaiseen ajoitukseen monella eri trofiatasolla (Visser & Gienapp, 2019). Eliön fenologisten ajoitusten muuttuminen vaikuttaa siis muihinkin saman ja eri trofiatason eliöihin (Durant ym., 2007). Tämänkaltaisen ilmiön huomattavissa muun muassa petosaalisuhteiden välillä.

Evoluutio on muokannut eliöiden fenologiaa vuorovaikutuksia siten, että ne ovat olleet toisiaan mukailevia, eli toisin sanoen ne ovat ajoittuneet toistensa suhteen synkronisiksi (engl. match) (Visser ym., 2012). Tämä on kelpoisuuden kannalta kannattavaa, joka on ollut evoluution syntyperä. Ilmastonmuutoksen seurauksena tämä fenologioiden välinen tasapaino on kuitenkin alkanut horjumaan, luoden epäsynkroniaa, eli fenologioiden eroamiseen johtavia tilanteita (eng. mismatch) (Visser & Gienapp, 2019). Tätä fenologista ilmiötä tutkitaan ns. match/mismatch- eli MM-hypoteesin nimellä (Durant ym., 2007).

nimellä.

Tämän työn tavoitteena on selvittää fenologian käsitettä, ilmastonmuutoksen vaikutuksia fenologiaan eri trofiatasoilla, ja sitä, miten MM-hypoteesi pyrkii ja pystyy selittämään trofiatasojen välistä epäsynkroniaa, niin teorian kuin esimerkkien avulla. Lisäksi pyrin vastaamaan seuraaviin kysymyksiin: Mitkä ovat MM-hypoteesin tärkeimmät piirteet, miten MM-epäsynkronia vaikuttaa kelpoisuuteen ja voiko MM-epäsynkronia vaikuttaa evoluutioon.

2. Keskeiset käsitteet

2.1 Fenologia

Fenologialla tarkoitetaan biologian osa-aluetta, joka tutkii eliöiden käyttäytymiseen ja toimintaan vaikuttavia vuodenaikaisilmiöitä ja sen vaihtelua (Visser & Gienapp, 2019). Suurimpia eliöihin vaikuttavia fenologisia ilmiöitä ovat talven pituus, fotoperiodismi, eli valojaksoisuus, sekä vuodenaikaiset lämpötilavaihtelut (Körner & Basler, 2010). Valojaksoisuus tarkoittaa päivän ja yön välistä vuosittaista pituuden vaihtelua.

Fenologiset ilmiöt voivat vaikuttaa hyönteissyöjälintuihin monella eri tavalla. Ilmiöt määrittävät muun muassa muuttojen ja pesimisen ajankohdan, sekä vaikuttavat lintujen ravinnonsaantiin (Visser ym., 2006). Fenologiset ilmiöt vaihtelevat vuosittain, vaikuttaen muuton ja pesimisen ajankohtaan. Optimaalisella hetkellä pesivät yksilöt onnistuvat saamaan enemmän jälkeläisiä, joka johtaa kelpoisuuden parantumiseen. Kelpoisuus tarkoittaa eliön kykyä tuottaa mahdollisimman paljon lisääntymiskykyisiä jälkeläisiä (Visser ym., 2006). Kelpoisuuden ja fenologian välillä on tiivis suhde. Fenologiset vuodenaikaisilmiöt luovat eliöille ajanjaksoja, jolloin ympäristölliset olosuhteet ovat parhaimmat tietylle toiminnolle (Visser & Gienapp, 2019). Eliöt luovat keskenään kokonaisuuden, jossa niiden fenologiset piirteet ovat vuorovaikutussuhteessa toistensa kanssa. Tästä syystä fenologia ja sen tutkiminen on hyvin tärkeää.

Fenotyyppinen plastisuus tarkoittaa eliön kykyä sopeutua ympäristön muutoksiin genotyyppien luomien piirteiden avulla (Gienapp ym., 2007). Yksilöt, jotka kykenevät muuttamaan niiden fenotyyppiä eniten ympäristöä mukaileviksi tulevat valituksi luonnonvalinnan kautta. Eliöiden on kuitenkin vaikeaa adaptoitua ilmastonmuutoksesta aiheutuviin nopeisiin ja pitkäaikaisiin ympäristön muutoksiin. Tästä syystä fenotyyppisen plastisuuden merkitys laskee ilmastonmuutoksen vuoksi (Gienapp ym., 2007). Fenotyyppisen plastisuuden rajat ovat ikään kuin laskettuna etukäteen nykyisiä olosuhteita vastaaviksi. Ilmaston nopea muutos saattaa muuttaa olosuhteita niin, että uudet ilmaston arvot eivät enää vastaa vanhoja arvoja (Gienapp ym., 2007).

Fenologinen plastisuus vaihtelee usein linnun muuttomatkan mukaan. Lyhyen matkan muuttajien reaktio sään lämpenemiseen on plastisuuden kannalta joustavampi, koska näiden lintujen talvehtimisalueen ilmasto on todennäköisesti lähempänä pesimäpaikan ilmastoa (Gienapp ym., 2007). Tällöin myös pesimiseen liittyvät tärkeät elementit, kuten lämpötila ja ruoan määrä ovat lähempänä pesimäpaikan määriä. Vastaavasti kauempana talvehtivien lajien ja yksilöiden alueet korreloivat vähemmän pesimäpaikan ilmastotekijöiden ja pesimäolojen kanssa (Gienapp ym., 2007). Pitkän matkan muuttajat aloittavat siis paluumuuttonsa lähinnä fotoperiodismin ja sisäisen rytmin avulla, eivätkä niinkään ilmaston mukaan.

2.2 Ilmastonmuutos

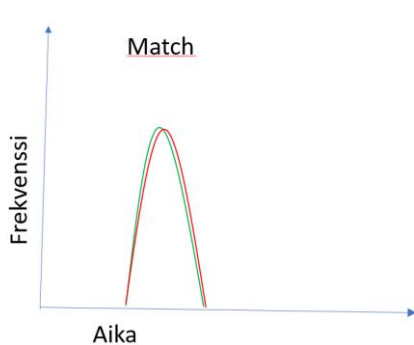
Ilmastonmuutos on paljon puhuttu ja laajasti tutkittu käsite, joka kattaa sisälleen monia ympäristössä tapahtuvia muutoksia. Suurimpia ilmastonmuutoksen aiheuttamia ekologisia tekijöitä ovat ilmaston lämpeneminen ja sen aiheuttamat muutokset ekosysteemeihin (Cox ym., 2020). Nämä muutokset tuovat mukanaan ilmiöitä, joista voi olla haittaa tai hyötyä eliöille. Useimmiten ilmastonmuutoksen vaikutukset ovat haitallisia, koska niiden seurauksena ympäristö muuttuu nopeasti ja eliöt eivät ehdi sopeutumaan näihin muutoksiin (Cox ym., 2020).

Ilmastonmuutos vaikuttaa eri tavalla eliöstä riippuen. Osa eliöistä on herkempiä ilmastonmuutokselle kuin toiset. Varsinkin hyönteisiä ravintona käyttävät eliöt ovat herkkiä ilmaston muuttumiselle (Cox ym., 2020). Vaihtolämpöiset hyönteiset ovat erityisen herkkiä erilaisille ilmastotekijöille, koska ne voivat sekoittaa näiden lisääntymistä esimerkiksi nopeuttamalla toukkien kuoriutumista keväällä. Ilmastonmuutos voi myös aiheuttaa sään ääri-ilmiöitä, kuten alueellisia runsaita sateita, jotka saattavat hidastaa hyönteisten kuoriutumista (Cox ym., 2020). Nämä tekijät johtavat hyönteissyöjälintujen ja hyönteisten väliseen epäsynchroniaan (mismatch).

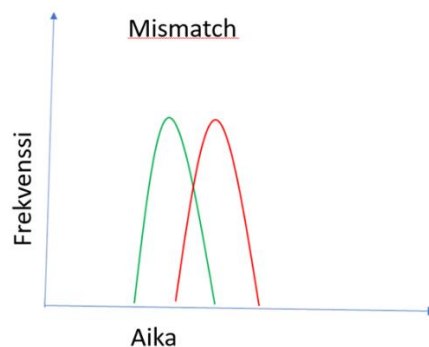
2.3 Match/mismatch-hypoteesi

Mismatch ja match ovat hypoteeseja, jotka kuvaavat eliöiden, ravinnon ja fenologian välistä suhdetta (Vatka ym., 2014). Hypoteesit pyrkivät selittämään poikastentuotossa tapahtuvaa muuntelua lajin oman fenologian ja alemman tason lajien, eli saaliseläinten fenologian avulla (Durant ym., 2007). Match on tapahtuma, jossa petoeläimen poikastentuotto osuu kohdalleen saaliseläimen maksimisaatavuuden kanssa, joka useimmiten johtaa hyvään lisääntymismenestykseen. Tällöin poikasten korkeimman energiatarpeen vaihe osuu saaliin saatavuuden kanssa kohdalleen. Mismatchin tapahtuessa poikastentuotto ja saaliseläinten saatavuus eivät osu kohdalleen, joka johtaa heikentyneeseen poikasten selviytymisasteeseen. Mismatch käsityksenä nousi esille ensimmäisen kerran vuonna 1914 Johan Hjortin idean mukaisesti (Durant ym., 2007). Hän tutki kalojen kutemista, jonka ajoitus on määrätty tietylle kevään vaiheelle. Toisaalta kalojen pääravinnon, eli eläinplanktonin määrä vaihtelee keväisen ilmaston lämpenemisen mukaisesti. Tämän seurauksena kalojen lisääntyminen oli välillä heikompaa, koska kutuaika ja poikasten syntyminen ei osunut kohdalleen eläinplanktonin kanssa, johtaen mismatchiin (Durant ym., 2007).

MM-hypoteesi voi tapahtua vain silloin, jos sekä peto, että saaliseläin lisääntyvät ja esiintyvät vain kausittain ja jos petoeläimen poikueen selviytyminen on riippuvainen kyseisestä saaliseläimestä (Durant ym., 2007). Suurimpia trofiatasojen epäsynkroniaan johtavia tapahtumia ovat ilmastonmuutoksesta johtuvat fenologiset muutokset. Ilmaston lämpeneminen vaikuttaa yleensä eliöiden lisääntymiseen aikaistavalla tavalla. Tämä on nähtävissä monien eri eläinryhmien kohdalla, kuten hyönteisillä, linnuilla ja kaloilla (Durant ym., 2007).



Kuva 2. Esimerkkitalanne synkroniasta. Lintujen pesintä (punainen) on synkroniassa hyönteistentoukkien (vihreä) huipun kanssa.



Kuva 1. Esimerkkitalanne epäsynkroniasta. Lintujen pesintä (punainen) on epäsynkroniassa hyönteistentoukkien (vihreä) huipun kanssa.

3. Fenologia, ilmastonmuutos ja Match/Mismatch (MM)-hypoteesi

3.1 Lintujen fenologia

Ilmastonmuutoksesta johtuvat fenologiset muutokset näkyvät monilla eliöryhmillä eri tavalla ja kaikki eliöt adaptoituvat ilmastonmuutokseen eri vauhtia (Visser ym., 2012). Fenologisista muutoksista aiheutuvat epäsynkronoituneet ekologiset vuorovaikutukset eliöiden välillä voivat uhata ekosysteemin toimintoja (Thackeray ym., 2016). Kuten edellä jo mainittiin, Eliöiden välillä tapahtuvat fenologiset muutokset johtavat lopulta niiden väliseen trofiatasojen epäsynkroniaan (mismatch).

Käytännössä mismatch tapahtuu, kun eliöt eri trofiatasoilla muuttavat fenologiaa eri vauhtia ja esimerkiksi saalistavan eliön lisääntyminen ei enää osukaan ravintolajin esiintymishuipun kohdalle (Cox ym., 2019). Varsinkin specialistit eli johonkin tiettyyn ravintoon erikoistuneet lajit kärsivät eniten mismatchista. Esimerkkinä hyönteisravinnosta riippuvaisena lajina toimii kirjosiippo (*Ficedula hypoleuca*). Kirjosiepot käyttävät ravintonaan vain hyönteisiä, jonka vuoksi epäsynkronia hyönteisten ja kirjosiippojen välillä voi johtaa hyvinkin huonoon pesintään ruokapulasta johtuen (Vatka ym., 2014). Toisaalta lajit, jotka kykenevät käyttämään useaa eri ravintoa pesinnän aikana menestyvät specialisteja paremmin. Näitä lajeja kutsutaan generalisteiksi (Durant et al., 2007). Esimerkiksi liskoilla ei olla havaittu mismatchista aiheutuvia ongelmia, koska niiden käyttämä ravinto on usein monipuolista (Durant ym., 2007).

Ilmastonmuutoksen seurauksesta aiheutuvat fenologiset muutokset ovat voimakkaimpia lisääntymistä kohtaan. Linnuilla näitä lisääntymisen ajankohtia on usein vain yksi, jossa edellytykset ovat suurimmillaan (Visser ym., 2004). Ilmastonmuutoksen seurauksesta optimaalisen lisääntymisajan ajankohta muuttuu, ja monet lintupopulaatiot ovatkin joutuneet aikaistamaan lisääntymisen ajankohtaa (Visser ym., 2004). Tämä ei tosin pidä paikkaansa kaikkien lintujen suhteen. Yleensä muutos on havaittavissa vain lajeilla, joiden ravinnon fenologia on muuttunut. Yksi suurimmista ajalliseen muunteluun vaikuttavista tekijöistä on lämpötila. On huomattu, että lämpenevät kevääät aikaistavat lintujen lisääntymistä. Tämän vuoksi on huomattavissa myös lajikohtaisia eroavaisuuksia eri alueilla elävien populaatioiden suhteen (Visser ym., 2004). Tästä syystä esimerkiksi hyönteissyöjälintuihin kuuluvalla Pohjois-Amerikassa elävällä kelopääskyllä (*Tachycineta bicolor*) on huomattu suuria pesimisen ajankohdallisia eroja niiden elinalueitten mukaan (Cox ym., 2020). Toisaalta

kaikilla hyönteissyöjälinnuilla tätä pesimisen aikaistumista ei ole tapahtunut. Esimerkiksi Euroopassa esiintyvien talitiaisten (*Parus major*) ja sinitiaisten (*Parus caeruleus*) kohdalla osalla nähtiin fenologisia muutoksia pesinnässä, mutta osalla ei (Visser ym., 2004), (Vatka ym., 2014).

Ilmastonmuutoksen arvaamattomuus on myös yksi mismatchiin johtava tekijä, koska se saattaa sekoittaa lintujen kykyä havaita kevään merkkejä. Ilmaston lämpenemisen lisäksi ilmastonmuutos aiheuttaa lämpenemisen nopeuden vaihtelua paikasta ja ajasta riippuen (Durant ym., 2007). Tämä vaikuttaa lintujen valintojen tekoon pesinnän aloituksen kannalta. Ilmastonmuutos vaikuttaa eri tavalla optimaalisiin pesimisolosuhteisiin, verrattuna lintujen käyttämiin merkkeihin pesimisen alkamiseen liittyen. Tämän vuoksi ilmastonmuutos vaikuttaa erityisen voimakkaasti muuttolintuihin, kuten punarintarastaaseen (*Turdus migratorius*) (Durant ym., 2007). On huomattu, että Coloradossa elävät korkeilla alueilla elävät yksilöt kärsivät epäsynchroniasta, koska ilmaston lämpeneminen vaikuttaa hitaammin tähän korkeaan ja vuoristoiseen alueeseen. Punakylkirastaat kuitenkin saapuvat kyseiselle alueelle aikaisemmin kuin ennen ympäristön antamien vihjeiden vuoksi, jonka vuoksi niiden on pakko odottaa pidempään pesimisen aloituksen kanssa, tai niitä odottaa huono pesintävuosi. (Durant ym., 2007)

Fenologiset muutokset vaihtelevat myös muutto- ja paikkalintujen välillä. Tutkimuksen mukaan paikkalinnut voivat sopeutua ilmastonmuutoksen aiheuttamiin muutoksiin paremmin kuin muuttolinnut (Samplonius & Both, 2019). Paikkalinnuilla on etu muuttolintuihin nähden, koska ne kykenevät reagoimaan fenologisiin muutoksiin nopeammin ja voivat aloittaa pesinnän ajoissa. Muuttolinnuilla ei ole tätä etua, jonka vuoksi näiden reaktio muutoksiin on paljon hitaampi paikkalintuihin verrattuna. Toinen paikkalintuja helpottava tekijä on ilmastonlämpenemisestä aiheutuva talvien lauhkeus (Samplonius & Both, 2019). Lämpenevät talvet lisäävät paikkalintujen elossa selviytyvyyttä ja parantavat niiden valmiutta aloittaa pesintä.

Välillä pitkän matkan muuttajilla saattaa olla kuitenkin etu paikkalintuihin verrattuna (Visser ym., 2004). Ympäristössä tapahtuvat keväiset muutokset voivat välillä olla hyvinkin arvaamattomia. Ilma voi esimerkiksi kylmetä äkillisesti lyhyen lämpimän ajanjakson jälkeen. Tämänkaltainen tapahtuma voi heikentää aikaisin pesivien paikallislintujen kelpoisuutta ja selviytymistä, mutta ei vaikuta pitkän matkan muuttajiin, jotka käyttävät hyväkseen muita kevään merkkejä kuin lämpötilaa (Visser ym., 2004).

3.2 Hyönteiset ja fysiologia

Hyönteiset ovat hyvin monipuolinen ryhmä, joten ilmastonmuutos aiheuttaa niille monia muutoksia, jotka vaihtelevat runsaasti monella eri tasolla. Yleisesti ottaen suurimpiin ilmastonmuutoksen ja fenologisten muutosten aiheuttamiin tekijöihin kuuluu pariutumisen ajankohta ja parin löytäminen, hyönteisten aktiivinen liikkumisaika, elämänkierron keston vaihtelu, hyönteisten kasvunopeus, voltinismi eli sukupolvien vuosittainen lukumäärä, sekä kevään lämpeneminen ja hyönteisten liikkeellelähtö (Netherer & Schopf, 2010)(Bale ym., 2002).

Hyönteissyöjälintujen tärkeimpiin saaliseläimiin kuuluvat hyönteistentoukat (Visser ym., 2006). Ne ilmestyvät, kun puiden lehdet puhkeavat ja katoavat, kun ne ovat täysikasvuisia ja aloittavat koteloitumisen maaperässä, jonka jälkeen linnut eivät enää kykene käyttämään niitä ravinnokseen (Visser ym., 2006). Hyönteisiin vaikuttavat fenologiset muutokset ovat todella tärkeitä, koska niiden esiintyvyydellä on suora vaikutus hyönteissyöjälintujen selviytymiseen. Niillä on suora vaikutus hyönteissyöjälintujen lisääntymisen onnistumiseen (Visser ym., 2006). Ravintoketjussa tapahtuvat fenologiset muutokset ovatkin suurin mismachiin johtava tekijä(Visser ym., 2004). Tämä johtuu lintujen, hyönteisten ja kasvien välisistä fysiologisista eroista.

Hyönteiset ovat vaihtolämpöisiä eläimiä, eli niiden ruumiinlämpö vaihtelee ympäristön mukaan. Ympäristön lämpötila on tästä syystä hyönteisten yksi suurimmista rajoittavista ympäristötekijöistä. Ilmastonmuutoksen vaikutus on suurempi maanpinnan päällä eläviin hyönteisiin verrattuna maanpinnan alla eläviin hyönteisiin (Bale ym., 2002). Hyönteisten lukumäärä laskee maapallon leveysasteiden noustessa ja vastaavasti nousee leveysasteiden laskiessa, eli on korkeimmillaan lähellä päiväntasaajaa (Bale ym., 2002). Ilmaston lämmitessä useammat hyönteiset kykenevät leviämään pohjoisemmaksi kuin yleensä. Lisäksi on huomattu, että hyönteiset usein muuttavat mieluummin suotuiseseen elinympäristöön kuin mukautuvat paikallisiin muuttuviin olosuhteisiin (Bale ym., 2002). Toisaalta kylmään ympäristöön sopeutuneet lajit voivat kokea tappiota ilmaston lämpenemisen seurauksesta (Bale ym., 2002). Lämpimät talvet helpottavat hyönteisten selviämistä talvella. Esimerkiksi persikkakirvalla (*Myzus persicae*) on huomattu lisääntynyttä selviytyneisyyttä talvisin (Bale ym., 2002).

Ilmastonmuutoksella on suuri vaikutus hyönteissyöjälintujen ja hyönteisten väliseen ravintoketjuun. Lintujen pesinnän aloittaminen (so., muninnan aloittaminen) perustuu moniin ympäristön antamiin vihjeisiin (Visser ym., 2004). Näistä tärkeimpiä ovat fotoperiodismi ja ympäristön lämpötila. Toisin kuin ympäristön lämpeneminen, fotoperiodismi ei ole muuttunut vuosien saatossa juuri lainkaan. Tämä toimii lintujen pesinnän alkua hidastavana tekijänä lämpenemässä maailmassa. Varsinkin muuttolinnut käyttävät päivän pituutta vihjeenä takaisinmuuton ajoituksessa ja siten pesinnän aloittamisessa. Hyönteisten keväinen ilmaantuminen on suurimmaksi osaksi ympäristön lämpötilan aikaansaama tulos, joten fotoperiodismilla on vain pieni vaikutus niille. Lisäksi hyönteisten vaihtolämpöisyyden vuoksi ne reagoivat ilmaston lämpötilaeroihin nopeammin kuin tasalämpöiset linnut (Visser ym., 2004). Tämä fysiologinen eroavaisuus lintujen ja hyönteisten välillä on tärkeä mismatchiin johtava tekijä.

Hyönteissyöjälintujen ja hyönteisten fenologinen plastisuus on myös MM-hypoteesia tukeva piirre (Burgess ym., 2018). Malcolm D. Burgessin (Burgess ym., 2018) ja muiden tekemän tutkimuksen mukaan hyönteistentoukkien fenologinen plastisuus kevään lämpenemistä kohtaan on suurempi verrattuna lintuihin. Tämä johtaa toukkien nopeaan nousevien lämpötilojen sopeutumaan.

3.3 Sää ja ilmasto

Ilmastonmuutos tuo mukanaan pitkäaikaisten ilmiöiden lisäksi myös lyhytaikaisia sääilmiöitä (Ruosteenoja ym., 2016). Ilmastonmuutos voi vaikuttaa alueellisesti sateisuuteen, ilmankosteuteen, sekä tuoda rajustikin vaihtelevaa ilman lämpötilaa (Cox ym., 2019). Hyönteisten saatavuus on suuresti säästä riippuvaa (Cox ym., 2020). Sää vaikuttaa muun muassa hyönteisten kuoriutumiseen, kehittymisnopeuteen ja päivittäiseen aktiivisuuteen. Hyönteiset ovat herkkiä sääilmiöiden suhteen ja siksi niiden aktiivisuus saattaa laskea paljon sateisella, tuulisella tai kylmällä säällä (Cox ym., 2019). Erilaiset sääilmiöt voivat näin vähentää hyönteissyöjälintujen selviytymistä ja kelpoisuutta hyönteisten aktiivisuuden kautta. Lintujen täytyy kuluttaa enemmän aikaa ruuanetsintään, jos sääolot ovat epäedulliset (Cox ym., 2019). Ilmastonmuutoksen seurauksena säätilan vaihtelut tulevat lisääntymään ja ne tulevat jatkossa vaikuttamaan enemmän hyönteissyöjälintujen selviytymiseen.

Ilmastonmuutoksen vaikutuksia säähän ja sen kautta lintuihin on tutkittu Cox:n artikkelissa (Cox ym., 2019). Tutkimusten mukaan erityisesti hyönteisravintoon erikoistuneet specialistit, kuten kelopääskyt (*Tachycineta bicolor*) kärsivät muita lajeja enemmän ilmastonmuutosten aiheuttamista sääilmiöistä. Kelopääskyt ovat riippuvaisia varsinkin lentävistä hyönteisistä, joten sateisten ilmojen vähentäessä lentävien hyönteisten liikkuvuutta vaikuttaa suuresti pesinnän onnistumiseen. Näin kerrotaan toisessa Cox:n tekemässä tutkimuksessa (Cox ym., 2020). Ilmastonmuutos aiheuttaa säässä arvaamattomia ilmiöitä, kuten sateita, joka johtaa vähentyneeseen ruuansaantiin. Tämä vastaavasti johtaa linnunpoikasten hidastuneeseen kasvuun ja suurentuneeseen kuolleisuuteen. Ruuan puutteen lisäksi sateiden aiheuttama kylmyys kasvattaa poikueiden kuolleisuutta. Varsinkin pienille poikasille tämä tuo vaikeuksia. Suuremmat poikaset kokevat kuolleisuudessa pienemmän vaikutuksen, koska niiden energiavarastot ovat suuremmat.

4. Mismatch ja evoluutioon johtavat tekijät

4.1 Kelpoisuus

Mismatch johtaa aina saalistajan kelpoisuuden laskuun (Visser & Gienapp, 2019). Kelpoisuuden laskun suuruus riippuu eliön fenologian ja sen optimaalisen fenotyypin välisen poikkeaman erosta. Mitä suurempi tämä ero on, sitä enemmän kelpoisuus laskee. Jos jonkin lajin kelpoisuus on voimakkaasti riippuvainen tai täysin riippuvainen sen saaliseläimen fenologiasta, saattaa epäsynkronia johtaa luonnonvalintaan kyseisen saalistajan kohdalla (Visser & Gienapp, 2019).

Kelpoisuus vaihtelee alueittain ravinnon saatavuuden mukaan (Visser ym., 2004). Jos lintujen pesintä osuu kohdalleen ravintohuipun kanssa, niin pesintä onnistuu ja kelpoisuus kasvaa (Vatka ym., 2014). Vastaavasti pesinnän epäonnistuminen laskee kelpoisuutta. Mismatchista aiheutuva ravinnonpula vaikuttaa poikasten selviytymisen ohella myös emolintuihin. Ruuanpuute aiheuttaa enemmän kilpailua ja suurempia ponnistuksia ravinnon löytämiseksi. Tämä voi johtaa emolintujen selviytymisen laskuun ja sen myötä myös poikasten selviytymisen vähenemiseen, sekä kelpoisuuden laskuun. Erilaisilla elinympäristöillä on suuri merkitys Kelpoisuuden kanssa (Visser ym., 2004). Esimerkiksi Hollannissa on havaittu, että rikkaissa lehtimetsissä Kirjosieppojen (*Ficedula Hypoleuca*) lukumäärät ovat pienentyneet, koska lehtimetsien korkein ruokahuippu (ns. toukkuahuippu) on lyhytaikainen. Havumetsissä ruokahuippu on pidempiaikainen ja siitä syystä sieppojen

lukumäärissä on tapahtunut pienempiä muutoksia (Visser ym., 2004). Siepot ovat muuttolintuja ja kärsivät paikkalintuja enemmän mismatchista (Visser ym., 2004).

Pesimisen aikaistamisen ei kuitenkaan aina johda parempaan kelpoisuuteen. Välillä pesimisen aikaistamisen seurauksena koituu linnulle monia haittavaikutuksia (Visser ym., 2012).

Pesinnän aikaistus saattaa vähentää emolintujen selviytymistä, siten vähentäen kelpoisuutta (Gienapp ym., 2007). Tämä johtuu ilmaston lämpenemisen epätasaisesta luonteesta. Vaikka optimaalinen pesimäaika on aikaistunut, voi muuton aikainen lämpötila olla sama kuin ennenkin (Gienapp ym., 2007). Tällöin myöhemmin saapuvilla yksilöillä on parempi kelpoisuus.

4.2 Evoluutio

Mismatch voi lopulta johtaa luonnonvalinnan kautta evolutiivisiin muutoksiin, jos paremmin ajoituksessa onnistuvien yksilöiden kelpoisuus on suurempi (Visser & Gienapp, 2019).

Mismatch voi johtaa evolutiivisiin muutoksiin, jos kuluttajan kelpoisuus on vahvasti riippuvainen niiden käyttämästä resurssista (Visser & Gienapp, 2019). Esimerkiksi hyönteissyöjälintujen poikaset ovat suuresti riippuvaisia emolintujen tuomasta ruoasta, jonka vuoksi mismatchista ja ravintohuipun poikkeavasta ajankohdasta aiheutuva ruuanpuute johtaa voi luonnonvalintaan.

Mismatchista aiheutuva evoluutio johtuu tietyn piirteen yleistymisestä populaatiossa, eli suuntaavasta valinnasta (Burgess ym., 2018). Suuntaavan valinnan kautta aiheutuva evoluutio on sitä nopeampaa, mitä spatiaalisesti yhtenäisempi mismatchin vaikutuksenalainen populaatio on, ja hitaampaa, jos populaatio on hajanainen.

Tämän lisäksi evoluutioon vaikuttaa myös vuodenaikojen ajoitus ja niiden tunnistamiskyvyn periminen, sekä erilaisten keväänmerkkien tunnistamisen periminen (Visser ym., 2012).

Nämä tekijät vaikuttavat vähitellen mikroevoluution muodossa aikaistaen lintujen pesimistä.

Nykyinen ilmastonmuutoksen nopeus on kuitenkin liian suuri verrattuna normaaliin evoluution nopeuteen (Visser ym., 2012).

MM-hypoteesin mukaisten ekologisten vaikutusten evolutiivisesta merkityksestä on tehty tutkimuksia, mutta nämä eivät ole osoittaneet, että fenologinen epäsymmetria olisi aiheuttanut selkeitä geneettisiä muutoksia, so. mikroevoluutiota (Gienapp ym., 2007). Gienappin ym. (Gienapp ym., 2007) tekemän tutkimuksen mukaan linnuissa tapahtuneet muutokset ilmastonmuutosta kohtaan ovat olleet fenologisen plastisuuden aiheuttamia. Tämä ei kuitenkaan tarkoita sitä, etteikö evoluutiota tulisi näkemään jatkossa, jos ilmastonmuutos jatkuu.

Mismatchin aiheuttama yksilötason mikroevoluutio voisi johtua eliöiden kyvyttömyydestä selvitä nopeista ympäristönmuutoksista Pelkän fenotyypin joustavuuden keinoin (Gienapp ym., 2007). Toisin sanoen niiden fenologinen plastisuus ei nopeiden ympäristönmuutosten vuoksi riitä ja pakottaa eliöt siten joko sopeutumaan muuttuviin olosuhteisiin, muuttamaan pois alueelta, tai kuolemaan sukupuuttoon. Mikroevoluutio voidaan erottaa fenologisesta plastisuudesta erilaisten testien avulla (Gienapp ym., 2007). Ensin on todistettava, että yksilöissä on tapahtunut suuntaavaa valintaa kevätmuuton aikaistuneisuutta kohden. Lisäksi tulee todistaa muuton aikaistumisen suhde heritabiliteettiin, jotta voidaan todistaa piirteen olevan periytyvä,

4.3 Populaatiotasoa

Populaatiotasolla Eliöiden fenologiaan voi vaikuttaa suuntaava valinta ja tasoittava valinta (Visser & Gienapp, 2019). Jos kuluttajapopulaation optimaalinen fenologinen ajankohta on kapea, tulevat epäsynkroniasta aiheutuvat kelpoisuuden muutokset olemaan teräviä. Nämä terävät muutokset yksilöiden fenotyypin ja optimaalisen fenotyypin välillä johtavat tasoittavaan valintaan. Jos optimaalinen fenologinen ajankohta muuttuu kuluttajan fenologian mukaisesti ja suurin osa yksilöiden fenologiasta tapahtuu aiemmin kuin optimaalinen fenotyyppi, niin lopputuloksena on suuntaavaa valintaa aikaisempaa fenologiaa kohti (Visser & Gienapp, 2019). Esimerkiksi hyönteissyöjälintujen kohdalla epäsynkroniasta aiheutuva pesimisen ajoituksen virheellisyys tulee aikanaan johtamaan suuntaavan valinnan kautta geneettisiin muutoksiin ja sen kautta mikroevoluutioon (Visser & Gienapp, 2019).

Kun populaation ja tämän käyttämän resurssin välillä esiintyy epäsynkroniaa ja tällä on voimakas vaikutus kelpoisuuteen, niin se toimii luonnonvalinnan ”driverina” (Visser & Gienapp, 2019). Kelpoisuuden ja epäsynkronian suhdetta voi kuitenkin olla vaikeaa tutkia, koska niin sanottu kelpoisuuden maisema, eli genotyypin ja lisääntymismenestyksen suhde vaihtelee vuosittain eri tekijöistä riippuen. Tämän lisäksi, vaikka epäsynkronia vaikuttaisikin populaation demografiaan, se ei välttämättä näy populaation koossa. Tätä on huomattu esimerkiksi Talitiaisten kohdalla, jossa epäsynkronia johti vähentyneeseen poikastentuottoon, mutta tulomuutto kasvoi, jolloin populaation koko pysyi samana (Visser & Gienapp, 2019). Tämä hankaloittaa epäsynkronian tutkimista populaatiotasolla. Luonnonvalinnan ja demograafisten arvojen välisestä suhteesta on tehty vain vähän tutkimuksia, joka vähentää kykyä tutkia populaatiotasolla tapahtuvan epäsynkronian ja siitä aiheutuvien evolutiivisten tapahtumien tutkimista (Visser & Gienapp, 2019).

4.4 Fenotyyppinen joustavuus

Fenotyyppinen joustavuus on linnuilla paljon tutkittu käsite varsinkin niiden pesimisen kohdalla (Husby ym., 2010). Fenotyyppisellä plastisuudella tarkoitetaan fenotyyppillisissä piirteissä tapahtuvia muutoksia ympäristögradientin mukaan. Toisin sanoen sillä tarkoitetaan genotyypin kykyä luoda erilaisia fenotyyppisiä ympäristössä tapahtuviin muutoksiin reagoiden (Gienapp ym., 2007). Fenotyyppinen plastisuus mahdollistaa eliöiden adaptoitumisen muuttuviin ympäristöihin, mutta nopeat ja ajallisesti pitkään vaikuttavat muutokset voivat olla liikaa fenotyyppiselle plastisuudelle (Gienapp ym., 2007). Monet tutkimukset keskittyvät pesimisen ajankohdan muuttumiseen ilmaston lämpötilan muuttuessa ja näkykö tämä lintujen geneeissä joustavuuden merkkeinä (Husby ym., 2010). Fenotyyppistä joustavuutta voidaan kuvata eräänlaisen reaktionormin avulla, jossa nähdään saman genotyypin muuntelua eri olosuhteissa. Esimerkiksi Husbyn ja muiden (Husby ym., 2010) tekemässä tutkimuksessa seurattiin saman lintuyksilön pesinnän ajoitusta usean vuoden ajan ja etsittiin yhteyksiä kevään lämpötilaerojen kanssa. Eri yksilöiden välillä löytyi eroja ajoitusten kanssa. Nämä erot johtuvat fenotyyppisestä joustavuudesta ja ovat perinnöllisiä. Jos reaktionormiltaan erilaiset yksilöt menestyvät erilaisilla tavoilla, voi tämä tiettyä tapaa suosissa johtaa luonnonvalinnan kautta fenotyyppisen joustavuuden evoluutioon. Yleensä parhaiten sopeutuvat fenotyypit pärjäävät muita paremmin (Gienapp ym., 2007).

5. Lopputulos

Ilmastonmuutos on vaikuttanut lintujen pesintään ja niiden fenologiaan massiivisesti ja pakottanut linnut muuttamaan pesintätapojaan (Visser ym., 2012). Pääasiallinen syy on ilmastonmuutoksen eriävät vaikutukset hyönteisiin ja niitä ravintona käyttäviin lintuihin. Usein epäsynkroniasta aiheutuva mismatch toimii pesintää heikentävänä tekijänä, mutta jos munimisesta ja hautomisesta aiheutuvat seuraukset kelpoisuuteen ovat mismatchin seurauksia suuremmat, ei mismatch välttämättä olekaan relevantti kelpoisuustekijä (Visser ym., 2012). Ilmastonmuutoksen aiheuttamat eriävät fenologiset muutokset johtuvat erilaisista tavoista reagoida muutokseen ja eliöiden eriävistä fysiologioista (Visser ym., 2004). Säässä tapahtuvat ajoittaiset muutokset voivat heikentää tai parantaa tietyn alueen pesintää vuosittain.

Perinteisten lintujen pesinnän aloittamisen määräävien tekijöiden, kuten ravinnon kanssa synkronoinnin lisäksi on olemassa myös monia muita merkittäviä tekijöitä (Visser ym., 2004). Näihin kuuluu esimerkiksi muninnan ja hautomisen aiheuttamat kulut linnuille. Niistä aiheutuu luonnonvalinnan aiheuttamaa painetta, koska parhaaseen aikaan pesivät linnut tuottavat enemmän poikasia. Ennen poikasten syntymistä tapahtuva ”hinta” voi vaikuttaa myös emolintujen jaksamisen kautta esimerkiksi ruokintaan.

Ilmaston lämmitessä vain adaptoituvat yksilöt voivat lisääntyä ja selvitä muuttuvassa maailmassa (Gienapp ym., 2007). Adaptoitumista kuitenkin rajoittaa geneettinen variaatio ja sen laajuus. Geneettisen adaptaation ja fenotyypin plastisuuden erottelun kannalta on hyvin tärkeää, että ilmastonmuutoksen pitkäaikaisista vaikutuksista saataisiin enemmän tietoa.

MM-hypoteesin yksi tärkeimmistä tekijöistä on epäsynkronian tuomat negatiiviset piirteet kelpoisuuteen (Visser & Gienapp, 2019). Epäsynkronialla voi olla evolutiivisia ja ekologisia vaikutuksia yksilöihin ja populaatioihin valinnan ja demografian kautta (respectively) (Visser & Gienapp, 2019). Nämä voivat myös sekoittua keskenään, luoden ekoevoluutiodynamiikassa tapahtuvia vuorovaikutuksia.

MM-hypoteesia tutkitaan yleensä petosaalisuhteen valossa, mutta sitä voi esiintyä myös muunlaisten vuorovaikutussuhteiden kanssa (Visser & Gienapp, 2019). Esimerkiksi mutualismissa ja kilpailusuhteessa voi myös tapahtua epäsynkroniaa, mutta nykyisen tutkimuksen pääpaino näkyy peto-saalissuhteessa (Visser & Gienapp, 2019). Lisäksi epäsynkroniaa voi näkyä myös lajien sisällä eri elinkaaren vaiheessa olevien yksilöiden välillä (Visser & Gienapp, 2019).

Kaikki lajit eivät koe epäsynkroniaa samalla tavalla (Visser & Gienapp, 2019). Lajit, jotka kykenevät käyttämään useaa eri saalista ravinnokseen kärsivät vähemmän epäsynkroniasta. Tästä syystä pienten lintujen poikaset ovat yksi suurimmista epäsynkronian uhreista, koska ne käyttävät ravinnokseen pääpainoitteisesti vain hyönteisiä (Vatka ym., 2014).

Hyönteissyöjälintujen ja hyönteisten välinen epäsynkronia tulee olemaan jatkossakin tiedostettu ongelma, joka on tuleen hyvin olennainen tapahtuma jatkossakin (Visser ym., 2004). Fenologinen epäsynkronia on yksi suurimpia ja selvimpiä ilmastonmuutoksesta aiheutuneita tekijöitä, jonka todisteena toimii jatkuvasti lisääntyvä kirjallisuus ja tutkimus (Visser & Gienapp, 2019). Kyseisestä aiheesta on tehtävä lisää tutkimusta, koska se kuitenkin loppupelissä tunnetaan melko huonosti (Visser & Gienapp, 2019). Varsinkin populaatiotasolla ja epäsynkronian evolutiivinen merkitys ovat varsin huonosti tunnettuja. Lisätutkimuksia tarvitaan jatkossakin, jotta ilmastonmuutoksen tulevia vaikutuksia on helpompaa ennakoita tulevaisuudessa.

Lähteet

- Bale, J. S., Masters, G. J., Hodkinson, I. D., Awmack, C., Bezemer, T. M., Brown, V. K., Butterfield, J., Buse, A., Coulson, J. C., Farrar, J., Good, J. E. G., Harrington, R., Hartley, S., Jones, T. H., Lindroth, R. L., Press, M. C., Symrnioudis, I., Watt, A. D., & Whittaker, J. B. (2002). Herbivory in global climate change research: Direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8(1): 1–16. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00451.x>
- Burgess, M. D., Smith, K. W., Evans, K. L., Leech, D., Pearce-Higgins, J. W., Branston, C. J., Briggs, K., Clark, J. R., du Feu, C. R., Lewthwaite, K., Nager, R. G., Sheldon, B. C., Smith, J. A., Whytock, R. C., Willis, S. G., & Phillimore, A. B. (2018). Tritrophic phenological match-mismatch in space and time. *Nature Ecology and Evolution*, 2(6): 970–975. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0543-1>
- Cox, A. R., Robertson, R. J., Lendvai, A. Z., Everitt, K., & Bonier, F. (2019). Rainy springs linked to poor nestling growth in a declining avian aerial insectivore (*Tachycineta bicolor*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1898): 20190018. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0018>
- Cox, A. R., Robertson, R. J., Rendell, W. B., & Bonier, F. (2020). Population decline in tree swallows (*Tachycineta bicolor*) linked to climate change and inclement weather on the breeding ground. *Oecologia*, 192(3): 713–722. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04618-8>
- Durant, J. M., Hjermann, D., Ottersen, G., & Stenseth, N. C. (2007). Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research*, 33(3): 271–283. <https://doi.org/10.3354/cr033271>
- Gienapp, P., Leimu, R., & Merilä, J. (2007). Responses to climate change in avian migration time - Microevolution versus phenotypic plasticity. *Climate Research*, 35(1–2): 25–35. <https://doi.org/10.3354/cr00712>
- Husby, A., Nussey, D. H., Visser, M. E., Wilson, A. J., Sheldon, B. C., & Kruuk, L. E. B. (2010). Contrasting patterns of phenotypic plasticity in reproductive traits in two great tit (*Parus major*) populations. *Evolution*, 64(8): 2221–2237. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.00991.x>
- Körner, C., & Basler, D. (2010). Phenology under global warming. *Science*, 327(5972): 1461–1462. <https://doi.org/10.1126/science.1186473>
- Netherer, S., & Schopf, A. (2010). Potential effects of climate change on insect herbivores in European forests-General aspects and the pine processionary moth as specific example. *Forest Ecology and Management*, 259(4): 831–838. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.07.034>
- Ruosteenoja, K., Jylhä, K., & Kämäräinen, M. (2016). Climate projections for Finland under the RCP forcing scenarios. *Geophysica*, 51(1–2): 17–50.
- Samplonius, J. M., & Both, C. (2019). Climate Change May Affect Fatal Competition between Two Bird Species. *Current Biology*, 29(2): 327–331.e2. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.11.063>
- Thackeray, S. J., Henrys, P. A., Hemming, D., Bell, J. R., Botham, M. S., Burthe, S., Helaouet, P., Johns, D. G., Jones, I. D., Leech, D. I., MacKay, E. B., Massimino, D., Atkinson, S., Bacon, P. J., Brereton, T. M., Carvalho, L., Clutton-Brock, T. H., Duck, C., Edwards, M., ... Wanless, S. (2016). Phenological sensitivity to climate across taxa and trophic levels. *Nature*, 535(7611): 241–245. <https://doi.org/10.1038/nature18608>

- Vatka, E., Rytönen, S., & Orell, M. (2014). Does the temporal mismatch hypothesis match in boreal populations? *Oecologia*, *176*(2): 595–605. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3022-7>
- Visser, M. E., Both, C., & Lambrechts, M. M. (2004). Global Climate Change Leads to Mistimed Avian Reproduction. In *Advances in Ecological Research*, *35*: 89–110. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(04\)35005-1](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(04)35005-1)
- Visser, M. E., & Gienapp, P. (2019). Evolutionary and demographic consequences of phenological mismatches. In *Nature Ecology and Evolution*, *3*(6): 879–885. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0880-8>
- Visser, M. E., Holleman, L. J. M., & Gienapp, P. (2006). Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia*, *147*(1): 164–172. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0299-6>
- Visser, M. E., te Marvelde, L., & Lof, M. E. (2012). Adaptive phenological mismatches of birds and their food in a warming world. *Journal of Ornithology*, *153*(1): 75–84. <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0770-6>
- Wobker, J., Heim, W., & Schmaljohann, H. (2021). Sex, age, molt strategy, and migration distance explain the phenology of songbirds at a stopover along the East Asian flyway. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *75*(1). <https://doi.org/10.1007/s00265-020-02957-3>