



**TURUN
YLIOPISTO**

Matemaattis-luonnontieteellinen
tiedekunta

Kirjosiepponaaraiden (*Ficedula hypoleuca*) kunnan kehitys asynkronisesti kuoriutuvissa pesissä

Siiri Pöllänen

Biologia
LuK-tutkielma
Laajuus: 8 op

11.4.2026

Turku

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

LuK-tutkielma

Pääaine: Biologia

Tekijä: Siiri Pöllänen

Otsikko: Kirjosiepponaaraiden (*Ficedula hypoleuca*) kunnan kehitys asynkronisesti kuoriutuvissa pesissä

Ohjaajat: Tiia Kärkkäinen, Toni Laaksonen

Sivumäärä: 17 sivua + liitteet 1 sivu

Päivämäärä: 11.4.2026

Linnunpoikasten asynkroninen kuoriutuminen on yksi yleinen lisääntymisstrategia linnuilla, jotka hoitavat poikasiaan kuoriutumisen jälkeen. Siinä linnunpoikaset kuoriutuvat viiveellä toisistaan, esimerkiksi päivän välein. Asynkroniselle kuoriutumiselle vastakkainen haudontastrategia on synkroninen kuoriutuminen, jossa poikaset kuoriutuvat suunnilleen saman päivän aikana. Asynkroninen kuoriutuminen johtuu usein naaraan valinnasta aloittaa hautominen ennen kuin se on muninut kaikki munat. Asynkroninen kuoriutuminen voi tietyissä olosuhteissa johtaa viimeisten poikasten kuolemaan, ja haudontastrategian käyttämisen syistä onkin esitetty useita eri hypoteeseja. Seksuaalikonfliktihypoteesissa, jota on tutkittu muun muassa kirjosiepoilla (*Ficedula hypoleuca*), asynkronian on esitetty hyödyttävän naarasta. Naaras voi asynkronian valitsemalla mahdollisesti säästää omia resurssejaan, jotka muuten menisivät poikasten ruokintaan. Asynkronisesti kuoriutuvassa pesässä poikasruokinta kestää pidempään ja kirjosieppokoiras aloittaa poikasruokinnan, kun naaras vielä hautoo viimeisiä munia. Tällöin koiras myös panostaa ruokintaan pidempään. Naaraan hyödyksi on ehdotettu myös koiraan kontrolloimista tällä keinoin, jotta koiras ei kerkeäisi hankkimaan itselleen muita naaraita. Käytin tutkielmassani tutkimuslajina kirjosieppoa ja tutkimus toteutettiin pesäseurannalla. Lajin koiraiden värityksellä sekä ilman lämpötilalla on todettu olevan vaikutusta koiraiden ruokkimiskäyttäytymiseen. Tutkielmani tarkoitus oli selvittää, miten kirjosiepponaaraan valitsema haudontastrategia ja kumppanin väritys vaikuttavat naaraan poikasruokinnan aikaiseen kunnanmuutokseen. Lisäksi tutkin ilman lämpötilan vaikutusta tähän. Naaraan kunto määritettiin siipimitan ja painon avulla munimisen jälkeen sekä uudestaan poikasten ollessa kymmenen päivän ikäisiä. Kunkin pesän koiraista määritettiin värityksen tummuus ja asynkronisen kuoriutumisen aste laskettiin kolmen päivän ikäisten poikasten siipimitoista. Asynkronialla ja koiraan värityksellä ei havaittu yhdysvaikutusta naaraan poikasruokinnan aikaiseen kuntoon. Asynkronialla oli kuitenkin negatiivinen vaikutus naaraan kuntoon lämpimimmässä sääluokassa. Tutkielman aineistonkeruukaudenä pesimäkausi oli erityisen suotuisa; poikasruokinnan aikainen ilman keskilämpötilojen vaihtelu oli vähäistä sekä poikasten pesästälähtöprosentti suuri. Hyvät olosuhteet saattoivat siis tasapainottaa naaraiden haudontastrategian valinnan seurauksia. Asynkronian negatiivinen vaikutus naaraan kuntoon lämpimimmässä lämpötilaluokassa saattoi johtua koiraan ruokintapanoksen jakautumisesta usealle pesyeelle.

Avainsanat: kirjosieppo, asynkroninen kuoriutuminen, seksuaalikonflikti, hautomisstrategia, koiraan väritys, lämpötila

Sisällys

| | |
|---|----|
| 1 Johdanto..... | 1 |
| 2 Aineisto ja menetelmät | 3 |
| 2.1 Tutkimuslaji..... | 3 |
| 2.2 Pesäseuranta | 4 |
| 2.3 Aineisto | 6 |
| 2.4 Tilastomenetelmät | 7 |
| 3 Tulokset..... | 8 |
| 4 Pohdinta | 11 |
| Kiitokset | 15 |
| Lähteet..... | 15 |
| Liitteet | 18 |
| Liite 1. Lämpötilaluokka-aineiston tulokset | 18 |

1 Johdanto

Lisääntyminen on välttämätöntä, ja sen yhteydessä lajiyksilöt joutuvat tekemään resurssien allokointiin liittyviä päätöksiä esimerkiksi oman ja jälkeläisen selviytymisen suhteen (Stearns 1998). Linnut ovat eräs tutkituimmista eliöryhmistä, mutta niiden lisääntymiseen liittyviä valintoja tunnetaan yhä huonosti (Węgrzyn ym. 2023). Lintuvanhemmat tekevät monia pesintään liittyviä valintoja ja päätökset vaikuttavat niiden lisääntymismenestykseen, mutta myös omaan kuntoon. Valintoihin vaikuttavat olennaisesti vallitsevat ympäristöolosuhteet, pesyeen munaluku sekä pesimäkauden vaihe. Linnunpoikasten asynkroninen kuoriutuminen on yksi mahdollinen lisääntymiseen liittyvä strategia, jota ei esiinny kaikilla lintulajeilla. Jos emo alkaa hautoa jo ennen kuin se on lopettanut munimisen, kuoriutuvat poikaset asynkronisesti, esimerkiksi eri päivinä (Magrath 1990). Linnunpoikasten kuoriutuminen on synkronista, kun ne kuoriutuvat suunnilleen saman päivän aikana (Magrath 1990). Näin tapahtuu, mikäli emo on alkanut hautoa muniaan vasta sitten, kun se on saanut munimisensa päätökseen. Linnunpoikasten kuoriutuminen asynkronisesti on yleistä sellaisilla lintulajeilla, jotka hoitavat poikasiaan kuoriutumisen jälkeen (Węgrzyn ym. 2023).

Asynkroninen kuoriutuminen voi johtaa viimeisenä kuoriutuvien poikasten kuolemaan tai huonompaan lentopoikasten eli pesästä lähtevien poikasten selviytymiseen (Węgrzyn ym. 2023). Tämän takia haudontastrategiaa on kyseenalaistettu, ja siitä on kehitetty paljon hypoteeseja, joista joitakin on tutkittu enemmän kuin toisia. Esimerkkinä tutkituista hypoteeseista on *Brood reduction* –hypoteesi (Lack 1947, 1968), joka sopii vaihteleviin ympäristöolosuhteisiin. Hypoteesin ideana on, että ravinnon saatavuuden ollessa vaihteleva lintuvanhempien on järkevää tuottaa asynkroninen pesye, koska viimeisinä kuoriutuvat poikaset ovat pienempiä ja saattavat kuolla, jolloin jäljelle jäävien poikasten selviytyminen on todennäköisempää. Järkevämpää tämä on siksi, että synkronisesti kuoriutuneessa pesässä saman ikäisten ja kokoisten sisarusten välinen kilpailu voi aiheuttaa vanhemmille vieläkin huonomman lisääntymismenestyksen, mikäli useampia poikasia menehtyy. Olosuhteissa, joissa ravinto voi olla vähissä, näistä kahdesta vaihtoehdosta asynkroniseen pesään tarvitsee siis käyttää vähemmän energiaa. *Brood reduction* –hypoteesia on testattu useissa tutkimuksissa, mutta tulokset ovat olleet vaihtelevia (Węgrzyn ym. 2023).

Węgrzyn ym. (2023) esittelevät katsausartikkelissaan myös seksuaalikonfliktin hypoteesin, jota ei ole tutkittu yhtä paljon. Seksuaalikonfliktin teoriaan kuuluu ilmiö, missä eliöt vähentävät

omaa panostaan poikasten hoitoon kumppaninsa kustannuksella (Trivers 1972). Asynkronisen kuoriutumisen seksuaalikonfliktihypoteesi perustuu Slagsvoldin ja Lifjeldin (1989a) tutkimukseen kirjosielloilla (*Ficedula hypoleuca* Pallas), jossa havaittiin asynkronisten pesien naaraiden olevan painavampia eli paremmassa kunnossa pesinnän lopuksi kuin synkronisten pesien naaraat. Tutkimuksessa kuitenkin mitattiin naaraiden painot vain pesinnän lopuksi, jolloin naaraan mahdollinen painonmuutos poikasista huolehtimisen aikana jää epäselväksi. Julkaisussaan Slagsvold ja Lifjeld (1989a) kuitenkin esittävät, että naaras päättää asynkroniasta aloittaessaan hautomisen ja että naaras voi hyötyä siitä monin eri tavoin. Haudonta-aika pitenee ja koiras aloittaa poikasten ruokkimisen naaraan vielä hautoessa viimeisiä munia. Tällöin koiraan tulee panostaa pesyeen ruokintaan pidemmän aikaa. Koiraan panostusaikaa pidentämällä naaras voi esimerkiksi säästää omaa energiaansa, joka muuten kuluisi poikasten ruokintaan. Lisäksi, jos koiras joutuu panostamaan enemmän poikasten ruokintaan, sen todennäköisyys hankkia myös toinen naaras hoidettavakseen pienenee (Slagsvold & Lifjeld 1989a). Seksuaalikonfliktihypoteesia on tutkittu muutamalla eri lintulajilla, mutta tutkimukset eivät ole onnistuneet varmentamaan hypoteesin paikkansapitävyyttä (Węgrzyn ym. 2023).

Kirjosieppo on erinomainen tutkimuslaji asynkronisen kuoriutumisen seksuaalikonfliktihypoteesille, koska itse hypoteesi luotiin kyseisen lajin tutkimukseen pohjautuen. Hypoteesia uudempi tutkimus on kuitenkin osoittanut, että kirjosiellokoiraan värin tummuus on yhteydessä lajilla moneen asiaan, esimerkiksi koiraan ruokkimiskäyttäytymiseen. Tummat koiraat ruokkivat poikasia enemmän lämpimällä säällä ja merkittävästi huonommin kylmällä säällä, ruskeisiin koiraisiin verrattuna. Ruskeat koiraat taas ruokkivat poikasia tasaisemmin lämpötilasta riippumatta (Järvistö ym. 2015). Lisäksi koiraan värityksellä ja ilman lämpötilalla munintavaiheessa on todettu olevan vaikutusta kirjosielloonaaraan päätökseen sen hautomisstrategiasta (Tse 2022).

Tutkielmani tutkimuskysymykset ovat (a) auttaako asynkronia kirjosiellonaaraita pitämään parempaa kuntoa yllä tietyn värisen koiraan kanssa lisääntyessään ja (b) miten lämpötila vaikuttaa asynkronian valinnan seurauksiin. Asynkronian valitseminen voi auttaa naarasta ylläpitämään kuntoa, mutta jos se ei voi luottaa koiraan ruokkivan poikasia tarpeeksi kuoriutumisen jälkeen, synkroninen pesä on mahdollisesti parempi ratkaisu. Koska lämpötilalla voi olla vaikutusta koiraan ruokkimiskäyttäytymiseen (Järvistö ym. 2015), otan sen huomioon analyysissä. Tutkin (a) naaraan kuntomitan muutosta suhteessa koiraan väritykseen ja pesyeen asynkroniaan. Lisäksi tutkin, (b) onko koiraan värityksen ja pesyeen

asynkronian mahdollinen vaikutus naaraan kunnan muutokseen riippuvainen ilman lämpötilasta poikasruokinnan aikana. Tutkielmani hypoteesina on, että asynkronisen pesyeen valinnee naaraan kunto ei heikkene poikasia hoidettaessa yhtä paljon kuin synkronisten pesyeiden naaraiden, kun koiraan väritys ja ilman lämpötila on otettu huomioon. Mutta koska lämpötila vaikuttaa ensisijaisesti tummien koiraiden ruokkimiskäyttäytymiseen lämpimällä ilmalla lisäävästi ja viileällä ilmalla heikentävästi (Järvistö ym. 2015), oletan myös, että tummien koiraiden kanssa pesivien ja asynkronisen pesyeen hautoneiden naaraiden kunto huononee viileällä ilmalla enemmän kuin lämpimällä ilmalla.

Tutkielmassani pyrin lisäämään ymmärrystä naaraslintujen biologiasta. Ekologiassa on ollut melko tavallista ylenkatsoa naaraiden ominaisuuksia tai olettaa niiden olevan koiraiden kaltaisia (Wu ym. 2025). Esimerkiksi lintutiede perustuu suhteettoman voimakkaasti koiraslintuihin, vaikka naaraslinnut eroavat koiraista monin tavoin. Naaraiden habitaattien käyttö voi olla erilaista ja dispersaali eli siirtyminen uusille lisääntymispaikoille voi olla suurempaa kuin koirilla. Naarailla on usein myös alhaisempi eloonjäämistodennäköisyys kuin koirilla. Sukupuolten välisillä eroilla voikin olla merkittävä vaikutus esimerkiksi siihen, miten lajin yksilöt reagoivat ilmastonmuutokseen tai siihen, miten lajiyksilöitä kannattaisi suojella (Wu ym. 2025). Vaikka lisääntymisbiologisia kysymyksiä, kuten kumppanin valintaa on tutkittu paljon naaraan kannalta, tutkimusten lähtökohdat ovat usein olleet koiraan ominaisuuksissa olettaen naaraiden olevan passiivisia toimijoita seksuaali- ja lisääntymiskysymyksissä huolimatta siitä, että naaraiden on pitkään tiedetty tekevän aktiivisia valintoja oman lisääntymisensä suhteen (Ah-King 2022).

2 Aineisto ja menetelmät

2.1 Tutkimuslaji

Kirjosieppo on lintututkimuksessa suosittu mallilaji (Lundberg & Alatalo 1990). Hyönteisiä ravintonaan käyttävä laji kuuluu varpuslintuihin (Passeriformes) ja sen levinneisyys ulottuu lähes koko Euroopan alueelle. Suomessa lajia esiintyy koko maassa. Kirjosiepot talvehtivat Saharan eteläpuoleisessa Länsi-Afrikassa, jonne ne muuttavat Suomesta heinä- elokuun lopussa sulkasatonsa jälkeen (Ouwehand ym. 2016). Kevätmuutto takaisin pesimäalueille tapahtuu huhtikuun lopun ja toukokuun lopun välisenä aikana. Koiraalla voi olla useita reviereitä ja niillä eri kumppanit pesyineen, kun taas naaraalla on usein vain yksi sosiaalinen

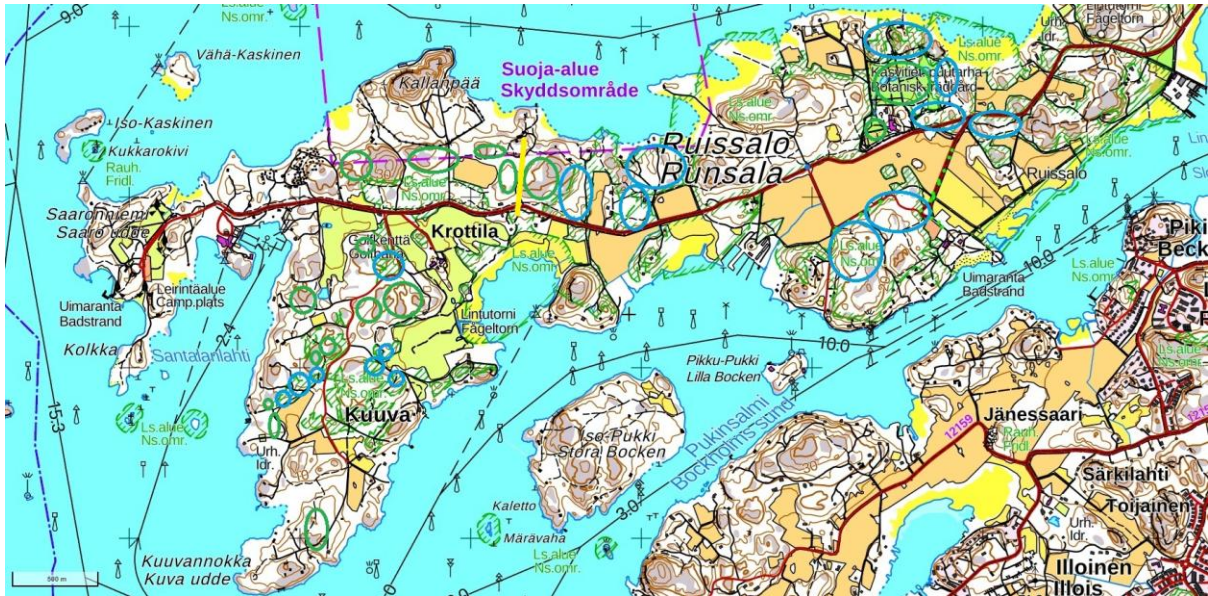
kumppani. Laji on sekundaarikolopesijä eli naaras rakentaa pesän jonkun muun lajin tekemään puunkoloon. Kirjosiepon suosio tutkimuksen mallilajina johtuu sen lukuisista tutkimuksen kannalta hyvistä ominaisuuksista. Tällaisia ominaisuuksia ovat laajan levinneisyys, hyvä käsiteltävyys ja haluttomuus hylätä pesä käsittelyn jälkeen sekä ihmistekoisten pönttöjen kelpuuttaminen pesäpaikaksi (Lundberg & Alatalo 1990). Kirjosiepponaaraat ovat väritykseltään ruskeita (kuva 1) ja ne hoitavat yksin munien hautomisen. Koirailta esiintyy useita värimuotoja, jotka vaihtelevat melkein täysin mustasta ruskeaan (Lundberg & Alatalo 1990) (kuva 1).



Kuva 1. Kirjosieppokoiraiden värityksen vaihtelua. Vasemmalla ylhäällä tumma koiras, oikealla ylhäällä mustan ja ruskean välimuoto, alhaalla vasemmalla ruskea. Alhaalla oikealla kirjosiepponaaraan selän ruskea väritys.

2.2 Pesäseuranta

Tutkimuksessani monitoroidut pöntöt sijaitsivat Turussa Ruissalossa (kuva 2) Turun kasvitieteellisen puutarhan, Kansanpuiston, Honkapirtin, Birkan ja Kuvun alueilla. Osa pöntöistä sijaitsi luonnonsuojelualueilla, minkä takia tutkimuksen suorittamiseen piti etukäteen hakea lupa poiketa yksityisen suojelualan rauhoitusmääräyksistä Varsinais-Suomen ELY-keskukselta. Aineiston kerääminen tapahtui pesäseurannalla eli pesäpöntöt kierrettiin tarkastamassa tietyin väliajoin. Seuranta oli järjestelmällistä ja tietyllä pesällä käytiin tekemässä aina kulloinkin tarvittavat mittaukset. Pesäseuranta aloitettiin toukokuussa 2025 ja se jatkui kesäkuun loppuun asti.



Kuva 2. kartta: Kansalaisen karttapaikka. Tutkimuspönttö-alueet; Ruissalo/Kuuva erotettuna keltaisella viivalla (yht. 539; 230/309 pönttöä) on merkitty soikioilla. Vihreät soikiot kuvaavat suojelemattomia alueita (yht. 320; 48/272 pönttöä) ja siniset soikiot suojeltuja alueita (yht. 219; 182/37 pönttöä).

Pöntöt olivat kiinni puissa noin 1,5 metrin korkeudessa ja niitä ympäröivä maasto vaihteli lehtimetsästä havumetsään. Aluksi pönttöjen pesistä tunnistettiin kirjosiippojen pesät pesämateriaaleista päätellen ja pesien valmistumista seurattiin viiden päivän välein muninnan päättymiseen asti. Seuraavilla kierroilla kirjattiin ylös munien määrä sekä tutkittiin tunnustelemalla, oliko haudonta alkanut eli olivatko munat kylmiä vai lämpimiä. Munien kuoriutumista seurattiin tarkasti ja kuoriutuneet sekä kuoriutumattomat munat kirjattiin ylös. Seuranta jatkui poikasten pesästä lähdön toteamiseen asti.

Naaraat otettiin ensimmäisen kerran kiinni ja punnittiin seitsemän päivää viimeisen munan munimisen jälkeen. Ajan kulumisen munimisesta vakioinnilla haluttiin varmistaa, että munimisajan painonvaihtelu ei vaikuttaisi mittaustulokseen. Naaraan saattoi saada kiinni pöntöstä haudonnalta riittävän hiljaisella lähestymisellä. Naaraat mitattiin uudestaan, kun poikaset olivat kymmenen päivän ikäisiä. Tällöin emoista mitattiin kuntomittaan tulevat tiedot eli paino, siiven mitta sekä tarsuksen eli nilkan pituus. Tarsuksen mittaamiseen käytettiin digitaalista työntömittaa. Myös koiraat otettiin kiinni samalla kerralla poikasten ollessa kymmenen päivän ikäisiä, ja niistä merkittiin ylös värin tummuus. Tulokseksi saatiin sitä suurempi prosenttiluku, mitä suurempi oli mustan värityksen osuus selän ja pään alueella ylhäältäpäin katsottuna. Selän mittaamista varten lintua tuli pitää niin, ettei siipien väritys vaikuttanut selän värityksen arviointiin (kuva 1). Vanhempien kiinniotto ajoitettiin aamuun,

koska silloin ne ruokkivat poikasia ja todennäköisimmin olivat jo pöntössä tai menivät sinne lyhyin väliajoin.

Lintuvanhempien kiinniotossa käytimme pöntön sisään nastoilla kiinnitettäviä pönttöloukkuja. Pönttöloukku sulki pöntön suuaukon, mikäli lintu saapuessaan sisään osui astintikkuihin. Pönttöloukun kiinnittämisen jälkeen odotettiin 15–30 min ja tarkastettiin, oliko vanhempi tullut pesään. Loukun joutui joskus virittämään uudelleen, mikäli vanhempi oli käynyt pöntön suuaukolla laukaisemassa loukun, mutta ei ollut mennyt sisälle pönttöön. Jos loukku joutui olemaan paikoillaan pitkään, huomioimme kuitenkin sen, etteivät munat jääneet liian pitkäksi ajaksi ilman hautovaa emoa.

Mittauksiin käytettiin lintujen rengastamiseen ja mittaamiseen soveltuvia välineitä, jotka olivat jousivaaka, siipimitta, työntömitta sekä rengastukseen tarkoitetut kangaspussit. Linnut rengastettiin ja niitä käsiteltiin mitattaessa lintujen rengastamiseen soveltuvalla tavalla. Lisäksi joillakin mittauskerroilla linnuista saatettiin kerätä myös muita tietoja tai ottaa näytteitä ohjaajani Tiia Kärkkäisen tutkimukseen. Mittaukset tehtiin joko pöntön välittömässä läheisyydessä tai lähelle parkkeeratusta autosta.

Poikasten ollessa kolmen päivän ikäisiä niiden siivet mitattiin. Mittaaminen tehtiin poikasen ranneluusta siiven kärkeen maksimimenetelmällä eli oikaistiin siiven kupuruus ja ulkoreunan kaarevuus kuten aikuistenkin lintujen siipiä mitattaessa. Poikasten siiven pituuksien erot kertoivat pesän asynkronisesta kuoriutumisesta: mitä samanmittaisempia pesän poikasten siivet olivat, sitä synkronisemmin kuoriutunut pesä ja vastavuoroisesti mitä eroavampia, sitä asynkronisemmin. Poikaset ajoitettiin mitattaviksi iltapäivisin, jolloin ne olivat yleensä ruokittuja ja rauhallisia.

2.3 Aineisto

Pesien monitoroinneista saaduista tiedoista kerättiin tutkimukseni kannalta olennaiset tiedot Microsoft Office Excel-tiedostoon. Analyysyjä varten laskin taulukkoon muuttujiksi myös asynkroniaindeksin, lämpötilan sekä kuntomitan.

Asynkroniaindeksin laskin pesäkohtaisesta seurantadatasta jakamalla kunkin pesän pisimmän ja lyhyimmän poikasen siivenmitan erotuksen pesyeen siivenpituuksien keskiarvolla (Valkama ym. 2002). Tällä sain ilmennettyä pesäkohtaista asynkronian astetta siten, että pienempi arvo kertoi synkroniasta ja suurempi arvo taas asynkroniasta.

Lämpötiladatan latsin Ilmatieteenlaitoksen havaintojen lataussivulta (<https://www.ilmatieteenlaitos.fi/havaintojen-lataus>) Artukaisen sääasemalta, koska se on Ruissaloo lähin sääasema. Selvitin pesyekohtaisen päiväkeskiarvojen keskilämpötilan alkaen kuoriutumispäivästä ja jatkuen kymmenen päivää eteenpäin eli vanhempien kiinniottopäivää edeltävään päivään.

Kuntomitan eli SMI:n (scaled mass index) käytön tarkoituksena oli, että kunnan määrittämisessä otettiin huomioon painon lisäksi linnun rakenteellinen koko. Laskin kuntomitan naaraiden painoista ja siiven mitoista Peigin ja Greenin (2009) artikkelin mukaisesti. Käytin rakenteellisena kokona siiven mittaa, koska se korreloi paremmin painon kanssa kuin tarsusmitta. Kuntomitan muutoksen laskin vähentämällä naaraan poikasajan loppupuolen kuntomitasta naaraan haudonnan ajan kuntomitan.

2.4 Tilastomenetelmät

Tilastollisiin analyyseihin käytin R 4.5.1. -tilasto-ohjelmaa RStudio -käyttöliittymällä. Analysoin aineiston ensimmäistä tutkimuskysymystä (a) varten lineaarisena mallina, jossa selitettävänä muuttujana oli naaraan kuntomitan muutos ja selittävinä muuttujina asynkroniaindeksin ja koiraan värityksen yhdysvaikutus ja päävaikutukset. Otin malliin kovariaateiksi lämpötilan, munaluvun, naaraan painon ennen poikasaikaa ja kuoriutumispäivän. Kuoriutumispäivä ja munaluku olivat kovariaatteina, koska kauden etenemisellä ja pesyeen koolla voi olla vaikutusta naaraan painoon. Naaraan kuntomitta ennen kuntomitan muutosta poikasaikana oli järkevää ottaa mukaan kontrolloimaan mahdollisia tutkimuskysymyksestä riippumattomia eroja ennen poikasaikaa. Lämpötila taas voi vaikuttaa tulokseen koiraan värityksen tuoman käyttäytymisen kautta, jolloin sekin oli järkevää ottaa mukaan kovariaatiksi. Yhdysvaikutuksen testaamisen jälkeen ajoin tarvittaessa lineaarisen mallin myös ilman interaktiota, jolloin asynkroniaindeksi ja koiraan väritys olivat vain päävaikutuksina. Samat kovariaatit olivat mukana myös tässä mallissa.

Tein lineaarisia malleja myös jaettuani aineiston ensin lämpötilan mukaan luokkiin tutkimuskysymystä (b) varten. Tein näin välttääkseni monimutkaisen kolmen tekijän yhdysvaikutuksen ja testatakseni, oliko koiraan värityksen ja asynkronian yhdysvaikutus erilainen eri lämpötiloissa. Lämpötilat vaihtelivat kokonaisuudessaan välillä 14,01–15,27°C. Luokista lämpimin oli lämpötiloiltaan välillä 14,01-14,39°C (n=30), keskiverto lämmin välillä 14,40-14,72°C (n=59) ja kylmin taas välillä 14,72-15,27°C (n=28). Luokkiin jakamisen jälkeen toistin edellä kuvatun lineaarisen mallin muuten samalla tavalla, mutta jätin lämpötilan pois kovariaateista. Tein analyysin kullekin lämpötilaluokka-aineistolle erikseen. Selvitin myös lämpötilan ja kauden etenemisen yhteyttä tekemällä korrelaatioanalyysin kuoriutumispäivälle ja poikasajan lämpötiloille.

Lineaaristen mallien tilastolliset merkitsevyydet määritin ANOVA III- ja F-testeillä. Mallien normaaliusoletuksen täyttymisen tarkastin visuaalisesti mallien residuaaleista.

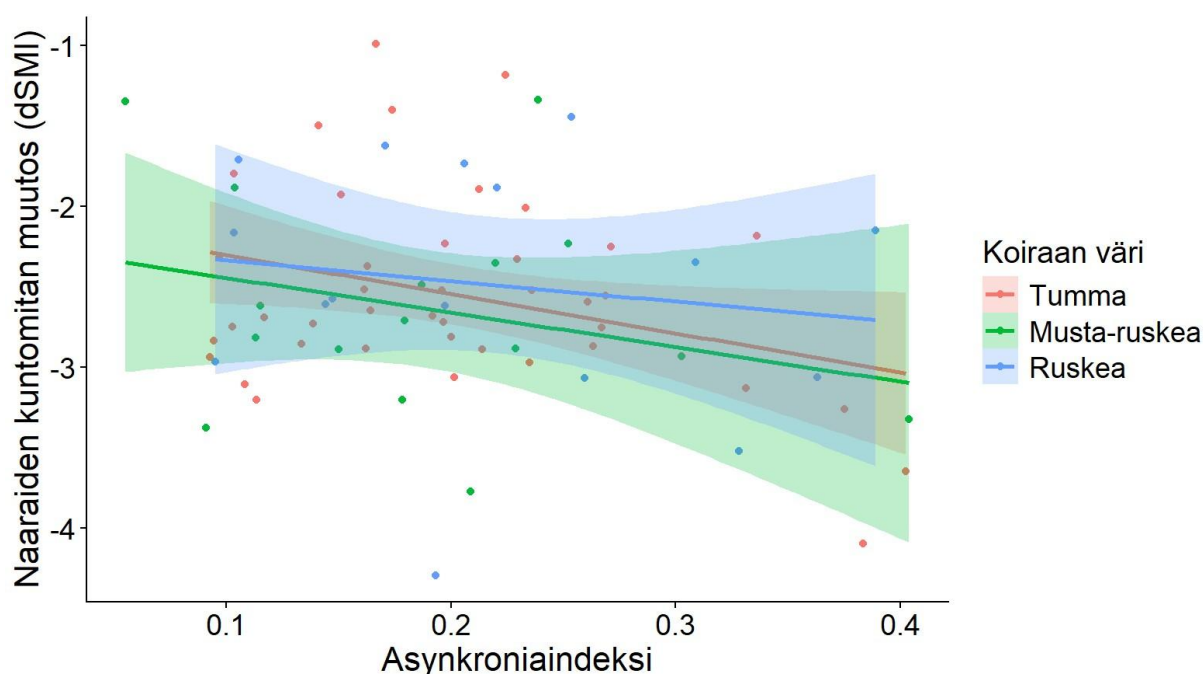
Käytin analyysien lineaarisen mallin visualisointiin apuna ChatGPT -tekoälyalustaa (versio 30.10.2025). Käyttö rajoittui kuvien (kuvat 3 ja 4) koodin hienosäätöön, koska en kokenut hallitsevani tarpeeksi ggplot -funktioiden käytön mahdollisuuksia. Käytännössä pyysin tekoälyavustajaa luomaan koodin, jonka avulla sain visualisoinnin toimimaan haluamallani tavalla. Pyysin välillä koodin uudestaan ja tarkensin kysymyksiäni, jos koodi ei tuottanutkaan haluamiani tuloksia kuvaan.

3 Tulokset

Asynkroniaindeksin ja koiraan värityksen yhdysvaikutus kirjosisiepponaaraiden kuntomitan muutokseen ei ollut tilastollisesti merkitsevä (kuva 3). Asynkroniaindeksi tai koiraan väritys eivät myöskään päävaikutuksina olleet tilastollisesti merkitseviä päävaikutusmallissa (taulukko 1). Pesyevaiheen keskilämpötilalla oli päävaikutusmallissa tilastollisesti merkitsevä positiivinen vaikutus naaraan kunnon muutokseen.

Taulukko 1. Kirjosiepponaaraiden kuntomitan muutoksen testaus lineaarisella mallilla, asynkroniaindeksi ja koiraan väritys päävaikutuksina ja kovariaatteina naaraan paino ennen kunnon muutosta, lämpötila, kuoriutumispäivä sekä munamäärä. ANOVA III-testauksen tulokset.

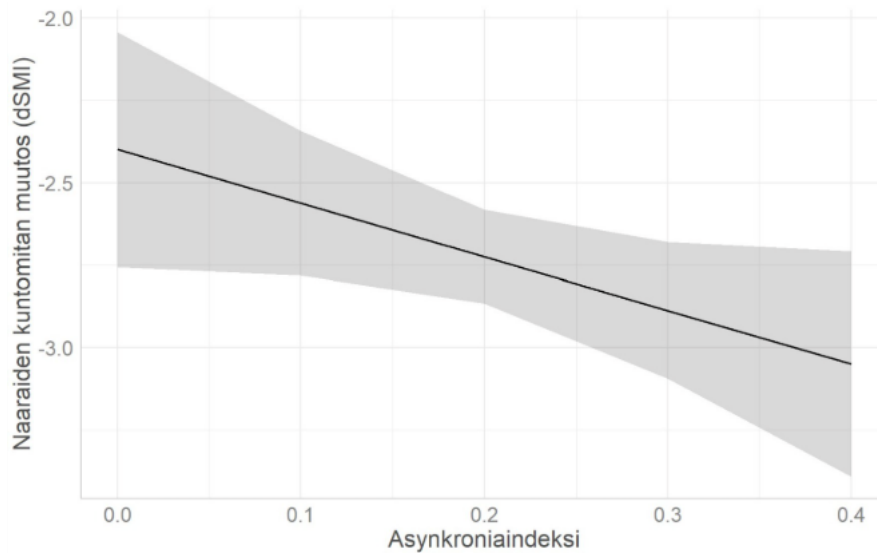
| | DF1, DF2 | F | P |
|------------------------------|----------|--------|--------|
| Asynkroniaindeksi | 1, 65 | 0,888 | 0,349 |
| Koiraan väri | 1, 65 | 0,008 | 0,931 |
| Naaraan paino ennen muutosta | 1, 65 | 67,443 | <0,001 |
| Lämpötila | 1, 65 | 12,958 | 0,001 |
| Kuoriutumispäivä | 1, 65 | 0,375 | 0,543 |
| Munamäärä | 1, 65 | 0,136 | 0,714 |



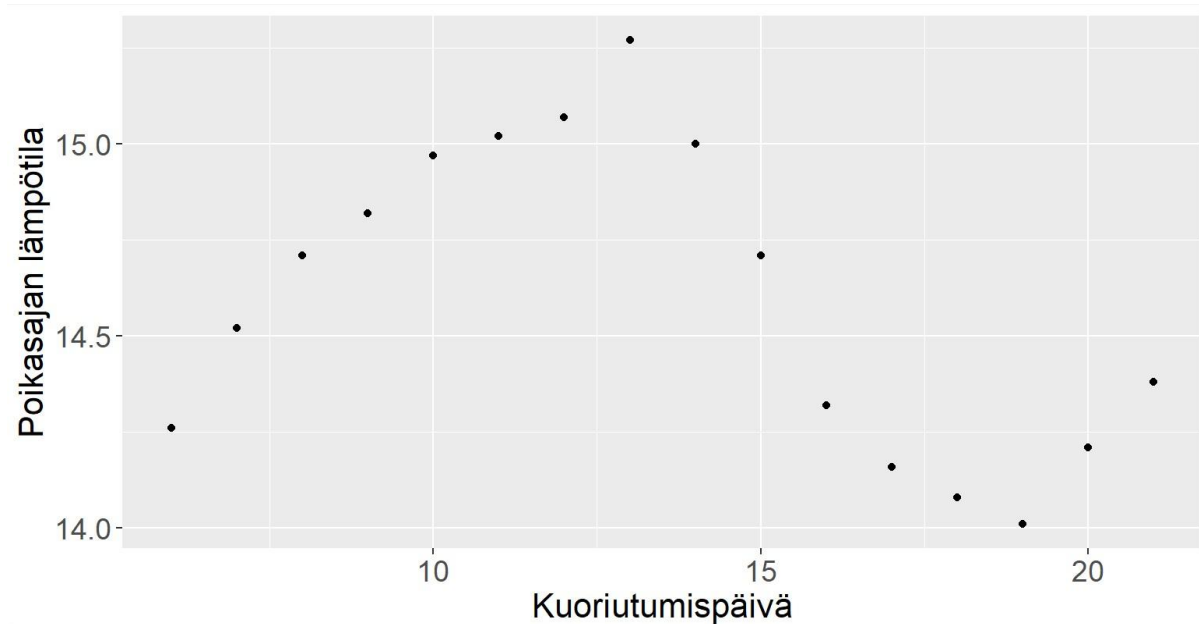
Kuva 3. Asynkroniaindeksin ja naaraan kuntomitan muutoksen (dSMI) suhde koiraan väriytyksen mukaan ryhmiteltyinä. Y-akseli kuvaa naaraan kuntomitan muutosta siten, että -1 kuvaa pienempää muutosta ja -4 suurempaa. X-akselilla on asynkroniaindeksi, jossa pienempi arvo on synkronisemmin kuoriutunut pesä ja suurempi arvo asynkronisemmin. Koiraiden väryksistä "ruskea" tarkoittaa alle 34 % mustaa selkää, "musta-ruskea" on väliltä 34–67 % ja tumma on yli 67 % musta selkä. Koiraan väritys muutettiin kuvaajaa varten kategoriseksi, lineaarisessa mallissa muuttuja oli jatkuva.

Luokkiin jaetulla lämpötila-aineistolla kussakin lämpötilaluokassa asynkronian ja koiraan väriytyksen yhdysvaikutus naaraiden kunnonmuutokseen ei lineaaristen mallien mukaan ollut tilastollisesti merkitsevä. Testatessani päävaikutuksia eli asynkroniaindeksiä ja koiraan väriytystä kovariaattien kanssa naaraan kunnonmuutokseen, havaitsin, että lämpimän lämpötiladatan lineaarisessa mallissa asynkroniaindeksillä oli tilastollisesti merkitsevä vaikutus naaraan kunnonmuutokseen (asynkroniaindeksi: $F_{1,19}=4,411$; $p=0,049$). Naaraan

kunto näytti siis heikkenevän asynkronian lisääntyessä (kuva 4). Myös kuoriutumispäivällä oli keskilämpimän ja lämpimän datan päävaikutusmalleissa tilastollisesti merkitsevä negatiivinen vaikutus (kuoriutumispäivä, keskilämmän data: $F_{1,45} = 4,211$; $p = 0,046$; kuoriutumispäivä, lämmin data: $F_{1,19} = 4,605$; $p = 0,045$) eli lämpimämmässä lämpötilassa naaraan kunto heikkeni kauden edetessä. Luokkiin jaetun lämpötila-aineiston lineaaristen mallien tulokset ovat nähtävissä liitteessä 1.



Kuva 4. Naaraiden kuntomitan muutos (dSMI) lämpimässä lämpötilakategoriassa asynkronian kasvaessa. X-akselilla on asynkroniaindeksi, jossa pienempi arvo on enemmän synkronisesti kuoriutunut pesä ja suurempi arvo enemmän asynkronisesti. Y-akselilla on naaraiden kuntomitan muutos, jossa pienempi arvo kuvastaa suurempaa painon laskua ja suurempi arvo pienempää. Kuva on tehty lineaarisen mallin antamilla ennustearvoilla.



Kuva 5. Pesien poikasajan ilman keskilämpötilojen vaihtelua pesimäkauden aikana.

Poikasajan keskilämpötila vaihteli pesimäkauden aikana ja oli korkein keskellä pesimäkautta kuoriutuneilla pesillä (kuva 5).

4 Pohdinta

Naaraan kunnon muutos ei riippunut asynkronisesta kuoriutumisesta tai koiraan värityksestä, mutta se riippui pesyevaiheen lämpötilasta. Tutkimuskysymyksen (a) kohdalla tämä tarkoittaa sitä, ettei asynkronian valitseminen vaikuttanut minkään värisen koiraan kanssa pariutuneen naaraan kunnon ylläpitämiseen positiivisesti. Pesyeen asynkronian ja koiraan värityksen yhdysvaikutus naaraan kunnonmuutokseen ei myöskään riippunut poikasruokinnan aikaisesta ilman lämpötilasta ja siten tutkimuskysymys (b) sai vastauksen. Näin ollen tutkimuksen hypoteesi ei saanut tukea, sillä asynkronisen kuoriutumisen valinneet naaraat eivät pystyneet pitämään kuntoaan yllä paremmin synkronisen pesyeen valinneisiin naaraisiin verrattuna, koiraan väritys sekä ilman lämpötila huomioon otettuna. Lämpimimmässä lämpötilaluokassa asynkronialla oli negatiivinen vaikutus naaraan kuntoon.

Tutkielmassa olevat ilman keskilämpötilat pesien poikasaikoina vaihtelivat keskenään hyvin vähän (14,01–15,27°C; $ka = 14,59$; mediaani 14,62), eikä keskiarvolämpötila laskenut tutkittavien päivien aikana alle 14 asteen. Esimerkiksi Järvistön ym. (2015) tutkimuksessa tummien koiraiden ruskeita heikompi ruokkimiskäyttäytyminen alkoi tulla ilmi vasta alle 14,6 asteen lämpötiloissa, vaikutusten ollessa selvimpiä alle 14 asteessa, jolloin tummien koiraiden poikaset olivat kevyempiä kuin ruskeiden. Vastavuoroisesti heidän tutkimuksessaan tummien koiraiden ruskeita parempi ruokkimiskäyttäytyminen alkoi tulla ilmi yli 14,6 asteen lämpötiloissa, jolloin tummien koiraiden poikaset olivatkin painavampia kuin ruskeiden. Järvistön ym. (2015) tutkimuksessa poikasajan lämpötilat vaihtelivat välillä 13,8–15,2°C. Eri väristen koiraiden poikasajan erilainen toiminta näkyi myös Sirkiän ym. (2010) tutkimuksessa, jossa todettiin tummien koiraiden poikasten kuolleisuuden olevan korkeampi alle 14 asteessa, kuin ruskeiden. Tähän tutkielmaan otettujen poikasajan keskilämpötilojen keskiarvo ja mediaani olivat kuitenkin kummatkin lähes tarkalleen 14,6 astetta. Tämän tutkielman ei-merkittävät tulokset saattavat siis johtua siitä, että tähän tutkielmaan otettujen pesien poikasajan keskilämpötiloista yleisin on lähellä aiemmin tunnistettua lämpötilaa, jossa eriväristen koiraiden poikasten painot eivät eroa toisistaan. On kuitenkin huomioitava, että aiemmissa tutkimuksissa vastemuuttajat liittyvät poikasiin ja lintuvanhempien

lisääntymismenestykseen, kun taas tässä tutkimuksessa ne liittyvät naaraan lisääntymisen kustannuksiin. Kesällä 2025 Ruissalon kirjosiippojen pesimäkausi onnistui suhteellisen hyvin muihin vuosiin verrattuna. Ruissalon pesäseurannan pönttöjen pesästälähtöprosentti oli jopa 93 % (Tiia Kärkkäinen, henk. koht. tiedonanto), kun kirjosiipoilla se on yleensä 83 % (Lundberg & Alatalo 1990). Tämä voi myös viitata siihen, että kirjosiippovanhemmilla ei ollut poikasten ruokinnassa suuria haasteita.

Naaras voi hyötyä asynkroniasta usealla tavalla (Slagsvold & Lifjeld 1989a), joten sille voisi olla kuntonsa kannalta hyödyllistä valita aina asynkroninen pesye. Koiraan värityksellä ja munintavaiheen ilman lämpötilalla on kuitenkin todettu olevan vaikutus naaraan päätökseen sen hautomisstrategiasta (Tse 2022). Tutkielmassani oletin tämän aiemman tuloksen perusteella, että naaraiden kunnonmuutoksessa olisi eroja eri väristen koiraiden ja lämpötilojen välillä. Tutkimuksessa (Tse 2022) huomattiin, että kirjosiipponaaras ei näytä optimoivan omaa lisääntymispanostaan poikastensa kustannuksella, jos se ei pysty luottamaan kumppaninsa panokseen. Kyseisessä tutkimuksessa muninnan aikaisen lämpötilan ollessa alhaisempi tummien koiraiden naarat hautoivat synkronisempia pesiä. Vastaavasti korkeampien lämpötilojen aikaan tummien koiraiden naarat hautoivat asynkronisempia pesiä, kun taas lämpötila ei vaikuttanut ruskeiden koiraiden naaraiden haudontapäätöksiin. Poikasten kuoriutumisella voi myös olla vaikutusta vanhempien ruokintakäyttäytymiseen siten, että synkronisesti kuoriutuvien pesien kumpikin vanhempi osallistuu tasapuolisemmin ruokintaan poikasten ollessa pieniä, kuin mitä asynkronisissa pesissä (Tiia Kärkkäinen, henk. koht. tiedonanto). Asynkronisesti kuoriutuvalla pesyeellä naaras on poikasruokinnan alkaessa vielä pesässä munien ja vasta kuoriutuneiden poikasten kanssa ja silloin koiras tekee suurimman osan ruokinnasta. Synkronisesti kuoriutuva pesä on lyhytkestoisempi, mutta intensiivisempi ruokittava vanhemmille kuin asynkroninen, sillä poikaset ovat synkronisessa pesässä yhtä aikaa saman ikäisiä ja tarvitsevat koko ajan enemmän ravintoa. Asynkronisesti kuoriutuvissa pesissä ruokinta-aika on pidempi, muttei kenties niin intensiivinen, koska poikaset ovat eri-ikäisiä. Tutkimukseni mukaan näyttää kuitenkin siltä, että hyvät olosuhteet tasapainottivat naaraan valinnan seurauksia, koska naaraan kunnon kehitys ei poikennut haudontastrategioiden välillä.

Koiraan värityksellä tai asynkronialla ei myöskään yksittäisinä tekijöinä ollut vaikutusta naaraan kunnon muutokseen kontrolloitaessa lämpötilaa. Tarkasteltaessa lämpötilaa erikseen luokkina, asynkronia näytti kuitenkin vaikuttavan naaraan kunnonmuutokseen heikentävästi lämpimämmissä lämpötilaluokissa. Havaintona tämä on yllättävä, koska tässä

tutkielmassa oletin asynkronian auttavan naarasta kunnon ylläpitämisessä. Tulosta voisi selittää esimerkiksi koiraiden pyrkimyksellä hankkia toinen kumppani pesimäkaudella, minkä on todettu tuovan koiraille suuremman lisääntymismenestyksen (Alatalo ym. 1981; Canal ym. 2011). Koiraat voivat hankkia pesimäkauden alussa myös toisen, niin sanotun sekundaarisen naaraan ja ruokkia kahden pesän naaraita ennen kuoriutumista varsin tasavertaisesti, mutta kuoriutumisen jälkeen koiraat alkavat yleensä suosia primaarista naarasta ja ensimmäistä pesyettä (Lifjeld & Slagsvold 1989). Lifjeldin ja Slagsvoldin (1989) mukaan primaarisen pesyeen suosimiseen vaikuttavat esimerkiksi kasvava kuoriutumisväli ja heikommat sääolosuhteet. Tällaisessa tapauksessa sekundaarisen pesyeen naaras joutuu tekemään ruokintaa enemmän tai peräti täysin ilman koiraan apua, mikä kuluttaa sen omia resursseja ja heikentää kuntoa. Tutkielmani tapauksessa voi olla kyse siitä, että puolivälissä kautta, jolloin oli lämpimintä, kuoriutuneissa pesyeissä saattoi olla alku- ja loppukautta enemmän sekundaaristen naaraiden pesyeitä. Ilman koiraan apua asynkronisen pesyeen hautova sekundaarinen naaras joutuu huolehtimaan ensimmäisenä kuoriutuneiden poikasten ruokinnasta samalla kun vielä hautoo viimeisiä munia. Tähän mahdollisesti viittaa myös kuoriutumispäivä, jolla oli lämpimällä säällä negatiivinen vaikutus naaraan kuntoon. Kirjosiepoilla on lisäksi havaittu kuoriutumisvälin kasvavan pesimäkauden edetessä, mikä voi myös johtaa asynkronisesti kuoriutuviin pesyeisiin (Slagsvold 1986). Lisäksi kauden edetessä ravintotilanne alkaa heikentyä ja lintuvanhempien täytyy alkaa allokoida energiaa myös syysmuuttoa edeltävään sulkimiseen, mitä voidaan pitää syinä kauden lopulla pesivien yksilöiden heikkoon poikasista huolehtimiseen (Siikamäki 1998).

Seksuaalikonfliktihypoteesi (Slagsvold & Lifjeld 1989a) ei tässä tutkimuksessa saanut myöskään tukea. Alkuperäisessä tutkimuksessa ei otettu huomioon koiraan väritystä vaikuttavana tekijänä, mikä taas tässä tutkimuksessa oli mukana. Lisäksi tässä tutkielmassa tehty kunnonmuutoksen vertailu lienee luotettavampi tapa tutkia naaraan kuntoa, kuin se, että alkuperäisessä tutkimuksessa naaraiden painot mitattiin vain pesinnän lopuksi. Voi myös olla, että hyvien olosuhteiden takia seksuaalikonfliktin syntymiselle ei ollut edellytyksiä. Tässä tutkimuksessa naaraat hoitivat oman strategiavalintansa mukaan poikasiaan, mutta naaraan haudonstrategian valintaa suhteessa sen kuntoon olisi järkevää tutkia myös kokeellisesti. Esimerkiksi siten, että asynkroninen tai synkroninen kuoriutuminen pakotettaisiin munien siirroilla erilaisille vanhemmille. Tämä voisi tuoda yksityiskohtaisempaa tietoa eri väristen koiraiden ja lämpötilan vaikutuksesta naaraan kuntoon, kun poikasten kuoriutumista kontrolloitaisiin. Olisi myös hyödyllistä tehdä tutkimusaineisto usean vuoden ajalta, jotta lämpötilojen vaihtelun vaikutus saataisiin realistisemmin esiin. Tulevissa tutkimuksissa lienee

myös järkevää huomioida naaraiden primaarisuus tai sekundaarisuus koiraiden pesyeiden kannalta, sillä todennäköisesti seksuaalikonfliktin voimakkuus on erilainen myös siitä syystä.

Asynkroninen kuoriutumisen on monimutkainen ilmiö ja siihen päätyminen johtuu hyvin monista tekijöistä, kuten lajista, vuodesta, ympäristöolosuhteista, habitaatin laadusta, ravinnon saatavuudesta, saalistuspaineesta ja vanhempien lisääntymistä edeltävästä kunnosta (Węgrzyn ym. 2023). Ilmastonmuutos aiheuttaa ja tulee tulevaisuudessa aiheuttamaan muutoksia lajien sisäiseen ja lajien väliseen käyttäytymiseen (Møller ym. 2004). Kirjosieppojen pesintätutkimuksissa kannattaisi ehdottomasti tutkia naaraita vielä lisää (Wu ym. 2025). Esimerkiksi lämpötilan vaihtelun tasoittuessa pesimäkaudella, emme tiedä, miten naaraiden valintakriteerit kumppanilleen ja haudonstrategialleen, ja näin ollen valintojen seuraukset muuttuvat. Aikaisemmissa tutkimuksissa paitsi kirjosieppokoiraiden värin, myös iän on todettu vaikuttavan niiden ruokintapanokseen siten, että vanhempien ja kokeneempien koiraiden ruokintapanos oli suurempi kuin nuorempien (Sætre ym. 1995). Kun otetaan huomioon ilman lämpötila, tummien koiraiden lisääntymismenestys riippuu enemmän lämpötilasta kuin ruskeiden koiraiden (Sirkiä ym. 2010; Järvistö ym. 2015). Ruskeiden koiraiden määrä on myös vähentynyt Etelä-Suomen kirjosieppopopulaatiossa, minkä on tulkittu johtuvan niiden määrän vähenemisestä Keski-Euroopassa (Sirkiä ym. 2013). Keski-Euroopan populaation pieneneminen taas johtuu ilmastonmuutoksen aiheuttamista lämpötilamuutoksista, joiden seurauksena muutto pohjoisemmille pesimäalueille on vähentynyt (Sirkiä ym. 2013). Ilmastonmuutos voi myös muuttaa erilaisten habitaattien eri ravintolajien määrää ja saatavuuden huippuhetkeä, mikä voi johtaa siihen, että eri habitaateissa on hyödyllisempää aloittaa pesintä aikaisemmin (Burger ym. 2012). Burger ym. (2012) havaitsivat, että aikaisesta pesimisestä hyötyivät tammimetsissä pesivät kirjosiepot varsinkin, jos pesimäkaudella oli lämpimät säät.

Tutkielmassani olisi ollut hyödyllistä tarkentaa asynkronisen ja synkronisen kuoriutumisen määrittämistä esimerkiksi lämpötilaloggereiden eli pesään laitettavien lämpömittareiden avulla. Lämpötilaloggereista saatavalla datalla tehtyjä lämpötilakäyriä tulkittaisiin seuraavasti: mikäli lämpötila nousee käyrässä haudonnan tasolle eli naaraan ruumiin lämpötilaan suunnilleen samana päivänä, kuin viimeinen muna on munittu, on naaras päättänyt hautoa synkronisen pesyeen. Vastavuoroisesti, jos lämpötila on haudonnan tasolla jo ennen viimeisen munan munintapäivää, tulee pesyeestä asynkronisesti kuoriutuva. Lisäksi tutkielmaan olisi voinut sisällyttää ympäristömuuttujista esimerkiksi sateisuuden, joka

vaikuttaa ravinnon saatavuuteen ja jolla olisi sitä kautta voinut olla vaikutusta naaraan kunnonmuutokseen.

Mahdollisissa tulevilla tutkimuksissa olisi kiinnostavaa tutkia molempien vanhempien ruokintakäyttäytymistä ja resurssien allokointia. Ruokintakäyttäytymisen mittaamiseen voisi käyttää esimerkiksi mikrosiruseurantaa. Tästä saataisiin dataa esimerkiksi koiraan pesällä käyntien määrästä poikasaikana eli saataisiin selville koiraan ruokintapanos. Tulevaisuudessa kiinnostavia tutkimuskohteita voisi olla myös esimerkiksi, miten vanhempien edellisvuoden kunto vaikuttaa niiden seuraavan kauden lisääntymismenestykseen. Tuleva tutkimus onkin tarpeellista, jotta voimme ymmärtää paremmin sekä naaraslintuja, että lisääntymismenestykseen vaikuttavia allokaatiokustannuksia ja valintoja.

Kiitokset

Haluan kiittää ohjaajaani Tiia Kärkkäistä kandiditutkielmani ahkerasta ohjaamisesta. Kiitos opetuksesta kentällä, avusta tilasto-ohjelmien käytössä sekä kiitos lukuisista vastauksista lukuisiin kysymyksiin. Kiitos myös Essi Niemelälle avusta aineiston keruussa.

Lähteet

Ah-King, M. 2022. The history of sexual selection research provides insights as to why females are still understudied. - *Nat. Commun.* 13: 6976.

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*. - *Am. Nat.* 117: 738–753.

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. - *J. Anim. Ecol.* 81: 926–936.

Canal, D., Dávila, J. & Potti, J. 2011. Male phenotype predicts extra-pair paternity in pied flycatchers. - *Behaviour* 148: 691–712.

- 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. - *Behav. Ecol. Sociobiol.* 69: 335–346.
- Lack, D. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds.* - Methuen, London.
- Lack, D. 1947. The significance of clutch size. - *Ibis* 89: 302–352.
- Lifjeld, J. T. & Slagsvold, T. 1989. Allocation of parental investment by polygynous pied flycatcher males. *Ornis Fenn.* 66(1): 3–14.
- Lundberg, A. & Alatalo, R. V. 1990. *The pied flycatcher.* - Bloomsbury Publishing Plc, London.
- Magrath, R. D. 1990. Hatching asynchrony in altricial birds. - *Biol. Rev.* 65: 587–622.
- Møller, A. P., Berthold, P. & Fiedler, W. 2004. The challenge of future research on climate change and avian biology. - In: *Advances in Ecological Research.* Elsevier, pp. 237–245.
- Ouwehand, J., Ahola, M.P., Ausems, A.N.M.A., Bridge, E.S., Burgess, M., Hahn, S., Hewson, C.M., Klaassen, R.H.G., Laaksonen, T., Lampe, H.M., Velmala, W. & Both, C. 2016. Light-level geolocators reveal migratory connectivity in European populations of pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *J Avian Biol.* 47: 69-83.
- Peig, J. & Green, A. J. 2009. New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. - *Oikos* 118: 1883–1891.
- Sætre, G.-P., Fossnes, T. & Slagsvold, T. 1995. Food provisioning in the pied flycatcher: Do females gain direct benefits from choosing bright-coloured males? - *J. Anim. Ecol.* 64: 21.
- Siikamäki, P. 1998. Limitation of reproductive success by food availability and breeding time in pied flycatchers. - *Ecology* 79: 1789–1796.
- 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. - *J. Evol. Biol.* 23: 2385–2396.
- 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: 305–317.
- Slagsvold, T. 1986. Asynchronous versus synchronous hatching in birds: Experiments with the pied flycatcher. - *J. Anim. Ecol.* 55: 1115.
- Slagsvold, T. & Lifjeld, J. T. 1989. Hatching asynchrony in birds: The hypothesis of sexual conflict over parental investment. - *Am. Nat.* 134: 239–253.
- Stearns, S. C. 1998. *The evolution of life histories.* - Oxford University Press.
- Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. - *Sex. Sel. Descent Man* 1974: 136-179 B.
- Tse, K. 2022. Naaraskirjosiepon kumppanin värytyksen vaikutus poikasten kuoriutumisen synkroniaan. Luonnontieteiden kandidaatin tutkielma. Turun Yliopisto.

Valkama, J., Korpimäki, E., Holm, A. & Hakkarainen, H. 2002. Hatching asynchrony and brood reduction in Tengmalm's owl *Aegolius funereus*: the role of temporal and spatial variation in food abundance. - *Oecologia* 133: 334–341.

Węgrzyn, E., Węgrzyn, W. & Leniowski, K. 2023. Hatching asynchrony as a parental reproductive strategy in birds: a review of causes and consequences. - *J. Ornithol.* 164: 477–497.

Wu, J. X., Harbison, M. A., Beilke, S., Saha, P. & Bateman, B. L. 2025. A focus on females can improve science and conservation. - *Ibis*: ibi.13386.

Liitteet

Liite 1. Lämpötilaluokka-aineiston tulokset

Taulukko 1. Asynkroniaindeksin ja koiraan värityksen vaikutus kirjosiiepponaaraan kuntomitan muutokseen, kun lämpötila jaettuna kolmeen luokkaan. Lineaarinen malli, ANOVA III-testauksen tulokset. Yhdysvaikutus ei ollut tilastollisesti merkitsevä. Lämpimimmässä luokassa asynkronialla ja kuoriutumispäivällä sekä keskilämpimässä luokassa kuoriutumispäivällä oli tilastollisesti merkitsevä vaikutus naaraan kunnan muutokseen.

| Lämpimin luokka | DF1, DF2 | F | P |
|------------------------------|-----------------|----------|----------|
| Asynkroniaindeksi | 1, 19 | 4,411 | 0,049 |
| Koiraan väri | 1, 19 | <0,001 | 0,985 |
| Naaraan paino ennen muutosta | 1, 19 | 25,815 | <0,001 |
| Kuoriutumispäivä | 1, 19 | 4,605 | 0,045 |
| Munamäärä | 1, 19 | 0,309 | 0,585 |
| Keskilämmin luokka | | | |
| Asynkroniaindeksi | 1, 45 | 3,258 | 0,078 |
| Koiraan väri | 1, 45 | 0,220 | 0,641 |
| Naaraan paino ennen muutosta | 1, 45 | 32,785 | <0,001 |
| Kuoriutumispäivä | 1, 45 | 4,211 | 0,046 |
| Munamäärä | 1, 45 | 0,503 | 0,482 |
| Kylmin luokka | | | |
| Asynkroniaindeksi | 1, 15 | 0,099 | 0,757 |
| Koiraan väri | 1, 15 | 0,024 | 0,879 |
| Naaraan paino ennen muutosta | 1, 15 | 18,286 | <0,001 |
| Kuoriutumispäivä | 1, 15 | 0,382 | 0,546 |
| Munamäärä | 1, 15 | 0,053 | 0,821 |