



**TURUN
YLIOPISTO**

Matemaattis-luonnontieteellinen
tiedekunta

Koiraskirjosieppojen fenotyypin vaihtelun yhteys pesimähabitaattiin

Karen Tse

Biologia

Pro Gradu -tutkielma

Laajuus: 30op

Ohjaajat:

Tiia Kärkkäinen

Toni Laaksonen

17/03/2026

Turku

Turun yliopiston laatujärjestelmän mukaisesti tämän julkaisun alkuperäisyys on tarkastettu
Turnitin OriginalityCheck -järjestelmällä.

Pääaine: Biologia

Tekijä: Karen Tse

Otsikko: Koiraskirjosieppojen fenotyypin vaihtelun yhteys pesimähabitaattiin

Ohjaajat: Tiia Kärkkäinen, Toni Laaksonen

Sivumäärä: 47

Päivämäärä: 17/03/2026

Pesimähabitaatin valinta ja pesinnän ajoitus ovat keskeisiä tekijöitä lintujen lisääntymismenestyksessä. Erityisesti muuttolinnuilla nämä valinnat ovat haastavia, sillä niiden on sovittava kevätmuutto, reviirin valinta ja pesinnän aloitus yhteen muuttuvien ympäristöolosuhteiden kanssa. Pesimähabitaatin ominaisuudet, kuten ravinnon saatavuus, voivat vaikuttaa lintujen selviytymiseen ja lisääntymismenestykseen, sekä myös koiraan habitaattivalintaan. Kirjosieppokoiraiden (*Ficedula hypoleuca*) selkäpuolen melaniiniväritys vaihtelee yksilöiden välillä. Aikaisemmat pesimäalueille saapuvat koiraat ovat usein iältään vanhempia, jonka takia myös tummempia. Nämä koiraat ovat usein kilpailukykyisempiä kuin nuoremmat vaaleammat yksilöt, mikä voi vaikuttaa koiraiden sijoittumiseen eri pesimähabitaatteihin. Koiraan värityksen yhteys pesimähabitaattiin ja naaraiden muninnan ajoittumiseen sekä mikroilmaston merkitys näille on ollut puutteellista. Tämän tutkimuksen tarkoituksena oli selvittää, 1) eroavatko eriväristen ja eri-ikäisten kirjosieppokoiraiden pesimähabitaatit toisistaan, 2) vaikuttavatko pesimähabitaatti, koiraan väritys ja ikä naaraiden muninnan ajankohtaan, sekä 3) onko eri habitaattien välillä eroja mikroilmastossa ja selittääkö mikroilmasto koiraiden väritysjakaumaa habitaattien välillä. Tutkimuksessa käytettiin Ruissalossa kerättyä 13 vuoden aineistoa, joka sisälsi koiraan värityksen ja iän, ja pesintöjen muninnan aloituspäivän, sekä vuonna 2023 kerättyä pesimähabitaattimuuttuja-aineistoa. Mikroilmastoa tutkittiin vuonna 2023 asennettujen loggereiden avulla. Aineisto analysoitiin lineaarisilla sekamalleilla ja lineaarisilla malleilla, ja tulokset testattiin ANOVA III -testillä. Tulokset osoittivat, että pesimähabitaatti ja koiraan ikä yhdessä selittivät merkitsevästi koiraiden värityksen vaihtelua. Vanhat koiraat olivat kuivissa kangasmetsissä keskimäärin tummempia ja puutarhoissa vaaleampia, kun taas nuoret koiraat olivat lehtometsissä tummempia ja kuivissa kangasmetsissä vaaleampia. Lisäksi vanhat koiraat olivat kaikissa habitaateissa keskimäärin tummempia kuin nuoret. Nuorten tummien koiraiden kanssa pariutuneiden naaraiden muninta ajoittui aikaisemmaksi kuin vaaleiden koiraiden kanssa pariutuneiden. Muninta oli myös kuivissa kangasmetsissä ja lehtometsissä aikaisempi verrattuna puutarhoihin. Mikroilmastossa ei havaittu eroja habitaattien välillä, ja mikroilmaston lämpötila ei selittänyt koiraiden väritysjakaumaa. Koiraskirjosieppojen fenotyypiset ominaisuudet ja ikä ovat siis yhteydessä pesimähabitaatin valintaan sekä pesinnän ajoittumiseen. Erityisesti vanhojen ja tummempien koiraiden sijoittumiseen tiettyihin habitaatteihin saattaa vaikuttaa niiden kilpailukyky ja kokemus, joka mahdollistaa suotuisampien pesimähabitaattien valtaamisen. Nuorten koiraiden kohdalla tummempi väritys oli yhteydessä varhaisempaan munintaan, mikä viittaa siihen, että väritys saattaa heijastaa yksilön laatua tai kilpailukykyä myös silloin, kun kokemus on vähäisempää. Habitaattien väliset erot muninnan ajoittumisessa osoittavat, että ympäristötekijät saattavat vaikuttaa pesinnän ajankohtaan yksilöominaisuuksien ohella. Sen sijaan mikroilmaston lämpötila ei eronnut habitaattien välillä eikä selittänyt koiraiden väritysjakaumaa, mikä saattaa viitata siihen, että muut tekijät, kuten ravinnon saatavuus, kilpailu tai häiriötekijät, voivat olla keskeisempiä tekijöitä habitaattivalinnassa.

Avainsanat: muuttolintu, melaniini, habitaatti, fenologia, mikroilmasto

SISÄLLYS

| | | |
|----------|--|-----------|
| 1 | JOHDANTO | 1 |
| 1.1 | Pesimähabitaattien ominaisuudet | 2 |
| 1.2 | Tutkimuslaji..... | 5 |
| 1.3 | Tutkimuskysymykset ja hypoteesit..... | 6 |
| 2 | AINEISTO JA MENETELMÄT | 8 |
| 2.1 | Aineiston koostumus..... | 8 |
| 2.2 | Pesintöjen seuranta ja koiraan ominaisuudet..... | 9 |
| 2.3 | Ympäristöaineisto | 10 |
| 2.4 | Loggereiden käyttö | 12 |
| 2.5 | Aineiston karsinta..... | 13 |
| 2.6 | Aineiston rakenne analyysihin..... | 14 |
| 2.7 | Aineiston analyysit..... | 15 |
| 2.8 | Tekoälyn käyttö | 16 |
| 3 | TULOKSET | 16 |
| 3.1 | Koiraan väritys ja pesimähabitaatti | 16 |
| 3.2 | Muninnan ajankohta, pesimähabitaatti ja koiraan väritys..... | 18 |
| 3.3 | Mikroilmastot ja koiraan väritys | 21 |
| 4 | POHDINTA | 22 |
| 4.1 | Koiraan väritys ja pesimähabitaatti | 24 |
| 4.2 | Muninnan ajankohta, pesimähabitaatti ja koiraan väritys..... | 26 |
| 4.3 | Mikroilmastot ja koiraan väritys | 28 |
| | JOHTOPÄÄTÖKSET | 29 |
| | KIITOKSET | 31 |
| | LÄHTEET | 31 |

1 JOHDANTO

Eliöiden on evolutiivisesti tärkeää optimoida jälkeläisten tuottoa ajoittamalla oikeanlainen lisääntymisen ajankohdan (Herron & Freeman, 2015). Lintujen kohdalla tämä tarkoittaa pesinnän aloituksen ajankohtaa. Niiden olisi myös hyvä valita oikeanlainen pesimähabitaatti pesinnän optimoimisen kannalta (Burger ym., 2012), koska yhdessä ne saattavat vaikuttaa linnun selviytymiseen ja pesinnän onnistumiseen (Bolhuis & Giraldeau, 2010; Johnson, 2007). Pesimäpaikan valinta saattaa olla geneettistä tai opittua (Clark & Shutler, 1999). On esimerkiksi huomattu, että linnut saattavat seurata pesimähabitaattien laatua, ennen lopullista valintaa (Nolan & Ketterson, 1996). Jos tietyssä habitaatissa pesintä on onnistunut aikaisempaan vuotena, lintu saattaa pesiä samassa habitaatissa seuraavanakin vuonna (Doligez ym., 2002). Pesimäkauden alussa monien lintulajien koiraat pyrkivät valitsemaan mahdollisimman hyvälaatuisen pesimähabitaatin, sillä sen laatu voi myöhemmin vaikuttaa naaraan puolison valintaan (Alatalo, Lundberg, ym., 1990; Slagsvold, 1986b). Esimerkiksi ravinnon saatavuus saattaa korreloida pesimähabitaatin laadun kanssa (Grames ym., 2023).

On havaittu, että laadukkaammassa pesimähabitaatissa elävät naaraat tuottavat enemmän munia kuin huonolaatuisimmissa habitaateissa pesivät naaraat (Pitt ym., 2025). Yhtenä selittävänä tekijänä pidetään sitä, että riittävä ravinnon saatavuus munintavaiheessa mahdollistaa naaraan suuremman resurssipanostuksen munantuotantoon (Siikamäki, 1995). Lisäksi runsas ravinnon saatavuus on yhteydessä haudonnan parempaan onnistumiseen (Harriman ym., 2017). Tätä on selitetty sillä, että ravinnon ollessa helposti saatavilla lintu pystyy hankkimaan kerralla suuremman saalismäärän, jolloin sen ei tarvitse poistua pesästä yhtä usein ravintoa etsiessään. Tämän seurauksena naaras voi haudata pidempiä yhtäjaksoisia jaksoja, mikä vähentää munien lämpötilan vaihtelua (Martin, 1987; Sanz, 1995; Webb, 1987), ja saattaa siten parantaa haudonnan onnistumista.

Ravinnon, varsinkin hyönteisten, paras saatavuus on kuitenkin ajallisesti rajallista. Tämän takia hyönteissyöjälintujen on ajoitettava pesintä siten, että niiden poikaset kuoriutuisivat silloin, kun ravintoa on tarjolla eniten (Visser ym., 2006). Muuttolinnoille pesinnän ajoitus on vaikeaa, koska ne talvehtivat jossain muualla kuin pesimäalueellaan, minkä takia niiden pitää keväällä muuttaa nopeasti takaisin pesimäalueelleen (Begon & Townsend, 2020), jotta ne saisivat vallattua hyvänlaatuisen pesimähabitaatin. On kuitenkin huomattu, että ilmastonmuutoksen aiheuttama ilmaston lämpeneminen on aikaistanut kevään tuloa, ja tällöin esimerkiksi kasvien

kukinta on aikaistunut monissa paikoissa (Lang ym., 2025). Fenologian aikaistuminen johtaa lintujen pesinnän aloituksen varhaistumiseen (Parmesan & Yohe, 2003), ja muuttolinnut saattavat myöhästyä parhaasta pesintäajasta (Coppack & Both, 2002; Sirkiä ym., 2013).

Vanhat, kokeneet, koiraat saapuvat usein pesimäpaikalle nuorempia ja kokemattomia koiraita aikaisemmin (Ciolete ym., 2024). Lisäksi naaraat saapuvat myös myöhemmin (Dale & Slagsvold, 1996). Palattuaan muutolta pesimäalueelle, muuttolintujen on myös kilpailtava paikallisten lintujen kanssa reviireistä, joita on ehditty jo valtaamaan ennen muuttolintujen saapumista (Ahola ym., 2007).

1.1 Pesimähabitaattien ominaisuudet

Lehtimetsissä ja havumetsissä esiintyy erilaisia puulajeja, jotka luovat erilaisia latvusrakenteita, ja vaikuttavat sitä kautta esimerkiksi avoimuuteen (Forrester ym., 2018). Lisäksi eri puulajien fenologia ja haihdunnan erot saattavat johtaa maanpinnan lähellä oleviin vaihteluihin mikroilmastossa, kuten lämpötilassa ja kosteudessa (Bonan, 2015; Geiger ym., 1995). Puutarhaolosuhteissa sen sijaan saattaa olla erilaisempi fenologia kuin metsäolosuhteissa lajikoostumuksen eroista ja hoitokäytännöistä johtuen (Sweeney ym., 2024). Erilaisten rakenteiden, lajitojen ja olosuhteiden takia hyönteisten esiintyvyyden ajankohta sekä määrä saattavat myös erota habitaattien välillä. Esimerkiksi on huomattu, että ympäristön kosteus ja maaperän karikkeen paksuus lisäävät maaperän niveljalkaisten runsautta (Palacios-Vargas ym., 2007).

Lehtimetsien olosuhteet saattavat vaihdella yllättävänkin paljon ennen lehtien puhkeamista ja sen jälkeen. Lehdettöminä ne ovat usein avoimempia kuin havumetsät, mikä johtaa auringon säteilyn ja tuulen suurempaan läpäisevyyteen ja vaikuttaa siten vuorokausien lämpötilanvaihteluihin, esimerkiksi niin, että päivisin on lämpimämpää, mutta öisin viileämpää. Täysin lehdellisinä ne ovat varjoisampia latvuserrosten rakenteesta johtuen, jolloin puut tarjoavat suojaa tuulelta, ja pystyvät myös ylläpitämään lämpimämpiä ja kosteampia olosuhteita (Grimmond ym., 2000). Talvisin lehtimetsissä on myös enemmän lunta maassa kuin havumetsissä, johtuen latvuston avoimuudesta (Helbig ym., 2020), minkä takia alkukeväällä lumet saattavat sulaa lehtimetsissä myöhemmin kuin havumetsissä, jolloin ne voivat olla havumetsiä hieman viileämpiä.

Lehtimetsissä sekä luonnonkolojen että hyönteisten määrä on suurempi kuin havumetsissä (Lundberg ym., 1981; Sanz, 1997) ja niissä hyönteispiikit saattavat olla voimakkaasti synkronisia (Burger ym., 2012; Schöll ym., 2016). Aikaisemmissa tutkimuksissa on todettu, että tummemmat yksilöt esiintyvät kosteammissa ympäristöissä kuin vaaleat yksilöt (Kamilar & Bradley, 2011; Roulin, 2014; Singaravelan ym., 2013). Ilmiötä voi esimerkiksi selittää Glogerin säännöllä, joka ennustaa tummempi-pigmenttisten yksilöiden esiintyvän enemmän kosteammissa ympäristöissä ja vaaleampien kuivemmissa ympäristöissä (Gloger, 1833). Mikrobeja saattaa olla enemmän kosteammissa ympäristöissä (Saltonstall ym., 2025). Tummemmat höyhenet usein vastustavat enemmän bakteerien aiheuttamaa höyhenten hajoamista kuin vaaleammat höyhenet, mikä saattaa selittää tummien yksilöiden esiintymisen vaaleita enemmän kosteammissa ympäristöissä (Burt & Ichida, 2004).

Fenologia saattaa olla aikaisempaa havumetsissä kuin lehtimetsissä (Beamesderfer ym., 2020; Chang ym., 2025). Tällöin havumetsät saattavat alkukevällä tarjota hetkellisesti lämpimämmän ympäristön kuin lehtimetsät, vaikka Panchen ym., (2014) havaitsivat päinvastaisen tuloksen. Jotkin hyönteiset talvehtivat havupuiden neulasissa, ja olosuhteiden salliessa havupuiden neulaset tarjoavat ravintoa näille hyönteisille (Forrest, 2016), kun taas lehtimetsissä on odotettava lehtien puhkeamiseen asti.

Havumetsien sisälläkin ympäristöolosuhteet saattavat vaihdella puulajivaltaisuuden mukaan. Mäntyvaltaisissa, eli kuivissa kangasmetsissä, on usein avoimempi latvusto, ja ne usein pystyvät ylläpitämään vakaampia olosuhteita. Kuivat kangasmetsät ovat usein viileämpiä, valoisampia ja kuivempia (Von Arx ym., 2012), johtuen avoimen latvuston tuottamasta kattorakenteesta (Petersson ym., 2021). Talvisin kuivissa kangasmetsissä on vähemmän lunta kuin lehtimetsissä (Moeser ym., 2024), jolloin lumet saattavat sulaa niissä aikaisemmin, ja fenologiakin on aikaisempaa.

Kuusivaltaiset, eli kosteat kangasmetsät, ovat suljettuja metsiä, eli varjoisia, koska niissä on korkea lehtien pinta-ala. Tämän takia ne ylläpitävät vakaata mikroilmastoa ja ovat hieman viileämpiä. Ne myös saattavat sitoa lunta ja kosteutta, mikä vaikuttaa paikallisesti kosteuteen ja lämpötilaan (Perot ym., 2025; Von Arx ym., 2012). Kuusipuiden rakenteen takia kosteat kangasmetsät pidättävät talvisin enemmän lunta puissa kuin maassa (Helbig ym., 2020). Johtuen kuusipuiden tiheärakenteisista latvustoista (Petersson ym., 2021), lumet saattavat kosteissa kangasmetsissä viipyä kevään tulon jälkeen kauan, jolloin ne saattavat olla pitkäänkin viileitä.

Puutarhojen fenologian ajoitus saattaa olla erilainen kevään lehtien avautumisessa ja kukinnoissa verrattuna luonnollisiin metsiin (Sweeney ym., 2024), vaikka habitaatit sijaitsevat samoissa ympäristöissä ja ilmastossa. Puutarhoissa on tutkitusti myös pidempi kasvukausi (Ojasalo ym., 2025). Tämä saattaa olla seurausta puutarhojen hoidosta, kuten kastelusta, sekä ihmisten rakentamista alueista, jotka saattavat muuttaa lämpötilaolosuhteita (Dallimer ym., 2016), valon määrää ja maaperän kosteutta fenologiaan (Ojasalo ym., 2025).

Puutarhoissa on erilainen lajisto kuin metsissä, jotka saattavat tarvita erilaisia olosuhteita esimerkiksi lehtien puhkeamiseen (Ojasalo ym., 2025). Esimerkiksi eteläisemmissä olosuhteissa kasvavat kasvipopulaatiot ovat sopeutuneet geneettisesti eteläisimpiin olosuhteisiin, minkä takia näiden kasvien kasvu on myöhäisempää pohjoisemmissä olosuhteissa (Finch ym., 2025). Lisäksi puutarhoissa on yleensä enemmän häiriötekijöitä kuin muissa habitaateissa (Tong ym., 2021), ja hyönteisten määrä on usein myös alhaisempi (Nadolski ym., 2021).

Puutarhoissa on yleensä vähemmän kasvillisuutta kuin metsissä, mikä vaikuttaa joidenkin hyönteisten esiintyvyyteen (Mata ym., 2017). Lisäksi puutarhoissa kasvavat kasvilajit, esimerkiksi vieraat koristekasvit, eivät välttämättä ole kehittyneet paikallisten hyönteisten kanssa. Tämän takia erityisesti erikoistuneet kasvinsyöjät ja pölyttäjät ovat enemmän riippuvaisia alkuperäisistä kasveista ravinnon ja kehityksen kannalta. Vieraiden kasvilajien takia puutarhan hyönteisten monimuotoisuus saattaa siis olla paljon heikompaa kuin luonnonmetsissä (Schueller ym., 2023).

Pesimähabitaattien ominaisuudet ja laatu voivat olla yhteydessä lintujen fenotyyppisiin piirteisiin, kuten väritykseen, sillä pesimähabitaattien ominaisuudet usein liittyvät lintujen fysiologisiin ja käyttäytymiseen liittyviin paikallisiin sopeutumiin (Ducrest ym., 2008; Forsman ym., 2002). Esimerkiksi Dreiss ym., (2012) havaitsivat, että tornipöllönaaraiden (*Tyto alba*) melaniiniväritys on yhteydessä sekä pesimähabitaatin valintaan että paikalliseen sopeutumiseen. Tummemmat ja aggressiivisemmat yksilöt menestyivät paremmin avoimemmillä pelto- ja niittyalueilla kuin vaaleammat yksilöt. Samansuuntaisesti Sirkiä ym., (2010) esittivät, että aggression hyödyt ovat ympäristöriippuvaisia. Karuimmassa elinympäristöissä tai resursseiltaan heikkoina vuosina aggressiivinen käyttäytyminen voi lisätä yksilön kelpoisuutta, kun taas runsasravinteisissa ja vakaisissa ympäristöissä tällaiset piirteet eivät välttämättä tuo etua.

1.2 Tutkimuslaji

Kirjosiepot (*Ficedula hypoleuca*) ovat muuttolintuja, jotka pesivät Euroopassa ja talvehtivat Afrikassa (Eriksson & Wallin, 1986; Lundberg & Alatalo, 1992). Kevään saavuttua ensimmäisenä pesimäalueille saapuvat kirjosieppokoiraat ovat iältään vanhimpia (Lundberg & Alatalo, 1992), kunnoltaan parempia (Slagsvold & Lifjeld, 1988) sekä kooltaan suurempia (Järvi ym., 1987; Slagsvold & Lifjeld, 1988). Koirasyksilöiden pesimäaikainen selkäpuolen väriytyks vaihtelee liukuvasti tummasta vaaleaan (Drost, 1936; Lundberg & Alatalo, 1992). Väriytyks riippuu sulkien ja höyhenten melaniinipitoisuudesta, joka määräytyy perimän mukaan (Lundberg & Alatalo, 1992; Sirkiä ym., 2010; Sirkiä & Qvarnström, 2021).

Kirjosieppokoiraiden väriytyksen on huomattu jakautuvan myös alueiden mukaan. Väriytykseltään tummemmat kirjosieppokoiraat esiintyvät pääasiassa Pohjois-Euroopassa, erityisesti Skandinaviassa, kun taas Keski-Euroopan populaatioiden yksilöt ovat keskimäärin vaaleampia (Coppack & Both, 2002; Laaksonen ym., 2015; Lundberg & Alatalo, 1992; Sirkiä ym., 2013). On myös mahdollista, että vaaleampien koiraiden osuus yleistyy tulevaisuudessa pohjoisissa populaatioissa. Esimerkiksi jos Keski-Euroopassa vallitsee kevätmuuton aikaan poikkeuksellisen lämmin sää, eikä osa linnuista ehdi saapua pesimäalueilleen optimaaliseen aikaan, esimerkiksi jos paras ravinnon saatavuusaika on jo ohi, ne saattavat jatkaa kevätmuuttoa pohjoisemmaksi (Coppack & Both, 2002; Sirkiä ym., 2013). Toisaalta tummemmat yksilöt näyttävät pärjäävän alhaisemmissa kevätlämpötiloissa paremmin (Ilyina & Ivankina, 2001; Sirkiä ym., 2010; Sirkiä & Qvarnström, 2021), minkä takia tummempi väriytyks saattaisi yleistyä pohjoisissa populaatioissa.

Aikaisempien tutkimuksien perusteella on huomattu, että kirjosieppojen tummuus korreloi koiraan koon ja aggressiivisuuden kanssa. Mitä tummempi koiras on, sitä kookkaampi ja aggressiivisempi se on (Järvi ym., 1987; Slagsvold & Lifjeld, 1988), vaikka Sirkiä ym. (2010) eivät kuitenkaan havainneet tumman väriytyksen ja yksilöiden aggressiivisuuden yhteyttä. Tummat yksilöt ovat yleensä myös vanhempia kuin vaaleammat yksilöt (Lundberg & Alatalo, 1992). Näiden takia nämä yksilöt saattavat usein helpommin saada vallattua optimaalisimmat pesimähabitaatit (Lundberg ym., 1981; Slagsvold, 1986a). Muiden koiraiden on myöhemmin tyydyttävä jäljelle jääneisiin habitaatteihin (Lundberg ym., 1981), jotka eivät välttämättä ole kaikista suotuisimpia.

Tummemmilla koirilla on tutkitusti korkeampi metabolia kuin vaaleammilla koirilla, minkä takia ne saattavat tarvita enemmän energiaa oman elintoimintojen ylläpitämiseen (Røskaft ym., 1986). Tummat koirat pystyvät kuitenkin tumman värityksen avulla absorboimaan auringon lämpösäteilyä (Sirkiä ym., 2010; Wolf & Walsberg, 2000), minkä avulla ne voivat säästää energiaa. On havaittu, että tummat koirat saattaisivat pärjätä kylmissä olosuhteissa paremmin kuin vaaleat koirat (Sirkiä & Qvarnström, 2021). Säästämällä energiaa tummat koirat pystyvät olemaan aktiivisia myös kylmissä olosuhteissa (Sirkiä & Qvarnström, 2021). Tummat koirat laulavatkin enemmän alhaisessa lämpötilassa kuin vaaleat koirat (Ilyina & Ivankina, 2001; Sirkiä ym., 2010), minkä avulla ne saattavat onnistua paremmin houkuttelemaan naaraita valtaamalleen reviirille (Alatalo, Glynn, ym., 1990; Eriksson & Wallin, 1986; Gottlander, 1987; Ilyina & Ivankina, 2001).

1.3 Tutkimuskysymykset ja hypoteesit

Ensimmäinen tutkimuskysymykseni on: eroavatko eriväristen kirjosiippokoiraiden pesimähabitaatit toisistaan?

Hypoteesi 1: kirjosiipot suosivat pesimähabitaattina lehtimetsiä (Siikamäki, 1995), joissa hyönteisten sekä luonnonkolojen määrä on suurempi kuin havumetsissä (Lundberg ym., 1981; Sanz, 1997). Elinympäristön on hyvä olla vähemmän häiriintynyt kuin puutarha- ja piha-alueilla (Tong ym., 2021), joissa hyönteisten määrä on myös usein alhaisempi kuin luonnonmetsissä (Nadolski ym., 2021). Kirjosiippokoiraiden olisi siis hyvä sijoittua lehtimetsiin havumetsien sijasta. Tummemmat yksilöt sekä palaavat keväällä aikaisemmin kuin vaaleammat yksilöt (Alatalo ym., 1986), ja ovat myös kilpailukyvyltään vahvempia (Järvi ym., 1987; Slagsvold & Lifjeld, 1988). Näiden takia voidaan olettaa, että tummempia yksilöitä saattaa esiintyä suhteellisesti runsaammin lehtimetsissä ja vaaleampia yksilöitä havumetsissä sekä puutarhassa.

Hypoteesi 2: tummemmat yksilöt saattavat olla sopeutuneita paremmin pohjoisiin metsävyöhykkeisiin, kun taas vaaleammat eteläisempiin metsävyöhykkeisiin (Järvistö ym., 2015; Sirkiä & Qvarnström, 2021). Tämän perusteella oletan, että tummia yksilöitä saattaa esiintyä enemmän havumetsissä, jotka ovat tyypillisempi metsätyyppi pohjoisella pallonpuoliskolla. Lisäksi puutarha saattaa olla ympäristöltään avoimempi, joka saattaa johtaa pesintäaikaan korkeampiin paikallisiin lämpötiloihin, minkä takia

voidaan olettaa, että tummia yksilöitä esiintyy myös puutarhaolosuhteissa suhteellisen runsaammin kuin lehtimetsissä.

Toinen tutkimuskysymykseni on: vaikuttavatko pesimähabitaatti sekä kirjosiippokoiraiden väritys ja ikä naaraiden muninnan ajankohtaan?

Hypoteesi 1: aiemmissä tutkimuksissa on esitetty, että vanhat ja tummat kirjosiippokoiraat saapuvat pesimäalueille vaaleita ja nuorempia yksilöitä aikaisemmin (Lundberg & Alatalo, 1992), minkä seurauksena ne voivat vallata optimaalisimmat pesimähabitaatit. Fenologia on yleensä aikaisempaa havumetsissä kuin lehtimetsissä (Beamesderfer ym., 2020; Chang ym., 2025), ja puutarha-alueilla fenologia saattaa olla epätyypillisten ympäristöpiirteiden takia myöhäisempää (Sweeney ym., 2024). Näiden perusteella voidaan olettaa, että vanhat ja tummat yksilöt aloittavat pesinnän aikaisemmin havumetsissä kuin lehtimetsissä ja puutarhassa. Nuoret vaaleat sen sijaan lehtimetsissä ja puutarhassa aikaisemmin kuin havumetsissä.

Hypoteesi 2: lehtometsien ravintopiikit saattavat olla voimakkaasti synkronisia (Burger ym., 2012; Schöll ym., 2016), ja puutarhan fenologia saattaa olla havu- ja lehtimetsiä myöhäisempi. Mikäli vanhat ja tummat yksilöt palaavat pesimäalueille juuri tähän ravintohuippujen ajankohtaan, ne saattavatkin aloittaa pesinnän aikaisemmin lehtimetsissä kuin puutarhassa ja havumetsissä. Nuoret ja vaaleat sen sijaan saattavatkin päätyä lehtimetsien sijaan puutarhaan ja havumetsiin.

Kolmas tutkimuskysymykseni on: (A) onko eri habitaattien välillä eroja mikroilmastossa ja (B) selittääkö mikroilmasto kirjosiippokoiraiden väritysjakaumaa habitaattien välillä?

Hypoteesi 1A: eri puulajit luovat erilaisia rakenteita, jotka vaikuttavat esimerkiksi avoimuuteen (Forrester ym., 2018). Puulajien fenologiset erot ja haihdunnan vaihtelu voivat aiheuttaa eroja myös mikroilmastossa (Bonan, 2015; Geiger ym., 1995). Näiden takia voidaan olettaa, että habitaattien välille syntyy eroja mikroilmastossa.

Hypoteesi 2A: tutkimusalueemme ovat kuitenkin alueiltaan suhteellisen pieniä, mikä saattaa rajoittaa mikroilmastojen välistä vaihtelua siten, että eri habitaattien väliset mikroilmastoerot ovat vähäisiä.

Hypoteesi 1B: kylmissä olosuhteissa lintujen energiankulutus hengissä säilymiseksi kasvaa (Sanz, 1995), minkä takia lämpimämpi pesimähabitaatti olisi parempi

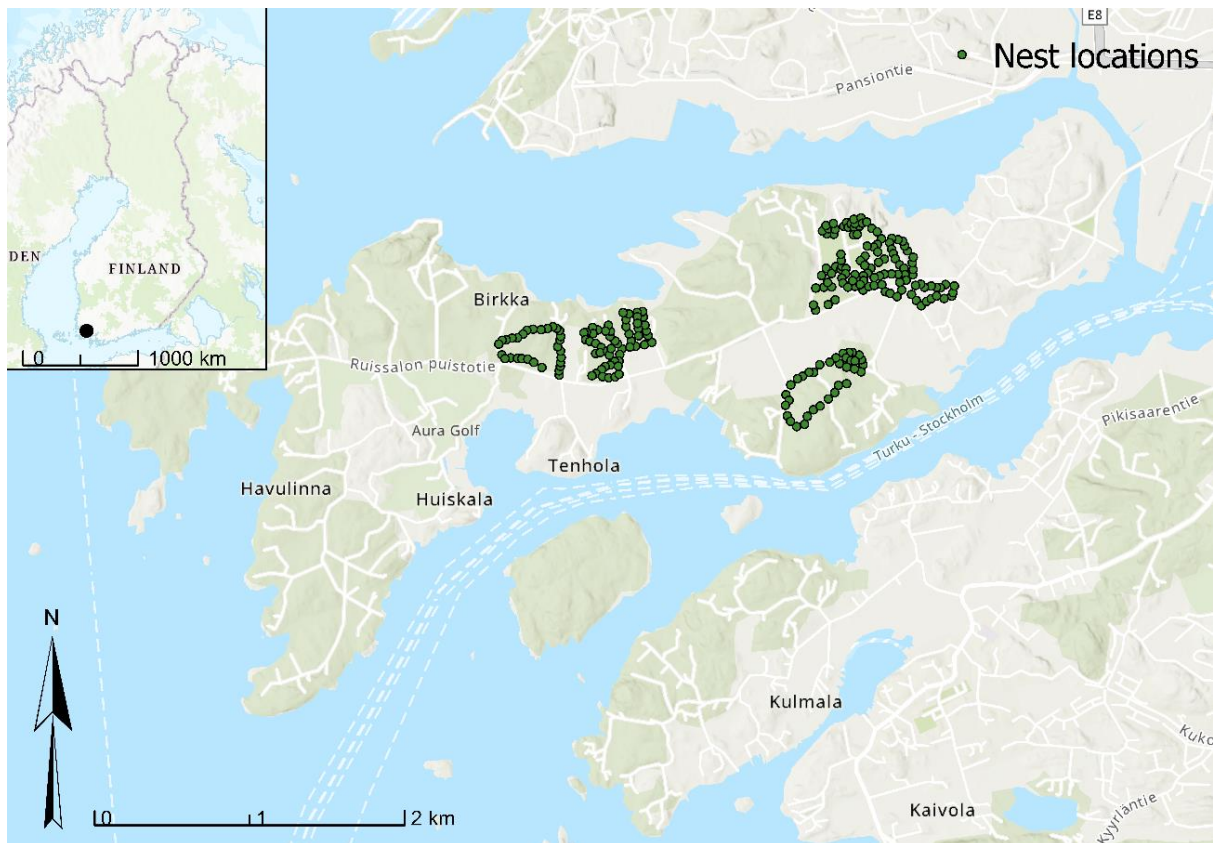
vaihtoehto. Tämän takia voidaan olettaa, että tummempia yksilöitä esiintyy runsaammin lämpimissä kuin kylmemmissä olosuhteissa.

Hypoteesi 2B: aikaisemmissa tutkimuksissa on myös osoitettu, että tummemmat yksilöt selviytyvät ja menestyvät myös kylmissä olosuhteissa hyvin (Ilyina & Ivankina, 2001; Sirkiä ym., 2010; Sirkiä & Qvarnström, 2021), minkä takia voisi olla, että tummempia yksilöitä esiintyy enemmän kylmemmissä kuin lämpimissä olosuhteissa.

2 AINEISTO JA MENETELMÄT

2.1 Aineiston koostumus

Kirjosieppokoiraiden värityksen, iän sekä muninnan ajoituksen -aineisto kerättiin Turun Ruissalossa (60°26'N, 22°10'E) vuosina 2006–2008, 2010–2015, 2018–2019, 2022–2023. Eli käytössä oli yhteensä 13 vuoden aineisto. Pitkäaikaisaineisto koostuu Toni Laaksosen tutkimusryhmän Ruissalon linnunpöntöistä kerätyistä aineistoista. Pöntöt on laitettu alueille vuodesta 2004 alkaen, ja niitä on päätutkimusalueella yhteensä 230. Pöntöt sijaitsevat Turun yliopiston kasvitieteellisen puutarhan alueella ja sen lähialueilla, Honkapirtillä, Birkassa sekä Ruissalon kansanpuistossa (Kuva 1.).



Kuva 1. Ruissalon saari, joka sijaitsee Turussa, Lounais-Suomessa. Kartta näyttää tutkimuspönttöjen sijainnit (nest locations) pönttökoordinaattien avulla. Kuva piirretty ohjelmalla ArcGIS Pro 3.1.0.

Vuodesta 2004 linnunpönttöjä on kierretty säännöllisesti, ja pönttöjen kiertoon on osallistunut vuosien varrella useampi henkilö. Olin mukana aineiston keruussa vuosina 2022 ja 2023. Pönttöjen monitoroinnin avulla on saatu selville pöntössä pesivän linnun laji sekä ensimmäisen munan muninnan päivämäärä, jota käytän tässä työssä muninnan ajankohtana. Myöhemmin, poikasten kuoriutumisen jälkeen, näistä linnunpöntöistä on pönttöloukulla pyydystetty pesivät aikuiset kirjosisepot, jolloin kerättiin kirjosisieppokoiraiden väritys- ja ikäaineisto.

Kirjosisieppojen väritys- ja ikä- sekä munintapäiväaineistojen lisäksi analyysissä käytettiin vuonna 2023 kenttäalueelta kerättyä ympäristöaineistoa, jonka keräsin jokaisen pöntön ympäriltä. Kolmanteen tutkimuskysymykseen vastaaminen vaati myös loggerien avulla saatuja aineistoja. Asensin ne vuonna 2023 kenttäkauden alusta asti mittaamaan lämpötilaa kenttäalueen erilaisissa habitaateissa.

2.2 Pesintöjen seuranta ja koiraan ominaisuudet

Pönttöjä tarkastettiin kevästä alkaen noin joka kuudes päivä, jotta pesintöjen tilannetta voitiin seurata. Havaittaessa kirjosisiepon pesän pöntöstä, siepon pöntöt tarkastettiin joka toinen tai

kolmas päivä munintatilanteen seuraamiseksi ja ensimmäisen munan munintapäivän määrittämiseksi. Tämän perusteella voitiin myöhemmin laskea karkea ennakoarvio poikasten kuoriutumispäivästä.

Kuoriutuneilta poikasilta mitattiin siiven pituus, jonka avulla laskettiin poikasten arvioitu kuoriutumispäivä. Kun poikaset olivat noin 5–12 päivän ikäisiä, aikuisia kirjosiippoja otettiin kiinni pesiltä pönttöloukkujen avulla. Aikuisilta kirjosiipoilta mitattiin siiven pituus, punnittiin paino ja määritettiin niiden ikä joko nuoriksi (2; kalenterivuoden lintu eli yhden vuoden ikäinen) tai vanhoiksi (+2; vähintään 2 vuotta vanha; (Svensson, 1992)). Koiraskirjosiipoilta määritettiin myös pääläen ja selän pinta-alasta tummuus ”Drostin” -asteikolla, joka määrittää kirjosiippokoiraiden värityksen asteikolla I-VII (I = selkäpuoli täysin musta, ja VII = selkäpuoli täysin ruskea; (Drost, 1936)). ”Drostin” -asteikon lisäksi, koirailta määritettiin silmämääräisesti prosentuaalinen mustan osuus (Kuva 2.).



Kuva 2. Kirjosiippokoiraiden värityksen vaihtelua. Aloittaen vasemmalta Drost II, prosentuaalinen mustan osuus 99%; vasen keskellä Drost III, mustan osuus 70%, oikea keskellä Drost V, mustan osuus 30%; oikealla Drost VI, mustan osuus 1%. (Kuvat: Karen Tse)

2.3 Ympäristöaineisto

Huhtikuusta alkaen vuonna 2023 keräsin ympäristöaineistoa jokaisen linnunpöntön lähiympäristöstä. Jokaiselle pöntölle määritettiin spesifinen metsätyyppi Hotanen ym., (2008) metsätyyppikirjan mukaisia periaatteita soveltaen. Metsätyyppien määrittäminen alkuperäisen luokituksen mukaan oli mahdotonta Ruissalon alueella, sillä alueella esiintyy Suomen luonnon metsätyypeille epätyypillisiä piirteitä sekä kasvilajeja, kuten eteläisemmälle

lehtimetsävyöhykkeelle ominaisia piirteitä ja puutarhamaisia habitaatteja. Jotta ympäristöaineiston luotettavuus ja vertailtavuus säilyisivät, oli tärkeää, että kaikkien pönttöjen habitaatit määritettiin samojen standardien mukaan. Tämän vuoksi muokkasin metsätyyppien luokitukset ja niiden määrityskaavat Ruissalon paikallisiin ympäristöihin siellä esiintyvien lajistojen mukaan paremmin soveltuviksi. Kategorioita muodostui alun perin seitsemän: puutarha tai piha, lehto, lehtomainen -, tuore-, kuivahko-, kuiva ja karukko kangas.

Tiettyjä kangasmetsiä, kuten lehtomaisia, tuoreita, kuivia ja karukkoja kankaita esiintyi Ruissalossa kuitenkin vain muutamilla alueilla harvakseltaan. Jotta kunkin habitaatin havaintoyksiköiden lukumäärä olisi tarpeeksi suuri tilastolliseen analyysiin, metsätyypit piti yhdistää neljään kategoriaan: pihaan, lehtoon, kosteisiin kangasmetsiin, eli lehtomaiset sekä tuoreet kangasmetsät, sekä kuiviin kangasmetsiin, joka sisältää kuivat, kuivahkot ja karukko kangasmetsät.

Metsätyyppimääritysten lisäksi pönttöpuun ympäriltä määritin puut lajilleen. Laskin puumäärät myös relaskoopin avulla ([Relaskooppi](#)), minkä avulla sain laskettua runkotilavuuden (m³/ha) Metsätaito-Oppaan avulla (Ikonen ym., 2005). Relaskoopilla kerätyn puiden määrän ja määritetyn tarkan puulajin lisäksi laskin havupuiden ja lehtipuiden prosentuaaliset osuudet, jotka kertovat habitaatin lehti- tai havupuuvaltaisuudesta.

Pönttöpuun paksuuden (cm) mittasin mittanauhalla metrin korkeudelta sekä puun korkeuden (m) puunkorkeusmittarilla (Suunto PM-5/1520 PC). Lisäksi määritin pönttöpuulajin lajin tarkkuudella. Puulajien analysoinnissa ilmeni kuitenkin sama ongelma kuin metsätyyppien luokittelussa: havaintoyksiköiden määrä oli liian pieni useiden yksittäisten puulajien osalta tilastollisesti luotettavien analyysien tekemiseen. Tämän vuoksi pönttöpuulajit yhdistettiin kolmeen ryhmään: havu-, lehti-, ja kuolleisiin puihin.

Tämän lisäksi pönttöpuiden alta kuvasin latvusta, joista laskin latvuspeittävyyden ImageJ -sovelluksella ([ImageJ 1.53t](#)) sekä alkukevällä (10/4/2023-11/4/2023) ennen lehtien puhkeamista, että sen jälkeen kesällä (26/6/2023-1/7/2023), kun puihin oli kasvanut kunnon lehdet (Kuva 3.). Kuvien ottoon käytin järjestelmäkameraa (Canon EOS 6D Mark II, Canon EF 24-70mm 2.8L II USM, Fotobee UV/IR CUT Filter 82mm). Järjestelmänkameran asensin siten, että jokainen kuva kuvasi samoilla asetuksilla (70mm, f/13, 1/60s, ISO100, EXP0). Kuvista laskin latvuspeittävyyden prosentteina (0%-100%).



Kuva 3. Latvuspeittävyys alkukevällä ja kesällä samasta paikasta sekä kuvakulmasta. (Kuvat: Karen Tse)

2.4 Loggereiden käyttö

Huhtikuun 2023 lopussa kävin tarkastamassa pönttöalueen ympäristöä loggerien mahdollisia sijainteja varten. Loggerit asensin toukokuun alussa. Loggereita ei riittänyt jokaiseen pönttöön, eikä pystytty ennustamaan kirjosiippokoiraat mahdollista sijoittumista. Näiden takia loggereiden sijoittamista piti suunnitella mahdollisimman optimaaliseksi mahdollisten pesintöjen sijaintien väleihin.

Loggerit mittasivat lämpötilaa ja osa myös ilman kosteutta tunnin välein. Lämpötilaloggereita (IButton DS1922L) oli yhteensä käytössä 44. Näiden lisäksi asensin 19 lämpötila-kosteusloggeria (IButton DS1923#F5), jotka mittasivat lämpötilaa sekä ilman kosteutta. Asennusta varten askartelin hyttysverkosta pieniä pusseja. Loggerit laitoin hyttysverkkopussien sisälle, ja asensin ne nastalla pönttöjen pohjiin (Kuva 4.). Yhteensä käytössä oli 63 loggeria, joista kaksi katosi mittauksien aikana. Koska kirjosiippojen pesintä oli vuonna 2023 myöhässä, irrotin loggerit pöntöistä vasta kesäkuun puolivälissä. Aineiston analyysiä varten käytin keskiarvoja ajanjaksolta 3/5/2023-4/6/2023, koska silloin kirjosiippokoiraat usein valitsevat reviirin (Lundberg & Alatalo, 1992).



Kuva 4. Mikroilmaston selvittämistä varten pöntön pohjiin asennettiin loggereita. (Kuva: Karen Tse)

Loggereilla kerätyn aineiston avulla analysoin habitaattien välistä mikroilmastoa. Analyysiä varten loggerien tiedot piti yhdistää metsätyyppiaineistoihin. Loggeriaineistot jaoin sijainnin perusteella lehtometsiin ($n = 32$), kuiviin kangasmetsiin ($n = 13$), puutarha/piha-alueisiin ($n = 10$), ja kosteisiin kangasmetsiin ($n = 8$). Jokaiselle habitaatille laskettiin loggereista saaduista lämpötila-aineistoista keskiarvo, joita verrattiin eri keskenään.

2.5 Aineiston karsinta

Ympäristöaineistoa keräsin niin paljon, ettei kaikkea voinut sisällyttää yhteen opinnäytetyöhön, minkä takia ympäristömuuttujien soveltuvuuksien arviointien perusteella valitsin vain tärkeimmät muuttujat analyysiin. Aineiston analyysiin käytettiin 13 vuoden koiraan värityksenä ikäaineistoa. Pitkän ajanjakson takia, jotkut ympäristötekijät ovat voineet muuttua yli kymmenen vuoden aikana. Esimerkiksi pönttöpuun ominaisuudet, kuten korkeus ja paksuus sekä runkotilavuus, ovat jatkuvassa muutoksessa, minkä takia ne eivät parhaiten sopeutuneet muuttujiksi. Relaskoopilla laskettua tarkkaa puiden määrää sekä määritettyjä puulajejakaan ei käytetty analyyseissä, koska alueiden puulajien määrät ovat voineet muuttua vuosien aikana. Lisäksi havupuiden ja lehtipuiden määrää prosentteina muuttuujakaan ei käytetty, koska nämä

muuttujat eivät anna täyttä kuvaa ympäristöstä, sillä relaskooppi huomioi vain tietyn kokoiset puut.

Latvuspeittävyttä mitattiin alkukevällä ja kesällä. Kevään aikaista latvuspeittävyttä ei ole olennaisin muuttuja tutkimuskysymyksissäni, tällöin analyysiä ei sisällytetty tähän opinnäytetyöhön. Kesän aikana mitattua latvuspeittävyysaineistoa ei myöskään käytetty analyyseissä, koska siepot pesivät jo keväällä eivätkä yleensä valitse pesimähabitaattia enää myöhäiskesän aikana, minkä takia latvuspeittävyys kesällä ei vastaa pesimähabitaatin valinnan ajankohtaa.

Näiden lisäksi loggereiden ilmastokosteusaineistoakaan ei käytetty analyyseissä, koska lämpötila-kosteusloggereita oli käytössäni vain 19 kappaletta, minkä takia havaintoyksiköiden määrä oli liian vähäinen tiettyjen habitaattien kanssa. Tämän takia mikroilmastoaineiston analyysissä tarkasteltiin vain lämpötilaa. Näiden takia aineiston analyysissä analysoitiin vain metsätyyppimuuttuja (pesimähabitaatti) sekä loggereista saatu lämpötilanmuuttuja, ja muut jätettiin huomioimatta.

2.6 Aineiston rakenne analyyseihin

Lintujen havaintoyksiköiden määrään ja aineiston kokonaisuuteen vaikuttivat vuosittain vaihtelevat pesivien kirjosiippojen määrä sekä pesintämenestys. Aineistossa on yhteensä 926 kirjosiippokoirasta, mutta 16 yksilöltä puuttui väritiedot, 10 yksilöltä puuttui ikätiedot ja 24 yksilöltä puuttui molemmat tiedot. Tilastolliseen analyysiin käytettävissä oli siis yhteensä 876 yksilön tiedot. Tulosten tulkinnan helpottamiseksi, koirat jaettiin värityksen perusteella kolmeen kategoriaan: vaaleat (0%-33%), keskiverrot (34%-66%), ja tummat (67%-100%). Aineistossa suurin osa koiraista oli tummia ($n = 428$). Keskivertoja oli hieman vähemmän ($n = 269$), ja vähiten oli vaaleita koiraita ($n = 179$). Tämän lisäksi vanhoja koiraita ($n = 559$) oli selvästi enemmän kuin nuoria koiraita ($n = 317$). Koiraiden renkaanumeron perusteella havaittiin aineistossani 188 koirasyksilöä, jotka ovat joko pesineet useamman kerran eri vuosina tai samana vuonna useammassa eri pesässä. Lisäksi vuosien välillä saattoi olla myös vaihtelua koiraiden ominaisuuksissa ja pesintöjen aloituksessa.

Habitaattiaineisto koostui vuoden 2023 kenttäkaudella kerätystä pönttökohtaisesta metsätyyppiaineistosta. Suurin osa pöntöistä sijaitsi lehtometsissä ($n = 121$), kun taas kuivissa kangasmetsissä oli 56, puutarha/piha-alueilla oli 32 ja kosteissa kangasmetsissä oli 21 pönttöä.

Vuonna 2023 pesivien kirjosiippojen pesintämenestys vaikutti mikroilmastoaineiston kattavuuteen, jolla oli tarkoitus tarkastaa mikroilmaston yhteys koiraan värityksen esiintyvyyden. Vuonna 2023 kirjosiippojen pesiä oli yhteensä 74, josta yhdeksän pesyeen poikaset kuolivat ennen aikuisten kiinniottoa. Neljässä pöntössä pesintä oli todella myöhäinen, minkä takia näistä pesistä ei pyydetty aikuisia. Kahdessa pesässä aikuiset yritettiin pyytää, mutta koirasta ei saatu kiinni. Yhteensä mikroilmastoaineistossani oli siten 59 kirjosiippokoirasta.

2.7 Aineiston analyysit

Aineistot analysoitiin R-ohjelmassa käyttäen RStudio käyttöliittymää (R4.2.2). Lineaarista sekamallia (LME) käytettiin ensimmäiseen ja toiseen tutkimuskysymysten tilastollisiin analyyseihin R-ohjelman lme4 -paketista ([R lme4, 1.1–35.1](#)). Kolmanteen tutkimuskysymykseen käytettiin lineaarista mallia (LM). Kaikkien mallien tulokset tarkastettiin R-ohjelman car -paketin tyyppin III varianssianalyysillä (ANOVA III; [R car, 3.1–3](#)). Mallien oletukset normaalijakaumasta arvioitiin tarkastelemalla residuaaleja R-ohjelman resid() -funktion avulla. Lopuksi tulokset raportoitiin myös khii -testisuureena.

Ensimmäisessä tutkimuskysymyksessä selvitän eroavatko eriväristen kirjosiippokoiraiden pesimähabitaatit toisistaan. Tämän takia tarkastelin pesimähabitaatin ja koiraan iän interaktion yhteyttä koiraan väritykseen. Toisessa tutkimuskysymyksessä selvitän, että vaikuttaako pesimähabitaatti ja kirjosiippokoiraiden eri väritys ja ikä naaraiden muninnan ajankohtaa. Tällöin tilastollisessa analyysissä tarkastelin koiraan iän sekä värityksen ja habitaatin interaktion vaikutusta munintapäivään. Vuotta sekä koiraan rengasnumeroa käytin satunnaistekijöinä molemmissa malleissa. Habitaatti, koiraan ikä ja rengasnumero olivat malleissa kategorisina muuttujina, koiraan väritys ja vuosi jatkuvina muuttujina.

Toisen tutkimuskysymyksen analyysiä varten jaoin aineiston kahtia vanhoihin ja nuoriin koiraisiin, koska eri ikäiset koirat saapuvat eri aikaan pesimäalueille ja saattavat näin ollen myös käyttäytyä eri tavalla, sekä tulosten tulkinnan helpottamiseksi. Suoritin saman analyysin molemmilla ikäaineistoilla. Munimispäivän päivämääränä käytettiin juliaanista päivää (JD), joka laskettiin toukokuun ensimmäisestä päivästä alkaen (päivä 1 = 1/5). Pesintöjä oli aineistossa mukana olevina vuosina jaksolla 11/5-23/6. Koska nuorilla koirilla ei havaittu tilastollisesti merkitsevää värityksen ja habitaatin interaktiovaikutusta munintapäivään, analysoin mallin uudestaan ilman interaktiota, jolloin tarkasteltiin vain päävaikutuksia.

Ensimmäisen ja toisen tutkimuskysymyksen tulosten tulkinnassa verrattiin habitaattien sisäistä ja välistä eroa koiraan värityksessä parittaisilla vertailuilla. Vertailut tehtiin emmeans -paketin emmeans Tukeyn -testillä ([R emmeans, 2.0.0](#)), joka suorittaa pareittaisia vertailuja ryhmien välillä käyttäen mallista saatuja arvioituja marginaalikeskiarvoja. Koska parittainen vertailu ei onnistu jatkuvien muuttujien kanssa, koiraan väritys muutettiin kategoriseksi muuttujaksi vertailun ajaksi kolmeen ryhmään: vaaleat (0%–33%), keskiverrot (34%–66%) ja tummat (67%–100%). Aineisto analysoitiin uudelleen käyttäen kategorista väritysmuuttujaa pareittaisten vertailujen suorittamiseksi.

Kolmannessa tutkimuskysymyksessä selvitän, onko eri pesimähabitaattien välillä eroja mikroilmastossa ja selittävätkö mikroilmastot kirjosiippokoiraiden väritysjakaumaa habitaattien välillä. Tämän takia tarkastelin mahdollisia habitaattien välillä esiintyviä eroja mikroilmastossa sekä mikroilmaston vaikutusta koiraiden värityksen esiintyvyyden. Ensimmäisessä analyysissä tarkastelin loggereiden lämpötilan yhteyttä habitaattiin. Toisessa analyysissä tarkastelin koiraan iän ja loggerien lämpötilan interaktion vaikutusta koiraan värityksen esiintyvyyteen. Koska koiraan iän ja loggerien lämpötilan interaktiolla ei havaittu olevan tilastollisesti merkitseviä eroja koiraan väritykseen, analysoin mallin uudestaan ilman interaktiota, jolloin tarkasteltiin vain päävaikutuksia.

2.8 Tekoölyn käyttö

Tekoölyä on käytetty opinnäytetyössäni kielenhuollossa ja tilastollisten analyysien sekä tulostulosten koodien korjaamisessa.

3 TULOKSET

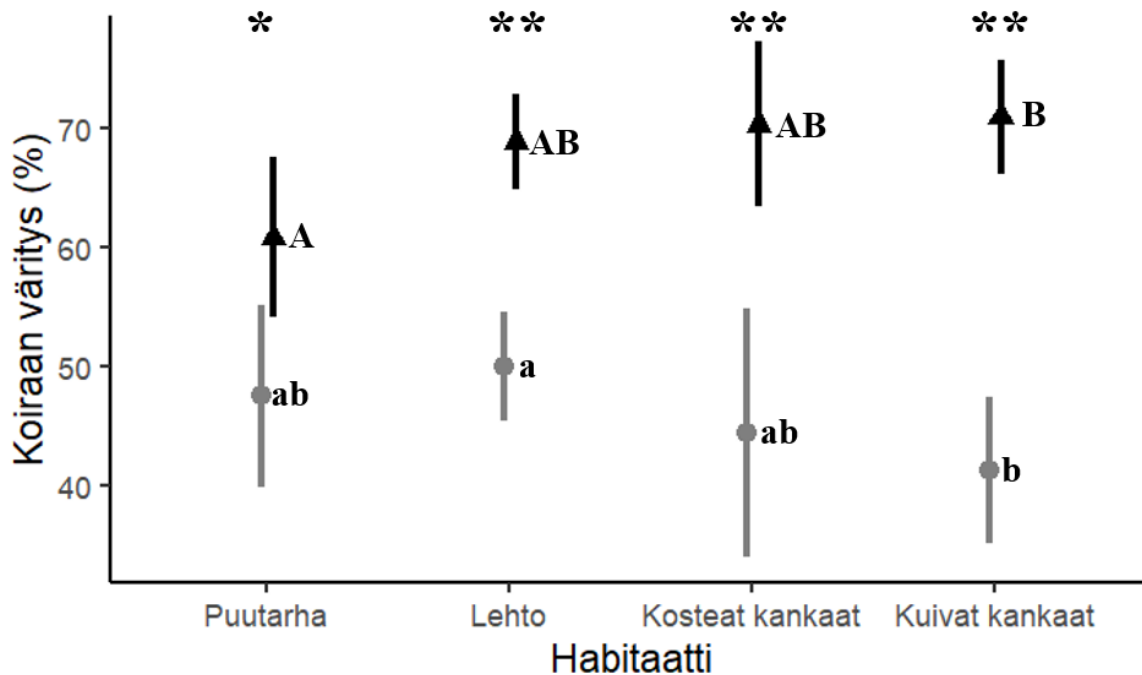
3.1 Koiraan väritys ja pesimähabitaatti

Tilastollisessa analyysissä havaittiin habitaatin ja koiraan iän interaktion selittävän merkitsevästi koiraan väritystä (Taulukko 1.). Vanhat koirat olivat puutarhoissa keskimäärin vaaleampia, ja kuivissa kangasmetsissä tummempia (emmeans Tukey: $\Delta = 10.13\%$ -yksikköä; SE = 3.74; df = 666; P = 0.04) (Kuva 5). Lehtometsien ja kosteiden kangasmetsien välillä ei ollut merkitsevää eroa vanhojen koiraiden väritysjakaumassa.

Nuoret koiraat olivat lehtometsissä keskimäärin tummempia, ja kuivissa kangasmetsissä vaaleampia (emmeans Tukey: $\Delta = 8.67\%$ -yksikköä; SE = 3.41; df = 755; P = 0.05). Vanhat koiraat olivat tummempia kuin nuoret koiraat kaikissa habitaateissa (lehtometsä, kostea- ja kuiva kangasmetsä; emmeans Tukey: $\Delta = 18.9/26.0/29.7\%$ -yksikköä; df = 569/682/733; P = 0.0001), mutta ero oli pienin puutarhassa (emmeans Tukey: $\Delta = 13.3\%$ -yksikköä; SE = 4.73; df = 662; P = 0.005) (Kuva 5).

Taulukko 1. Tulokset yleistetystä lineaarisesta sekamallista, joka testaa pesivän kirjosiippokoiraan värityksen (vastemuuttuja) suhdetta pesimähabitaattiin, koiraan ikään sekä niiden yhdysvaikutukseen. Vuosi ja koirasyksilö (renkaan numero) olivat mallissa satunnaistekijöinä. Raportoitu khiin -testisuure, vapausaste ja P-arvo perustuvat mallitermien ANOVA III -testiin. Tilastollisesti merkitsevät tulokset esitetään lihavoituna.

| Koiraan väritys (%) | | | | | |
|---------------------------------|--------------|-------------|---------------|----------|---------------------------|
| | Estimaatti | Keskivirhe | χ^2 | df | P |
| Vakiotermi | 47.55 | 3.89 | 149.39 | 1 | 2.2e⁻¹⁶ |
| Habitaatti | | | 6.86 | 3 | 0.08 |
| Lehto | 2.43 | 4.10 | | | |
| Kosteat kankaat | -3.17 | 6.31 | | | |
| Kuivat kankaat | -6.24 | 4.65 | | | |
| Koiraan ikä | | | 7.95 | 1 | 0.005 |
| Vanhat (+2) | 13.28 | 4.71 | | | |
| Habitaatti * koiraan ikä | | | 10.95 | 3 | 0.01 |
| Lehto * vanhat | 5.64 | 5.23 | | | |
| Kosteat kankaat * vanhat | 12.68 | 7.71 | | | |
| Kuivat kankaat * vanhat | 16.37 | 5.79 | | | |



Kuva 5. Habitaatin ja koiraan iän interaktion yhteys koiraan väriytykseen (n = 876). Y-akseli kertoo koiraan prosentuaalisen mustuuden (0%-100%), ja X-akseli kertoo habitaattimuuttujan luokan. Mallin ennustamat keskiarvot sekä keskiarvon keskivirheet kuvaavat koiraan iän (musta = vanhat, n = 559); harmaa = nuoret, n = 317) ja habitaatin yhteisvaikutusta koiraan väriytykseen. Kuvaajan kirjaimet kertovat, mitkä ryhmät eroavat tilastollisesti merkitsevästi toisistaan emmeans, Tukey -testin pareittaisen vertailujen perusteella. Isot aakkoset kertovat vanhoista koiraista (musta) ja pienet aakkoset nuorista koiraista (harmaa). Tähdet (*) kuvaavat habitaattien sisäisiä pareittaisia vertailuja ikäryhmien välillä (emmeans, Tukey-testi): * P = 0.005, ** P = 0.0001.

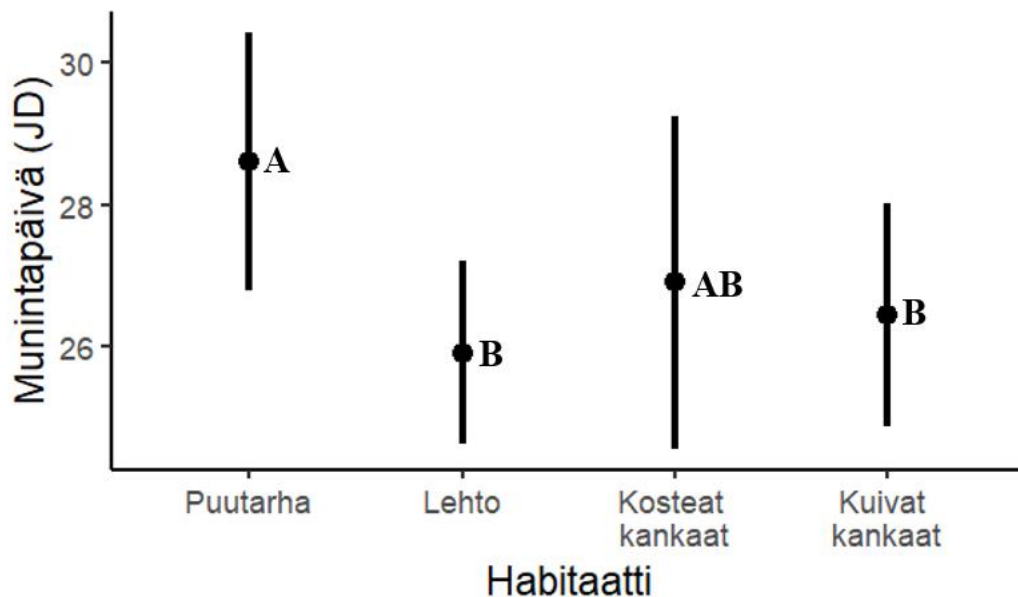
3.2 Muninnan ajankohta, pesimähabitaatti ja koiraan väritys

Nuorilla koirilla habitaatin ja koiraan väriytyksen välillä ei ollut tilastollisesti merkitsevää interaktiota naaraan munintapäivään, mutta habitaatti ja koiraan väritys vaikuttivat munintapäivään päävaikutuksina (Taulukko 2.). Tummempien koiraiden naarailla munintapäivä on ollut aikaisempi kuin vaaleammilla koirilla.

Kuivissa kangasmetsissä ja lehtometsissä muninta oli aikaisempaa kuin puutarhassa. Kuivan kangasmetsän ja puutarhan välinen ero oli hieman suurempi (emmeans Tukey: $\Delta = 2.49\%$ -yksikköä, SE = 0.61, df = 754, p = 0.0003) kuin lehtometsän ja puutarhan välinen ero (emmeans Tukey: $\Delta = 2.08\%$ -yksikköä, SE = 0.57, df = 784, p = 0.002). Kosteissa kangasmetsissä muninnan ajankohdassa ei havaittu tilastollisesti merkitseviä eroja muihin habitaatteihin verrattuna. (Kuva 6.).

Taulukko 2. Yleistetty lineaarinen sekamalli, joka testaa habitaatin (kosteat = kosteat kankaat, kuivat = kuivat kankaat) ja nuorten koiraiden väriyksen interaktion (ks. poistetut) ja ilman interaktion vaikutusta munintapäivään (vastemuuttuja). Satunnaistekijöinä toimi vuosi ja koiraan renkaannumero. Raportoitu khiin -testisuure, vapausaste ja P-arvo perustuvat mallitermien ANOVA III -testiin. Tilastollisesti merkitsevät tulokset esitetään lihavoituna.

| | Munintapäivä (JD) | | | | |
|------------------------------------|-------------------|-------------|---------------|----------|---------------------------|
| | Estimaatti | Keskivirhe | χ^2 | df | P |
| Vakiotermi | 30.05 | 1.05 | 826.95 | 1 | 2.2e⁻¹⁶ |
| Habitaatti | | | 9.93 | 3 | 0.02 |
| Lehto | -2.69 | 0.87 | | | |
| Kosteat | -1.70 | 1.34 | | | |
| Kuivat | -2.15 | 0.98 | | | |
| Väritys (%) | -0.03 | 0.01 | 9.34 | 1 | 0.002 |
| Poistetut: Habitaatti * väritys | | | | | NS |



Kuva 6. Habitaatin vaikutus nuorien koiraiden naaraan munintapäivään (n = 317). Y-akseli kertoo munintapäivän juliaanisenä päivänä (JD; päivä 1 = 1/5), ja X-akseli kertoo habitaattimuuttujan luokan. Mallin ennustamat keskiarvot sekä keskivirheet kuvaavat habitaatin vaikutusta muninnan ajankohtaan. Kuvaajan kirjaimet A, B, AB kertovat, mitkä ryhmät eroavat tilastollisesti merkitsevästi toisistaan emmeans, Tukey -testin pareittaiten vertailujen perusteella.

Vanhojen koiraiden väriyksellä ja habitaatin välillä havaittiin tilastollisesti merkitsevä interaktio naaraiden munintapäivään (Taulukko 3.). Vanhojen koiraiden naarat munivat aikaisemmin kuivissa kangasmetsissä ja lehtometsissä kuin puutarha-alueilla. Kuivien kangasmetsien ja puutarhan välinen ero oli hieman suurempi (emmeans Tukey: $\Delta = 2.97\%$ -

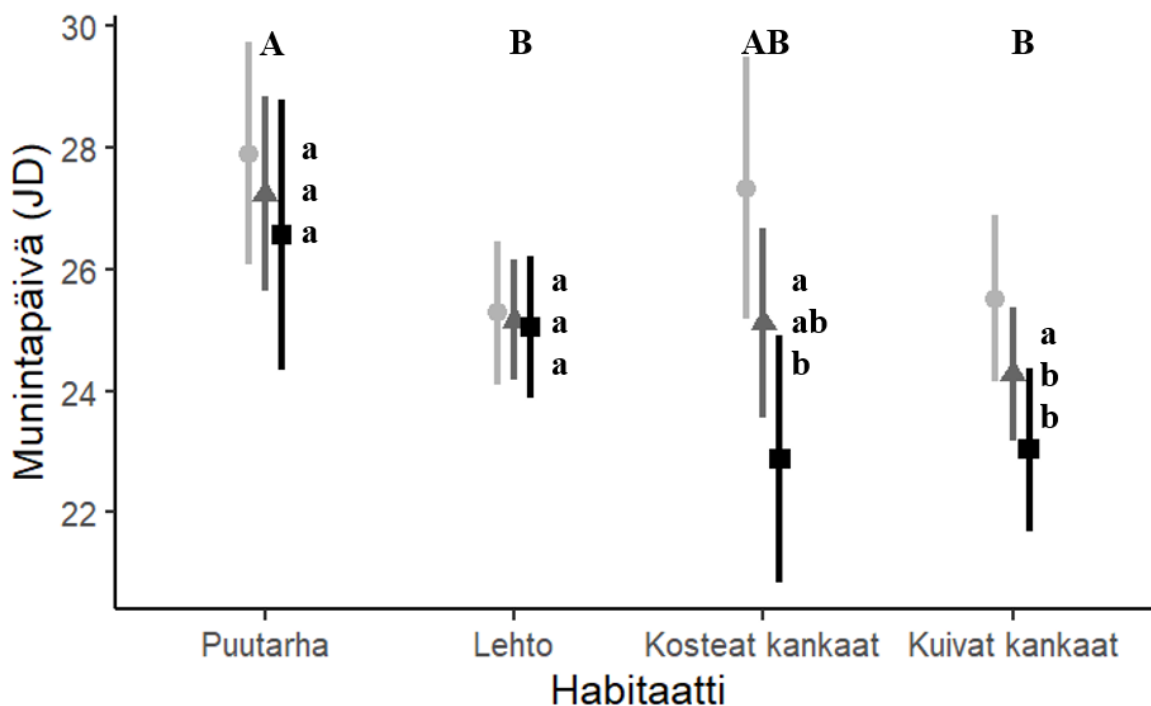
yksikköä; SE = 0.82; df = 469; P = 0.002) kuin lehtometsien ja puutahan välinen ero (emmeans Tukey: Δ = 2.08%-yksikköä; SE = 0.78; df = 486; P = 0.04). Kosteissa kangasmetsissä ei havaittu merkitsevää eroa muihin habitaatteihin verrattuna (Kuva 7.).

Kosteissa kangasmetsissä tummempien koiraiden naaraat munivat keskimäärin aikaisemmin kuin vaaleiden koiraiden naaraat (emmeans Tukey: Δ = 4.49%-yksikköä; SE = 1.88; df = 475; P = 0.05). Keskiverto-väristen koiraiden naarailla ei havaittu eroa muninnan ajankohdassa muihin väriyryhmiin verrattuna (Kuva 7.).

Kuivissa kangasmetsissä tummempien ja väriykseltään keskivertokoiraiden naaraat munivat aikaisemmin kuin vaaleampien koiraiden naaraat (emmeans Tukey: Δ = 4.43/4.07%-yksikköä; SE = 1.16/1.37; df = 482/480; P = 0.004/0.008). Puutarha-alueilla ja lehtometsissä koiraan väriyksellä ei havaittu vaikutusta naaraan munintapäivään (Kuva 7.).

Taulukko 3. Tulokset yleistetystä lineaarisesta sekamallista, joka testaa habitaatin (kosteat = kosteat kankaat, kuivat = kuivat kankaat) ja vanhojen koiraiden väriyksen sekä niiden yhdysvaikutusta munintapäivään (vastemuuttuja). Satunnaistekijöinä toimi vuosi ja koiraan renkaannumero. Raportoitu khiin -testisuure, vapausaste ja P-arvo perustuvat mallitermien ANOVA III -testiin. Tilastollisesti merkitsevät tulokset esitetään lihavoituna.

| | Munintapäivä (JD) | | | | |
|-----------------------------|-------------------|-------------|---------------|----------|-------------------------|
| | Estimaatti | Keskivirhe | χ^2 | df | P |
| Vakiotermit | 28.98 | 1.70 | 293.00 | 1 | 2e⁻¹⁶ |
| Habitaatti | | | 8.50 | 3 | 0.04 |
| Lehto | -3.50 | 1.86 | | | |
| Kosteat | 1.93 | 2,60 | | | |
| Kuivat | -1.49 | 1.99 | | | |
| Väritys (%) | -0.03 | 0.02 | 1.09 | 1 | 0.30 |
| Habitaatti * väritys | | | 10.00 | 3 | 0.02 |
| Lehto * väritys | 0.02 | 0.03 | | | |
| Kosteat * väritys | -0.06 | 0.04 | | | |
| Kuivat * väritys | -0.02 | 0.03 | | | |



Kuva 7. Habitaatin ja koiraan värityksen interaktion vaikutus vanhojen koiraiden naaraan munintapäivään (n = 559). Y-akseli kertoo munintapäivän juliaanisenä päivänä (JD; päivä 1 = 1/5), X-akseli kertoo habitaattimuuttujan luokan. Mallin ennustamat keskiarvot sekä keskivirheet kuvaavat koiraan värityksen (musta = tummat (n = 329), tumman harmaa = keskiverto (n = 164), vaalea harmaa = vaaleat (n = 66)) ja habitaatin vaikutusta muninnan ajankohtaan. Kuvaajan kirjaimet kertovat, mitkä ryhmät eroavat tilastollisesti merkitsevästi toisistaan emmeans, Tukey -testin pareittaiten vertailujen perusteella. Isot aakkoset kertovat tulokset munintapäivän erosta habitaattien välillä. Pienet aakkoset kertovat munintapäivän erosta habitaattien sisällä eri väristen koiraiden välillä.

3.3 Mikroilmastot ja koiraan väritys

Tilastollisessa analyysissä ei havaittu habitaattien välillä eroa lämpötiloissa (Taulukko 4).

Taulukko 4. Lineaarinen malli, joka testaa loggerien lämpötilan (vastemuuttuja) vaikutusta habitaatteihin. Raportoitu khiin -testisuure, vapausaste ja P-arvo perustuvat mallitermien ANOVA III -testiin. Tilastollisesti merkitsevät tulokset esitetään lihavoituna.

| | Logger lämpötila | | | | |
|-------------------|------------------|------------|----------------|----------|-------------------------|
| | Estimaatti | Keskivirhe | Neliösumma | df | P |
| Vakiotermi | 11.00 | 0.1 | 1089.24 | 1 | 2e⁻¹⁶ |
| Habitaatti | | | 0.14 | 3 | 0.64 |
| Lehto | 0.14 | 0.11 | | | |
| Kosteet kankaat | 0.12 | 0.15 | | | |
| Kuivat kankaat | 0.11 | 0.12 | | | |

Logger-lämpötilalla ja koiraan iän välillä ei havaittu tilastollisesti merkitsevää yhdysvaikutusta koiraan väritykseen. Koiraan iällä oli tilastollisesti merkitsevä päävaikutus koiraan väritykseen (Taulukko 5). Vanhat koirat ovat väritykseltään tummempia ja nuoret koirat vaaleampia. Logger-lämpötilalla ei havaittu tilastollisesti merkitsevää yhteyttä koiraan väritykseen (Taulukko 5.).

Taulukko 5. Lineaarinen malli, joka lämpötilan (logger) ja koiraan iän (vanhat = +2) interaktion (ks. poistetut) ja ilman interaktion vaikutusta koiraan väritykseen (vastemuuttuja). Raportoitu khiin -testisuure, vapausaste ja P-arvo perustuvat mallitermien ANOVA III -testiin. Tilastollisesti merkitsevät tulokset esitetään lihavoituna.

| | Koiraan väritys (%) | | | | |
|----------------------------|---------------------|-------------|--------------|----------|---------------|
| | Estimaatti | Keskivirhe | Neliösumma | df | P |
| Vakiotermi | 1705.03 | 1123.93 | 1811 | 1 | 0.13 |
| Logger | -149.78 | 101.28 | 1722 | 1 | 0.14 |
| Koiraan ikä +2 | 30.54 | 8.11 | 11173 | 1 | 0.0004 |
| Residuaalit | | | 44071 | 56 | |
| Poistetut: Logger * ikä | | | | | NS |

4 POHDINTA

Tuloksien perusteella voidaan todeta, että eriväristen kirjosiippokoiraiden jakautumiseen eri habitaatteihin näyttäisi vaikuttavan koiraan ikä sekä väritys. Lisäksi havaittiin, että vanhojen koiraiden väritys ja habitaatti vaikuttavat muninnan ajankohtaan. Nuorten koiraiden kohdalla havaittiin sekä värityksen että habitaatin vaikuttavan muninnan ajankohtaan erillisinä tekijöinä. Mikroilmastoissa ei havaittu pönttöalueillamme suuria eroja, minkä takia mikroilmasto ei myöskään näyttänyt vaikuttavan koiraiden pesimähabitaatin valintaan.

Keväällä ensimmäiset palaavat koirat ovat usein keskimäärin vanhempia (Alatalo ym., 1990; Alatalo ym., 1984), ja vanhemmat koirat saattavat olla väritykseltään tummempia kuin nuoret koirat (Lundberg & Alatalo, 1992). Tummempat koirat ovat usein kooltaan suurempia ja aggressiivisempia (Järvi ym., 1987; Slagsvold & Lifjeld, 1988), minkä takia ne saattavat kyetä puolustamaan reviiriään paremmin. Tummempien yksilöiden aggressiivisuus saattaa johtua melaniinin tuotannosta vastaavien geenien pleiotrooppisista vaikutuksista. Eli melaniinia

tuottava geeni saattaa vaikuttaa muihin ominaisuuksiin (Ducrest ym., 2008). Esimerkiksi on havaittu, että joidenkin lajien tummemmilla koirilla testosteronin pitoisuus veressä on korkeampi kuin vaaleammilla koirilla (Bókony ym., 2008). Lisääntyneen testosteronin määrän on huomattu lisäävän linnun aggressiivisuutta (Wingfield ym., 1987), joka tällöin myös vaikuttaa reviirin puolustukseen (Wingfield ym., 1990)

Tummemmat koirat pärjäsivät itse paremmin kylmemmissä olosuhteissa kuin vaaleammat koirat (Ilyina & Ivankina, 2001; Sirkiä ym., 2010; Sirkiä & Qvarnström, 2021). Tummien koiraiden poikasten kunnon on kuitenkin havaittu olevan huonompi alhaisessa lämpötilassa kuin vaaleiden koiraiden poikasten kunnon (Sirkiä ym., 2010; Sirkiä & Qvarnström, 2021). Syynä voi olla, että tummemmilla yksilöillä on yleensä korkeampi metabolia (Røskoft ym., 1986). Tumman pigmentin avulla ne voivat absorboida auringon lämpösäteilyä (Sirkiä ym., 2010; Wolf & Walsberg, 2000), ja tällöin säästää energiaa. Kylmissä olosuhteissa lintujen on kuitenkin käytettävä enemmän energiaa omaan selviytymiseen (Sanz, 1995), siksi tummat koirat saattavat hoitaa poikasiaan huonommin kuin vaaleammat koirat.

Usein suurikokoisemmat yksilöt ovat kilpailukykyisempiä (Pommerening & Sánchez Meador, 2018), ja tällöin suurikokoisemmat koirat voivat sijoittua optimaalisimpaan pesimähabitaattiin (Lundberg ym., 1981), eli niillä on kilpailuetu. Ne saattavat myös selviytyä erilaisissakin habitaateissa (Benson & Bednarz, 2010). Lisäksi kun kilpailukykyisemmät koirat saapuvat aikaisemmin, ne suurentavat populaation tiheyttä habitaateissa, minkä takia kilpailu reviireistäkin saattaa kasvaa. Liian suuressa populaation tiheydessä kilpailu onkin suurta (Fretwell, 1972), jonka takia heikompien koiraiden pitää etsiä reviirinsä muualta.

Naaraiden valinnan takia koiraalle on tärkeää sijoittua mahdollisimman houkuttelevalle pesimähabitaatille (Alatalo ym., 1986; Askenmo, 1984; Dale & Slagsvold, 1990; Slagsvold, 1986a). Koiraan sijoittumiseen tietynlaiseen pesimähabitaattiin voi kuitenkin vaikuttaa useampikin tekijä. Vaikuttavia tekijöitä voivat olla esimerkiksi oma koko (Camacho ym., 2013), populaatiotiheys (Doligez ym., 2004), ihmisten esiintyvyys alueella (Tong ym., 2021), habitaatin laatu (Garant ym., 2005), kuten petojen (Fontaine & Martin, 2006; Marzluff, 1988) ja ravinnon määrä (Tong ym., 2021), sekä aikaisempi kokemus (Davis & Stamps, 2004).

4.1 Koiraan väritys ja pesimähabitaatti

Aineiston perusteella ja vertailutestien tuloksena vanhoja tummempia koiraita esiintyi kuivissa kangasmetsissä, ja vanhoja vaaleampia koiraita puutarhaympäristössä. Nuoria tummempia koiraita esiintyi lehtimetsissä ja nuoria vaaleampia koiraita kuivissa kangasmetsissä. Muissa habitaateissa ei ollut merkitsevää eroa väritysjakaumassa. Vanhat koirat olivat keskimäärin tummempia kaikissa habitaateissa kuin nuoret koirat, mutta puutarha-habitaatissa kuitenkin havaittiin, että väritysjakauman vaihtelu oli hieman pienempi. Tuloksemme eroavat aikaisemmista tutkimuksista. Esimerkiksi Alatalo ym. (1985) ovat tarkastelleet pesimähabitaatin yhteyttä kirjosiippokoiraiden värikykyyn, mutta eivät ole löytäneet tilastollisesti merkitsevää tulosta. Kyseisessä tutkimuksessa ei kuitenkaan otettu huomioon koiraan iän ja värikyvyn mahdollista yhteisvaikutusta, eikä myöskään esimerkiksi yksilöllisiä metsätyyppejä.

Havumetsät ovat harvempia sekä avoimempia kuin lehtimetsät, kun taas lehtimetsien runkotilavuus on korkeampi ja ne ovat latvuspeittävyydeltään myös tiheämpiä kuin havumetsät (Ellenberg, 1988). Kirjosiipot suosivat enemmän lehtimetsiä kuin havumetsiä (Lundberg & Alatalo, 1992). Syynä saattaa olla, että lehtimetsissä on keskimäärin enemmän luonnonkoloja, jotka tarjoavat kirjosiipoille pesintäpaikan (Lundberg & Alatalo 1992). Lehtimetsissä on yleensä myös havumetsiä enemmän hyönteisiä (Lundberg ym., 1981; Sanz, 1997), vaikka molemmissakin habitaateissa on saatavilla hyönteisiä (Lundberg ym., 1981), jotka ovat kirjosiippojen pääravintoa (Lundberg & Alatalo, 1992). Hyvä ravinnon saatavuus saattaa edustaa hyvää pesimähabitaattia.

Lehtimetsissä on usein yksittäinen ravintopiikki, joka saattaa kestää vain muutaman viikon (Visser ym., 2006). Lämpötilan vaikutuksesta ravintopiikki saattaa myös olla lyhyempi joinakin pesintävuosina (Smith ym., 2011). Havumetsissä on puolestaan hyönteisiä tarjolla tasaisesti pesintäjakson aikana (Burger ym., 2012), minkä takia ravinnon saatavuus saattaa olla turvatumpi kuin lehtimetsissä. Puutarha-alue on ihmisvaltaista (esimerkiksi puutarhureita, turisteja ja opetusryhmiä), mikä saattaa vaikuttaa lintujen pesimähabitaattivalintaan (Tong ym., 2021). Lisäksi puutarha muistuttaa paljon puistoalueita, joissa on havaittu olevan huomattavasti vähemmän toukkia (Nadolski ym., 2021), mikä saattaa vaikeuttaa ravinnonsaatavuutta. Koska kilpailukykyisemmät yksilöt syrjäyttävät heikommat yksilöt heikkolaatuisemmille alueille (Glas, 1960), tämä saattaa selittää sen, miksi puutarhahabitaatissa on vaaleampia yksilöitä.

Pesimäkauden alkuvaiheessa lehtimetsissä pesivät kirjosiieppokoiraat ovat painavampia kuin havumetsissä pesivät koiraat, vaikka tätä eroa ei enää havaitakaan myöhemmin pesimäkauden aikana (Silverin, 1998). Lehtimetsissä pesivien koiraiden siivet ovat myös pidempiä kuin havumetsissä pesivien koiraiden (Cody, 1985; Lundberg ym., 1981). Nämä tekijät viittaavat siihen, että kirjosiieppojen fenotyypiset ominaisuudet voivat olla yhteydessä niiden pesimähabitaattiin sijoittumiseen. Eroa värimuotojen välillä on havaittu esimerkiksi kanahaukalla (*Accipiter gentilis*). Tutkimuksessa havaittiin, että havumetsissä elävät yksilöt ovat tummempia kuin muissa habitaateissa pesivät yksilöt (Galván ym., 2010).

Lehtimetsissä pesivät koiraat ovat olleet aggressiivisempia kuin havumetsissä pesivät koiraat (Silverin, 1998). Saavuttuaan pesimäpaikalle, koiraiden testosteronien määrä on veressä alhainen (Silverin & Wingfield, 1982), mikä saattaa alentaa aggressiivisuutta (Wingfield ym., 1987). Välttääkseen aggressiivisen kilpailun reviiristä, koiras saattaa valita pesimähabitaatin, jossa on alhaisempi lintutiheys, eli havumetsän. Alemmassa lintutiheydessä on myös vähäisempi kilpailu ravinnosta (Lack, 1968). Välttämällä kilpailua lintu saattaa säästää energiaa.

Kasveja syövät hyönteiset ovat herkkiä lämpötilan muutokselle, joka myös laukaisee kasvien lehtien puhkeamisen (Beck, 1983; Logan ym., 2003). Pesintäaika on rajallinen, ja jälkeläisten selviytyminen pitää optimoida, jolloin toukkien saatavuus on tärkeä valintapaine (Visser ym., 2006). Kevään lämpötila on monin paikoin noussut vuosien varrella, mikä on joissakin paikoissa tuottanut ongelmia muuttolintujen pesinnän ajoitukseen esimerkiksi ravinnon saannin kannalta (Both ym., 2006). Havumetsä saattaa olla tässä tapauksessa turvallisempi valinta, sillä se tarjoaa tasaisemmin ravintoa pesintäkauden ympäri (Burger ym., 2012).

Nuoret koiraat saapuvat pesimäalueille myöhemmin kuin vanhat koiraat (Lundberg & Alatalo, 1992), jolloin niiden on todennäköisesti tyydyttävä jäljelle jääneisiin pesimähabitaatteihin. Nuorten koiraiden saavuttua pesimäalueelle fenologia on saattanut edetä jo suhteellisen pitkälle. Se, mikä on nuorten saapumisen vaiheessa paras pesimähabitaatti, saattaa jo erota aiemmin saapuneiden vanhojen koiraiden parhaasta pesimähabitaatista. Koska jälkeläisten selviytymisen vuoksi on hyvä valita optimaalinen pesimähabitaatti (Visser ym., 2006), fenologian edettyä lehtimetsä saattaa olla parempi pesimähabitaatti vaihtoehto. Tummemmat koiraat saattavat olla suurempikokoisempia sekä aggressiivisempia iästä riippumatta (Järvi ym., 1987; Slagsvold & Lifjeld, 1988), minkä takia tummemmat koiraat saattavat saada paremman reviirin, eli

lehtimetsän, ja vaaleampien koiraiden on siirryttävä vähemmän laadukkaampiin kuiviin kangasmetsiin.

4.2 Muninnan ajankohta, pesimähabitaatti ja koiraan väritys

Tuloksissa huomattiin, että naaraiden munintapäivä on ollut vanhempien koiraiden kanssa aikaisempaa kuivissa kangasmetsissä ja lehtimetsissä kuin puutarhassa. Vanhojen tummempien koiraiden naaraat munivat sekä kuivissa että kosteissa kangasmetsissä aikaisemmin kuin vaaleampien koiraiden naaraat. Muissa habitaateissa ei havaittu eroa muninnan ajankohdassa koiraiden väritysjakauman suhteen. Nuorten koiraiden naaraat munivat kuitenkin lehtimetsissä ja kuivissa kangasmetsissä aikaisemmin kuin puutarha-habitaatissa koiraan värityksestä riippumatta.

Ensimmäiset kirjosiippokoiraat saapuvat pesimäpaikoille huhtikuun lopussa ja toukokuun alussa (Velmala ym., 2015). On myös todettu, että niiden saapuminen pesimäalueilleen on vaiheittaista (Lundberg ym., 1981) sekä riippuvaista reviirin laadusta (Slagsvold, 1986b). Pesinnän ajoituksen on havaittu riippuvan kevään lämpötilan muutoksesta (Both ym., 2004). Lehtimetsissä kirjosiipot ovat pesineet aikaisemmin kuin muissa habitaateissa (Burger ym., 2012; Gezelius ym., 1984). Lisäksi muninnan on todettu alkavan lehtimetsissä aikaisemmin kuin havumetsissä (Lundberg ym., 1981). Syynä on epäilty olevan se, että ravintopiikki alkaa aikaisemmin lehtimetsissä kuin havumetsissä, ja yleisesti hyönteisten määräkin on suurempi lehtimetsissä (Lundberg et al. 1981). Glas (1960) on havainnut vastaavanlaista ilmiötä myös peipoilla (*Fringilla coelebs*), jotka pesivät sekametsissä aikaisemmin kuin puhtaissa havumetsissä. Tämän perusteella on esitetty, että kilpailu parhaista pesimähabitaateista syrjäyttää heikommat yksilöt huonolaatuisemmille alueille, kuten havumetsiin. Aineistoni perusteella kirjosiipot pesivät kuitenkin aikaisemmin havumetsissä kuin lehtimetsissä.

Kirjosiipot saapuvat aikaisin keväällä, jolloin puut ovat yleensä vielä lehdettömiä. Pesintä kuitenkin voi viivästyä muutamalla viikolla, jotta lehtimetsien ravinnon määrä on lisääntynyt tarpeeksi tai on jopa lähellä huippua (Both & Visser, 2001). Havumetsä saattaa kuitenkin tarjota jo aikaisin keväällä ravintoa. Esimerkiksi fenologian on havaittu olevan joissakin tutkimuksissa havumetsissä aikaisempi, sekä pidempi kuin lehtimetsissä (Beamesderfer ym., 2020; Chang ym., 2025). Ero fenologian ajoituksesta habitaattien välillä saattaa johtua leveysasteesta, mikä vaikuttaa fenologian vaihteluun eri leveysasteissa. Esimerkiksi havumetsä on tyypillinen metsä pohjoisella pallonpuoliskolla (Eeva ym., 2000; Veen ym., 2010), minkä takia fenologia saattaa

olla aikaisempaa kuin eteläisemmillä leveysasteilla olevilla havumetsillä, jotka ovat pääosin vuoristoalueilla (Ilić ym., 2022). Fenologisten erojen takia eri leveysasteissa saattaa vaikuttaa tuloksienne eroavaisuuteen verrattuna toisiin tutkimuksiin.

Kuivissa kangasmetsissä on talvisin vähemmän lunta johtuen puiden rakenteista (Moeser ym., 2024), minkä takia lumet saattavat keväällä sulaa aikaisemmin. Ne ovat myös valoisampia (Von Arx ym., 2012), jolloin kirjosiopot voivat hyödyntää auringon säteilyenergiaa oman energiansa säästämiseen (Sirkiä ym., 2010; Wolf & Walsberg, 2000). Havupuiden neulasissa on myös havaittu talvehtivan hyönteisiä (Forrest, 2016; Lack, 1968), jotka tarjoavat aikaisin keväällä ravintoa. Ravinnon saatavuus saattaa tällöin vaikuttaa siihen, että pesintä alkaa havumetsissä hieman aikaisemmin kuin lehtimetsissä.

Havumetsissä ravintoa on usein kokonaisuudessaan vähemmän kuin lehti- ja sekametsissä, mikä johtaa alhaisempaan eliötiheyteen, mutta myös vähäisempään kilpailuun ravinnosta (Lack, 1968). Niukoissa oloissa, tässä tapauksessa havumetsissä, elävät yksilöt ovat usein erikoistuneet hyödyntämään rajallisia resursseja (Macarthur & Wilson, 1967), ja pystyvät usein myös onnistuneesti pesimään vähemmällä ravinnolla (Abrahamson & Weis, 1997). Vanhoilla koirilla saattaa olla myös enemmän kokemusta pesinnästä aikaisempien vuosilta (Doligez ym., 2002), minkä perusteella ne voivat päättää mihin habitaattiin ne sijoittuvat saavuttuaan pesimäalueille. On esimerkiksi havaittu, että onnistuneen pesinnän jälkeen on suurempi todennäköisyys, että sama koiras valitsee seuraavana vuonna samasta pesimähabitaatista reviiriin (Slagsvold & Lifjeld, 1990).

Havumetsän harvuuden takia eliöiden populaatiotiheys on pienempää, jolloin koirilla on suurempi todennäköisyys löytää toissijainen naaras (Alatalo ym., 1986). Tiheämmässä populaatiossa on yleensä pienemmän reviirit, mikä saattaa johtaa voimakkaampaan kilpailuun (Alatalo ym., 1981). Pitämällä etäisyyttä muiden koiraiden reviireihin, voi välttyä kilpailulta (Lundberg & Alatalo, 1992). Havumetsä tarjoaa suuremmat ja hajanaisemmat reviirit, joiden avulla on helpompi löytää parittelemattomat naaraat (Alatalo ym., 1981, 1986; Lundberg & Alatalo, 1992). Jos havumetsät myös tarjoavat ravintoa aikaisemmin keväällä ja ovat lämpimämpiä, ensimmäiset saapuvat kirjosioppokoirat, eli vanhemmat ja tummemmat (Alatalo ym., 1986; Lundberg & Alatalo, 1992), saattavat ensin asettua havumetsiin, ja myöhemmin muihin habitaatteihin.

Puutarhahabitaatin fenologia saattaa erota luonnollisista metsistä (Sweeney ym., 2024). Puutarhan hoitaminen vaikuttaa lämpötilaosuhteisiin (Dallimer ym., 2016), joka voi vaikuttaa fenologiaan. Lisäksi puutarhan kasvilajit ovat usein vieraista ilmastoista tai leveysasteilta, jolloin ne voivat vaatia erilaisen olosuhteen lehtien puhkeamiseen tai kukintaan kuin paikalliset lajit (Ojasalo ym., 2025). Puutarhalajit ovat myös erilaisia kuin mitä luonnossa on, jolloin hyönteiset eivät välttämättä osaa käyttää niitä ravinnokseen. Tämä voi heikentää monimuotoisuutta (Schueller ym., 2023). Epätyypillisten kasvilajien lisäksi puutarhoissa voi olla torjunta-aineita, jotka myös voivat vaikuttaa hyönteisten määrään. Nämä tekijät saattavat vaikuttaa siihen, miksi muninta on ollut myöhäisempää puutarha habitaateissa niin vanhoilla kuin nuorillakin siepoilla, ja puutarhahabitaattia ei välttämättä suosita pesimähabitaatiksi.

4.3 Mikroilmastot ja koiraan värytys

Aineiston perusteella eroa ei havaittu havu- ja lehtimetsien sekä puutarhaympäristöjen mikroilmastossa, eikä tällöin myöskään kirjosiippokoiraiden värytysjakaumassa. Tuloksiin on voinut vaikuttaa loggereiden määrä. Havaintoyksiköiden määrä oli pieni verrattuna käytettäviin pönttöjen määrään (61/230). Vuonna 2023 pesimävuosi oli myös erikoinen. Silloin oli keskimääräistä lämpimämpää ja vähäsateisempaa ([Ilmatieteenlaitos](#)), minkä takia makrotason säätekijät ovat voineet vaikuttaa mikroilmastoon. On myös mahdollista, että koska tutkimusalueemme ovat suhteellisen lähellä toisiaan, habitaattien välinen lämpötilaero on niin pientä, ettei se ole havaittavissa.

Vuonna 2023 kirjosiippojen saapumisaika oli myös kaksihuippuinen. Silloin ei havaittu selvää eroa vanhojen ja nuorten pesimäajoissa. Vanhat linnut saattoivat pesiä yllättävänkin myöhään pesimäkaudella. Pesinnän myöhästymisen takia, niillä saattoi olla kiire reviirin valintaan, ja tällöin niillä ei ollut mahdollisesti aikaa mikroilmastojen havainnointiin. Toinen syy saattaa liittyä sääolosuhteisiin. Lämmin ja kuiva pesimäkausi on aiheuttanut epätyypillisiä ilmiöitä, esimerkiksi kaikissa habitaateissa on huono ravinnon saatavuus, mikä voi johtaa siihen, että eroja ei havaittu.

Vaikka aineistossa ei havaittu habitaattien välistä eroa mikroilmastossa, se on kuitenkin tärkeä tekijä, kun halutaan ymmärtää, miten biodiversiteetti reagoi paikallisten ilmasto-olosuhteiden muutoksiin. Mikroilmastot jäävät kuitenkin helposti huomioimatta, jolloin biotisten reaktioiden, kuten fysiologisten ominaisuuksien, ymmärtäminen ja suurempien muutosten ennustaminen on vaikeampaa (Zellweger ym., 2020). Esimerkiksi vaativien lajien populaatiot

voivat pienentyä lämpötilan kasvaessa niiden pesimähabitaatissa, sillä se vaikuttaa negatiivisesti lisääntymismenestykseen, esimerkiksi poikasten kasvuun, ja populaation kehitykseen (Kim ym., 2022). Lisäksi lämpimämpi habitaatti saattaa vaikuttaa lintujen käyttäytymiseen, esimerkiksi poikasten ruokinnassa. On myös havaittu, että lämmin ympäristö saattaa hidastaa poikasten kasvua (Lloyd & Martin, 2004).

Metsäkasvillisuus tasaa latvuston alapuolella vallitsevia lämpötiloja suhteessa latvuston yläpuoliseen tai ympäröivään lämpimämpään ilmaan, mikä johtaa viileämmän mikroilmaston muodostumiseen (De Frenne ym., 2019). Suurempi latvuston korkeus ja metsän biomassa voivat tarjota vakaamman mikroilmaston (Wolf ym., 2021), joka voi vaikuttaa pesinnän onnistumiseen, ja tällöin saattaa edustaa pesimähabitaatin laatua

Linnut saattavat suosia lämpimämpiä habitaatteja (Ardia ym., 2006), koska se voi optimoida pesinnän onnistumista (Martin, 1998). Ivankina ym. (1995) ovat havainneet, että kylmemmissä mikroilmastohabitaateissa, tummemmat kirjosiieppokoiraat laulavat enemmän kuin vaaleammat koiraat. Tällä perusteella he olettivat, että koiraiden väritys saattaa olla adaptoituneita erilaisiin mikroilmastohabitaatteihin. Lämpimissä mikroilmastoissa saattaa kuitenkin olla riski, että kasvien lehdet puhkeavat ja hyönteiset kehittyvät ennen pesinnän alkamista. Tämä saattaa olla muuttolinnuille pesimäriski, jos ne eivät ehdi ravintohuippuun (Both ym., 2006; Renner & Zohner, 2018).

Liian kylmissä olosuhteissa lintujen on käytettävä enemmän energiaa omaan selviytymiseensä (Thompson, 2010), minkä takia vähän lämpimämpi habitaatti saattaisi olla energiankulutuksen kannalta parempi. Kylmät olosuhteet voivat lisätä lintujen kuolleisuutta (Newton, 2007), sekä vähentää hyönteisten aktiivisuutta (Bujan ym., 2024). Munien kehittymisen kannalta liian kylmä ympäristö ei ole optimaalinen, sillä lämpötila vaikuttaa haudonnan onnistumiseen (Webb, 1987).

JOHTOPÄÄTÖKSET

Tämän tutkimuksen perusteella koiraskirjosieppojen väritys ja ikä ovat yhteydessä niiden jakautumiseen eri pesimähabitaatteihin sekä naaraiden muninnan ajoittumiseen. Tulokset osoittivat, että pesimähabitaatin ja koiraan iän välinen yhdysvaikutus selitti merkittävästi koiraiden väriytyksen vaihtelua. Vanhat koiraat olivat keskimäärin tummempia kuin nuoret

kaikissa habitaateissa, ja niiden sijoittuminen vaihteli habitaatin mukaan siten, että kuivissa kangasmetsissä esiintyi keskimäärin tummempia yksilöitä kuin puutarhoissa. Nuorilla koirilla havaittiin erilainen habitaattikohtainen väritysjakauma; tummempia koiraita esiintyi enemmän lehtimetsissä kuin kuivissa kangasmetsissä. Ilmiön saattaa selittää koiraiden kokemus ja kilpailukyky eri ikäluokissa (Doligez ym., 2002; Lundberg & Alatalo, 1992).

Naaraiden muninnan ajoittumiseen vaikuttivat sekä koiraan väritys että pesimähabitaatti. Nuorten koiraiden kohdalla tummempi väritys oli yhteydessä aikaisempaan munintaan, mikä saattaa viitata siihen, että väritys voi edustaa yksilön laatua iästä ja kokemuksesta riippumatta (Järvi ym., 1987; Slagsvold & Lifjeld, 1988). Lisäksi muninta ajoittui aikaisemmaksi nuorilla ja vanhoillakin koirilla kuivissa kangasmetsissä ja lehtometsissä verrattuna puutarha-alueisiin, mikä saattaa heijastaa pesimähabitaatin fenologian merkitystä pesinnän ajankohtaan. Vanhojen koiraiden kohdalla pesimähabitaatin sisällä oli vaihtelua naaraiden muninta-ajassa eri väristen koiraiden kohdalla. Näin ollen pesinnän ajoittumista saattavat selittää sekä koiraiden ominaisuudet että habitaattien väliset erot.

Habitaattien välillä ei kuitenkaan havaittu merkitseviä eroja mikroilmaston lämpötilassa, eikä lämpötila selittänyt koiraiden väritysjakaamaa. Tämä saattaa viitata siihen, että mikroilmaston lämpötila ei välttämättä ole keskeisin tekijä habitaattien välisessä koiraiden fenotyypisessä jakautumisessa. On mahdollista, että muut ominaisuudet, kuten ravinnon saatavuus, kilpailu, petopaine tai häiriötekijät, ovat tärkeämpiä tekijöitä pesimähabitaatinvalintaan.

Kokonaisuudessaan kirjosiippokoiraiden fenotyypinen vaihtelu ei jakaudu satunnaisesti eri pesimähabitaatteihin, vaan siihen saattaa liittyä yksilön ominaisuudet ja kokemus. Pitkäaikaisaineisto mahdollisti ikä- ja vuosivaihtelun huomioimisen, mutta jatkok tutkimuksissa voisi tarkastella pesimähabitaatin ja koiraiden värityksen välistä yhteyttä useampien ympäristötekijöiden avulla, kuten ravinnon saatavuuden, petopaineen ja häiriötekijöiden määrän kautta, jotta habitaatin laadun vaikutuksia voitaisiin ymmärtää paremmin. Mikroilmaston merkitystä olisi hyödyllistä tutkia tarkemmin ja pidemmällä aikavälillä sekä mahdollisesti sisällyttää analyysiin myös ilman kosteuden ja sään vaihtelun pesimäkauden eri vaiheissa. Lisäksi olisi myös mielenkiintoista selvittää koiraiden värityksen ja pesimähabitaattien yhteyttä pesintämenestykseen vanhojen ja nuorten välillä, sekä että liittykö pesimähabitaatinvalintaan fysiologisia tekijöitä.

KIITOKSET

Valtavat kiitokset ohjaajilleni Tiia Kärkkäiselle ja Toni Laaksoselle erinomaisesta ohjauksesta, arvokkaista kommentteista ja loputtomasta tuesta. Kiitos Tapio Eevalle lukuisasta avusta, ideoista ja kannustuksesta. Kiitos Sami Merilaitalle ongelmien vähentämisestä, kaikista ehdotuksista ja motivoinnista. Kiitos Carina Nebelille, Jaime Murielille ja Jon Brommerille tulokuvaajien kommentoinnista ja parannusehdotuksista. Kiitos Céline Arzelille avusta habitaattimuuttujien ja paikkatieto-ohjelmien käytössä, sekä kenttätyötarvikkeiden etsinnöistä ja lainaamisesta. Kiitos Satu Ramulalle kenttätyösuunnitelmiin liittyvistä ehdotuksista. Kiitos Timo Vuorisalolle ja Bin-Yan Hsulle eri näkökulmien tarjoamisesta pohdintaan. Kiitos Jorma Nurmelle kenttäavusta ja jännittävistä ideoista. Kiitos kaikille kenttätyöläisille eri vuosilta pitkäaikaisaineiston keruusta. Lopuksi vielä kiitos kaikille, joita olen häirinnyt, kysynyt sattumanvaraisesti neuvoa ja ideoita, tai jotka ovat suostuneet (pakotuksien alla) pohtimaan ongelmia ja aiheita kanssani...!

LÄHTEET

- Abrahamson, W. G., & Weis, A. E. (1997). *Evolutionary Ecology across Three Trophic Levels: Goldenrods, Gallmakers, and Natural Enemies (MPB-29)*. Princeton University Press.
<https://doi.org/10.2307/j.ctvx5wbgf>
- Ahola, M. P., Laaksonen, T., Eeva, T., & Lehikoinen, E. (2007). Climate change can alter competitive relationships between resident and migratory birds. *Journal of Animal Ecology*, 76(6), 1045–1052. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01294.x>
- Alatalo, R. V., Carlson, A., Lundberg, A., & Ulfstrand, S. (1981). The conflict between male polygamy and female monogamy: The case of the Pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *The American Naturalist*, 117(5), 738–753. <https://doi.org/10.1086/283756>
- Alatalo, R. V., Glynn, C., & Lundberg, A. (1990). Singing rate and female attraction in the Pied flycatcher: An experiment. *Animal Behaviour*, 39(3), 601–603.
[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80430-0](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80430-0)

- Alatalo, R. V., Lundberg, A., & Glynn, C. (1986). Female Pied flycatchers choose territory quality and not male characteristics. *Nature*, 323(6084), 152–153. <https://doi.org/10.1038/323152a0>
- Alatalo, R. V., Lundberg, A., & Ståhlbrandt, K. (1984). Female mate choice in the Pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 14(4), 253–261. <https://doi.org/10.1007/BF00299496>
- Alatalo, R. V., Lundberg, A., & Sundberg, J. (1990). Can female preference explain sexual dichromatism in the Pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*? *Animal Behaviour*, 39(2), 244–252. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80868-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80868-1)
- Alatalo, R. V., Lundberg, A., & Ulfstrand, S. (1985). Habitat selection in the Pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Cody, New York: Academic Press*, 59–83.
- Ardia, D. R., Pérez, J. H., & Clotfelter, E. D. (2006). Nest box orientation affects internal temperature and nest site selection by Tree swallows. *Journal of Field Ornithology*, 77(3), 339–344. <https://doi.org/10.1111/j.1557-9263.2006.00064.x>
- Askenmo, C. E. H. (1984). Polygyny and nest site selection in the Pied flycatcher. *Animal Behaviour*, 32(4), 972–980. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(84\)80209-2](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(84)80209-2)
- Beamesderfer, E. R., Arain, M. A., Khomik, M., Brodeur, J. J., & Burns, B. M. (2020). Response of carbon and water fluxes to meteorological and phenological variability in two eastern North American forests of similar age but contrasting species composition – A multiyear comparison. *Biogeosciences*, 17(13), 3563–3587. <https://doi.org/10.5194/bg-17-3563-2020>
- Begon, M., & Townsend, C. R. (2020). *Ecology: From individuals to ecosystems* (5. p.).
- Benson, T. J., & Bednarz, J. C. (2010). Relationships among survival, body condition, and habitat of breeding Swainson’s warblers—Relaciones entre supervivencia, condición

- corporal y hábitat de individuos reproductivos de *Limnothlypis Swainsonii*. *The Condor*, *112*(1), 138–148. <https://doi.org/10.1525/cond.2010.080089>
- Bókony, V., Garamszegi, L. Z., Hirschenhauser, K., & Liker, A. (2008). Testosterone and melanin-based black plumage coloration: A comparative study. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *62*(8), 1229–1238. <https://doi.org/10.1007/s00265-008-0551-2>
- Bolhuis, J. J., & Giraldeau, L.-A. (2010). *Animal Behaviour*. SAGE Publications.
- Bonan, G. (2015). *Ecological climatology: Concepts and applications* (3. p.). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107339200>
- Both, C., Artemyev, A. V., Blaauw, B., Cowie, R. J., Dekhuijzen, A. J., Eeva, T., Enemar, A., Gustafsson, L., Ivankina, E. V., Järvinen, A., Metcalfe, N. B., Nyholm, N. E. I., Potti, J., Ravussin, P.-A., Sanz, J. J., Silverin, B., Slater, F. M., Sokolov, L. V., Török, J., ... Visser, M. E. (2004). Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *271*(1549), 1657–1662. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2770>
- Both, C., Bouwhuis, S., Lessells, C. M., & Visser, M. E. (2006). Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature*, *441*(7089), 81–83. <https://doi.org/10.1038/nature04539>
- Both, C., & Visser, M. E. (2001). Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature*, *411*(6835), 296–298. <https://doi.org/10.1038/35077063>
- Bujan, J., Bertelsmeier, C., & Ješovnik, A. (2024). Insects in temperate urban parks face stronger selection pressure from the cold than the heat. *Ecology and Evolution*, *14*(8), e11335.
- Burger, C., Belskii, E., Eeva, T., Laaksonen, T., Mägi, M., Mänd, R., Qvarnström, A., Slagsvold, T., Veen, T., Visser, M. E., Wiebe, K. L., Wiley, C., Wright, J., & Both, C.

- (2012). Climate change, breeding date and nestling diet: How temperature differentially affects seasonal changes in pied flycatcher diet depending on habitat variation. *Journal of Animal Ecology*, 81(4), 926–936. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.01968.x>
- Burt, E. H., & Ichida, J. M. (2004). *Gloger's rule, feather-degrading bacteria, and color variation among Song sparrows*. *The Condor: Ornithological Applications*, (106), 681–686. <https://doi.org/10.1093/condor/106.3.681>
- Camacho, C., Canal, D., & Potti, J. (2013). Nonrandom dispersal drives phenotypic divergence within a bird population. *Ecology and Evolution*, 3(14), 4841–4848. <https://doi.org/10.1002/ece3.563>
- Chang, C.-T., Chiang, J.-M., & Huang, C.-Y. (2025). Delineating forest canopy phenology: Insights from long-term phenocam observations in North America. *Remote Sensing*, 17(16), 2893. <https://doi.org/10.3390/rs17162893>
- Ciolete, T., Cunha, F. C. R., & Lopes, L. E. (2024). Sex, age and morphometric traits correlate with arrival date of a tropical songbird, the lined seedeater *Sporophila lineola*, at its breeding grounds. *Ardeola*, 72(1), 33–48. <https://doi.org/10.13157/arla.72.1.2025.ra3>
- Clark, R. G., & Shutler, D. (1999). Avian habitat selection: Pattern from process in nest-site use by ducks? *Ecology*, 80(1), 272–287. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080%255B0272:AHSPFP%255D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080%255B0272:AHSPFP%255D2.0.CO;2)
- Cody, M. L. (1985). *Habitat selection in birds*. Academic Press.
- Coppack, T., & Both, C. (2002). Predicting life-cycle adaptation of migratory birds to global climate change. *Ardea*, 38–90, 369–378. <https://doi.org/10.5253/arde.v90i3.p369>
- Dale, S., & Slagsvold, T. (1990). Random settlement of female Pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*: Significance of male territory size. *Animal Behaviour*, 39(2), 231–243. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80867-X](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80867-X)

- Dale, S., & Slagsvold, T. (1996). Mate choice on multiple cues, decision rules and sampling strategies in female Pied flycatchers. *Behaviour*, 133(11–12), 903–944. <https://doi.org/10.1163/156853996X00305>
- Dallimer, M., Tang, Z., Gaston, K. J., & Davies, Z. G. (2016). The extent of shifts in vegetation phenology between rural and urban areas within a human-dominated region. *Ecology and Evolution*, (6(7)), 1942–1953.
- Davis, J., & Stamps, J. (2004). The effect of natal experience on habitat preferences. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(8), 411–416. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.04.006>
- De Frenne, P., Zellweger, F., Rodríguez-Sánchez, F., Scheffers, B. R., Hylander, K., Luoto, M., Vellend, M., Verheyen, K., & Lenoir, J. (2019). Global buffering of temperatures under forest canopies. *Nature Ecology & Evolution*, 3(5), 744–749. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0842-1>
- Doligez, B., Danchin, E., & Clobert, J. (2002). Public information and breeding habitat selection in a wild bird population. *Science*, 297(5584), 1168–1170. <https://doi.org/10.1126/science.1072838>
- Doligez, B., Pärt, T., Danchin, E., Clobert, J., & Gustafsson, L. (2004). Availability and use of public information and conspecific density for settlement decisions in the Collared flycatcher. *Journal of Animal Ecology*, 73(1), 75–87. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2004.00782.x>
- Dreiss, A. N., Antoniazza, S., Burri, R., Fumagalli, L., Sonnay, C., Frey, C., Goudet, J., & Roulin, A. (2012). Local adaptation and matching habitat choice in female Barn owls with respect to melanic coloration. *Journal of Evolutionary Biology*, 25(1), 103–114. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02407.x>
- Drost, R. (1936). Über das Brutkleid männlicher Trauer-fliegenfänger, *Muscicapa hypoleuca*. *Der*, (7), 179–186.

- Ducrest, A., Keller, L., & Roulin, A. (2008). Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(9), 502–510. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.06.001>
- Eeva, T., Veistola, S., & Lehikoinen, E. (2000). Timing of breeding in subarctic passerines in relation to food availability. *Canadian Journal of Zoology*, 78(1), 67–78. <https://doi.org/10.1139/z99-182>
- Ellenberg, H. (1988). *Vegetation Ecology of Central Europe*. Cambridge University Press.
- Eriksson, D., & Wallin, L. (1986). Male bird song attracts females? A field experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19(4), 297–299. <https://doi.org/10.1007/BF00300645>
- Finch, J., Valdes, I., & Havens, K. (2025). Latitudinal variation in phenology and reproduction among seed sources of *Asclepias syriaca* L. (Common milkweed). *The Great Lakes Botanist*, 63(3–4). <https://doi.org/10.3998/glbob.7730>
- Fontaine, J. J., & Martin, T. E. (2006). Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. *Ecology Letters*, 9(4), 428–434. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00892.x>
- Forrest, J. R. (2016). Complex responses of insect phenology to climate change. *Current Opinion in Insect Science, Global change biology * Molecular physiology*, 17, 49–54. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2016.07.002>
- Forrester, D. I., Ammer, C., Annighöfer, P. J., Barbeito, I., Bielak, K., Bravo-Oviedo, A., Coll, L., Del Río, M., Drössler, L., Heym, M., Hurt, V., Löf, M., Den Ouden, J., Pach, M., Pereira, M. G., Plaga, B. N. E., Ponette, Q., Skrzyszewski, J., Sterba, H., ... Pretzsch, H. (2018). Effects of crown architecture and stand structure on light absorption in mixed and monospecific *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* forests along a productivity and

- climate gradient through Europe. *Journal of Ecology*, 106(2), 746–760.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12803>
- Forsman, A., Ringblom, K., Civantos, E., & Ahnesjö, J. (2002). Coevolution of color pattern and thermoregulatory behavior in polymorphic Pygmy grasshoppers *Tetrix undulata*. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 56(2), 349–360.
<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb01345.x>
- Fretwell, S. D. (1972). *Populations in a seasonal environment*. Princeton University Press.
<https://doi.org/10.2307/j.ctvx5wbqt>
- Galván, I., Bijlsma, R. G., Negro, J. J., Jarén, M., & Garrido-Fernández, J. (2010). Environmental constraints for plumage melanization in the Northern goshawk *Accipiter gentilis*. *Journal of Avian Biology*, 41(5), 523–531. <https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2010.04998.x>
- Garant, D., Kruuk, L. E. B., Wilkin, T. A., McCleery, R. H., & Sheldon, B. C. (2005). Evolution driven by differential dispersal within a wild bird population. *Nature*, 433(7021), 60–65. <https://doi.org/10.1038/nature03051>
- Geiger, R., Aron, R. H., & Todhunter, P. (1995). *The Climate Near the Ground* (5. p.). Vieweg, Teubner Verlag. <https://doi.org/10.1007/978-3-322-86582-3>
- Gezelius, L., Grahn, M., Källander, H., & Karlsson, J. (1984). Habitat-related differences in clutch size of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Annales Zoologici Fennici*, (21(3)), 209–212.
- Glas, P. (1960). Factors governing density in the Chaffinch (*Fringilla coelebs*) in different types of wood. *Archives Néerlandaises de Zoologie*, 13(3), 466–473.
<https://doi.org/10.1163/036551660X00099>

- Gloger, C. W. L. (1833). *Das Abändern der Vögel durch Einfluß des Klima's: Nach zoologischen, zunächst von den europäischen Land vögeln entnommenen Beobachtungen dargestellt*. Schulz.
- Gottlander, K. (1987). Variation in the song rate of the male Pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*: Causes and consequences. *Animal Behaviour*, 35(4), 1037–1043. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(87\)80160-4](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(87)80160-4)
- Grames, E. M., Montgomery, G. A., Youngflesh, C., Tingley, M. W., & Elphick, C. S. (2023). The effect of insect food availability on songbird reproductive success and chick body condition: Evidence from a systematic review and meta-analysis. *Ecology Letters*, *Ecology Letters*, 26(4), 658–673. <https://doi.org/10.1111/ele.14178>
- Grimmond, C. S. B., Robeson, S. M., & Schoof, J. T. (2000). Spatial variability of micro-climatic conditions within a mid-latitude deciduous forest. *Climate Research*, 15, 137–149. <https://doi.org/10.3354/cr015137>
- Harriman, V. B., Dawson, R. D., Bortolotti, L. E., & Clark, R. G. (2017). Seasonal patterns in reproductive success of temperate-breeding birds: Experimental tests of the date and quality hypotheses. *Ecology and Evolution*, 7(7), 2122–2132. <https://doi.org/10.1002/ece3.2815>
- Helbig, N., Moeser, D., Teich, M., Vincent, L., Lejeune, Y., Sicart, J.-E., & Monnet, J.-M. (2020). Snow processes in mountain forests: Interception modeling for coarse-scale applications. *Hydrology and Earth System Sciences*, 24(5), 2545–2560. <https://doi.org/10.5194/hess-24-2545-2020>
- Herron, J., & Freeman, S. (2015). *Evolutionary Analysis, Global Edition* (5. p.). Pearson Education Limited.

- Hotanen, J.-P., Nousiainen, H., Mäkipää, R., Reinikainen, A., & Tonteri, T. (2008). *Metsätyypit—Opas kasvupaikkojen luokitteluun*. Metsäkustannus. <https://jukuri.luke.fi/handle/11111/64365>
- Ikonen, T., Ikonen, T., Näsi, M., & Tetri, V. (Toim.). (2005). *Metsätaito-opas*. Metsäkustannus.
- Ilić, T., Kuzmanović, N., Vukojičić, S., & Lakušić, D. (2022). Phylogeographic characteristics of montane coniferous forests of the central Balkan Peninsula (SE Europe). *Plants*, *11*(23), 3194. <https://doi.org/10.3390/plants11233194>
- [Ilmatieteenlaitos](https://www.ilmatieteenlaitos.fi/tiedote/j1oBOiReCN7ATnWuIaZNe) <https://www.ilmatieteenlaitos.fi/tiedote/j1oBOiReCN7ATnWuIaZNe>
21/01/2026
- Ilyina, T. A., & Ivankina, E. V. (2001). Seasonal variation of singing activity and relative effect of the advertising behaviour of males with different plumage colour in the Pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Acta Ornithologica*, *36*(1), 85–89. <https://doi.org/10.3161/068.036.0104>
- [ImageJ 1.53t](https://imagej.nih.gov/ij/developer/index.html) <https://imagej.nih.gov/ij/developer/index.html> 22/1/2026
- Ivankina, E. V., Ilyina, T. A., & Kerimov, A. B. (1995). The male plumage variability and the strategy of attracting a female: The estimation of the advertising behaviour's spatial organization in brightly and cryptically coloured Pied flycatcher males (*Ficedula hypoleuca*, *Passeriformes; Aves*). *SciSpace - Paper*, *56*(6), 762–775.
- Johnson, M. D. (2007). Measuring habitat quality: A review. *The Condor: Ornithological Applications*, *109*(3), 489–504. <https://doi.org/10.1093/condor/109.3.489>
- Järvi, T., Røskaft, E., Bakken, M., & Zumsteg, B. (1987). Evolution of variation in male secondary sexual characteristics: A test of eight hypotheses applied to Pied flycatchers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *20*(3), 161–169. <https://doi.org/10.1007/BF00299729>

- Järvistö, P. E., Calhim, S., Schuett, W., Velmala, W., & Laaksonen, T. (2015). Foster, but not genetic, father plumage coloration has a temperature-dependent effect on offspring quality. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *69*(2), 335–346. <https://doi.org/10.1007/s00265-014-1846-0>
- Kamilar, J. M., & Bradley, B. J. (2011). Interspecific variation in primate coat colour supports Gloger's rule: Primate coloration supports Gloger's rule. *Journal of Biogeography*, *38*(12), 2270–2277. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02587.x>
- Kim, H., McComb, B. C., Frey, S. J. K., Bell, D. M., & Betts, M. G. (2022). Forest microclimate and composition mediate long-term trends of breeding bird populations. *Global Change Biology*, *28*(21), 6180–6193. <https://doi.org/10.1111/gcb.16353>
- Laaksonen, T., Sirkiä, P. M., Calhim, S., Brommer, J. E., Leskinen, P. K., Primmer, C. R., Adamík, P., Artemyev, A. V., Belskii, E., Both, C., Bureš, S., Burgess, M. D., Doligez, B., Forsman, J. T., Grinkov, V., Hoffmann, U., Ivankina, E., Král, M., Krams, I., ... Sokolov, L. (2015). Sympatric divergence and clinal variation in multiple coloration traits of *Ficedula* flycatchers. *Journal of Evolutionary Biology*, *Journal of Evolutionary Biology*, *28*(4), 779–790. <https://doi.org/10.1111/jeb.12604>
- Lack, D. L. (1968). *Ecological adaptations for breeding in birds*. London: Methuen. <http://archive.org/details/ecologicaladapta0000lack>
- Lang, W., Zhang, Y., Li, X., Meng, F., Liu, Q., Wang, K., Xu, H., Chen, A., Peñuelas, J., Janssens, I. A., & Piao, S. (2025). Phenological divergence between plants and animals under climate change. *Nature Ecology & Evolution*, *9*(2), 261–272. <https://doi.org/10.1038/s41559-024-02597-0>
- Lloyd, J. D., & Martin, T. E. (2004). Nest-site preference and maternal effects on offspring growth. *Behavioral Ecology*, *15*(5), 816–823.
- Lundberg, A., & Alatalo, R. V. (1992). *The Pied flycatcher*. T. & A.D. Poyser.

- Lundberg, A., Alatalo, R. V., Carlson, A., & Ulfstrand, S. (1981). Biometry, habitat distribution and breeding success in the Pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scandinavica*, *12*(1), 68–79. <https://doi.org/10.2307/3675907>
- Macarthur, R. H., & Wilson, E. O. (1967). *The Theory of Island Biogeography* (REV-Revised). Princeton University Press. <https://www.jstor.org/stable/j.ctt19cc1t2>
- Martin, T. E. (1987). Food as a limit on breeding birds: A life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *18*, 453–487.
- Martin, T. E. (1998). Are microhabitat preferences of coexisting species under selection and adaptive? *Ecology*, *79*(2), 656–670. <https://doi.org/10.2307/176961>
- Marzluff, J. M. (1988). Do pinyon jays alter nest placement based on prior experience? *Animal Behaviour*, *36*(1), 1–10. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(88\)80244-6](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(88)80244-6)
- Mata, L., Threlfall, C. G., Williams, N. S. G., Hahs, A. K., Malipatil, M., Stork, N. E., & Livesley, S. J. (2017). Conserving herbivorous and predatory insects in urban green spaces. *Scientific Reports*, *7*(1), 40970. <https://doi.org/10.1038/srep40970>
- Moeser, D. C., Sexstone, G., & Kurzweil, J. (2024). *Modeling forest snow using relative canopy structure metrics*. *Publisher of Open Access Journals*, (16), 1398.
- Nadolski, J., Marciniak, B., Loga, B., Michalski, M., & Bańbura, J. (2021). Long-term variation in the timing and height of annual peak abundance of caterpillars in tree canopies: Some effects on a breeding songbird. *Ecological Indicators*, *121*, 107120. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107120>
- Newton, I. (2007). *Weather-related mass-mortality events in migrants*. *Ibis*, *149*, 453–467.
- Nolan, V., & Ketterson, E. D. (1996). *Current Ornithology*. Springer Nature Link.
- Ojasalo, A., Lindqvist, H., Willberg, E., Toivonen, T., & Maeda, E. E. (2025). Vegetation phenology along urban-rural gradients across European capital cities. *Urban Forestry & Urban Greening*, *112*, 129004. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2025.129004>

- Palacios-Vargas, J. G., Castaño-Meneses, G., Gómez-Anaya, J. A., Martínez-Yrizar, A., Mejía-Recamier, B. E., & Martínez-Sánchez, J. (2007). Litter and soil arthropods diversity and density in a tropical dry forest ecosystem in Western Mexico. *Biodiversity and Conservation*, *16*(13), 3703–3717. <https://doi.org/10.1007/s10531-006-9109-7>
- Panchen, Z. A., Primack, R. B., Nordt, B., Ellwood, E. R., Stevens, A.-D., Renner, S. S., Willis, C. G., Fahey, R., Whittemore, A., Du, Y., & Davis, C. C. (2014). Leaf out times of temperate woody plants are related to phylogeny, deciduousness, growth habit and wood anatomy. *New Phytologist*, *203*(4), 1208–1219. <https://doi.org/10.1111/nph.12892>
- Parmesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, *421*(6918), 37–42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>
- Perot, T., Saudreau, M., Korboulewsky, N., Mårell, A., & Balandier, P. (2025). Capacity of a forest to buffer temperature: Does canopy tree species matter? *Agricultural and Forest Meteorology*, *371*, 110646. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2025.110646>
- Petersson, L., Nilsson, S., Holmström, E., Lindbladh, M., & Felton, A. (2021). Forest floor bryophyte and lichen diversity in Scots pine and Norway spruce production forests. *Forest Ecology and Management*, *493*, 119210. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119210>
- Pitt, M. D., Alhowiti, N. S. S., Branston, C. J., Carlon, E., Boonekamp, J. J., Dominoni, D. M., & Capilla-Lasheras, P. (2025). Environmental constraints can explain clutch size differences between urban and forest Blue tits: Insights from an egg removal experiment. *Journal of Animal Ecology*, *94*(3), 368–378. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.14171>

Pommerening, A., & Sánchez Meador, A. J. (2018). Tamm review: Tree interactions between myth and reality. *Forest Ecology and Management*, 424, 164–176. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.04.051>

[R car, 3.1–3](https://cran.r-project.org/web/packages/car/index.html) <https://cran.r-project.org/web/packages/car/index.html> 15/12/2025

[R emmeans, 2.0.0](https://cran.r-project.org/web/packages/emmeans/index.html) <https://cran.r-project.org/web/packages/emmeans/index.html> 15/12/2025

[R lme4, 1.1–35.1](https://cran.r-project.org/web/packages/lme4/news.html#:~:text=the%20Matrix%20package,-,BUG%20FIXES,message%2C%20directing%20the%20user%20to%20) <https://cran.r-project.org/web/packages/lme4/news.html#:~:text=the%20Matrix%20package,-,BUG%20FIXES,message%2C%20directing%20the%20user%20to%20> 15/12/2025

Renner, S. S., & Zohner, C. M. (2018). Climate change and phenological mismatch in trophic interactions among plants, insects, and vertebrates. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 49, 165–182. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110617-062535>

[Relaskooppi](https://www.puuntuottaja.com/puustontilavuuden-maarittaminen-relaskoopin-jakepin-avulla/) <https://www.puuntuottaja.com/puustontilavuuden-maarittaminen-relaskoopin-jakepin-avulla/> 17/12/2025

Roulin, A. (2014). Melanin-based colour polymorphism responding to climate change. *Global Change Biology*, 20(11), 3344–3350. <https://doi.org/10.1111/gcb.12594>

Røskoft, E., Järvi, T., Bakken, M., Bech, C., & Reinertsen, R. E. (1986). The relationship between social status and resting metabolic rate in Great tits (*Parus major*) and Pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*). *Animal Behaviour*, 34(3), 838–842. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(86\)80069-0](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(86)80069-0)

Saltonstall, K., van Breugel, M., Navia, W., Castillo, H., & Hall, J. S. (2025). Soil microbial communities in dry and moist tropical forests exhibit distinct shifts in community composition but not diversity with succession. *Microbiology Spectrum*, 13(3), e01931-24. <https://doi.org/10.1128/spectrum.01931-24>

- Sanz, J. J. (1995). Environmental restriction on reproduction in the Pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ardea*, (83), 421–430.
- Sanz, J. J. (1997). Geographic variation in breeding parameters of the Pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ibis*, 139(1), 107–114. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1997.tb04509.x>
- Schueller, S. K., Li, Z., Bliss, Z., Roake, R., & Weiler, B. (2023). *How informed design can make a difference: Supporting insect pollinators in cities. Publisher of Open Access Journals*, 2023(12), 1289.
- Schöll, E. M., Ohm, J., Hoffmann, K. F., & Hille, S. M. (2016). Caterpillar biomass depends on temperature and precipitation, but does not affect bird reproduction. *Acta Oecologica*, 74, 28–36. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2016.06.004>
- Siikamäki, P. (1995). Habitat quality and reproductive traits in the Pied flycatcher: An experiment. *Ecology*, 76(1), 308–312. <https://doi.org/10.2307/1940652>
- Silverin, B. (1998). Territorial behaviour and hormones of Pied flycatchers in optimal and suboptimal habitats. *Animal Behaviour*, 56(4), 811–818. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0823>
- Silverin, B., & Wingfield, J. C. (1982). Patterns of breeding behaviour and plasma levels of hormones in a free-living population of Pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. *Journal of Zoology*, 198(1), 117–129. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1982.tb02064.x>
- Singaravelan, N., Raz, S., Tzur, S., Belifante, S., Pavlicek, T., Beiles, A., Ito, S., Wakamatsu, K., & Nevo, E. (2013). Adaptation of pelage color and pigment variations in israeli subterranean Blind mole rats, *Spalax ehrenbergi*. *PLoS ONE*, 8(7), e69346. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0069346>
- Sirkiä, P. M., & Qvarnström, A. (2021). Adaptive coloration in Pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*)—The devil is in the detail. *Ecology and Evolution*, 11(4), 1501–1525. <https://doi.org/10.1002/ece3.7048>

- Sirkiä, P. M., Virolainen, M., & Laaksonen, T. (2010). Melanin coloration has temperature-dependent effects on breeding performance that may maintain phenotypic variation in a passerine bird. *Journal of Evolutionary Biology*, 23(11), 2385–2396. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02100.x>
- Sirkiä, P. M., Virolainen, M., Lehikoinen, E., & Laaksonen, T. (2013). Fluctuating selection and immigration as determinants of the phenotypic composition of a population. *Oecologia*, 173(1), 305–317. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2593-z>
- Slagsvold, T. (1986a). Asynchronous versus synchronous hatching in birds: Experiments with the Pied flycatcher. *The Journal of Animal Ecology*, 55(3), 1115. <https://doi.org/10.2307/4437>
- Slagsvold, T. (1986b). Nest site settlement by the Pied flycatcher: Does the female choose her mate for the quality of his house or himself? *Ornis Scandinavica*, 17(3), 210–220. <https://doi.org/10.2307/3676829>
- Slagsvold, T., & Lifjeld, J. T. (1988). Plumage colour and sexual selection in the Pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour*, 36(2), 395–407. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(88\)80010-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(88)80010-1)
- Slagsvold, T., & Lifjeld, J. T. (1990). Return rates of male Pied flycatchers: An experimental study manipulating breeding success. *Population Biology of Passerine Birds*, 24, 441–452. https://doi.org/10.1007/978-3-642-75110-3_37
- Smith, K. W., Smith, L., Charman, E., Briggs, K., Burgess, M., Dennis, C., Harding, M., Isherwood, C., Isherwood, I., & Mallord, J. (2011). Large-scale variation in the temporal patterns of the frass fall of defoliating caterpillars in Oak woodlands in Britain: Implications for nesting woodland birds. *Bird Study*, 58(4), 506–511. <https://doi.org/10.1080/00063657.2011.616186>
- Svensson, L. (1992). *Identification guide to European passerines* (4. p.). Cornell University.

- Sweeney, C. J., Butler, F., & Wingler, A. (2024). Comparison of the timing of spring phenological events between phenological garden trees and wild populations. *Journal of Plant Ecology*, *17*(2), rtae008. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtae008>
- Thompson, C. F. (Toim.). (2010). *Current Ornithology Volume 17*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-6421-2>
- Tong, Y., Xu, F., Blank, D., & Yang, W. (2021). Water, food availability, and anthropogenic influence determine the nesting-site selection of a desert-dwelling bird, Xinjiang Ground-jay (*Podoces biddulphi*). *Sustainability*, *13*(11), 5838. <https://doi.org/10.3390/su13115838>
- Veen, T., Sheldon, B. C., Weissing, F. J., Visser, M. E., Qvarnström, A., & Saetre, G.-P. (2010). Temporal differences in food abundance promote coexistence between two congeneric passerines. *Oecologia*, *162*(4), 873–884. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1544-1>
- Velmala, W., Helle, S., Ahola, M. P., Klaassen, M., Lehikoinen, E., Rainio, K., Sirkiä, P. M., & Laaksonen, T. (2015). Natural selection for earlier male arrival to breeding grounds through direct and indirect effects in a migratory songbird. *Ecology and Evolution*, *5*(6), 1205–1213. <https://doi.org/10.1002/ece3.1423>
- 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>
- Von Arx, G., Dobbertin, M., & Rebetez, M. (2012). Spatio-temporal effects of forest canopy on understory microclimate in a long-term experiment in Switzerland. *Agricultural and Forest Meteorology*, *166–167*, 144–155. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.07.018>
- Webb, D. R. (1987). Thermal tolerance of avian embryos: A review. *The Condor*, *89*(4), 874–898. <https://doi.org/10.2307/1368537>

- Wingfield, J. C., Ball, G. F., Dufty, A. M., Hegner, R. E., & Ramenofsky, M. (1987). Testosterone and aggression in birds. *American Scientist*, 75(6), 602–608.
- Wingfield, J. C., Hegner, R. E., Dufty, A. M., & Ball, G. F. (1990). The "challenge hypothesis": Theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies. *The American Naturalist*, 136(6), 829–846.
- Wolf, B. O., & Walsberg, G. E. (2000). *The role of the plumage in heat transfer processes of birds. American Zoologist*, (40), 575–584.
- Wolf, C., Bell, D. M., Kim, H., Nelson, M. P., Schulze, M., & Betts, M. G. (2021). Temporal consistency of undercanopy thermal refugia in old-growth forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 307, 108520. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2021.108520>
- Zellweger, F., De Frenne, P., Lenoir, J., Vangansbeke, P., Verheyen, K., Bernhardt-Römermann, M., Baeten, L., Hédli, R., Berki, I., Brunet, J., Van Calster, H., Chudomelová, M., Decocq, G., Dirnböck, T., Durak, T., Heinken, T., Jaroszewicz, B., Kopecký, M., Máliš, F., ... Coomes, D. (2020). Forest microclimate dynamics drive plant responses to warming. *Science*, 368(6492), 772–775. <https://doi.org/10.1126/science.aba6880>