

Ilmastonmuutoksen aiheuttamat ekologiset siirrännäisvaikutukset
(engl. *carry over effects*) lintujen muuttokäyttäytymisessä

Iida Ojala

LuK-tutkielma
Biologian tutkinto-ohjelma
Oulun yliopisto
Tammikuu 2023

Sisällysluettelo

Tiivistelmä	3
1 Johdanto	4
2 Siirrännäisvaikutuksen määritelmä	5
2.1 Siirrännäisvaikutus vs. äitivaikutus ja piilevä vaikutus	6
3 Muutto lintujen siirrännäisvaikutukset	7
3.1 Lyhyen ja pitkän matkan muuttajat	7
3.2 Ilmastonmuutoksen vaikutus muuttolintujen fenologiaan	8
3.3 Siirrännäisvaikutukset	9
3.4 Siirrännäisvaikutusten syntyminen	10
3.4.1 Välilaskujen aikaisten tapahtumien vaikutus	11
3.4.2 Sademäärä ja kasvillisuus	11
3.4.3 Tasa- ja vaihtolämpöisten eliöiden lämpötilavaste	12
3.5 Yksilö- vs. populaatiotaso	12
4 Esimerkkinä haahkan pesimisbiologia	13
4.1 Tutkimustavat ja löydöt	13
4.2 Ilmastonmuutoksen vaikutus haahkojen lisääntymismenestykseen	14
5 Pohdinta	15
Lähdeluettelo	17

Tiivistelmä

Lintujen muuttokäyttäytyminen on jo pitkään tarjonnut tietoa ilmastonmuutoksen vaikutuksesta eliöihin. Muuttolinnut ovat erityisen alttiita muuttuvalle ilmastolle, koska ne kohtaavat paitsi pesimisalueillaan, myös muuttoreitillään ja talvehtimisalueillaan ilmastonmuutoksen vaikutukset.

Muutokset kausittaisten tapahtumien ajoituksessa voivat aiheuttaa ongelmia linnuille muun muassa ravinnonsaannin suhteen. Muuttoreitillä ja talvehtimisalueilla kohdatut puutteelliset elinympäristön olosuhteet voivat vaikuttaa muuttolinnuilla negatiivisesti seuraavan kauden menestykseen. Kyse on tällöin siirrännäisvaikutuksesta.

Ekologiset siirrännäisvaikutukset ovat eri kausien aikana yksilöihin kohdistuvia ei-tappavia ja palautuvia vaikutuksia. Ne voivat vaikuttaa muuttolintujen lisääntymismenestykseen, selviytymiseen ja fyysiseen kuntoon. Epäsuotuisat talvehtimisolosuhteet voivat johtaa muuttolinnuilla eri tapahtumien priorisointiin, kun energiaa on rajallisemmin käytettävissä esimerkiksi lisääntymiseen.

Ilmasto voi vaikuttaa muuttolintujen fenologiaan, eli ajallisiin vaihteluihin, talvehtimisalueilla ja muuttoreitillä sää- ja ilmasto-olosuhteiden kautta. Sääolosuhteet vaikuttavat hetkellisesti, mutta ilmastonmuutos pidemmällä aikajänteellä, muuttoaikatauluun, välilaskujen kestoon ja lentonopeuteen. Sekä talvehtimisalueiden että välilaskupaikkojen sademäärät ja kasvillisuus vaikuttavat myös merkittävästi lintujen vararavinnon kerryttämismahdollisuuksiin.

Maailmanlaajuisen ilmastonmuutoksen etenemisellä ja ihmispopulaation kasvamisella on todennäköisesti siirrännäisvaikutuksia lisäävä vaikutus, sillä myös antropogeeniset muutokset ympäristössä voivat lisätä siirrännäisvaikutuksia. Siirrännäisvaikutukset ovat luonteeltaan pitkällä aikavälillä tapahtuvia. Ne voivat myös aiheuttaa haasteita luonnon monimuotoisuuden säilyttämistä tavoittelevalle luonnonsuojelutoiminnalle ja jotkut toimet saattavat jopa edesauttaa siirrännäisvaikutusten syntymistä.

1 Johdanto

Monet eliöt kohtaavat ympäristössään yhä voimakkaampia muutoksia, niin lisääntymisajan aikana kuin sen ulkopuolellakin. Ilmaston ja ympäristön muutokset vaikuttavat eliöille sopivien resurssien, kuten elinympäristöjen ja ravinnon, määrään ja laatuun, sekä niiden optimaalisen saatavuuden alueelliseen ja ajalliseen vaihteluun (Ambrosini ym., 2019). Ravintoketjujen eri trofiatasoilla voidaan havaita ajallisia (fenologisia) muutoksia, mikä on yksi ilmastonmuutoksen ilmeisimmistä vaikutuksista luontoon (Visser ym., 2010). Paikkaeläimet vaikuttavat tutkimusten mukaan olevan vähemmän alttiita muuttuvalle ilmastolle kuin muuttavat eläimet (Ambrosini ym., 2019).

Usui ym. (2017) mukaan yksi näkyvimmistä ilmastonmuutoksen biotillisista vaikutuksista on muutokset kausittaisten tapahtumien ajoittumisessa. Populaation yksilöiden kelpoisuudessa voidaan nähdä vakavia seurauksia, jos muuttolintujen saapumisaika lisääntymisalueille on resurssien saatavuuteen nähden liian aikainen tai liian myöhäinen. Tällainen tilanne voi johtaa esimerkiksi suurempaan kilpailuun optimaalisten lisääntymispaikkojen ja laadukkaiden lisääntymiskumppaneiden löytämisessä (Usui ym., 2017).

Ambrosini ym. (2019) ovat havainneet, että pesimispaikoilla ilmenevien ongelmien lisäksi linnut voivat kohdata ilmaston ja ympäristön muutosten aiheuttamia ongelmia myös talvehtimisalueilla ja muuttoreiteillä. Keväden lämpeneminen voi aikaistaa muuttoreitin varrella olevien ravintokohteiden ajoitusta (fenologiaa) niin, etteivät perinteisellä muuttoaikataululla lentävät linnut kohtaakaan enää riittäviä ravintoresursseja. Näiden talvehtimisalueilla ja muuttoreiteillä kohdattujen ongelmien on havaittu johtaneen ongelmiin myös pesimisalueilla (Ambrosini ym., 2019).

Norrisin (2005) mukaan esimerkiksi loistokertuleilla (*Setophaga ruticilla*) on havaittu, että heikkolaatuisissa talvehtimisympäristöissä talvehtivat yksilöt menestyvät lisääntymisessään huomattavasti verrattuna korkealaatuisissa talvehtimisympäristössä talvehtiviin yksilöihin. Laadukkaammasta talvehtimisympäristöstä peräisin olevat yksilöt olivat myös paremmassa fyysisessä kunnossa ja lähtivät muutolle aiemmin kuin huonolaatuisessa ympäristössä talvehtineet yksilöt. Laadukkaammasta talvehtimisympäristöstä ovat todennäköisesti peräisin myös mustapyrstökuirit (*Limosa limosa*), jotka saapuvat varhain Islantiin lisääntymisalueille (Norris, 2005).

Tämän tutkielman tavoitteena on perehtyä erityisesti ilmastonmuutoksen aiheuttamiin talvehtimisalueella tai muuttoreitillä kohdattuihin ongelmiin ja niiden vaikutuksiin

muuttolintujen myöhemmässä elämässä. Jos tietynä kautena kohdatut ongelmat haittaavat myöhempää lisääntymismenestystä tai elossa säilymistä, ilmiötä kutsutaan siirrännäisvaikutukseksi. Tutkielmassa pohditaan myös siirrännäisvaikutusten yhteyttä luonnonsuojelutoimien onnistumiseen.

2 Siirrännäisvaikutuksen määritelmä

Siirrännäisvaikutukset (engl. *carry over effects*) tarkoittavat ekologisessa kontekstissa tilannetta, jossa yksilön menestymisessä tietynä ajankohtana ilmenee siihen aikaisempaan ajankohtana kohdistunut vaikutus (O'Connor ym., 2014). Siirrännäisvaikutus vaikuttaa erityisesti yksilön kelpoisuuteen lisääntymismenestyksen ja selviytymisen kautta (Harrison ym., 2011). Usein siirrännäisvaikutus ilmenee vasta, kun yksilö kohtaa haasteen (O'Connor & Cooke, 2015).

Muuttolintujen kokemien talvehtimisolosuhteiden vaikutus niiden seuraavan kauden lisääntymismenestykseen on klassinen esimerkki siirrännäisvaikutuksesta. Tutkimusten mukaan talvehtimisympäristön laadulla on merkitystä tulevaan lisääntymismenestykseen niin, että paremmalla lisääntymismenestyksellä on havaittu olevan yhteys korkealaatuiseen talvehtimisympäristöön (O'Connor ym., 2014). Elinympäristön laadulla on osoitettu olevan merkittävä vaikutus lisääntymismenestykseen, selviytymiseen ja fyysiseen kuntoon sekä kesällä että talvella (Norris, 2005). Laadukas talvehtimisympäristö voi vaikuttaa muun muassa muuttolintujen rasvavarastojen kerryttämismahdollisuuksiin (Ambrosini ym., 2019).

O'Connor ym. (2014) käsittelevät artikkelissaan Norrisin (2005) ja Harrisonin ym. (2011) määritelmiä siirrännäisvaikutukselle. Aiemman määritelmän mukaan siirrännäisvaikutukset ovat tapahtumia, jotka tapahtuvat yhtenä ajanjaksona, mutta vaikuttavat yksilöön vasta tulevana ajanjaksona (Norris, 2005). Harrisonin ym. (2011) määritelmä on edellisestä muokattu. Tämän määritelmän mukaan siirrännäisvaikutukset ovat yhtenä ajanjaksona tapahtuvia, yksilöiden kunnan muutoksiin aikajaksojen välillä johtavia kokemuksia, jotka vaikuttavat myöhemmällä ajanjaksolla yksilöiden suorituskykyyn (Harrison ym., 2011). Käsitteen määrittelemisen kannalta tärkeää on, että sekä Norrisin (2005) että Harrisonin ym. (2011) määritelmät keskittyvät eri kausien aikana yksilöihin kohdistuviin ei-tappaviin (engl. *non-lethal*) vaikutuksiin (O'Connor ym., 2014).

O'Connorin ym. (2014) mukaan siirrännäisvaikutusten olemassaolo on havaittu tutkijoiden toimesta jo 1960-luvulla. Ekologisiiakin siirrännäisvaikutuksia on tutkittu jo lähes

30 vuotta. Tutkimusten määrä on tasaisesti noussut 2000-luvun alusta alkaen pääasiassa matemaattisten mallinnustutkimusten ja lintujen empiiristen tutkimusten kautta. Siirrännäisvaikutukset on mielletty eri vuodenaikojen poikki tapahtuvana ilmiönä, koska tutkimukset on pitkälti tehty muuttoliikkeen näkökulmasta (O'Connor ym., 2014).

2.1 Siirrännäisvaikutus vs. äitivaikutus ja piilevä vaikutus

O'Connorin ym. (2014) mukaan voidaan todeta, että kun mitattava ja tilastollisesti merkittävä osuus nykyisestä muunnoksesta on selitettävissä aiemmin tapahtuneella, on kyse ekologisesta siirrännäisvaikutuksesta. Koska siirrännäisvaikutusten määritelmä sopisi lähes jokaiseen mitattavissa olevaan ilmiöön, on korostettava, että ollakseen kyse siirrännäisvaikutuksesta, on syyn ja seurauksen välillä oltava selkeä siirtymäkausi. Tutkimukset ovat osoittaneet, että kausittaisia siirrännäisvaikutuksia ilmenee myös tilanteissa, joihin ei liity muuttoliikettä (O'Connor ym., 2014).

O'Connorin ym. (2014) artikkelissa pohditaan voidaanko muita samankaltaisia ilmiöitä, kuten äitivaikutusta (engl. *maternal effect*) ja piilevää vaikutusta (engl. *latent effect*), pitää siirrännäisvaikutuksena. Äitivaikutuksella tarkoitetaan ilmiötä, jossa jälkeläisessä, esimerkiksi sen suorituskyvyssä, ilmenee suoraan äidin fenotyypin ja täten äidin kokemukset (Harrison ym., 2011). Piilevällä vaikutuksella taas kuvataan ilmiötä, jossa yksilöiden välisiä eroja myöhemmissä metamorfisissa vaiheissa selitetään niiden varhaisemmilla, yksilönkehityksen aikaisilla kokemuksilla. Ilmiönä äitivaikutus ja piilevä vaikutus ovat melko samankaltaiset, mutta piilevän vaikutuksen termiä on yleisemmin käytetty selkärangattomiin liittyen (O'Connor ym., 2014).

Edellä mainituissa ilmiöissä ei ole havaittavissa kausivaihteluita ja ne tapahtuvat eri elämänvaiheissa, jolloin niitä ei luokitella siirrännäisvaikutuksiksi, vaan kehitysvaikutuksiksi (Harrison ym., 2011). Näiden ja varsinaisten ekologisten siirrännäisvaikutusten keskeinen ero onkin palautuvuudessa: siirrännäisvaikutukset, jotka voivat johtaa joko positiivisiin tai negatiivisiin lopputuloksiin, ovat palautuvia. Esimerkiksi yhtenä vuotena koettu ongelma ei välttämättä toistu seuraavana vuonna, ja näin mahdollista negatiivista siirrännäisvaikutusta ei tällöin koeta. Äitivaikutusta ja piilevää vaikutusta voidaan kutsua ei-palautuviksi tai peruuttamattomiksi, koska niitä kannetaan koko loppuelämän ajan (O'Connor ym., 2014).

3 Muuttolintujen siirrännäisvaikutukset

Lintujen muuttoaikatauluun liittyvät muutokset olivat ensimmäisiä asioita, jotka todistivat ilmastonmuutoksen vaikutusta organismeihin (Ambrosini ym., 2019). Muuttoliikkeen aikainen kuolleisuus voi olla korkea, mutta muuttoliikkeen kustannukset voivat ilmetä myös ei-tappavina siirrännäisvaikutuksina, jotka vaikuttavat menestykseen myöhempänä ajanjaksona (Gow ym., 2019). Muuttolintupopulaatioiden on havaittu vähenevän enemmän kuin paikkalintujen ja tähän mahdollisena syynä pidetään ilmastonmuutoksen aiheuttamaa lisääntymisen väärää ajoitusta, mutta taustalla voi olla myös muuttolintujen talvehtimisalueella ja muuttoreiteillä lisääntyneet ongelmat (Usui ym., 2017).

Muuttolinnut altistuvat useille erilaisille olosuhteille, sillä ilmastonmuutoksen nopeus vaihtelee eri puolilla maapalloa. Pohjoinen pallonpuolisko on lämmennyt viimeisten vuosikymmenten aikana enemmän kuin trooppiset alueet tai päiväntasaaja-alueet (Ambrosini ym., 2019). Pohjoisen pallonpuoliskon talvilämpötilan oletetaan nousevan suhteettomasti ilmastonmuutoksen vuoksi (Lehikoinen ym., 2006). Ilmastonmuutos ei vain nosta keskilämpötiloja, vaan todennäköisesti myös lisää ilmaston vaihtelua ja äärimmäisten sääolosuhteiden esiintymistä (O'Connor & Cooke, 2015).

Ilmastonmuutoksen aiheuttamia muuttoajankohdan muutoksia on kirjattu erityisen laajasti, koska ornitologeilla on ollut suurta kiinnostusta asiaan. Ajan myötä ja kevään lämmitessä lintujen kevätmuuttoajankohdan on todettu aikaistuneen (Usui ym., 2017). Aikaistumista on havaittu viimeisten vuosikymmenten aikana jokaisessa maanosassa Etelämannerta huomioimatta. Lintujen lisääntymisalueiden lämpenemisestä johtuvaa kevään tapahtumien aikaistumista pidetään fenologiamuutoksista huomattavimpana. Tutkimuksessa, jossa oli mukana 100 Euroopan lintulajia, havaittiin, että muuttoajankohtaansa aikaistaneilla lajeilla populaation voidaan nähdä pysyvän tasaisena tai jopa kasvavan. Lajeilla, jotka eivät ole aikaistaneet muuttoaan, voidaan taas nähdä populaatiokoon pienenemistä (Ambrosini ym., 2019). Negatiiviset siirrännäisvaikutukset voivat liittyä erityisesti keskikosteissa elinympäristöissä kuten mangrovemetsissä tai trooppisissa alankometsissä talvehtiviin lajeihin (Norris ym., 2004).

3.1 Lyhyen ja pitkän matkan muuttajat

Lyhyen matkan muuttajien ja yli mantereelta toiselle muuttavien pitkän matkan muuttajien elinkierroissa on havaittu merkittävä ero (Ambrosini ym., 2019). Pitkän matkan muuttajilla

vuosisykli menee tyypillisesti niin, että trooppisilla talvehtimisalueilla vietetään 6–7 kuukautta ja lauhkeilla lisääntymisalueilla 2–3 kuukautta. Kevät- ja syysmuuttoon käytetään aikaa toiset 2–3 kuukautta (Norris ym., 2004). Pitkän matkan muuttajilla muuttoaikataulussa näkyy siirännäisvaikutukset, ekologisten esteiden ylittäminen ja muuttomatkan aikaiset sääolosuhteet (Ambrosini ym., 2019). Monien paleoarktisten pitkän matkan muuttajien populaatiokoot ovat pienentyneet dramaattisesti viime aikoina. Niiden oletetaan myös olevan erityisen alttiita ilmastonmuutoksen vaikutuksille, koska ne kokevat vuosittaisen syklinsä aikana niin monenlaiset sääolosuhteet (Ockendon ym., 2013).

Lyhyen matkan muuttajilla muuttoaikatauluun ei vaikuta samalla tavalla mainitut asiat kuin pitkän matkan muuttajilla. On kuitenkin havaittu, että pitkän matkan muuttajat saattavat olla jopa lyhyen matkan muuttajia vähemmän alttiita sääolosuhteille, kun on tutkittu sääolosuhteiden vaikutusta ekologisten esteiden ylittämiseen. Sääolosuhteiden vaikutuksen on katsottu olevan vähäisempi lajeille, joiden siipien morfologia on pitkän matkan muuttajille tyypillinen (Ambrosini ym., 2019). Lyhyen matkan muuttajien on todettu reagoivan voimakkaasti ilmaston vaihteluun (Lehikoinen ym., 2006). Tosin pitkän matkan muuttajat ovat eri tavalla alttiita sekä talvehtimis- että lisääntymisalueisiin kohdistuville ilmastonmuutoksen vaikutuksille (Ockendon ym., 2013).

3.2 Ilmastonmuutoksen vaikutus muuttolintujen fenologiaan

Visserin ym. (2010) mukaan fenologia on tieteenala, joka tarkastelee elämänkierrossa kausittain ilmenevien tapahtumien säännöllisyyttä sekä sen vaihtelua ja suhdetta ilmaston vaihteluihin. Globaali ilmastonmuutos on vaikuttanut fenologiaan selkeästi, sillä ympäristömuuttajat ja erityisesti lämpötila ovat fenologian vuotuisen vaihtelun kanssa korreloivia tekijöitä. Joissain vuosisyklin tapahtumissa on havaittu suurtakin vaihtelua, kun taas toisten tapahtumien vuosittainen esiintyminen on hyvin täsmällistä. Säännöllisyys on nähtävissä esimerkiksi tiettyjen muuttavien lajien paluussa talvehtimisalueilta lisääntymisalueille (Visser ym., 2010).

Yksilön evoluutiohistoria aina geneettisestä vaihtelusta fysiologisiin reitteihin muodostaa yksilön fenotyypille tietyn perustan, mutta vasteena ympäristön vihjeisiin (engl. *cues*) yksilöiden fenologia vaihtelee vuodesta toiseen. Eläimen alttius ympäristöstä saataville vihjeille riippuu sen sisäisestä vuosirytmistä. Joissain tilanteissa kausittaisessa rytmissä on nähtävissä selvästi vihjeiden vaikutus, kun taas toisissa tilanteissa vaikutusta ei ole tai se on

hyvin pieni. Fenologisen tapahtuman tarkka ajoittuminen määrittyy sisäisen vuosirytmien ja ympäristön vuorovaikutuksesta (Visser ym., 2010).

Fenologiassa näkyvien muutosten lisäksi ilmastonmuutoksen vaikutus näkyy lajien välisissä eroissa. Monilla lajeilla on vuosittain vaihtelua ympäristön fenologian, ravinnonlähteiden ja saalistajien suhteen. Muuttolintulajeilla suhteellisen pienetkin erot lisääntymisen tai saapumispäivän ajoituksessa saattavat vaikuttaa merkittävästi kelpoisuuteen. On huomioitava, että ei ole olemassa yhtä kaikille lajeille sopivaa mekanismia, sillä kelpoisuuteen vaikuttavat lajin ekologia ja sille ominainen ympäristö (Visser ym., 2010).

Vihjeinä toimivat fenotyyppiä muokkaavat ympäristömuuttujat ovat usein eri muuttujia kuin ympäristössä valintahetkellä vaikuttavat muuttujat. Fenologiassa fenotyypin muodostuminen tapahtuu siis usein valinnan kanssa eri ympäristössä. Esimerkiksi muuttolinnut joutuvat tekemään lähtöpäätöksen eri ympäristössä, talvehtimisalueella, kuin missä luonnonvalinta vaikuttaa päätöksen onnistumiseen, pesimisalueella (Visser ym., 2010). Populaatiodynamiikkaan vaikuttavien tekijöiden ennustaminen on ollut haastavaa, kun maantieteelliset etäisyydet lisääntymisalueiden ja ei-lisääntymisalueiden välillä ovat suuria (Norris, 2005).

3.3 Siirrännäisvaikutukset

Erityisesti pitkän matkan muuttajilla ei-lisääntymiskauden aikaisen elinympäristön laadun vaihtelu voi siirrännäisvaikutuksen vuoksi näkyä merkittävinä muutoksina elämänhistorian piirteissä. Voidaan olettaa, että ilmastonmuutoksella on vaikutusta lintujen lisääntymiskykyyn, jos se aiheuttaa fysiologisen stressireaktion. Olosuhteiden muutokset talvehtimiskaudella voivat siirrännäisvaikutuksen kautta vaikuttaa myös lisääntymisen aikaiseen seksuaaliseen valintaan (Ambrosini ym., 2019). Trooppisen talvehtimisympäristön jatkuva häviäminen voi vaikuttaa negatiivisesti seuraavana lisääntymiskautena muuttaviin populaatioihin minimoimalla lisääntymisalueen tiheysriippuvaiset vaikutukset ja johtamalla edelleen populaation vähenemiseen (Norris ym., 2004).

Pitkän matkan muuttajien kohdalla on käytetty stabiileja hiili-isotooppeja (engl. *stabil carbon isotope*) todistamaan, että tuhansien kilometrien päässä sijaitsevan trooppisen talvehtimisalueen laadulla on merkitystä lisääntymismenestykseen. Lintujen talvehtimisalueet voidaan määrittää, koska eri alueilta ravinnon kautta saatujen stabiilien hiili-isotooppien suhteellisissa määrissä on tunnettuja eroja. Esimerkiksi loistokerttuleiden höyhenistä mitatut

isotooppisormenjäljet (engl. *isotopic fingerprint*) ovat paljastaneet, että trooppisten talvehtimisypäristöjen laadulla on suuri vaikutus lintujen myöhempään lisääntymismenestykseen lauhkeilla leveysasteilla (Norris ym., 2004). Epäsuotuisan talven jälkeen yksilöt saattavat priorisoida lisääntymistä oman kuntonsa edelle, mikä voi näkyä siirrännäisvaikutuksena selviytymisessä (Ockendon ym., 2013). Naaraslintujen kautta siirrännäisvaikutus voi ilmetä esimerkiksi poikasten määrässä ja lisääntymisen alkamisajankohdassa (Norris ym., 2004). Loistokerttuleilla talvehtimiskauden aikaisilla ekologisilla olosuhteilla voi olla vaikutus myös levittäytymispäätöksiin (Ambrosini ym., 2019).

Ambrosinin ym. (2019) mukaan Pohjois-Italian haarapääskyillä (*Hirundo rustica*) on ollut nähtävissä, että korkeampi NDV-indeksillä (engl. *Normalized difference vegetation index*) mitattu kasvillisuuden laatu ja parempi kasvillisuuden saatavuus talvehtimisalueilla johtavat paitsi aikaisempaan saapumiseen lisääntymisalueille, myös aikaisempaan lisääntymiseen ja parempaan lisääntymismenestykseen. Tanskassa lisääntyvillä haarapääskyillä on päinvastaisesti havaittu lisääntymisalueille saapumisen ja lisääntymisen aloittamisen viivästyistä, mutta niiden on todettu tuottavan suurempia poikueita, kun talvehtimisalueen NDVI on korkeampi. Tapauksia yhdistää se, että molemmissa oli havaittavissa ikäriippuvuutta. Sen sijaan että huonolaatuiset yksilöt katoaisivat populaatiosta, ne reagoivat mukautuvasti. Sukupuoliriippuvuutta taas ei havaittu (Ambrosini ym., 2019).

Ambrosini ym. (2019) toteavat kuitenkin, että siirrännäisvaikutuksia ei aina esiinny. Esimerkiksi eskimokuirin (*Limosa haemastica*) suhteen on havaittu, että talvehtimisalueelle saapumisen aikatauluerot ja potentiaaliset siirrännäisvaikutukset ikään kuin nollaantuvat keväällä lisääntymisalueille lähtemiseen mennessä (Ambrosini ym., 2019).

3.4 Siirrännäisvaikutusten syntyminen

Stokastiset sääolosuhteet voivat saada aikaan lisääntymiskäyttäytymiseen ja lisääntymismenestykseen vaikuttavia siirrännäisvaikutuksia, kuten myös muokata lintujen populaatiodynamiikkaa ja elämänhistoriaa (O'Connor & Cooke, 2015). Ilmasto vaikuttaa muuttolintujen fenologiaan suoraan sääolosuhteiden kautta vaikuttamalla lähtöpäätöksiin, välilaskun kestoon ja lentonopeuteen. On myös epäsuoraa vaikutusta, joka perustuu ekologiseen tilaan, fysiologiaan ja selviytymiseen. Suora ja epäsuora vaikutus ovat nähtävissä sekä ennen muuttoliikettä että muuttoliikkeen aikana esimerkiksi muuttoreitillä vastaan tulevien olosuhteiden kautta. Merkittävin muuttoliikkeen ennustaja vaikuttaa olevan

lämpötilan vaihtelu ja on osoitettu, että erilaisia muuttostrategioita omaavat lajit mukauttavat muuttoliikkeensä nopeutta lämpötilaa seuraten. Tämän on havaittu pätevästi erityisesti pohjoisilla leveysasteilla lisääntyvillä populaatioilla (Ambrosini ym., 2019).

3.4.1 Välilaskujen aikaisten tapahtumien vaikutus

Ambrosinin ym. (2019) mukaan muuton eteneminen riippuu muuttolintujen lentonopeudesta ja välilaskujen kestoista. Välilaskujen aikana muuttolinnut pitävät huolta kunnostaan kerryttämällä rasvavarastojaan. Välilaskujen tiheydessä ja kestossa näkyy ilmastonmuutoksen vaikutus huonojen sääolosuhteiden kautta. On mahdollista, että vaikka fyysistä tarvetta ei olisi, lintujen on pysähdyttävä useammin tai viivytävä tietyssä välilaskupaikassa kauemmin, kunnes sääolosuhteet paranevat (Ambrosini ym., 2019).

Ambrosini ym. (2019) toteavat myös sääolosuhteiden vaikuttavan välilaskupaikkojen ravinnonsaataavuuteen, jolla on tärkeä merkitys lintujen rasvan kerryttämiseen ja täten myös muutto liikkeen etenemiseen. Ravinnonsaataavuudessa näkyvät ilmastonmuutoksen myönteiset tai kielteiset vaikutukset ovat hyvin vaihtelevia muutto liikkeen aikana. Esimerkiksi pikkulepinkäisen (*Lanius collurio*) ja satakielen (*Luscinia luscinia*) suhteen on havaittu, että niiden vuoden 2011 kevätmuuton merkittävä viivästyminen voidaan selittää huomattavan pitkällä viipymisellä Afrikan sarvessa. Tilanteen aiheutti poikkeuksellinen kuivuus ja sen myötä vararavintojen kerryttämisen vaikeus (Ambrosini ym., 2019).

3.4.2 Sademäärä ja kasvillisuus

Talvehtimisen aikainen sademäärä vaikuttaa muuttajien fenologiaan, koska sateisina vuosina kasvillisuus on runsaampaa. Tämä on voitu havaita yksittäisten populaatioiden, saman lajin eri paikoissa talvehtivien populaatioiden sekä eri lajien samassa paikassa talvehtivien populaatioiden välillä. Lintujen kyky seurata kasvillisuuden vihreyttä vuotuisen syklinsä eli myös muuttojakson aikana, on pystytty todistamaan. On olemassa ”vihreän aallon hypoteesi” (engl. *green-wave hypothesis*), jonka mukaan muuttolinnut voivat pohjoiseen suuntautuvan paluumuuttonsa välilaskuilla hyödyntää ravintokasvien kasvun alkuvaihetta ja kasveissa eläviä hyönteisiä (Ambrosini ym., 2019). Myös liian sateiset talvet vähentävät lajien eloonjäämislukuja, mahdollisesti vaikeuttamalla ruuan etsimistä (Ockendon ym., 2013). Liian vähäsateiset talvet voivat tropiikissa johtaa kuivuuden myötä hyönteisbiomassan

väheneeseen, mikä on muuttolinnuille kohtalokasta hyönteisten ollessa niiden keskeinen ravinnonlähde (Norris ym., 2004).

3.4.3 Tasa- ja vaihtolämpöisten eliöiden lämpötilavaste

Burgessin ym. (2018) mukaan ilmastonmuutoksen aiheuttama lämpötilan nousu voi vaikuttaa trofiatasoihin häiritsevästi fenologisten eroavaisuuksien kautta. Tasa- ja vaihtolämpöisten eliöiden erilaisella lämpötilavasteella on vaikutusta fenologisiin yhteensopivuuksiin tai yhteensopimattomuuksiin. Lajien levittäytyessä pohjoisemmaksi niiden fenologiassa voidaan havaita viivästymistä. Tämä on nähtävissä useimmilla lajeilla, ja esimerkiksi lehtipuista tammien (*Quercus robur*) lehtikasvun ja sen toukkabiomassan huipputasojen välillä on havaittu pohjoisessa eroavaisuuksia. Myös toukkabiomassan ja esimerkiksi sinitiaisen (*Cyanistes caeruleus*), talitiaisen (*Parus major*) ja kirjosiepon (*Ficedula hypoleuca*) pesimäkysynnän huipputasojen välillä on havaittu vastaavaa epätähtia (Burgess ym., 2018).

3.5 Yksilö- vs. populaatiotasot

Jotta voidaan ymmärtää fenologisia tapahtumia, on pyrittävä ymmärtämään lajien tai populaation välistä vaihtelua sekä populaation yksilöiden välistä vaihtelua (Visser ym., 2010). Ekologisilla siirrännäisvaikutuksilla on tärkeä rooli yksilön kelpoisuudessa ja populaatiodynamiikassa (O'Connor & Cooke, 2015). Yksilötasolla ilmenevillä siirrännäisvaikutuksilla voi olla merkittäviä seurauksia populaatiotasolla. Esimerkiksi korkealaatuisen talvehtimisalueiden elinympäristön häviäminen johtaa kuolleisuuden lisääntymisen lisäksi siihen, että suuri osa yksilöistä talvehtii yhä huonolaatuisemmassa elinympäristössä. Siirrännäisvaikutuksen takia populaation lisääntymismenestys pienenee lisääntymiskertaa kohden seuraavana kautena, mikä johtaa entisestään populaation koon pienentymiseen (Norris, 2005). Muuttolinnuilla talvehtimiselinympäristön laatu vaikuttaa rasvavarastojen yksilölliseen kerryttämiseen (Ambrosini ym., 2019).

Toisaalta siirrännäisvaikutuksen kautta huonolaatuisten elinympäristöjen menettämällä voi olla populaation kokoon positiivinen vaikutus verrattuna korkealaatuisten talvehtimiselinympäristöjen menettämiseen. Talvehtimiselinympäristöjen menetys vaikuttaa myös vähentyneeseen yksilömäärään lisääntymisalueilla, mikä voi osaltaan johtaa lisääntymismenestyksen kasvamiseen tiheysriippuvuuden kautta (Norris, 2005).

Ambrosinin ym. (2019) mukaan muuttolinnuilla populaatiodynamiikka määräytyy niiden lisääntymis- ja talvehtimisalueilla sattuneiden tapahtumien sekä näiden kahden välillä tapahtuvien välilaskualueiden perusteella. Muuttoyhteys (engl. *migratory connectivity*) on vahva, jos suurin osa samalla alueella lisääntyvistä yksilöistä myös talvehtii samalla alueella keskenään ja heikko, jos yksilöt levittäytyvät eri alueille talvehtimaan. Vahvan muuttoyhteydet omaavat populaatiot kärsivät todennäköisesti herkemmin ilmastonmuutoksen haitallisista ekologisista vaikutuksista, koska yhden talvehtimiselinympäristön menettäminen on kohtalokas niin monelle yksilölle. On osoitettu, että pitkänmatkanmuuttajilla muuttoyhteydet yleensä heikot, mikä voi olla tärkeää suojelun kannalta. Toisaalta ilmastonmuutoksen negatiivisista vaikutuksista on huomioitava myös patogeenien ja loisten leviäminen, millä voi olla enemmän vaikutusta laajalle levittäytyneisiin populaatioihin kuin yhdessä pysyviin populaatioihin (Ambrosini ym., 2019).

4 Esimerkkinä haahkan pesimisbiologia

Lehikoinen ym. (2006) selvittivät Hangon edustalla, Itämerellä tehdyssä tutkimuksessa kuinka Pohjois-Atlantin oskillaatiota kuvaava NAO-indeksi (engl. *the North Atlantic Oscillation*) ja jääpeitteen hajoamisen ajoitus vaikuttaa haahkan (*Somateria mollissima*) seuraavan kauden lisääntymismenestykseen. Jääpeite on suuressa roolissa vesilintujen lisääntymisessä, koska linnut eivät voi saapua lisääntymisalueilleen tai aloittaa lisääntymistä ennen kuin jäät ovat hajonneet. Jääsilta mantereen ja suurempien saarten välillä saa aikaan nisäkkäille paremmat saalistusmahdollisuudet. Tutkimusalueella ei ole leutoina talvina jäätä ollenkaan tai sitä on hyvin vähän, jolloin jääpeitteen laajuus vaikuttaa haahkojen saapumiseen lisääntymisalueilleen. Haahka on lyhyen matkan muuttaja ja Itämerellä lisääntyvä vesilintu. Se sopii hyvin esimerkkilajiksi tutkimuksissa, joissa halutaan selvittää talvehtimisolosuhteiden vaikutusta myöhempään lisääntymismenestykseen, koska se käyttää varastoituja resursseja munantuotantoon. Tutkimuksessa käytetty haahkapopulaatio talvehti Tanskassa (Lehikoinen ym., 2006).

4.1 Tutkimustavat ja löydöt

Lehikoinen ym. (2006) kertovat, että haahkoja laskettiin Hangon lintuasemalla kevätmuuton aikana kaukoputkia käyttäen vuosina 1979–2004. Lintujen havainnoinnin riippuvuus

jääpeitteen pysyvyydestä poissuljettiin mahdollisuuksien mukaan, jotta se ei vääristäisi tuloksia. Haahkojen lisääntymisen fenologiaa ja lisääntymismenestystä seurattiin Tvärminnen tutkimusalueella vuosina 1991 ja 1993–2004 (pois lukien vuoden 1993 lisääntymismenestys). Sitä, kuinka paljon poikasia tuotettiin naarasta kohden, saatiin arvioitua selvittämällä populaation kokoa pesälaskentojen sekä poikasten kuoriutumisen aikaisten laskentojen perusteella. Ilmaston vaikutusta haahkoihin voitiin selvittää myös tanskalaisen metsästysdatan avulla. Talvehtimisalueella poikasten vuosittainen osuus kaikista metsästetyistä haahkoista kertoo edellisen lisääntymiskauden menestyksestä. Lisääntyviä naaraita otettiin vuosittain kiinni ja tutkittiin poikueen kokoa sekä munien hautomisaikaa. Naaraita myös mitattiin tutkimusten aikana (Lehikoinen ym., 2006).

Yhdessä lisääntymismuuttujassa (muninta-aika, poikuekoko, painonmenetyt, ruumiin kunto, tuottavuus) ei havaittu merkittävää ajallista trendiä tutkimusaikana, mutta muninnan ajoituksessa ja emojen fyysisessä kunnossa havaittiin merkitsevää vuosittaista vaihtelua. Poikuekoon ei havaittu merkittävästi vaihtelevan vuosien aikana, mutta pienemmät poikuekoot pystyttiin yhdistämään jääpeitteen hajoamisen myöhäisempään ajankohtaan. Todettiin myös, että edeltävän talven ja seuraavan kevään ankaruus vaikuttavat haahkojen lisääntymismenestykseen, sillä sekä naaraiden fyysisen kunnan että lentopoikasten määrän havaittiin korreloivan talven ilmastoindekseistä vähintään toisen kanssa. Jään hajoamisen ajankohta voi tulosten mukaan olla tärkein muuttoon vaikuttava tekijä (Lehikoinen ym., 2006).

4.2 Ilmastonmuutoksen vaikutus haahkojen lisääntymismenestykseen

Haahkoilla lisääntymättömyys on yleistä ja sen oletetaan liittyvän puutteellisiin lisääntymisresursseihin, mikä näkyy vähäisempänä kehon vararavintona eli rasvana. Lehikoinen ym. (2006) havaitsemien tulosten perusteella ilmaston lämpeneminen tulee parantamaan haahkojen lisääntymismenestystä Itämerellä. Hautomisen aikainen keskimääräinen päivittäinen painonmenetyt ei korreloinut yhdenkään ilmastonindeksin kanssa, mikä viittaa siihen, että hautomisen aikaisilla sääolosuhteilla olisi suurempi vaikutus painonmenetykseen kuin talven aikaisilla sääolosuhteilla. On kuitenkin havaittu, että talvehtimisympäristössä hankitulla vararavintojen määrällä on merkittävä vaikutus naaraiden kuntoon poikasten kuoriutuessa, huolimatta siitä miten ilmasto hautomispaikalla vaikuttaa. Loppujen lopuksi tulokset osoittavat, että talven ankaruus vaikuttaa naaraiden tilaan ja lisääntymisen aikana käytettäviin voimavaroihin. Ankaran talven jälkeen naarat pystyvät

kohdistamaan vähemmän resursseja lisääntymiseen kuin leudon talven jälkeen. Tällainen tilanne voi johtaa äitivaikutukseen, jossa jälkeläisten immuunipuolustus voi kärsiä. Hyväkuntoiset naaraat pystyvät tuottamaan muniinsa antioksidantteja, jotka nostavat immuunipuolustusta. Koska immuunipuolustuksen ja kehon kunnon välillä on havaittu yhteys, jälkeläisten immuunipuolustus voi heiketä naaraiden huonokuntoisuuden takia (Lehikoinen ym., 2006).

5 Pohdinta

Ekologisista siirrännäisvaikutuksista on kyse, kun yksilön aiemmat kokemukset näkyvät sen seuraavan kauden menestyksessä (O'Connor & Cooke, 2015). Jos talvehtimisalueiden elinolosuhteet vaikuttavat lintujen kuntoon niiden lähtiessä kevätmuutollensa sekä niiden saapumisaikatauluun ja lisääntymismenestykseen lisääntymisalueilla, voidaan puhua siirrännäisvaikutuksesta (Ockendon ym., 2013).

Siirrännäisvaikutukset tulevat todennäköisesti lisääntymään maailmanlaajuisen ympäristömuutoksen edetessä ja ihmispopulaation kasvaessa. Ilmastonmuutoksen aiheuttamat muutokset ylittävät ennusteiden mukaan monien lajien sopeutumis- ja levittäytymiskyvyn. Myös antropogeeniset (ihmisperäiset) muutokset ovat lisääntymässä ja nekin saattavat osaltaan aiheuttaa siirrännäisvaikutuksia (O'Connor & Cooke, 2015). Toisaalta pohtiessa ilmastonmuutoksen aiheuttamien siirrännäisvaikutusten lisääntymisen negatiivisia vaikutuksia lajeihin, voidaan niiden todeta olevan heikompia kuin ilmastonmuutoksen negatiiviset vaikutukset lajien lisääntymisalueisiin. Tämä on todettu esimerkiksi Länsi-Afrikassa talvehtivilla muuttolinnuilla, joilla talvehtimisalueen sademäärällä havaittiin olevan pienempi vaikutus lisääntymisajankohdan vuosittaiseen vaihteluun kuin lisääntymisalueen lämpötilavaihteluilla (Ockendon ym., 2013).

Ilmastonmuutoksen vaikutukset ja siirrännäisvaikutukset eivät kuitenkaan vaikuta aina kulkevan käsi kädessä, mikä näkyy esimerkiksi Lehikoinen ym. (2006) haahkatutkimuksessa. Siirrännäisvaikutusten rooli haahkan pesimisbiologiassa osoittautuu negatiiviseksi sen vaikuttaessa haahkanaaraiden voimavaroihin ja niiden käyttöön. Toisaalta voidaan pohtia onko tutkimuksessa havaituissa vaikutuksissa enemmänkin kyse äitivaikutuksesta, joka poikkeaa siirrännäisvaikutuksesta tutkielmassa aiemmin mainitulla tavalla. Ilmastonmuutoksella taas todettiin olevan jopa jossain määrin positiivinen vaikutus haahkan pesimisbiologiaan parantamalla haahkan lisääntymismenestystä.

O'Connorin & Cooken (2015) mukaan siirrännäisvaikutukset voivat aiheuttaa haasteita luonnonsuojelutoiminnalle, jolla yritetään hidastaa luonnon monimuotoisuuden häviämistä tai kääntää sitä. Haasteellisuus aiheutuu siitä, että siirrännäisvaikutukset ilmenevät pitkällä aikavälillä ja jopa vasta näennäisen toipumisen jälkeen. On osoitettu tarpeelliseksi arvioida siirrännäisvaikutusten merkitys yksilön kelpoisuudelle ja populaatiotason prosesseille, koska suojelutoimien onnistuminen vaihtelee suuresti elinympäristön, lajin, populaation tai ekosysteemin ominaispiirteiden sekä sosioekonomisten tekijöiden mukaan (O'Connor & Cooke, 2015).

Suojelutoimet ovat monimutkaisia lajeilla, jotka elävät suurilla etäisyyksillä. Yleensä suojelutoimissa keskitytään tärkeimpiin alueisiin, esimerkiksi lisääntymisalueisiin, jolloin riskinä on, että yksilöt siirtyvät suojelluilta alueilta suojelemattomille alueille.

Suojelemattomilla alueilla yksilöt voivat kokea epäsuotuisia olosuhteita.

Siirrännäisvaikutusten suhteen kuitenkin pätee myös se, että eläimet kantavat mukanaan stressitekijöitä, vaikka suojelualueita ja täten suotuisampaa elinympäristöä olisi saatavilla jossain vaiheessa muutto liikettä (O'Connor & Cooke, 2015).

Jotkut suojelutoimet saattavat myös itsessään aiheuttaa siirrännäisvaikutuksia. Esimerkiksi yksilöillä, jotka on vangittu suojelutoimena, on huomattu vankeudessa elämisen ja uudelleen sijoittamisen aiheuttavan siirrännäisvaikutuksia. Kokemus vangittuna elämisestä vaikuttaa eläinten käyttäytymiseen ja fysiologiaan sekä vähentää niiden sopeutumiskykyä niiden luonnolliseen ympäristöön. Näillä vaikutuksilla voi olla pitkäaikaisia seurauksia (O'Connor & Cooke, 2015).

Mikäli siirrännäisvaikutuksia ei tällaisissa luonnonsuojelutoimissa huomoida, johtopäätökset suojelutoimien tehokkuudesta saattavat olla virheellisiä. Jotta voidaan sisällyttää siirrännäisvaikutukset suojelutoimien suunnittelussa, on huomioitava organismin kokemat tilan muutokset sekä se, miten muut laajalle leviävät ympäristöhaasteet voivat myöhemmin johtaa siirrännäisvaikutusten ilmaantumiseen. Tällöin on entistä kattavammin ja pidemmällä aikavälillä arvioitava eri stressitekijöiden vaikutusta eliöihin (O'Connor & Cooke, 2015).

Lähdeluettelo

- Ambrosini, R., Romano, A., & Saino, N. (2019). Changes in migration, carry-over effects, and migratory connectivity. Teoksessa P. O. Dunn & A. P. Møller (Toim.), *Effects of Climate Change on Birds* (2. p., ss. 93–107). Oxford University Press.
- 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 & Evolution*, 2(6), 970–975. <https://doi.org/https://doi-org.pc124152>.
- Gow, E. A., Knight, S. M., Bradley, D. W., Clark, R. G., Winkler, D. W., Bélisle, M., Berzins, L. L., Blake, T., Bridge, E. S., Burke, L., Dawson, R. D., Dunn, P. O., Garant, D., Holroyd, G., Horn, A. G., Hussell, D. J. T., Lansdorp, O., Laughlin, A. J., Leonard, M. L., ... Norris, D. R. (2019). Effects of Spring Migration Distance on Tree Swallow Reproductive Success Within and Among Flyways. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00380>
- Harrison, X. A., Blount, J. D., Inger, R., Norris, D. R., & Bearhop, S. (2011). Carry-over effects as drivers of fitness differences in animals. *Journal of Animal Ecology*, 80(1), 4–18. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01740.x>
- Lehikoinen, A., Kilpi, M., & Öst, M. (2006). Winter climate affects subsequent breeding success of common eiders. *Global Change Biology*, 12(7), 1355–1365. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01162.x>
- Norris, D. R. (2005). Carry-Over Effects and Habitat Quality in Migratory Populations. *Oikos*, 109(1), 178–186. <https://about.jstor.org/terms>
- Norris, D. R., Marra, P. P., Kyser, T. K., Sherry, T. W., & Ratcliffe, L. M. (2004). Tropical winter habitat limits reproductive success on the temperate breeding grounds in a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1534), 59–64. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2569>
- Ockendon, N., Leech, D., & Pearce-Higgins, J. W. (2013). Climatic effects on breeding grounds are more important drivers of breeding phenology in migrant birds than carry-over effects from wintering grounds. *Biol Population ecology Climatic effects on breeding grounds are more important drivers of breeding phenology in migrant birds*

- than carry-over effects from wintering grounds. *Biology Letters*, 9(20130669).
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2013.0669>
- O'Connor, C. M., & Cooke, S. J. (2015). Ecological carryover effects complicate conservation. *Ambio*, 44(6), 582–591. <https://doi.org/10.1007/s13280-015-0630-3>
- O'Connor, C. M., Norris, D. R., Crossin, G. T., & Cooke, S. J. (2014). Biological carryover effects: Linking common concepts and mechanisms in ecology and evolution. *Ecosphere*, 5(3). <https://doi.org/10.1890/ES13-00388.1>
- Usui, T., Butchart, S. H. M., & Phillimore, A. B. (2017). Temporal shifts and temperature sensitivity of avian spring migratory phenology: a phylogenetic meta-analysis. *Journal of Animal Ecology*, 86(2), 250–261. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12612>
- Visser, M. E., Caro, S. P., Oers, K. van, Schaper, S. v., & Helm, B. (2010). Phenology, seasonal timing and circannual rhythms: Towards a unified framework. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1555), 3113–3127.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0111>