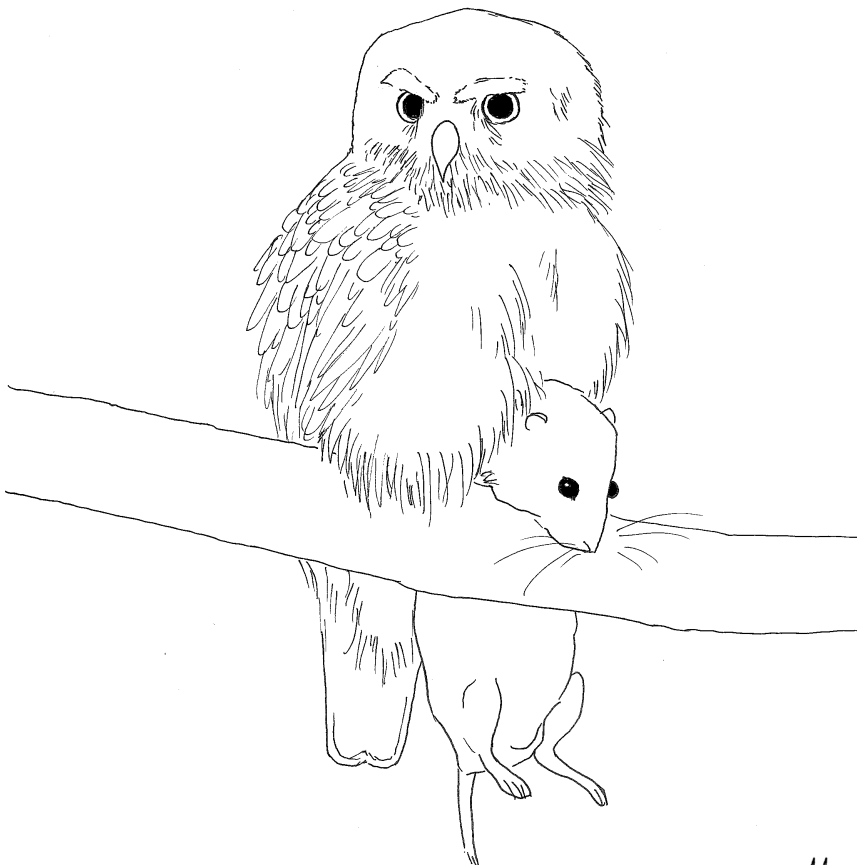


**Pikkunisäkäsykliäen vaikutus
pöllöjen syysmuuttoon Suomessa**



Miia

Miia Pietiläinen

Pro gradu- tutkielma

Ekologia ja evoluutiobiologia

Biotieteiden laitos

Bio- ja ympäristötieteellinen tiedekunta

Helsingin yliopisto

Toukokuu 2017



Tiedekunta – Fakultet – Faculty Bio- ja ympäristötieteellinen tiedekunta		Laitos – Institution – Department Biotieteiden laitos	
Tekijä – Författare – Author Miia Pietiläinen			
Työn nimi – Arbetets titel – Title Pikkunisäkässyklar och deras inverkan på fjällens höstflytt i Finland			
Oppiaine – Läroämne – Subject Ekologia ja evoluutiobiologia			
Työn laji – Arbetets art – Level Pro gradu- tutkielma	Aika – Datum – Month and year Toukokuu 2017	Sivumäärä – Sidoantal – Number of pages 48	
Tiivistelmä – Referat – Abstract <p>Populaatiodynamiikan syklistyys on tyypillistä monille boreaalisen vyöhykkeen eläimille. Koska useat näistä lajeista ovat ravintoketjujen keskiöissä, syklien aaltoilut vaikuttavat laajalla koko ekosysteemissä. Pienjyrsijöiden lisääntymissyklit osoittavat yleisesti ottaen syklistyyttä 60° pohjoisesta leveysasteesta pohjoiseen mentäessä. Populaatio kasvaa tyypillisesti 3-5 vuotta, minkä jälkeen populaatiossa tapahtuu romahdus. Syklin huippuvaiheessa populaation koko voi olla useita satoja kertoja suurempi kuin syklin pohjavaiheessa. Lisääntymissyklit ovat lisäksi synkronoituneet jopa kymmenien tuhansien neliökilometrien alueella.</p> <p>Pikkunisäkkäät ovat useille petolinnuille tärkeä ravintokokke, ja monien petolintujen lisääntymismenestys onkin riippuvaista pikkunisäkkäiden runsaudesta. Petolintulajeilla on vaihtelevia strategioita pikkunisäkkäsravinnon hupenemisen varalle, mutta ravinnon käydessä vähiin yhä useammat linnut joutuvat etsimään parempia elinalueita. Uusille alueille siirtyminen tapahtuu yleensä syksyn ja talven aikana.</p> <p>Työssäni tutkin pikkunisäkkäsyklar och deras inverkan på fjällens höstflytt i Finland. Pöjlarna från användningen av Hangon flyttfågelsstationen åren 1979–2015 samlade in höstflyttfågelsarter, som hade samlats in från fjällflyttfågelsstationen i Pöjla från 1985–2011. Syftet var att undersöka om höstflyttfågelsarterna hade olika höstflyttfågelsarter i Hangon och Pöjla. Syftet var också att undersöka om höstflyttfågelsarterna hade olika höstflyttfågelsarter i Hangon och Pöjla. Syftet var också att undersöka om höstflyttfågelsarterna hade olika höstflyttfågelsarter i Hangon och Pöjla.</p> <p>Resultatet visar att på varje fjällflyttfågelsarter hade höstflyttfågelsarterna olika höstflyttfågelsarter i Hangon och Pöjla. Yleisesti pikkunisäkkäiden syksyisillä määrillä oli negatiivinen vaikutus pöjlarna höstflyttfågelsarterna, kun taas edellisen kevään pikkunisäkkäsravinnon vaikutus oli positiivinen. Mitä vähemmän pikkunisäkkäitä syksyisin oli, sitä enemmän pöjlarna höstflyttfågelsarterna. Mitä enemmän taas pikkunisäkkäitä oli keväisin, sitä enemmän pöjlarna höstflyttfågelsarterna. Kevään vaikutus oli kaikilla lajeilla syksyä heikompi, mikä selittyy keväen pikkunisäkkäsyklar och deras inverkan på fjällens höstflytt i Finland.</p> <p>Pöjlarna höstflyttfågelsarterna har en inverkan på höstflyttfågelsarterna: syklin romahdus- ja pohjavaihe ajaa yhä useamman pöjlarna höstflyttfågelsarterna. Toisaalta myös edellisen kevään tilanne vaikuttaa: syklin nousu- ja huippuvaiheessa pesinnät onnistuvat hyvin, ja syksyllä nuoria lintuja ja siten muuttajia on enemmän. Koska huippuvaihetta seuraa keväen tai kesän aikana romahdus, on seurauksena ravinnon loppuminen hyvin suureksi kasvaneelta pöjlarna höstflyttfågelsarterna. Ilmiö aiheuttaa erityisen voimakkaita syksyistä ja vaelluksia.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords Liikkumisen ekologia; Pöjlarna höstflyttfågelsarterna; Pikkunisäkkäsyklar och deras inverkan på fjällens höstflytt i Finland; Syksyistä; Vaellukset			
Ohjaaja tai ohjaajat – Handledare – Supervisor or supervisors Aleksi Lehikoinen ja Hannu Pietäinen			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited Viikin kampuskirjasto, Viikinkaari 11 (PL 62) 00014 Helsingin yliopisto			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information			



Tiedekunta – Fakultet – Faculty The Faculty of Biological and Environmental Sciences		Laitos – Institution – Department The Department of Biosciences	
Tekijä – Författare – Author Miia Pietiläinen			
Työn nimi – Arbetets titel – Title The effect of microtine rodent cycles on the autumn migration of owls in Finland			
Oppiaine – Läroämne – Subject Ecology and Evolutionary Biology			
Työn laji – Arbetets art – Level Master's thesis		Aika – Datum – Month and year May 2017	Sivumäärä – Sidoantal – Number of pages 48
Tiivistelmä – Referat – Abstract <p>The cyclicity of population dynamics is a common feature of many animals in the boreal zone. Because of the central position in the food chain of many of these animals, the cyclic fluctuations in their abundance reverberate across the ecosystem. The microtine rodents show cyclic dynamics above 60° northern latitude. The populations increase and decline every 3–5 years. During the peak phase, the size of the population can be hundreds of times higher than when the rodents are most scarce. In addition, the cycles are synchronous over tens of thousands of kilometres.</p> <p>Small mammals are an important food source for many avian predators, whose breeding success is largely dependent on the abundance of their prey. These predators have a variety of strategies for dealing with the decline of small mammals, and an increasing number of birds need to search for better hunting grounds during the low phase of the cycle. Birds move to new areas usually during autumn and winter.</p> <p>In my thesis, I investigated the effect of the microtine rodent cycles on the volume of the autumn migration of Finnish owls. I used ringing data of eight owl species from the Hanko Bird Observatory and data rodent abundances from six different locations across Finland gathered during 1985–2011. The trappings of the rodents have been done twice a year, during spring and autumn. My goal was the find out how the rodent abundances in different seasons affected the migration activity of owls. The topic has been poorly studied using long-term monitoring data.</p> <p>My results show that the increasing spring abundances and decreasing autumn abundances of rodents increased autumn migration numbers of owls. In general, the effect of spring was weaker than that of autumn, which is probably explained by the time lag between spring trappings and the autumn migration.</p> <p>In conclusion, the autumn migratory activity of owls was affected by the rodent abundance in autumn: the crash and the low phase of the cycle forces owls to move more. On the other hand, the abundances in spring have an effect too: during the increase and the peak of the cycle, owls have an high breeding success and thus there are a lot of young owls on the move in autumn e.g. due to natal dispersal. Because the peak phase is followed by a crash in rodent populations typically during spring or summer, increased owl population is faced by a severe lack of food. This phenomenon causes the high migration activity and irruptions in autumn.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords Movement ecology; Owl migration; Microtine rodent cycle; Autumn migration; Irruption			
Ohjaaja tai ohjaajat – Handledare – Supervisor or supervisors Aleksi Lehikoinen and Hannu Pietiäinen			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited Viikki Campus Library, Viikinkaari 11 (P.O. Box 62), FIN-00014 University of Helsinki			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information			

Sisältö

1. Johdanto.....	1
2. Aineisto ja menetelmät	7
2.1 Tutkimuslajit	7
2.1.1 Pöllöt	7
2.1.2 Pikkunisäkkäät	13
2.2 Aineisto	14
2.2.1 Pöllöaineisto	14
2.2.2 Pikkunisäkäsaineisto	16
2.3 Tilastolliset menetelmät	18
3. Tulokset	19
3.1 Pöllöjen pyyntimäärät	19
3.2 Pöllömäärien ja pikkunisäkäsrunsauksien yhteys	20
4. Tulosten tarkastelu.....	29
4.1 Lajikohtainen tarkastelu.....	29
4.2 Syksyisen ravintotilanteen merkitys	33
4.3 Keväisen ravintotilanteen merkitys.....	35
4.4 Muita tekijöitä	37
4.5 Yhteenveto	38
5. Kiitokset	39
6. Kirjallisuus	40

1. Johdanto

Liikkumisen ekologia (englanniksi 'movement ecology') on nuori, eliöiden liikkeitä tutkiva tieteenala (Nathan ym. 2008). Liikkuminen on elämän peruspiirteitä: se määrittää ekosysteemien, yhteisöjen ja populaatioiden rakenteita. Liikkumisen ekologia pyrkii selvittämään liikkumisen taustalla olevat syyt ja mekanismit sekä niiden seuraukset ekologisille ja evolutiivisille prosesseille.

Eliöt liikkuvat hyvin eri tavoilla. Liikkuminen voi olla aktiivista tai passiivista, ja se voi tapahtua paikallisesti tai alueiden välillä. Liikkumisen ekologia pyrkii lajittelemaan liikkeitä kategorioihin, jotka kuvailevat samaan aikaan liikkumisen syitä ja seurauksia sekä liikkumisen prosessia ja rakennetta (Nathan ym. 2008).

Liikkeitä on monen tyyppisiä (kuten esim. liikkeitä lisääntymiskumppanin löytämiseksi tai reviirin puolustamiseksi), mutta kolme yleisintä tyyppiä ovat ravinnonhankintaan liittyvät liikkeitä, levittäytymisliikkeet sekä migraatio (Jeltsch ym. 2013). Ravinnonhankintaan liittyvät liikkeitä ovat tyypillisesti päivittäistä, suhteellisen pienellä alueella tapahtuvaa liikettä. Levittäytymisliikkeessä eliö siirtyy pois synnyinalueeltaan: tällaista liikettä ovat niin kasvien siementen passiivinen leviäminen, sessiilien merieläinten toukkavaiheiden aktiivinen levittäytyminen (Scheltema 1986) kuin nuorten leijonaurosten siirtyminen uusille alueille (Pusey & Packer 1987). Migraatioliike puolestaan tapahtuu säännöllisin aikavälein, esimerkiksi vuodenaikojen seuraten. Migraation aikana eliö voi liikkua jopa tuhansien kilometrien matkan, mikä voi kestää useita kuukausia. Monet hyönteiset (esim. amiraaliperhonen (*Vanessa atalanta*) (Stefanescu 2001)), kalat (esim. ankerias (*Anguilla anguilla*) (Aarestrup ym. 2009)), nisäkkäät (esim. Afrikan sadekausien mukaan liikkuvat suuret sorkka- ja kavioläimet (McNaughton 1990)) ja linnut muuttavat säännöllisesti valtavien etäisyyksien päähän. Muunkinlaisia liikkeitä on nimitetty migraatioksi, kuten eläinplanktonin päivittäistä vertikaalista liikettä vesimassassa (Nathan ym. 2008). Selväpiirteisin esimerkki migraatiosta on kuitenkin lintujen vuodenaikaismuutto: esimerkiksi arviolta 60 % eurooppalaisista linnuista on muuttolintuja (Jeltsch ym. 2013).

Lintujen liikkeet voidaan jakaa esimerkiksi seuraaviin kategorioihin (Newton 2008): päivittäiset rutiiniliikkeet (esim. lento yöpymispaikan ja ruokailupaikan välillä), levittäytymisliikkeet, migraatio, levittäytymismuutto, vaellus ja nomadismi. Liikkeet, joihin liittyy pitkiä muuttomatkoja (migraatio, vaellus ja nomadismi) johtuvat vuodenaikojen vaihtelun aiheuttamista vuosittaisista resurssivaihteluista. Evoluutio on muokannut lajien käyttäytymistä siten, että ne kykenevät hyödyntämään mm. arktisten ja boreaalisten alueiden ajoittaiset resurssihuiput ilman, että ne joutuisivat viettämään myös pitkän ja resurssiköyhän talven samalla alueella. Useille lajeille tämä tietäisi todella korkeaa kuolleisuutta tai varmaa menehtymistä ravinnon puutteen takia. Vaikka pitkä muuttomatka on kuluttava, se on kannattava trade-off sille, että lajit voivat viettää toisen osan vuodesta lauhkeammilla alueilla riittävien resurssien äärellä (Lack 1954, Newton 2008). Resurssien saatavuuden kannalta linnuille voisikin olla kannattavaa pysyä jatkuvasti liikkeessä etsiytyen aina seuraavalle edulliselle alueelle. Lisääntyminen kuitenkin vaatii pidempiaikaista paikoillaanpysymistä (Newton 2008).

Muuttolintujen on sovitettava myös muut välttämättömät elämänkierron vaiheensa yhteen muuton kanssa (Newton 2008). Esimerkiksi sulkasato ajoittuu harvoin muuton kanssa päällekkäin (Holmgren & Hedenström 1995), mahdollisesti sulkasadon vaatiman ylimääräisen energian vuoksi (Lindström ym. 1993) tai kenties koska se hankaloittaisi lentämistä (Pennycuick 1975, Hedenström & Møller 1992). Itse muuton ajoitus riippuu useista tekijöistä. Tietyt muutokset ympäristössä (kuten päivänpituuden muuttuminen (Coppack & Pulido 2004) tai ravintotilanteen muutos) sekä linnun sisäiset muutostilat virittävät muuttokäyttäytymisen, joka määräytyy pitkälle perinnöllisesti (Gwinner 1972, Berthold & Helbig 2008).

Levittäytymisliikkeistä puhutaan, kun nuoret linnut levittäytyvät syntysijoiltaan uusille alueille (englanniksi 'natal dispersal'), ja kun aikuiset linnut vaihtavat vuosittain pesimäpaikkaa (englanniksi 'breeding dispersal') ja talvehtimisaluetta (englanniksi 'wintering dispersal') (Newton 2008). Migraatio sen sijaan on säännöllistä liikettä populaation lisääntymisalueen ja talvehtimisalueen välillä. Levittäytymismuutto muistuttaa migraatiota sikäli, että liike tapahtuu säännöllisesti lisääntymisalueen ja ei-lisääntymisalueen välillä. Erona on, että liike voi tapahtua mihin suuntaan vain. Lisäksi populaation maantieteellinen painopiste ei välttämättä muutu, eivätkä alueet välttämättä sijaitse edes eri leveysasteilla. Esimerkiksi osa isotrapeista (*Otis tarda*) siirtyy pesimäkauden jälkeen vuosittain parinkymmenen kilometrin päähän

lisääntymisalueeltaan palaten takaisin lisääntymisaikaan (Morales ym. 2000). Vaelluskäyttäytyminen puolestaan on ilmiö, jossa suuri määrä yksilöitä lähtee liikkeelle samanaikaisesti. Vaellusta ei tapahdu vuosittain, ja yksilöiden määrä, vaelluksen ajoittuminen sekä matkan pituus vaihtelevat epäsäännöllisesti. Nomadismissa taas lisääntymis- ja talvehtimisalueet vaihtelevat jopa vuosittain: linnut vaeltavat pitkiäkin matkoja etsien olosuhteiltaan sopivaa aluetta, ja jatkavat taas matkaansa olosuhteiden muuttuessa (Newton 2008). Saman lajin sisällä liikkuminen voi koostua useista eri liikkumislukista.

Useimpia lajeja ei voi kategorisesti jakaa paikoillaan pysyviin ja säännöllisesti muuttaviin, vaan monet lajit asettuvat jonnekin kahden ääripään strategian välille. Esimerkiksi joillain lajeilla esiintyy sekä nomadismia että vaelluksia. Migraation, levittäytymismuuton, nomadismia ja vaellusten avulla linnut pääsevät käsiksi eri alueiden resursseihin eri aikoina, mikä parantaa selviytymistä ja lisääntymismenestystä (Newton 2008). Säännöllinen muutto on edullista ennustettavissa ympäristöissä, mutta lintulajit, jotka ovat erikoistuneet vuosittain suuresti vaihteleviin ravinnonlähteisiin tai habitaatteihin, hyötyvät joustavammasta muuttokäyttäytymisestä. Näillä lajeilla muuttomatkalle lähtevän populaation suhteellinen osuus vaihtelee suuresti, samoin kuin syysmuuton ajoittuminen.

Muuttajat voidaan jakaa karkeasti kahteen kategoriaan: ensinnäkin ”ohjelmoituihin” muuttajiin, joiden muuttokäyttäytymistä ohjaa vahvasti niiden geenien tahdittama sisäinen kello (Biebach 1983, Berthold ym. 1990, Helbig 1991). Näillä lajeilla päivänpituuden muuttuminen laukaisee muuttokäyttäytymisen, minkä vuoksi muutto alkaa vuosittain melko tarkkaan samaan aikaan ja samaan suuntaan (Newton 2008). Esimerkiksi Israelin läpi syksyisin muuttavien petolintujen saapumispäivämäärissä on havaittu vain muutaman päivän vaihtelua (Leshem & Yom-Tov 1996). Fakultatiiviset muuttajat sen sijaan ajoittavat muuttonsa vallitsevien olosuhteiden mukaan, esimerkiksi ravintotilanne voi määrätä muuton aloituksen. Koska olosuhteet voivat olla hyvinkin erilaisia vuosien välillä, on muuton ajoituksessa ja matkan pituudessa vuosittaista vaihtelua; samoin muuttomatkalle lähtevien yksilöiden osuus populaatiosta voi vaihdella (Svärdson 1957, Terrill 1990, Moore ym. 2003). Esimerkiksi laulujoutsenien (*Cygnus cygnus*) lähtöpäivä Kuolan niemimaalla vaihteli järven jäätilanteesta riippuen kolmen viikon aikaikkunassa (Gilyazov & Sparks 2002). Yleisesti ottaen voisi sanoa, että ”ohjelmoidusti” muuttavilta lajeilta lisääntymisalueen

ravinto loppuu talvella ennustettavasti, kun taas fakultatiivisesti muuttavilla lajeilla ravinnon saatavuus vaihtelee vuodesta toiseen (Newton 2008).

Populaation kaikki yksilöt eivät välttämättä lähde muuttomatkalle: tällöin puhutaan osittaismuuttajista (Newton 2008). Myös osittaismuuttajat voidaan jakaa ”ohjelmoituihin” ja fakultatiivisiin muuttajiin. ”Ohjelmoidussa” osittaismuuttajapopulaatiossa osa yksilöistä muuttaa vuosittain perimänsä vahvasti ohjaamana, kun taas toinen osa jää paikoilleen. Näissä populaatioissa pariutuminen tapahtuu kummankin ryhmän sisällä. Jos lajin ekolokero on sellainen, että kumpikin talvehtimisstrategia on pitkällä tähtäimellä yhtä edullinen (Berthold & Querner 1982, Kaitala ym. 1993), voi samalla alueella esiintyä sekä saman lajin muuttajia että paikkalintuja (Biebach 1983). Fakultatiivisten osittaismuuttajien käyttäytyminen on joustavaa: joinain vuosina yksilö muuttaa, toisina ei (Adriaensen & Dhondt 1990, Schwabl & Silverin 1990). Käyttäytymiserot vuosien välillä voivat johtua vaihtelevista resursseista tai yksilön muuttuvasta kyvystä ja mahdollisuuksista hyödyntää resursseja ja selviytyä karummissa oloissa (Gauthreaux 1978). Heikommat kilpailijat, kuten nuoret yksilöt sekä useilla lajeilla naaraat joutuvat muuttamaan aikuisten ja koiraiden selviytyessä paremmin resurssien huetessa (Kikkawa 1980, Cristol ym. 1999, Pineau 2000). Fakultatiivisilla osittaismuuttajilla migraatio on siis osittain riippuvaista lajin populaatiotiheydestä: mitä enemmän yksilöitä on resursseihin nähden, sitä suurempi osuus populaatiosta lähtee muuttomatkalle.

Jos lajin tarvitsemat resurssit vaihtelevat runsaasti vuosittain tai syklisesti, lajilla voi esiintyä vaelluskäyttäytymistä (Newton 2008). Vaelluksia voivat aiheuttaa joko resurssien väheneminen tai päinvastoin resurssien aiempi runsaus, jolloin pesinnät ovat onnistuneet erinomaisesti ja nuoria yksilöitä on paljon suhteessa resurssien normaaliin määrään. Tyypillisiä vaeltavia lajiryhmiä pohjoisilla alueilla ovat pöllöt ja muut syklisesti lisääntyvistä jyrksijöistä riippuvaiset petolinnut (Lack 1954), vaihtelevaa puiden siemensatoa käyttävät varpuslinnut (etenkin peippolinnut) (Newton 2008) sekä Pohjois-Amerikan preerialla sademääristä riippuvaiset vesilinnut (Johnson & Grier 1988).

Populaatiodynamiikan syklisyys on tyypillistä monille boreaalisen vyöhykkeen eläimille, kuten useille nisäkäslajeille, kanalinnuille ja perhosille (Lindström ym. 2001). Koska monet näistä lajeista ovat ravintoketjujen keskiöissä,

sykliä aaltoilut vaikuttavat koko ekosysteemissä (Linden 1988, Ims & Fuglei 2005). Pienjyrsijöiden lisääntymissyklit osoittavat yleisesti ottaen syklisyyttä 60° pohjoisesta leveysasteesta pohjoiseen mentäessä (Hansson & Henttonen 1985), mutta syklisyyttä esiintyy monin paikoin etelämpänäkin, kuten esimerkiksi Iso-Britannian pohjoisosissa, Tšekien vuoristoissa sekä Länsi-Ranskassa (Cornulier ym. 2013). Lisääntymissyklit ovat lisäksi synkronoituneet laajoilla, jopa tuhansien neliökilometrien laajuisilla alueilla (Erlinge ym. 1999, Krebs ym. 2002, Sundell ym. 2004). Syklit pitenevät ja käyvät sitä korostuneemmiksi, mutta myös epäsäännöllisemmiksi, mitä pohjoisemmaksi mennään (Sundell ym. 2004). Useimmilla alueilla populaatio kasvaa 3-5 vuotta, minkä jälkeen populaatiossa tapahtuu romahdus (Hansson & Henttonen 1985, Henttonen ym. 1985). Romahdus tapahtuu usein kevään ja kesän aikana, mikä aiheuttaa pienjyrsijöitä saalistavien petolintujen pesinnän epäonnistumisen laajalla alueella (Lockie 1955, Maher 1970). Näiden lintujen ja niiden jälkeläisten tulisi siis vaihtaa pesimäaluettaan ainakin useita satoja kilometrejä joka vuosi, jos ne haluavat välttää romahdukset (Newton 2008).

Petolinnut vastaavat ongelmaan kahdella eri tavalla. Linnut voivat pysyä alueella, ja siirtyä muuhun ravintoon huonoina vuosina, jolloin myös lisääntymismenestys on heikompi (Newton 2002). Esimerkiksi pöllöistä lehtopöllö (*Strix aluco*), viirupöllö (*Strix uralensis*) ja tornipöllö (*Tyto alba*) kuuluvat tähän kategoriaan (Southern 1970, Lundberg 1979, Saurola 1989, Taylor 2004). Näiden petojen populaation kasvu seuraa muutaman vuoden viiveellä jyrsijäkannan kasvua (Newton 2002).

Toinen ratkaisu on nomadismi: linnut liikkuvat pääravinnon esiintymisen mukana ja lisääntyvät eri alueilla eri vuosina. Nomadeilla on mahdollisuus lisääntyä vuosittain, mutta pitkien matkojen liikkuminen tuntemattomille alueille on riskialtista ja vie paljon energiaa (Therrien ym. 2014). Kotimaisista lajeista suopöllö (*Asio flammeus*), sarvipöllö (*Asio otus*) ja hiiripöllö (*Surnia ulula*) sekä tiettyyn pisteeseen asti tunturipöllö (*Bubo scandiaca*) ja lapinpöllö (*Strix nebulosa*) ovat tällaisia ravintospesialisteja, samoin kuin tuulihaukka (*Falco tinnunculus*), sinisuohaukka (*Circus cyaneus*) ja piekana (*Buteo lagopus*) (Newton 2008). Näiden lajien lisääntymistiheydet vaihtelevat paikallisesti hyvin paljon: hyvinä saalisvuosina voi sadan neliökilometrin alueella elää useita kymmeniä pareja, kun taas huonoina vuosina ei ainuttakaan (Korpimäki & Norrdahl 1991).

Nämä kaksi strategiaa eivät ole täysin toisensa poissulkevia, ja lajit muodostavatkin gradientin siinä, kuinka paikoillaan pysyviä tai liikkuvaisia ne ovat. Lajin sisälläkin voi olla alueellista vaihtelua strategian suhteen ensisijaisen ja vaihtoehtoisen ravinnon määrän mukaan (Newton 2008). Myös dominanssistatus, ikä ja sukupuoli voivat vaikuttaa lajin sisällä parhaan strategian valintaan (Lack 1968). Esimerkiksi helmipöllöllä (*Aegolius funereus*) ja varpuspöllöllä (*Glaucidium passerinum*) naaraat sekä nuoret yksilöt tekevät syksyisin vaelluksia, mutta koiraat jäävät vartioimaan reviiriään talveksi (Lundberg 1979, Hipkiss ym. 2002, Lehikoinen ym. 2011a). Nomadismi ei myöskään sulje pois säännöllistä vuodenaikaismuuttoa, vaan esimerkiksi suopöllö ja sarvipöllö ovat myös muuttolintuja (Valkama ym. 2014).

Osalla näistä nomadilajeista esiintyy syksyisin vaelluksia etelään päin niiden ensisijaisten saalispopulaatioiden romahdettua, jolloin linnut lähtevät sankoin joukoin muualle etsimään ravintoa (Newton 2008). Suuret muuttajamäärät saattavat johtua myös päinvastaisesta syystä: kevään runsas pikkunisäkäskanta johtaa hyvään pesimämenestykseen (Lehikoinen ym. 2011b), minkä seurauksena syksyllä muuttaa paljon nuoria lintuja (Kjellén 1998). Vaellusten aikaan havainnot lajista jopa satakertaistuvat edelliseen vuoteen verrattuna (Lehikoinen ym. 2011a). Koska pikkunisäkäsyklit eivät ole täysin säännöllisiä, myöskään vaellusten suuruus ja ajankohta eivät ole ennustettavia. Nomadiset lajit kerääntyvät talvehtimisalueellakin sinne, missä ravintoa on eniten tarjolla, ja joidenkin lajien yksilöt talvehtivat yhteisillä ”orsilla”. Näitä on havaittu sarvipöllöltä (Wijnandts 1984), suopöllöltä (Clark 1975) sekä lapinpöllöltä (Nero ym. 1984). On syytä huomauttaa, että vaellukset eivät kuitenkaan ole vain nomadisia lajeja koskeva ilmiö, vaan niitä voi sinällään esiintyä kaikilla lajeilla, vaihtelevista syistä.

Tässä työssä käsittelen havaintoja Suomessa esiintyvien pöllöjen syysmuutosta ja niiden yhteydestä Suomen pikkunisäkäsykliin ajoittumiseen. Gradussani vedetään ensimmäistä kertaa yhteen Hangon lintuaseman (Halias) syksyiset pöllöjen pyyntimäärät ajanjaksolta 1979–2015 sekä eri puolilla Suomea tehdyt pikkunisäkäiden runsauksien seuranta-aineistot vuosilta 1985–2011. Pöllöaineistosta selviää pyyntimäärien lisäksi aseman ulkopuolella rengastettujen yksilöiden rengastuspaikkakunnat, minkä avulla selvitetään näiden yksilöiden maantieteellinen jakautuminen.

Tarkemmat tutkimuskysymykseni ovat, vaikuttaako paikallinen pikkunisäkäsyyklin vaihe pöllöjen muuttokäyttäytymiseen, ja jos vaikuttaa, niin miten? Ensimmäinen hypoteesi on, että myyriin erikoistuneiden, nomadien lajien kohdalla heikko myyrävuosi aiheuttaa samana syksynä vaelluksen paremman ravinnon perässä, mikä näkyy pöllöjen kohonneina pyyntimäärinä. Toinen hypoteesi on, että kevään pikkunisäkäsrunsaus tuottaa paljon pöllönpoikasia, jolloin runsas poikaslevittäytyminen aiheuttaa muuttajien suuren määrän. Onko muuttajia siis enemmän, kun edellisen kevään pikkunisäkäsmäärät ovat olleet korkeat? Hypoteesit eivät ole toisiaan pois sulkevia. Paikkalintujen kohdalla määrissä ei näkyisi merkittävää eroa vuosien välillä.

2. Aineisto ja menetelmät

2.1 Tutkimuslajit

2.1.2 Pöllöt

Pöllöt ovat ryhmä enimmäkseen yö- ja hämääaktiivisia petolintuja, joilla on yhteisiä morfologisia, anatomisia ja käytöksellisiä piirteitä. Pöllöjä yhdistävät sopeumat heikossa valaistuksessa liikkumiseen ja saalistukseen: pöllöillä on muihin samankokoisiin lintuihin verrattuna suuri, pyöreä pää, jossa suuria, eteenpäin suuntautuneita silmiä reunustaa ääniaaltoja keräävä naamakiehkura (Burton ym. 1973, König & Weick 2008). Nämä piirteet mahdollistavat hyvän näkö- sekä kuuloaistin, erityisesti korkeita ääniä pöllöt kuulevat tarkasti. Muita sopeumia ovat mm. erittäin pehmeä höyhenpeite, joka mahdollistaa äänettömän lennon (Burton ym. 1973, König & Weick 2008).

Pöllöjä pesii kaikkialla maapallolla Etelämannerta lukuun ottamatta (Saurola ym. 1995). Pöllöt jaetaan kahteen heimoon: tornipöllöihin (Tytonidae) ja pöllöihin (Strigidae), joista jälkimmäinen jaetaan kahteenkymmeneenviiteen eri sukuun.

Suurin osa lajeista on territoriaalisia paikkalintuja (Burton ym. 1973, König & Weick 2008). Monet lajit suosivat elinympäristönään metsämaita ja metsän reunoja.

Pohjoisella pallonpuoliskolla pöllöjen on sopeuduttava sekä vuodenaikojen että saaliseläinten kantojen dramaattisiin vaihteluihin. Valaistus- ja kuuluvuusolosuhteet ovat pohjoisessa paremmat kuin tropiikissa, mutta talvisin lumihanki vaikeuttaa pikkunisäkkäiden saalistusta (Saurola ym. 1995). Kuuloaisti onkin erityisen tärkeä pohjoisessa, missä pöllön on kuultava saalis hangen läpi. Kaikki Suomessa pesivät pöllölajit ovat vahvasti riippuvaisia pikkunisäkkäistä, vaikka monet lajit voivat lisäksi saalistaa muutakin ravintoa (Saurola ym. 1995). Pöllöjen yleisin saalistustapa on ”istu ja odota” (Burton ym. 1973, König & Weick 2008). Pienikokoisemmat koiraat ovat ketterämpiä saalistamaan ja tuovat ruoan perheelleen. Isompi naaras puolestaan ensisijaisesti puolustaa pesää pesimäaikaan. Mikään pöllö ei itse rakenna varsinaista pesää, vaan ne käyttävät koloja, muiden lintujen vanhoja pesiä, tai pesivät maassa painaumissa (König & Weick 2008).

Pöllölajit eroavat ruokavaliossaan, lisääntymistiheydessään, pesyekoossaan, uskollisuudessaan elinalueelleen ja pariutumiskumppanilleen sekä eliniänodotteessa. Nämä kaikki tekijät vaikuttavat pohjoisten lajien talvehtimisstrategiaan ja liikkuvuuteen (Lundberg 1979). Näihin vaikuttavat voimakkaasti myös pikkunisäkkäiden kannanvaihtelut.

Suomessa pesii kymmenen pöllölajia, joista osasta on kertynyt tarpeeksi tutkimukseeni soveltuvaa aineistoa Helsingin Seudun Lintutieteellinen Yhdistys Tringary:n ylläpitämältä Hangon lintuasemalta (jatkossa Halias). Nämä lajit ovat viirupöllö, lehtopöllö, huuhkaja (*Bubo bubo*), sarvipöllö, suopöllö, helmipöllö, hiiripöllö ja varpuspöllö. Suomalaisista lajeista puuttumaan jäävät siis tunturipöllö ja lapinpöllö.

Viirupöllö on suurikokoinen, vaalea ja tummaviiruinen paikkalintu. Viirupöllön suuri koko auttaa sitä selviytymään karujen olojen, kuten talven ja myyräkatosten yli. Viirupöllö on palearktinen yleispeto, jonka yleisintä saalista Pohjois-Euroopassa ovat pelto- ja vesimyyrät (*Microtus agrestis* ja *Arvicola amphibius*), jotka muodostavat noin 60 % sen ruokavaliosta (Lundberg 1979). Huonoina myyrävuosina laji jättääkin pesimättä. Suomessa viirupöllön kanta on vakaa, ja lajia tavataan pesivänä aina Metsä-Lappia myöten (Valkama ym. 2014). Viirupöllö tekee pesänsä isoihin kolopuihin tai savupiippupötkelöihin, joita on hyvin harvassa. Laji pesii kuitenkin

mielellään myös innokkaiden pöllöharrastajien asentamiin pönttöihin, minkä vuoksi laji on hyvin tutkittu Suomessa. Viirupöllöt, erityisesti koiraat, ovat hyvin uskollisia valitsemalleen pesäpaikalle. Tästä seuraa, että viirupöllöt muodostavat hyvin kestäviä parisiteitä. Itsenäistyneet nuoret pöllöt siirtyvät syksyisin tyypillisesti alle 50 kilometrin päähän pesältä, mutta muutamat yksilöt uskaltavat useiden satojen kilometrien päähän (Valkama ym. 2014).

Lehtopöllö on viirupöllöä selvästi pienempi, hieman tummempi paikkalintu. Lehtopöllö on palearktinen yleispeto, jonka pesimämenestys riippuu vahvasti pikkunisäkkäiden kannanvaihteluista (Valkama ym. 2014). Lehtopöllön kanta on Suomessa vakaa (Tiainen ym. 2016). Laji on erittäin eteläinen: lehtopöllö on muita pöllölajeja riippuvaisempi ihmisen muokkaamasta ympäristöstä, erityisesti talvella (Valkama ym. 2014). Pesänsä lehtopöllö tekee puunkoloon tai pönttöön (Mikkola 1983). Kuten viirupöllö, lehtopöllökin pysyttelee kerran valitsemallaan pesäpaikalla, ja parisiteet ovat kestäviä. Pieni osa kannasta, yleensä nuoret linnut, saattavat kuitenkin vaihtaa pesäpaikkaa jopa yli parinsadan kilometrin päähän. Naaraat ovat hieman herkempiä vaihtamaan pesäpaikkaansa kuin koiraat. Rengastusaineiston mukaan puolet nuorista pöllöistä asettuu pesimään noin 15 kilometrin päähän kuoriutumisaikaltaan (Valkama ym. 2014).

Männynruskea ja tupsupäinen huuhkaja on pöllöistämme suurin. Huuhkajan levinneisyysalue kattaa suuren osan Eurooppaa ja Aasiaa: Suomessa kanta on tihein etelässä ja lounaassa, mutta yksittäisiä pesintöjä on Etelä-Lapissa asti (Valkama ym. 2011). Laji on viime vuosikymmeninä taantunut, ja vuoden 2015 uhanalaistarkastelussa huuhkaja luokiteltiin ”erittäin uhanalaiseksi” (Tiainen ym. 2016). Huuhkajan ravintoa ovat pienet ja keskikokoiset nisäkkäät ja linnut, mutta pikkunisäkkäiden lisääntymissyklit heijastuvat myös huuhkajan pesimämenestykseen (Valkama ym. 2014). Huuhkaja tekee pesänsä kalliojyrkänten hyllylle tai juurakon, kaatuneen rungon tai kiven suojaan (Mikkola 1983). Nuoret pöllöt siirtyvät pesimään noin 50 kilometrin päähän synnyinalueeltaan, mutta ensimmäisenä talvena ne saattavat liikkua parin sadankin kilometrin etäisyydelle kuoriutumisaikaltaan (Valkama ym. 2014).

Suopöllö on variksen kokoinen kosteikkojen eläjä. Suopöllö on globaalilla skaalalla laajimmalle levinnyt Suomessa pesivä pöllölaji: se pesii Euraasian lisäksi

laajalla alueella Etelä-Amerikassa sekä kaukaisilla valtameren saarilla. Suomessa se pesii koko maassa lukuun ottamatta kaikkein eteläisintä Suomea (Valkama ym. 2011). Maassamme suopöllö on uhanalaisluokituksestaan ”elinvoimainen” (Tiainen ym. 2016). Suopöllö on myyräspesialisti ja nomadi, joka vaihtaa pesimäaluettaan aina vallitsevan myyrätilanteen mukaan. Tosin niukan rengastusaineiston perusteella ainakin osa Suomessa pesineistä yksilöistä palaa pesimään aiemmalle pesimäpaikalleen, joten suopöllö ei ole täysin ravinnon perässä vaeltava nomadi (tai sitten samalla paikalla on ollut useampana vuotena hyvät olosuhteet). Laji on myös muuttolintu, joka talvehtii pääasiassa Etelä- ja Keski-Euroopassa (Valkama ym. 2014). Hyvän ravintotilanteen aikana osa kannasta saattaa myös jäädä Suomeen talvehtimaan. Suopöllön pesä on matala syvennys heinikossa kosteikolla tai pellolla (Koskimies 2005). Nuorten pöllöjen levittäytymisestä Suomessa on niukasti aineistoa, mutta ainakin joissain tapauksissa yksilöt ovat palanneet pesimään lähelle kuoriutumipaikkaansa (Valkama ym. 2014).

Sarvipöllö on suopöllöä hieman kookkaampi, höyhenpuvultaan hyvin kaunis tupsupää. Sarvipöllö on holarktinen laji, joka pesii Suomessa etelärannikolta Metsä-Lappiin asti (Valkama ym. 2014). Laji on Suomessa luokiteltu ”elinvoimaiseksi” (Tiainen ym. 2016). Myös sarvipöllö on myyräspesialisti, jonka lisääntymismenestys riippuu myyrien lisääntymissykleistä. Sarvipöllö on ainakin osittain nomadinen laji: vähäisen rengastusaineiston perusteella ainakin osa linnuista palaa pesimään kuoriutumispesänsä lähistölle. Suomessa sarvipöllö on levinneisyytensä pohjoisrajalla, ja pöllöt muuttavat Suomesta talveksi pääasiallisesti lounaaseen, aina Ranskaan ja Iso-Britanniaan saakka (Valkama ym. 2014). Jokunen yksilö jää silloin tällöin talvehtimaan hyvänä myyrävuotena. Sarvipöllö pesii vanhassa, usein variksen tekemässä risupesässä, joita on runsaasti saatavilla (Lundberg 1979).

Hiiripöllö on variksen kokoinen, haukkamaisen näköinen pöllö. Hiiripöllö on holarktinen laji, joka pesii Suomessa koko maassa, tosin Oulun ja Lapin lääneihin painottuen (Valkama ym. 2014). Lajin kanta on Suomessa luokiteltu ”elinvoimaiseksi” (Tiainen ym. 2016). Hiiripöllö on nomadi myyräspesialisti, joka tekee laajoja, jopa tuhansien kilometrien siirtymiä pohjoisilla alueilla. Lajin nomadisuus, lyhytikäisyys ja olosuhteiden salliessa runsas poikastuotto aiheuttavat suuren ajallisen ja paikallisen vaihtelevuuden lajin runsaudessa. Suomessa rengastusmäärät vaihtelevatkin suuresti ja satunnaisesti vuosien välillä. Rengastusmäärien vaihtelu kuvaakin melko huonosti todellisuudessa pesineiden hiiripöllöjen vuosivaihtelua (Valkama ym. 2014).

Hiiripöllöllä esiintyy vaelluskäyttäytymistä: myyräkantojen huippuvuosina pöllöjä voi syksyisin ja talvisin vaeltaa runsaasti Keski-Eurooppaan asti (Mikkola 1983). Hiiripöllö kelpuuttaa pesäkseen monenlaisia soppia: se voi pesiä puunkolossa, kannon nokassa, pöntössä tai vanhassa risupesässä (Koskimies 2005).

Helmipöllö on suuripäinen, jatkuvasti hämmästyneen näköinen pieni pöllö. Helmipöllö on holarktinen myyräspesialisti, joka pesii koko Suomessa etelärannikolta Lapin perukoille asti (Valkama ym. 2014). Suomessa laji kuuluu uhanalaisluokituksessa ”silmälläpidettäviin” (Tiainen ym. 2016). Helmipöllön taipumus nomadismiin vaihtelee iän ja ennen kaikkea sukupuolen mukaan. Helmipöllö on kolopesijä, ja sopivia koloja on niin harvassa, että pöllöjen kannattaisi pysyä samalla lisääntymispaikalla hyvän kolon löydettyään. Toisaalta lyhyt elinikä ja myyräsykliä tahdittama lisääntymismenestys suosivat nomadismia (Lundberg 1979). Naaraita huomattavasti pienemmät helmipöllökoiraat pystyvät naaraita ketterämmin pyydystämään pienikokoisia lintuja, ja niiden ruokavalio onkin monipuolisempi kuin naaraila (Korpimäki 1986a). Koiraila on paremmat mahdollisuudet selviytyä talven yli ja pysyä samalla alueella ympäri vuoden (Korpimäki ym. 1987), ja rengastusaineiston perusteella koiraat ovatkin hyvin uskollisia kerran valitsemalleen pesäpaikalle (Valkama ym. 2014). Polygynia on helmipöllökoiraila yleistä, ja useiden pesyeiden kasvattaminen samaan aikaan hyvinä myyrävuosina tasapainottanee pesimättä jättämistä huonoina vuosina (Lundberg 1979). Helmipöllönaaraiden polyandria on harvinaisempaa, mutta erityisesti myyräsykliä huippuvuosina osa naaraita jättää keskenkasvuiset poikasensa koiraan hoiviin ja perustaa uuden pesyeen toisen koiraan kanssa. Parisidos kestääkin hyvin harvoin kauemmin kuin yhden pesimäkauden, jos edes sitä (Korpimäki & Hakkarainen 2012).

Helmipöllönaaraat ovat koiraita huomattavasti vähemmän uskollisia pesäpaikalleen: neljäsosa rengastetuista naaraita siirtyy pesimään yli sadan kilometrin päähän edelliseltä pesältä, jotkin yksilöt jopa useiden satojen kilometrien päähän (Valkama ym. 2014). Suurikokoiset naaraat ovat erikoistuneet koiraita enemmän myyrien saalistukseen (Korpimäki 1986b), ja naaraat ovatkin voimakkaasti nomadisia. Helmipöllöillä esiintyy vaelluskäyttäytymistä (Korpimäki & Hakkarainen 2012). Syksyiset vaellukset koostuvat aikuisten naaraiden pesintälevittäytymisestä sekä juuri itsenäistyneiden nuorten pöllöjen poikaslevittäytymisestä. Nuoret pöllöt voivat suorittaa jopa useiden satojen kilometrien siirtymän kuoriutumispaikeeltaan. Nuoret naaraat

siirtyvät keskimäärin huomattavasti kauemmaksi kuin nuoret koiraat (Valkama ym. 2014). Vaelluksille liittyy toisinaan myös muutamia, oletettavasti parempaa reviiriä etsiviä aikuisia koiraita (Hipkiss ym. 2002).

Palleromainen varpuspöllö on pienin pöllömme. Laji on palearktinen yleispeto, jonka pesimämenestys riippuu kuitenkin vahvasti pikkunisäkkäskantojen vaihtelusta. Suomessa varpuspöllö pesii etelärannikolta Metsä-Lappiin asti, esiintyen kuitenkin runsaimpana Etelä- ja Keski-Suomessa (Valkama ym. 2014). Lajin kanta on arvioitu ”silmälläpidettäväksi” (Tiainen ym. 2016). Varpuspöllö tekee pesänsä vanhaan tikankoloon, tai paksuseinäiseen erikoispönttöön. Piskuinen pöllö on paikkalintu, joka selviytyy talvesta säilömällä saalistaan koloihin, etupäässä lintuja ja pikkunisäkkäitä (Valkama ym. 2014). Kuten helmipöllöllä, myös varpuspöllöllä esiintyy vaelluskäyttäytymistä (Lehikoinen ym. 2011a, Valkama ym. 2014). Myös varpuspöllön tapauksessa vaelluksille lähtevät naaraspöllöt sekä nuoret yksilöt (Lehikoinen ym. 2011a). Syyt vaellukseen lienevät samat kuin helmipöllöllä: varpuspöllökoiraan on edullista jäädä vartioimaan arvokasta resurssia, pesäkoloa, talveksi. Syyksi nuorten pöllöjen yliedustukselle vaelluksilla on esitetty niiden alemmaa dominanssistatusta (Newton 2008, Lehikoinen ym. 2011a), mutta syynä saattaa osin olla myös aikuisten pöllöjen sulkasato, joka kaventaa liikkeellelähden aikaikkunaa (Lehikoinen ym. 2011a). Suomessa varpuspöllöpopulaation kokoa on seurattu 1980-luvulta asti, ja tähän mennessä suuria vaelluksia on havaittu kaksi (Björklund & Saurola 2004, Honkala ym. 2010). Kumpaakin vaellusta seurasi populaation romahdus keväällä, joten todennäköisesti vaellukset sysäsi liikkeelle ravintopula (Honkala ym. 2005, Honkala ym. 2011).

Taulukko 1. Pöllöjen lajitietoja.

Laji	Munamäärä	Pesintäikä (vuosina)	Ikäennätys (vuosina) (Valkama ym. 2014)	Yleisin pariutumismuoto
Viirupöllö	1-7 (Mikkola 1983)	3-4 (Valkama ym. 2014)	23	Monogamia (Valkama ym. 2014)
Lehtopöllö	1-6 (Mikkola 1983)	1-2 (Valkama ym. 2014)	22	Monogamia (Valkama ym. 2014)
Huuhkaja	1-6 (Mikkola 1983)	1-2 (Koskimies 2005)	27	Monogamia (Mikkola 1983)
Suopöllö	2-13 (Mikkola 1983)	1 (Valkama ym. 2014)	13	Monogamia (Saurola ym. 1995)
Sarvipöllö	1-9 (Mikkola 1983)	1 (Cramp 1985)	17	Monogamia (Lundberg 1979)
Hiiripöllö	1-13 (Mikkola 1983)	1 (Saurola ym. 1995)	6	Monogamia (Sonerud ym. 1987)
Helmipöllö	3-8 (Korpimäki & Hakkarainen 2012)	1 (Valkama ym. 2014)	14	Polygamia (Korpimäki & Hakkarainen 2012)
Varpuspöllö	3-10 (Mikkola 1983)	1 (Valkama ym. 2014)	5	Sarjamonogamia (Saurola ym. 1995)

2.1.2 Pikkunisäkkäät

Suomessa elää ainakin 26 maassa liikkuvaa pikkunisäkäslajia (Siivonen 1972). Kaikki kelpaavat petolintujen ruuaksi, mutta eri lajien ja lajiryhmien suosio saaliina vaihtelee (Saurola ym. 1995). Pikkunisäkkäät voidaan jakaa kolmeen ryhmään: päästäisiin, hiiriin ja rottiin sekä myyriin. Näistä ryhmistä ainoastaan myyrillä esiintyy useita vuosia kattavia, säännöllisiä kannanvaihteluja, vaikka myös päästäisellä on havaittu jonkinlaista syklisyyttä. Myyrälajeja esiintyy Suomessa yksitoista (Siivonen 1972). Pöllöjen kannalta runsaimmat ja tärkeimmät ravintokohteet ovat myyrien *Microtus*-suku, johon kuuluu mm. peltomyyrä, sekä *Myodes*-suku, johon kuuluu mm. metsämyyrä (*M. glareolus*) (Saurola ym. 1995). Pohjoisessa myös tunturisopuli

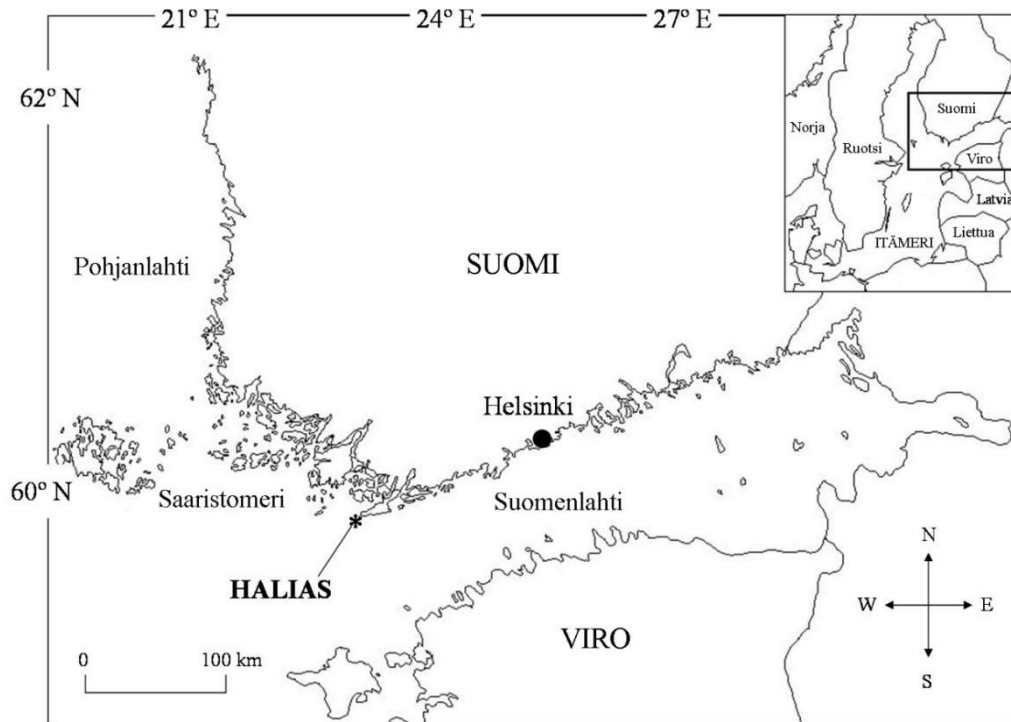
(*Lemmus lemmus*) ja metsäsopuli (*Myopus schisticolor*) ovat pöllöille tärkeitä saalislajeja. Varsinkin isommille pöllölajeille myös rotta (*Rattus norvegicus*) ja vesimyyrä ovat tärkeitä ravinnonlähteitä.

Eri myyrälajien kannanvaihtelut ovat vahvasti synkroniassa (Huitu ym. 2004, Korpela ym. 2013). Kannanvaihteluiden myötä myyrien tiheydet vaihtelevat suuresti. Syvimmässä romahdusvaiheessa myyriä ei löydy edes yhtä hehtaarilta (Saurola ym. 1995), kun taas huippuvaiheessa kanta voi kasvaa 50–500 kertaiseksi alhaisimmista lukemista (Hanski ym. 1991, Oksanen & Oksanen 1992). Lajien välillä on eroja siinä, kuinka tiheästi lajitoverit kykenevät elämään keskenään (Saurola ym. 1995). Suomessa runsaudenvaihtelut muodostavat gradientin etelästä pohjoiseen mentäessä: syklit pitenevät ja runsauserot ovat korostuneempia pohjoisessa (Sundell ym. 2004). Etelä-Suomessa tyypillinen jakson pituus on kolme vuotta, kun taas pohjoisimmassa Lapissa jakso venyy keskimäärin viiteen vuoteen (Hanski ym. 1991).

2.2 Aineisto

2.2.1 Pöllöaineisto

Suomessa ensimmäiset kirjatut havainnot lintujen muuton ajoittumisesta eli fenologiasta on tehty jo 1700-luvulla, ja 1800-luvulla muuttolintujen saapumisaikoja kirjattiin systemaattisesti ympäri maata (Lehikoinen & Vähätalo 2000). Vuonna 1927 Suomeen perustettiin ensimmäinen lintuasema, ja 1960-luvulla rannikollemme nousi asemia runsaasti. 1970-luvulla perustettiin ensimmäisiä lintutieteellisiä paikallisyhdistyksiä, joukossa mm. Helsingin Seudun Lintutieteellinen Yhdistys Tringa ry. Asemien tutkimustoiminta tarkentui ja monipuolistui 1990-luvulta lähtien, ja 2000-luvulla asemien aineistoihin perustuvia tutkimuksia on tehty paljon. Aineistoja on hyödynnetty varsinkin Turun sekä Helsingin yliopistoissa, erityisesti ilmastonmuutokseen liittyvissä tutkimuksissa (Valkama ym. 2014).



Kuva 1. Hangon lintuaseman sijainti. (Lähde: www.tringa.fi)

Hangon lintuasema (Halias) on Tringa ry:n ylläpitämä havaintoasema. Vuonna 1979 perustettu asema on sijainniltaan Suomen eteläisin. Se sijaitsee Hankoniemen ulkosaaristovyöhykkeeseen työntyvässä lounaiskärjessä Uddskattanin luonnonsuojelualueella (59°49' N, 22°54' E) (Kuva 1). Kapean niemen kärjessä sijaitseva asema kerää monenlaisia muuttajia, ja Halias on nykyään Suomen aktiivisimmin toimiva lintuasema (Valkama ym. 2014).

Pöllöaineistoni koostuu Haliaksen vuosien 1979–2015 syysrengastuskausista. Aineiston ovat vuosien varrella keränneet useat vapaaehtoiset rengastajat. Syysrengastuskausi alkaa heinäkuun puolestavälistä päättyen marraskuun puoliväliin. Pöllöjen syksyinen verkkopyynti tapahtuu noin kymmenellä verkolla alueen kallioiden, matalakasvuisten metsiköiden ja pensastojen suojassa. Suurisilmäisiä petolintuverkkoja pidetään auki päivisin ja öisin sään salliessa: kovalla tuulella tai runsaalla sateella pyyntiä ei suoriteta lintujen turvallisuussyistä. Eniten pöllöjä verkkoihin tarttuu lokakuussa (Lehikoinen & Vähätalo 2000). Verkkoihin jääneet pöllöt

rengastetaan ellei niillä ole jo rengasta entuudestaan, ja niiden ikä määritetään kirjallisuuden perusteella (Haapala ym. 1988). Lisäksi linnuilta mitataan siiven pituus (ks. Svensson 1997) ja ne punnitaan ennen vapauttamista. Suurin osa pyydystetyistä yksilöistä on rengastamattomia. Aikaisemmin rengastettujen, Haliaksella kontrolloitujen yksilöiden tiedoista selviävät rengastuspaikkakunta, rengastuspäivä, sukupuoli, ikä ja kunto rengastettaessa sekä ikä ja kunto kontrolloitaessa. Pyydystys, tutkimus ja rengastus eivät aiheuta linnuille kohtuutonta kärsimystä, ja rengastajilla on ELY-keskuksen myöntämä lupa toimintaan.

2.2.2 Pikkunisäkäsaineisto

Pikkunisäkäsaineistoni koostuu vuosien 1985–2011 pikkunisäkäsppyynneistä kuudella eri paikkakunnalla. Pyyntit on toteutettu tappopyyntinä käyttäen suomalaisvalmisteisia, metallisia hiiren- ja rotanloukkuja. Hiirenloukut ovat sopivia *Mictorus*-suvun myyrille, metsämyyrille, hiirille ja päästäisille, kun taas rotanloukut sopivat rottien lisäksi vesimyyrien pyyntiin (Korpimäki ym. 2005). Syöttinä hiirenloukuissa on käytetty sekajyväleivän paloja, jonka on todettu olevan sopiva syötti myyrille, hiirille ja päästäisille (kts. Koivunen ym. 1996). Rotanloukuissa käytettiin lisäsyöttinä kuivattua omenaa: näiden on todettu olevan sopiva syötti vesimyyrille (Siivonen 1972). Laki koe-eläintoiminnasta (62/2006) sekä eläinkoelautakunnan päätös (16. toukokuuta 2007) eivät määritä käytettyä loukkupyyntitekniikkaa eläinkokeeksi, eikä toiminnalta siksi vaadita eläinkoelautakunnan myöntämää eläinkoelupaa.

Hiirenloukkuja on asetettu 50–192 pyyntipaikkaa kohden (lisäksi joitain kymmeniä rotanloukkuja) joko noin kymmenen metrin välein linjaan, kolmen ryhmiin 10–20 metrin välein, tai pienruutuihin useiden kymmenien metrien välein (kts. Myllymäki ym. 1971). Kaikilla tutkimuspaikkakunnilla pikkunisäkkäitä on pyydetty sekä metsäisestä että avoimesta maastosta. Metsämyyrä on vahvasti metsien laji, kun taas peltomyyrää esiintyy pääasiassa pelloilla, niityillä ja muilla avoimilla paikoilla (Siivonen 1972). Tämän vuoksi on tärkeää pyytää molemmissa habitaateissa yleisen myyrärunsauden arvioimiseksi luotettavasti (Brommer ym. 2010). Loukutusta on

jatkettu 1–4 päivää, minkä aikana lauenneet loukut on viritetty uudestaan. Vuosittainen loukkuvuorokausien määrä aineistossa vaihtelee muutamasta sadasta yli tuhanteen, aineiston keskiarvo on 570,5 vuorokautta pyyntipaikkaa kohden. Pyyntit on suoritettu kahdesti vuodessa, keväisin (maaliskuusta kesäkuun alkuun) ja syksyisin (syyskuusta lokakuuhun). Tarkka ajankohta on riippunut sääoloista ja alueen sijainnista (pyyntit on tehty myöhemmin pohjoisessa).

Valitsin pyyntipaikkakunnat siten, että ne asettuvat pohjoinen-etelä-akselille läpi Suomen. Näin sain analyysiin mukaan sekä etelässä että pohjoisessa esiintyviin pöllölajeihin vaikuttavat runsaudenvaihtelut. Pyyntipaikkakunnat ovat pohjoisesta etelään Enontekiön Kilpisjärvi, Muonion Pallas, Etelä-Pohjanmaan Kauhava, Kanta-Hämeen Hauho ja Loppi sekä Länsi-Uudenmaan Siuntio. Kilpisjärven ja Pallaksen pikkunisäkäsaineiston on kerännyt Luonnonvarakeskuksen tutkimusprofessori Heikki Henttonen, Hauhon ja Lopen aineiston ovat keränneet Henttonen sekä Luonnonvarakeskuksen tutkija Otso Huitu, Kauhavan aineiston keräsi Turun yliopiston professori Erkki Korpimäki ja Siuntion aineiston keräsivät Kimpari Bird Projectsin Kari Ahola sekä Teuvo Karstinen. Lisäksi pyynteihin on osallistunut useita avustajia.

Aineiston runsaimmat myyrälajit ovat metsä- ja peltomyyrä. Lapissa runsaita lajeja ovat myös harmaakuvemyyrä (*Myodes rufocanus*), punamyyrä (*Myodes rutilus*) ja lapinmyyrä (*Microtus oeconomus*). Kauhavalla pyydykseen joutui myös idänkenttämyyriä (*Microtus levis*). Etelässä muita yleisiä pikkunisäkkäitä ovat metsäpäästäinen (*Sorex araneus*) ja metsähiiri (*Apodemus flavicollis*). Tutkimustani varten kaikkien lajien lukumäärät on kultakin paikkakunnalta yhdistetty pikkunisäkäsrunsausta kuvaavaksi indeksiksi (yksilöä per 100 loukkuvuorokautta), joka ottaa siis huomioon vaihtelevan pyyntitehon. Samoin yhdistin eri habitaattien aineistot kullakin paikkakunnalla saadakseni selville paikkakunnan yleisen pikkunisäkäsrunsauden.

Tarkemmat tiedot kullakin paikkakunnalla käytetyistä pyyntimeteodeista löytyvät seuraavista julkaisuista: Kilpisjärvi ja Pallas (Cornulier ym. 2013), Kauhava (Korpimäki ym. 2005), Loppi ja Hauho (Korpela ym. 2013, Korpela ym. 2014) ja Siuntio (Karell ym. 2009).

2.3. Tilastolliset menetelmät

Selitin Haliaksen pöllöjen lajikohtaisia syyspöytäntimääriä kuuden eri paikkakunnan keväisillä ja syksyisillä pikkunisäkäsrunsauksilla. Ennen analyyseni log-muunsin pikkunisäkäsrunsaudet tasoittaakseni ääreviä pikkunisäkkäiden kannanvaihteluja. Tämän jälkeen standardoin pikkunisäkäsindeksit, jotta paikkakohtaiset vaihtelut olisivat suoraan vertailukelpoisia. Lisäksi tarkistin kunkin paikkakunnan kevät- ja syysindeksien välisen korrelaation suuruuden. Jos kevät- ja syysindeksien keskinäinen korrelaatio oli suurempi kuin 0.5 (Booth ym. 1994), käsittelin kevät- ja syysindeksejä erillisissä malleissa.

Analyysissä käytin mallia, jossa kunkin pöllölajin runsautta selitetään yleistetyllä lineaarisella mallilla (eng. generalized linear model), jossa aineisto on Poisson-jakautunut ja jossa selittävät tekijät ovat paikkakuntakohtaiset, standardoidut pikkunisäkäsindeksit keväisin ja syksyisin. Käytin analyysissä R-tilasto-ohjelmaa (funktio `lm`; R 3.3.2; R Core Team 2015). Mallinsin jokaisen paikkakunnan pikkunisäkästiedot erikseen ja vertailin lajikohtaisesti paikkakuntien tietoja Akaike Information Criterion (AIC) perusteella (Burnham & Anderson 2002). AIC:llä voidaan vertailla tilastollisten mallien keskinäistä paremmuutta tietyllä aineistolla. AIC arvioi kunkin mallin selitysvoiman suhteessa toisiin samalla aineistolla tehtyihin malleihin, jolloin mallit voidaan laittaa paremmuusjärjestykseen ja valita niistä aineistoa parhaiten selittävä. Alueiden vertailusta jätettiin kullakin lajilla pois ne pohjoiset ja eteläiset paikkakunnat, joilla kyseistä lajia ei esiinny Suomen pesimälintuatlaksen perusteella (Valkama ym. 2014).

Lisäksi tein kullekin lajille ns. nollamallin, jossa pöllölajin runsautta selittävänä tekijänä on vain vakiotermi. Mallissa ei siis ole mukana pikkunisäkäsvaikutusta. Vertailemalla kunkin lajin kohdalla nollamallin AIC:ia niiden mallien AIC:eihin, joissa pikkunisäkäsvaikutus on mukana, voidaan arvioida, kuinka hyvin pikkunisäkäsmallit selittävät lajin muuttajamääriä.

Pöllöaineistosta kävivät ilmi myös Haliaksella vuosina 1979–2015 kontrolloitujen pöllöjen rengastuspaikat, jotka sijoitin Suomen kartalle ArcGIS-ohjelman (ArcGIS 10.3.1) avulla.

3. Tulokset

3.1. Pöllöjen pyyntimäärät

Rengastusaineiston pöllölajeista runsaimmat ovat helmipöllö ja sarvipöllö, joiden kummankin pyyntimäärä ylittää tuhat yksilöä (Taulukko 2). Hiiripöllöllä, huuhkajalla ja viirupöllöllä kokonaispyyntimäärät ovat maltillisempia, muutaman kymmenen yksilön luokkaa. Lehtopöllöllä, suopöllöllä ja varpuspöllöllä kokonaispyyntimäärät ovat yli sata yksilöä tutkimusjaksolla (Taulukko 2). Muualla rengastetuista saatiin yhteensä 160 kontrollia kuudesta lajista (Taulukko 2). Hiiri- ja suopöllöistä ei kertynyt tuona ajanjaksona lainkaan kontrolleja.

Kokonaispyyntimäärän vaihtelukerroin (coefficient of variation, CV) kuvaa sitä, kuinka ääreviä muuttajamäärien vaihtelut ovat. Suopöllön ja sarvipöllön vaihtelukertoimet ovat aineiston pienimmät, kun taas aineiston ylivoimaisesti suurin vaihtelukerroin löytyy varpuspöllöltä, liki 400 % (Taulukko 2). Viirupöllön vaihtelukerroin on myös hyvin suuri, melkein 300 %. Muiden lajien vaihtelukertoimet sijoittuvat viirupöllön ja suo- ja sarvipöllön kertoimien välille.

Taulukko 2. Pöllöjen pyyntimäärät, vuosittaisten runsauksien vaihtelukerroin ja ulkopuolisten kontrollien määrät Hangon lintuasemalla vuosina 1979–2015.

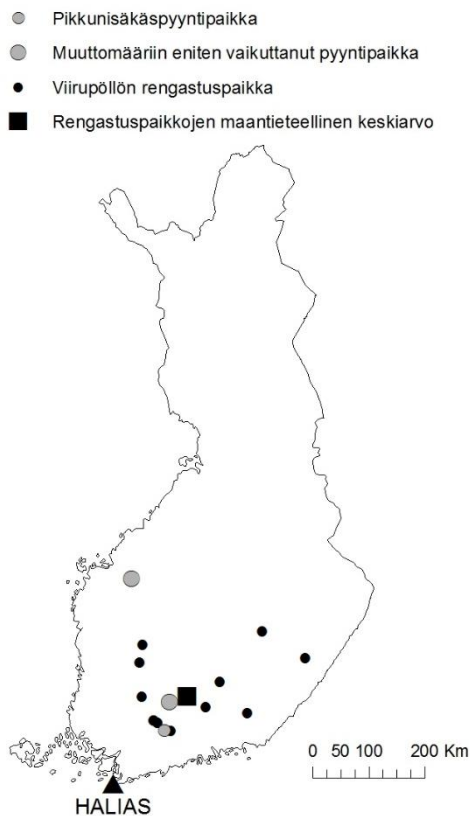
Laji	Kokonaispyyntimäärä	Pyyntimäärän vaihtelukerroin	Kontrollien määrä
Viirupöllö	24	268 %	11
Lehtopöllö	150	155 %	40
Huuhkaja	20	193 %	5
Suopöllö	129	97 %	0
Sarvipöllö	1015	96 %	12
Hiiripöllö	30	188 %	0
Helmipöllö	1476	157 %	58
Varpuspöllö	652	385 %	34

3.2. Pöllömäärien ja pikkunisäkäsrunsauksien yhteys

Lajikohtaisissa analyyseissä viirupöllön vuosittaisia pyyntimääriä selittivät parhaiten Hauhon syksyn sekä Kauhavan (AIC-arvojen ero on pienempi kuin 2 AIC-yksikköä) pikkunisäkästilanne verrattuna Lopen ja Hauhon kevään pikkunisäkästilanteisiin ja nollamalliin (Evidence ratio > 30; Taulukko 3, Kuva 1). Molemmat parhaat mallit antoivat samansuuntaiset tulokset. Hauhon syksyiset pikkunisäkäsmäärät olivat negatiivisesti yhteydessä viirupöllöjen syksyisiin pyyntimääriin (kulmakerroin $B = -1.30 \pm 0.29$ keskivirhe SE, $df = 25$, testiarvo $t = -4.47$, $P < 0.001$). Kauhavan syksyiset pikkunisäkäsmäärät olivat negatiivisesti yhteydessä viirupöllöjen syksyisiin pyyntimääriin ($B = -1.74 \pm 0.48$ SE, $df = 24$, $t = -3.61$, $P < 0.001$), mutta keväisillä määrillä ei ollut vaikutusta muuttajamääriin ($B = 0.35 \pm 0.33$ SE, $df = 24$, $t = 1.06$, $P = 0.289$).

Taulukko 3. Viirupöllön muuttomääriä selittävät paikkakunta- ja kausikohtaiset mallit järjestettynä AIC:n perusteella. Jokaisesta mallista on esitetty AIC-arvojen erotus suhteessa parhaaseen malliin (ΔAIC), mallin parametrien määrä (K), ns. AIC:n painoarvo (AIC weight) ja ns. todistusarvo (Evidence ratio).

Alue (ja kausi)	ΔAIC	K	AICw	E-ratio
Hauho syksy	0.00	3	0.54	1.00
Kauhava	0.40	4	0.44	1.22
Loppi	7.12	4	0.02	35.09
Hauho kevät	12.47	3	0.00	510.30
Nollamalli	20.95	2	0.00	35418.87

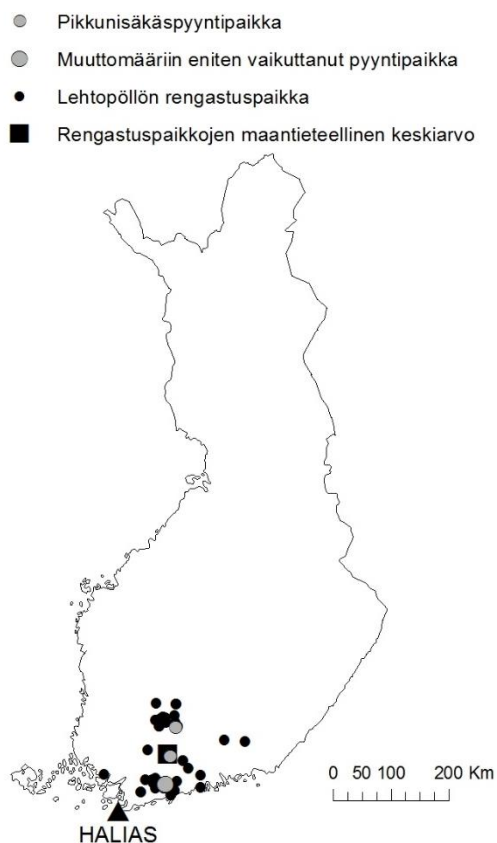


Kuva 1. Viirupöllön rengastuspaikkojen maantieteellinen jakautuminen sekä viirupöllön muuttomääriä parhaiten selittävät pikkunisäkäspyyntipaikat. Vain analyyseissä käytetyt pyyntipaikat on esitetty.

Lehtopöllön vuosittaisia pyyntimääriä selitti parhaiten Siuntion pikkunisäkästilanne verrattuna Hauhon ja Lopen pikkunisäkästilanteisiin ja nollamalliin (Evidence ratio > 5000; Taulukko 4, Kuva 2). Siuntion keväiset pikkunisäkämäärät olivat positiivisesti ($B = 0.80 \pm 0.15$, $df = 24$, $t = 5.22$, $P < 0.001$) ja syksyiset negatiivisesti yhteydessä lehtopöllöjen syksyisiin pyyntimääriin ($B = -1.07 \pm 0.13$ SE, $df = 24$, $t = -8.11$, $P < 0.001$).

Taulukko 4. Lehtopöllön muuttomääriä selittävät paikkakunta- ja kausikohtaiset mallit järjestettynä AIC:n perusteella. Jokaisesta mallista on esitetty AIC-arvojen erotus suhteessa parhaaseen malliin (ΔAIC), mallin parametrien määrä (K), ns. AIC:n painoarvo (AIC weight) ja ns. todistusarvo (Evidence ratio).

Alue (ja kausi)	ΔAIC	K	AICw	E-ratio
Siuntio	0.00	4	1.00	1.00
Hauho syksy	17.38	3	0.00	5943.18
Loppi	34.24	4	0.00	>10000
Hauho kevät	73.62	3	0.00	>10000
Nollamalli	81.47	2	0.00	>10000



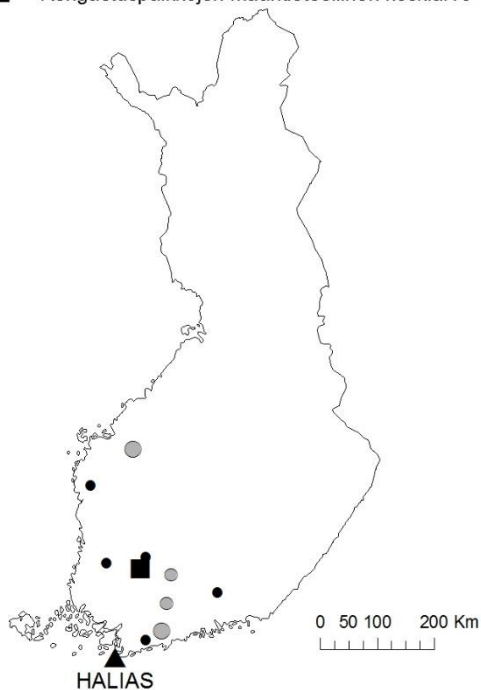
Kuva 2. Lehtopöllön rengastuspaikkojen maantieteellinen jakautuminen sekä lehtopöllön muuttomäärin eniten vaikuttava pikkunisäkäspsyntipaikka. Vain analyyseissä käytetyt pyyntipaikat on esitetty.

Huuhkajan vuosittaisia pyyntimääriä selittivät parhaiten Kauhavan ja Siuntion pikkunisäkästilanteet (AIC-arvojen ero on pienempi kuin 2 AIC-yksikköä) verrattuna Hauhon ja Lopen pikkunisäkästilanteisiin ja nollamalliin (Evidence ratio > 10; Taulukko 5). Molemmat parhaat mallit antoivat samansuuntaiset tulokset. Syksyiset pikkunisäkäsmäärät olivat molemmilla alueilla negatiivisesti yhteydessä huuhkajien syksyisiin pyyntimääriin (Siuntio: $B = -0.74 \pm 0.32$ SE, $df = 24$, $t = -2.32$, $P = 0.02$, Kauhava: $B = -0.80 \pm 0.27$ SE, $df = 24$, $t = -2.98$, $P = 0.003$). Lisäksi Siuntion keväiset pikkunisäkäsmäärät olivat positiivisesti yhteydessä huuhkajien syysmääriin ($B = 0.79 \pm 0.37$ SE, $df = 24$, $t = 2.15$, $P = 0.031$), mutta Kauhavan pikkunisäkäsmäärillä ei vastaavaa yhteyttä havaittu ($B = 0.24 \pm 0.29$ SE, $df = 24$, $t = 0.80$, $P = 0.42$).

Taulukko 5. Huuhkajan muuttomääriä selittävät paikkakunta- ja kausikohtaiset mallit järjestettynä AIC:n perusteella. Jokaisesta mallista on esitetty AIC-arvojen erotus suhteessa parhaaseen malliin (ΔAIC), mallin parametrien määrä (K), ns. AIC:n painoarvo (AIC weight) ja ns. todistusarvo (Evidence ratio).

Alue (ja kausi)	ΔAIC	K	AICw	E-ratio
Kauhava	0.00	4	0.65	1.00
Siuntio	1.94	3	0.25	2.64
Nollamalli	5.34	2	0.04	14.42
Hauho kevät	5.53	3	0.04	15.87
Loppi	7.02	3	0.02	33.48
Hauho syksy	1977.16	3	0.00	>10000

- Pikkunisäkäspsyntipaikka
- Muuttomääriin eniten vaikuttanut psyntipaikka
- Huuhkajan rengastuspaikka
- Rengastuspaikkojen maantieteellinen keskiarvo



Kuva 3. Huuhkajan rengastuspaikkojen maantieteellinen jakautuminen sekä huuhkajan muuttomääriä parhaiten selittävät pikkunisäkäspsyntipaikat. Vain analyyseissä käytetyt psyntipaikat on esitetty.

Suopöllön vuosittaisia pyyntimääriä selitti parhaiten Kilpisjärven syksyn pikkunisäkästilanne verrattuna Pallaksen ja Kauhavan pikkunisäkästilanteisiin ja nollamalliin (Evidence ratio > 4; Taulukko 6). Kilpisjärven syksyiset

pikkunisäkämäärät olivat negatiivisesti yhteydessä suopöllöjen syksyisiin pyyntimääriin ($B = -0.41 \pm 0.15 \text{ SE}$, $df = 25$, $t = -2.82$, $P = 0.005$).

Taulukko 6. Suopöllön muuttomääriä selittävät paikkakunta- ja kausikohtaiset mallit järjestettynä AIC:n perusteella. Jokaisesta mallista on esitetty AIC-arvojen erotus suhteessa parhaaseen malliin (ΔAIC), mallin parametrien määrä (K), ns. AIC:n painoarvo (AIC weight) ja ns. todistusarvo (Evidence ratio).

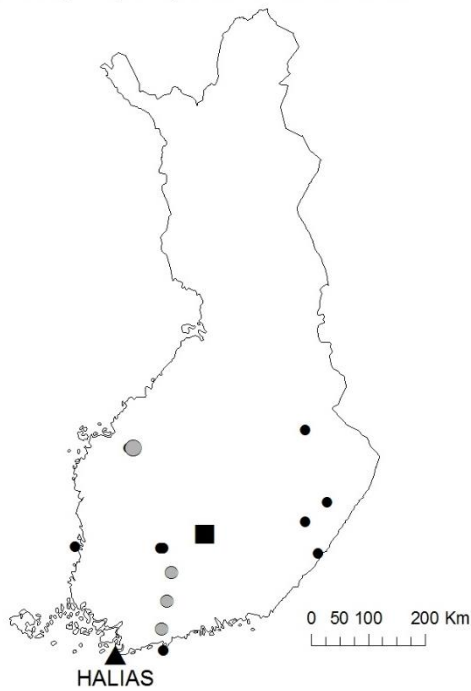
Alue (ja kausi)	ΔAIC	K	AICw	E-ratio
Kilpisjärvi syksy	0.00	3	0.75	1.00
Kauhava	3.41	4	0.14	5.50
Nollamalli	5.64	2	0.04	16.78
Kilpisjärvi kevät	6.71	3	0.03	28.65
Pallas syksy	6.80	3	0.03	29.96
Pallas kevät	7.42	3	0.02	40.85

Sarvipöllön vuosittaisia pyyntimääriä selitti parhaiten Kauhavan pikkunisäkästilanne verrattuna Siuntion, Hauhon ja Lopin pikkunisäkästilanteisiin ja nollamalliin (Evidence ratio >10000; Taulukko 7, Kuva 4). Kauhavan keväiset pikkunisäkämäärät olivat positiivisesti ($B = 0.17 \pm 0.04 \text{ SE}$, $df = 24$, $t = 4.41$, $P < 0.001$) ja syksyiset negatiivisesti yhteydessä sarvipöllöjen syksyisiin pyyntimääriin ($B = -0.58 \pm 0.03 \text{ SE}$, $df = 24$, $t = -16.86$, $P < 0.001$).

Taulukko 7. Sarvipöllön muuttomääriä selittävät paikkakunta- ja kausikohtaiset mallit järjestettynä AIC:n perusteella. Jokaisesta mallista on esitetty AIC-arvojen erotus suhteessa parhaaseen malliin (ΔAIC), mallin parametrien määrä (K), ns. AIC:n painoarvo (AIC weight) ja ns. todistusarvo (Evidence ratio).

Alue (ja kausi)	ΔAIC	K	AICw	E-ratio
Kauhava	0.00	4	1.00	1.00
Siuntio	46.20	4	0.00	>10000
Hauho syksy	174.55	3	0.00	>10000
Loppi	203.69	4	0.00	>10000
Hauho kevät	277.01	3	0.00	>10000
Nollamalli	278.36	2	0.00	>10000

- Pikkunisäkäspsyntipaikka
- Muuttomääriin eniten vaikuttanut pyyntipaikka
- Sarvipöllön rengastuspaikka
- Rengastuspaikkojen maantieteellinen keskiarvo



Kuva 4. Sarvipöllön rengastuspaikkojen maantieteellinen jakautuminen sekä sarvipöllön muuttomääriä parhaiten selittävä pikkunisäkäspsyntipaikka. Vain analyyseissä käytetyt pyyntipaikat on esitetty.

Hiiripöllön vuosittaisia pyyntimääriä selitti parhaiten Kauhavan pikkunisäkästilanne verrattuna Pallaksen ja Kilpisjärven pikkunisäkästilanteisiin sekä nollamalliin (Evidence ratio >10; Taulukko 8). Kauhavan keväiset pikkunisäkäsmäärät olivat positiivisesti ($B = 0.67 \pm 0.47$ SE, $df = 24$, $t = 1.43$, $P = 0.152$) ja syksyiset negatiivisesti yhteydessä hiiripöllöjen syksyisiin pyyntimääriin ($B = -1.02 \pm 0.36$ SE, $df = 24$, $t = -2.80$, $P = 0.005$).

Taulukko 8. Hiiripöllön muuttomääriä selittävät paikkakunta- ja kausikohtaiset mallit järjestettynä AIC:n perusteella. Jokaisesta mallista on esitetty AIC-arvojen erotus suhteessa parhaaseen malliin (ΔAIC), mallin parametrien määrä (K), ns. AIC:n painoarvo (AIC weight) ja ns. todistusarvo (Evidence ratio).

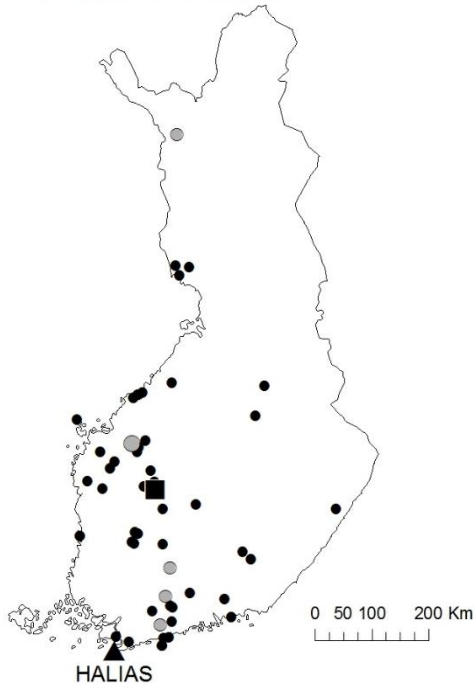
Alue (ja kausi)	ΔAIC	K	AICw	E-ratio
Kauhava	0.00	4	0.77	1.00
Pallas (kevät)	4.89	3	0.07	11.52
Nollamalli	5.14	2	0.06	13.09
Kilpisjärvi (syksy)	5.86	3	0.04	18.72
Kilpisjärvi (kevät)	5.96	3	0.04	19.67
Pallas (syksy)	6.62	3	0.03	27.37

Helmipöllön vuosittaisia pyyntimääriä selitti parhaiten Kauhavan pikkunisäkästilanne verrattuna Pallaksen, Hauhon, Lopin ja Siuntion pikkunisäkästilanteisiin ja nollamalliin (Evidence ratio >10000; Taulukko 9). Kauhavan keväiset pikkunisäkäsmäärät olivat positiivisesti ($B = 0.21 \pm 0.04$ SE, $df = 24$, $t = 5.88$, $P < 0.001$) ja syksyiset negatiivisesti yhteydessä helmipöllöjen syksyisiin pyyntimääriin ($B = -0.74 \pm 0.03$ SE, $df = 24$, $t = -22.37$, $P < 0.001$).

Taulukko 9. Helmipöllön muuttomääriä selittävät paikkakunta- ja kausikohtaiset mallit järjestettynä AIC:n perusteella. Jokaisesta mallista on esitetty AIC-arvojen erotus suhteessa parhaaseen malliin (ΔAIC), mallin parametrien määrä (K), ns. AIC:n painoarvo (AIC weight) ja ns. todistusarvo (Evidence ratio).

Alue (ja kausi)	ΔAIC	K	AICw	E-ratio
Kauhava	0.00	4	1.00	1.00
Siuntio	256.60	4	0.00	>10000
Loppi	442.80	4	0.00	>10000
Hauho syksy	473.80	3	0.00	>10000
Pallas kevät	510.80	3	0.00	>10000
Hauho kevät	511.90	3	0.00	>10000
Nollamalli	512.40	2	0.00	>10000
Pallas syksy	513.30	3	0.00	>10000

- Pikkunisäkäspsyntipaikka
- Muuttomääriin eniten vaikuttanut pyyntipaikka
- Rengastuspaikkojen maantieteellinen keskiarvo
- Helmipöllön rengastuspaikka



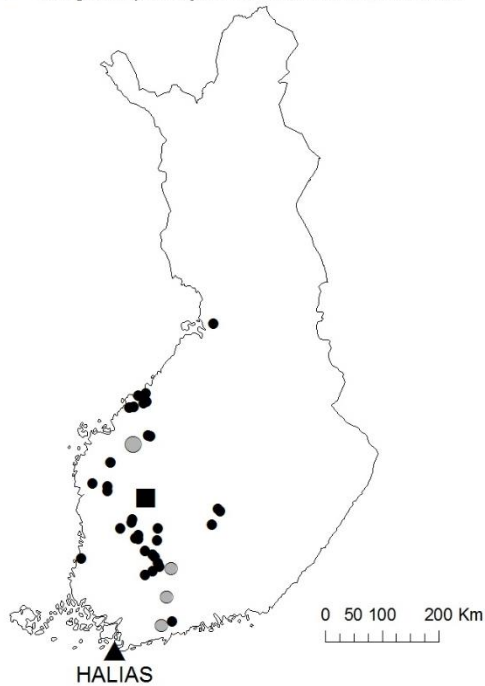
Kuva 5. Helmipöllön rengastuspaikkojen maantieteellinen jakautuminen sekä helmipöllön muuttomääriä parhaiten selittävä pikkunisäkäspsyntipaikka. Vain analyyseissä käytetyt pyyntipaikat on esitetty.

Varpuspöllön vuosittaisia pyyntimääriä selitti parhaiten Kauhavan pikkunisäkästilanne verrattuna Hauhon, Lopin ja Siuntion pikkunisäkästilanteisiin ja nollamalliin (Evidence ratio >10000; Taulukko 10). Kauhavan keväiset pikkunisäkäsmäärät olivat positiivisesti ($B = 1.19 \pm 0.09 \text{ SE}$, $df = 24$, $t = 13.92$, $P < 0.001$) ja syksyiset negatiivisesti yhteydessä varpuspöllöjen syksyisiin pyyntimääriin ($B = -1.75 \pm 0.07 \text{ SE}$, $df = 24$, $t = -26.34$, $P < 0.001$).

Taulukko 10. Varpuspöllön muuttomääriä selittävät paikkakunta- ja kausikohtaiset mallit järjestettynä AIC:n perusteella. Jokaisesta mallista on esitetty AIC-arvojen erotus suhteessa parhaaseen malliin (ΔAIC), mallin parametrien määrä (K), ns. AIC:n painoarvo (AIC weight) ja ns. todistusarvo (Evidence ratio).

Alue (ja kausi)	ΔAIC	K	AICw	E-ratio
Kauhava	0.00	4	1.00	1.00
Siuntio	824.72	4	0.00	>10000
Hauho kevät	1061.42	3	0.00	>10000
Hauho syksy	1150.42	3	0.00	>10000
Loppi	1221.92	4	0.00	>10000
Nollamalli	1292.42	2	0.00	>10000

- Pikkunisäkäspsyntipaikka
- Muuttomääriin eniten vaikuttanut pyyntipaikka
- Varpuspöllön rengastuspaikka
- Rengastuspaikkojen maantieteellinen keskiarvo



Kuva 6. Varpuspöllön rengastuspaikkojen maantieteellinen jakautuminen sekä varpuspöllön muuttomääriä parhaiten selittävä pikkunisäkäspsyntipaikka. Vain analyyseissä käytetyt pyyntipaikat on esitetty.

4. Tulosten tarkastelu

Pöllöjä oli syksyisin liikkeellä sitä enemmän, mitä vähemmän pikkunisäkkäitä tutkimillani paikkakunnilla syksyllä oli. Kevään vaikutus oli päinvastainen: mitä enemmän pikkunisäkkäitä oli keväällä, sitä enemmän pöllöjä liikkui syksyllä. Nämä havainnot tukevat kumpaakin hypoteesia: syksyisin nälkä ajaa pöllöjä liikkeelle, ja toisaalta runsaan pikkunisäkäskävään jälkeen nuoria pöllöjä on syksyllä paljon liikkeellä.

Jokaisella pöllölajilla vähintään joko kevään tai syksyn pikkunisäkäsmäärät olivat yhteydessä syksyisiin pöllöjen pyyntimääriin. Kaikilla lajeilla jonkin alueen pikkunisäkäsrunsaudet selittivät pyyntimääriä paremmin kuin nollamalli. Yleisesti syksyn pikkunisäkästilanteen vaikutus oli negatiivinen ja kevään vaikutus positiivinen, vaikkakin kevään vaikutus oli kaikilla lajeilla syksyä heikompi.

4.1. Lajikohtainen tarkastelu

Kokonaispyyntimäärän vaihtelukerroin viestii lajin muuttostrategiasta. Pienen vaihtelukertoimen saaneet lajit ovat todennäköisemmin säännöllisiä muuttajia, kun taas suuret arvot kertovat lajilla esiintyvän vaelluskäyttäytymistä. Suopöllön ja sarvipöllön vaihtelukertoimet ovat aineiston pienimmät, mikä tukee käsitystä sarvi- ja suopöllön säännöllisestä muuttokäyttäytymisestä (Cramp 1985). Varpuspöllön vaihtelukerroin on lähes 400 %, mikä sopii tämän paikkalinnun epäsäännöllisiin ja voimakkaisiin vaelluksiin (Lehikoinen ym. 2011a). Helmipöllön vaihtelukerroin viestii enemmän säännöllisestä muutosta kuin vaelluskäyttäytymisestä, mikä sopii helmipöllönaaraiden nomadiin elämäntapaan (Korpimäki & Hakkarainen 2012). Hiiripöllön vaihtelukerroin on yllättävän lähellä säännöllistä muuttoa, vaikka lajin esiintyvyys Suomessa on erittäin vaihtelevaa. Tämä selittynee sillä, että hiiripöllö saapuu harvoin etelään talvehtimaan (Mikkola 1983) ja siten laji on Hangon aineistossa niin harvinainen vieras, että vaihtelukerroin jää pieneksi. Viirupöllön ja huuhkajan tapauksissa

kokonaispyyntimäärien pienuus vääristää vaihtelukerrointa ja saa lajit näyttämään analyysin valossa erittäin vaeltavilta, vaikka kyseessä ovat paikkalinnut (Cramp 1985).

Maantieteellisen jakautumisen kannalta tulokset heijastelevat lajien esiintymiskarttoja (Valkama ym. 2011). Lehtopöllön ja huuhkajan syysmuuttoaktiivisuutta parhaiten selittävä pikkunisäkäspaikkakunta on Siuntio (huuhkajalla myös Kauhava), ja lajit esiintyvätkin juuri Etelä-Suomessa (Valkama ym. 2011). Siuntion lähialueille sijoittuvat myös näiden lajien rengastuspaikkojen maantieteelliset keskiarvot. Viirupöllön muuttoaktiivisuutta parhaiten selitti Hauho, mikä osuu erittäin hyvin yksin lajista saatujen kontrollilintujen rengastuspaikkojen maantieteellisen keskipisteen kanssa. Viirupöllöjen rengastus Hämeen vankan kannan alueella onkin ollut kiivasta jo 1950-luvulta asti (Valkama ym. 2014).

Viirupöllön muuttoaktiivisuutta selittivät hyvin Hauhon ja Kauhavan syksyiset pikkunisäkämäärät, eivät niinkään keväiset. Tämä ehkä kertoo tämän paikkalinnun itsenäistyneiden poikasten taipumuksesta pysyä hyvin lähellä kuoriutumispaiikkaansa (Valkama ym. 2014). Syksyinen ravinnonpuute saa kuitenkin pienen osan viirupöllöistäkin liikekannalle.

Sarvipöllön muuttoaktiivisuutta parhaiten selittävä paikkakunta on Etelä-Pohjanmaan Kauhava, kun taas rengastuspaikkojen maantieteellinen keskiarvo sijoittuu tutkimistani paikkakunnista lähimmäksi Hauhoa. Nämäkin tulokset sopivat hyvin lajin levinneisyyteen, joka painottuu Etelä- ja Länsi-Suomeen (Valkama ym. 2011).

Helmi- ja varpuspöllön kohdalla Kauhavan pikkunisäkäsrunsaudet ovat ylivoimainen muuttoaktiivisuuden selittäjä. Näiden lajien rengastuspaikkojen maantieteellinen keskiarvo osuu tutkimistani paikkakunnista myös lähimmäksi Kauhavaa. Helmipöllön kanta onkin vankka Pohjanmaalla (Valkama ym. 2011, Korpimäki & Hakkarainen 2012). Varpuspöllöllä on alueella myös paljon pesintöjä, vaikka kanta onkin hieman tiheämpi etelämpänä (Valkama ym. 2011).

Hiiripöllön muuttoaktiivisuutta parhaiten selittävä paikkakunta on Kauhava, mutta seuraavaksi parhaiten selittävät paikkakunnat ovat Kilpisjärvi ja Pallas. Tulos sopiikin tämän pohjoisen lajin levinneisyyteen. Hiiripöllö talvehtii säännöllisemmin Keski-Suomessa, ja ravintopula tällä alueella sysää muuttajat vielä etelämmäksi.

Suopöllön muuttajamäärien vaihtelua Hangossa selittivät parhaiten Kilpisjärven syksyiset pikkunisäkäsrunsaudet, vaikka lajin pesintä painottuu Pohjanmaalle sekä Oulun seudulle. Kuten muillakin lajeilla, myös suopöllöllä Kilpisjärven syksyn pikkunisäkäsrunsauksien vaikutus Hangon muuttajamääriin on negatiivinen. Mielenkiintoisinta kuitenkin on, että Kilpisjärven keväiset pikkunisäkäsrunsaudet selittivät suopöllön muuttoaktiivisuutta Hangossa hyvin huonosti. Jopa nollamalli selitti suopöllön muuttoaktiivisuutta paremmin kuin Kilpisjärven keväiset pikkunisäkäsrunsaudet. Koska suopöllö on säännöllinen muuttolintu ja talvehtii harvemmin Suomessa (Saurola ym. 1995), tulokset voisivat viitata siihen, että kun Pohjois-Suomessa on runsaasti pikkunisäkkeitä suopöllöt pesivät siellä ja saattavat syksyllä muuttaa eri reittiä kuin pesiessään etelämpänä. Jos huomattava osa populaatiosta muuttaakin etelään Ruotsin kautta näinä vuosina, niin muuttajamäärät olisivat alhaisempia Hangossa. Ruotsin kautta muuttavien pohjoisten, myyriin erikoistuneiden päiväpetolintujen muuttomäärien kohdalla onkin havaittu yhteys Skandinavian taiga- ja tundra-alueiden pikkunisäkässykleihin. Nuorien yksilöiden osuus piekanan, sinisuohaukan ja ampuhaukan (*Falco columbarius*) Ruotsin eteläkärjessä havaituissa muuttajamäärissä oli yhteydessä syklien aaltoiluun, osuuden noustessa taiga- ja tundra-alueiden runsaina pikkunisäkäs vuosina (Kjellén 1998).

Syksyisten paikkakuntien pikkunisäkäsrunsauksien kertoimet olivat alhaisimmat suo- ja sarvipöllöillä verrattuna muihin lajeihin. Nämä lajit ovat säännöllisiä vuodenaikaismuuttajia, joilla korkeintaan pieni osa kannasta jää talvehtimaan (Valkama ym. 2014). Säännöllinen muutto näkynee pikkunisäkäsrunsauksien vaihtelun heikommassa vaikutuksessa muuttomääriin.

Yllättäen pikkunisäkäsrunsauden vaihtelut vaikuttivat melko voimakkaasti viiru- ja lehtopöllön sekä huuhkajan liikehdintään, vaikka nämä lajit ovat paikkalintuja. Näiden lajien rengastustiedoista käy kuitenkin ilmi, että Haliaksella kontrolloiduista (eli muualla rengastetuista) yksilöistä ylivoimaisesti suurin osa on ollut yksivuotiaita lintuja. Kaikki viisi pyydettyä huuhkajaa olivat yksivuotiaita, yhdestätoista viirupöllöstä kaikki yhtä määrittämätöntä lukuun ottamatta olivat yksivuotiaita, ja neljänkymmenen lehtopöllön joukosta vain yksi lintu oli jo kaksivuotias. Nuorien vankan edustuksen muutolla vahvistaa Haliaksen rengastusaineistosta vuosilta 1979–2012 tehty iänmääritystutkimus: esimerkiksi kaikista haaviin tarttuneista lehtopöllöistä 96 % oli

nuoria yksilöitä, ja samoin viirupöllöistä ja huuhekajista reilusti suurin osuus oli nuoria (Lehikoinen ym. 2014).

Kyse on siis ollut pääasiassa nuorista, todennäköisesti vielä pesäpaikkaa etsivistä pöllöistä. Viirupöllön kohdalla poikasten onkin havaittu asettuvan pesimään kauemmas kuoriutumispaikestaan pikkunisäkäsyykliä huippuvuosina kuin syklien nousuvuosina (Saurola 2002, Valkama ym. 2014). Huipun jälkeen myyräkanta kokee yleensä kevään ja kesän aikana romahduksen, kun taas nousuvuosina ravinnon määrä kasvaa jatkuvasti. Ravinnon puute siis saa tavallisesti hyvin lähellä kuoriutumispaikeensa pesivät nuoret viirupöllöt liikkumaan laajemmalti.

Pikkunisäkäsruusauden vaikutus näkyi voimakkaimmin varpuspöllön muuttomäärissä. Sekä kevään että syksyn osalta lajin kulmakerroin oli tarkastelemillani lajeilla suurin. Lajin kokonaispyyntimäärän vaihtelukerroin aineistossani olikin ylivoimaisesti korkein, miltei 400 % (Taulukko 2). Miksi pikkunisäkkäiden kannanvaihtelut vaikuttavat juuri varpuspöllön liikkumiseen niin voimakkaasti, vaikka laji ei ole edes myyräspesialisti? Syitä lienee useita. Varpuspöllö on ensinnäkin hyvin pieni, keskimäärin vain 70 grammaa painava pöllö (Mikkola 1983), joka selviytyy Suomen talvesta vain loppusyksystä ja alkutalvesta keräämiensä talvivarastojen ansiosta. Talvivarastot koostuvat enimmäkseen pikkunisäkkäistä, mutta myös pikkulinnuista (Syrjänen ym. 2006). Toisin kuin suuremmat pöllöt, varpuspöllö ei pienen kokonsa vuoksi pysty keräämään suurta vararavintomäärää, jolla pärjäisi kylmien jaksojen ylitse (Solheim 1984, Lehikoinen ym. 2011b). Edelleen pienestä koosta johtuen varpuspöllö ei kykene nappaamaan pikkunisäkkäitä paksun lumihangon läpi, joten sen täytyy kerätä talvivarasto ennen lumen tuloa. Jos elinalueelta ei löydy varastoitavaa ravintoa tarpeeksi, varpuspöllön on pakko siirtyä muualle.

Toinen syy on varpuspöllön korkea lisääntymispotentiaali. Pienikokoisena ja lyhytikäisenä lajina varpuspöllöllä on suuri pesyekoko (Taulukko 1) ja sen populaatiotiheys voi olla paikoin hyvin korkea verrattuna selkeästi isokokoisempiin pöllöihin (Cramp 1985). Hyvinä lisääntymisvuosina varpuspöllön kannan kestokyvyn rajat tulevat lähemmäksi kuin hitaammin lisääntyvillä, suuremmilla pöllöillä (Lehikoinen ym. 2011b). Niinpä runsaan pikkunisäkäskävään jälkeen nuoria varpuspöllöjä on liikkeellä suuret määrät suhteessa isompien pöllölajien poikastuottoon.

4.2. Syksyisen ravintotilanteen merkitys

Tulokseni osoittavat, että mitä vähemmän tutkimillani paikkakunnilla oli pikkunisäkkäitä syksyisin, sitä enemmän pöllöjä liikkui Hangossa. Ilmiö toistui kaikilla tutkimillani lajeilla. Ravintopulan aikana nomadiset lajit joutuvat etsimään otollisempia alueita, nuoret paikkalinnut hakevat pesäpaikkaa kauempaa ja jotkin aikuiset paikkalinnut vaihtavat pesimäpaikkaa. Jos taas paikkakunnalla on syksyllä runsaasti pikkunisäkkäitä, pöllöjen ei tarvitse siirtyä uusille alueille ravinnon perässä. Tällöin esimerkiksi sarvipöllöjä voi jäädä talvehtimaan runsaammin tai niiden muutto voi viivästyä alkutalveen, jolloin pyynti Hangossa on jo lopetettu.

Tuloksiani tukevat useat aikaisemmat havainnot. Vuoden 2004 syksynä pikkunisäkkäisyklin romahdusvaihe ajoi esimerkiksi liikkeelle ennennäkemättömän määrän lapinpöllöjä Yhdysvaltojen pohjoisosiin (Svingen & Lind 2005). Lisätodistetta pöllöjen nälkiintyneestä tilasta antoi niiden varsin suuri kuolleisuusprosentti sekä monien yksilöiden erittäin heikko kunto (Graves ym. 2012). Samanlaisia nälän aiheuttamia vaelluksia Yhdysvalloissa ja Kanadassa tekevät tunturipöllöt (Newton 2008, Therrien ym. 2014). Suomessa hiiripöllöt ovat tehneet huomattavia vaelluksia pikkunisäkkäspopulaation romahdettua (Hagen 1956), ja helmipöllönaaraat tekevät pidempiä pesintälevittäytymismatkoja pikkunisäkkäiden ollessa harvassa (Sonerud ym. 1988). Suomessa havaittujen varpuspöllövaelluksien on arveltu johtuneen nimenomaan ravintopulasta (Honkala ym. 2005, Honkala ym. 2011). Monet tällaisista havainnoista ovat kuitenkin tyypillisesti yhtä vuotta koskevia anekdootteja, ja monivuotiseen aineistoon perustuvia pikkunisäkkäisykliin ja pöllöjen liikkeiden vertailuja on harvassa.

Ilmiö ei toki rajoitu vain pöllöihin, vaan muutkin syklisesti lisääntyvistä nisäkkäspopulaatioista riippuvaiset petolinnut suuntaavat joukoittain uusille alueille ravinnon puutteessa. Esimerkiksi Yhdysvaltojen pohjoisosissa pikkunisäkkäistä riippuvaisia piekanoja ja isolepinkäisiä (*Lanius excubitor*) on lähtenyt vaelluksille melkein samanaikaisesti tunturipöllöjen kanssa, vaikka näiden lajien habitaatit ovat vain osittain päällekkäisiä (Newton 2008). Amerikanhuuhkajat (*Bubo virginianus*) puolestaan lähtevät vaelluksille noin kymmenen vuoden välein, aina niiden tärkeän ravintokohteen, lumikenkäjäniksen (*Lepus americanus*) populaatiosyklin romahdusvaiheessa (Newton 2008).

Ilmiö on havaittu monilla muillakin syklisestä tai muuten vaihtelevasta ravinnosta riippuvaisilla lajeilla. Esimerkiksi punatulkuilla (*Pyrrhula p. pyrrhula*), tilhillä (*Bombycilla garrulus*) ja räkättirastailta (*Turdus pilaris*) esiintyy vastaavaa vaelluskäyttäytymistä pihlajanmarjasadon (*Sorbus aucuparia*) ollessa huono (Tyrväinen 1975, Fox ym. 2009).

Monilla lintulajeilla naaraat sekä nuoret yksilöt ovat koiraita ja aikuisia yksilöitä liikkuvaisempia. Lehto-, viiru- ja varpuspöllön sekä huuhkajan tapauksessa naaraat asettuvat pesimään kuoriutumispaikaltaan koiraita kauemmas. Lehto-, viiru- ja varpuspöllönaaraat myös vaihtavat koiraita herkemmin pesäpaikkaa (Valkama ym. 2014). Sarvipöllönaaraat lähtevät koiraita kauemmas talvehtimaan koiraiden jäädessä likemmäksi lisääntymisalueita (Erritzoe & Fuller 1999, Lehikoinen ym. 2014). Helmipöllönaaraat ovat nomadeja, kun taas koiraat pysyttelevät paikoillaan (Valkama ym. 2014).

Helmipöllön tapauksessa koiraat kestävät pikkunisäkäsyyklin romahduksen paremmin laajemman ruokavalionsa turvin (Korpimäki 1986a, Korpimäki ym. 1987). Naaraiden ja nuorten yksilöiden lähtö myös vähentää kilpailua ravinnosta ja yöpymiskoloista ja helpottaa siten koiraiden selviytymistä. Lisäksi helmipöllökoiraiden ei kannata hylätä reviiriään, sillä pesäkolot ovat niille arvokas lisääntymisresurssi (Lundberg 1979). Sama pätee varpuspöllökoiraisiin (Lehikoinen ym. 2011a). Hiiripöllöjen kohdalla on myös joitain havaintoja samasta ilmiöstä: vuoden 1983 pikkunisäkäsyyklin romahduksen aiheuttamassa hiiripöllövaelluksessa Pohjois-Euroopassa havaittiin naaraiden liikkuneen koiraita useammin pois lisääntymisalueilta lauhemmille seuduille (Byrkjedal & Langhelle 1986). Vaikka hiiripöllölle pesäpaikat eivät ole yhtä niukka resurssi kuin helmi- ja varpuspöllölle, koiraiden saattaa silti olla edullista pysytellä talvella lisääntymisalueen lähetyvillä. Tämä toisi kilpailuedun koiraan perustaessa seuraavan lisääntymiskauden reviiriään. Toisaalta taas toisen nomadisen lajin, tunturipöllön, tapauksessa koiraiden on havaittu vaeltavan pidempiä matkoja kuin naaraiden (Kerlinger & Lein 1986). Tunturipöllöillä onkin pesäpaikoista vielä vähemmän pulaa kuin hiiripöllöillä: niille kelpaa pesäksi vain painauma tunturilla (Mikkola 1983, Kerlinger & Lein 1986). Toisaalta tunturipöllökoiraiden pidempiä muuttomatkoja saattaa selittää niiden mahdollisesti naaraita alempi dominanssistatus (Kerlinger & Lein 1986).

4.3. Keväisen ravintotilanteen merkitys

Runsaan pikkunisäkäskevään jälkeen nuoria pöllöjä on syksyllä paljon liikkeellä, mikä näkyi Hangossa syksyllä pyydettyjen pöllöjen määrissä. Erityisesti myyriin erikoistuneet pöllölajit pystyvät kasvattamaan kevään ja kesän pikkunisäkäsrunsauden aikana hyvin suuria pesueita (Newton 2008, Taulukko 1). Kevään vaikutus syksyisiin muuttajamääriin oli kuitenkin keskimäärin heikompi kuin syksyn. Tämä liittyy siihen, että aikaviive kevään pikkunisäkäsppyntien ja syysmuuton ajankohdan välillä on pidempi kuin syksyn pikkunisäkäsppyntien ja syysmuuton välillä.

Vastaavia esimerkkejä hyvän pesimämenestyksen vaikutuksesta on tunturipöllöltä, jolta on Pohjois-Amerikassa havaittu hyvien sopulikesien jälkeen enimmäkseen nuorista, hyväkuntoisista pöllöistä koostuvia vaelluksia etelään (Robillard ym. 2016). Nuorien tunturipöllöjen on helpompi löytää saalista lauhemmilta seuduilta, kun taas aikuiset yksilöt jäävät pohjoiseen. Vastaavasti huonon sopulivuoden jälkeen suurin osa etelään siirtyvistä tunturipöllöistä on alipainoisia aikuisia (Smith 1997). Samankaltaisia anekdoottisia havaintoja on paljon: Kanadassa vuonna 1995 vain muutama prosentti huonon myyrävuoden jälkeen pyydetystä lapinpöllöistä oli nuoria yksilöitä (Nero & Copland 1997). Hiiripöllöstäkin löytyy esimerkki: vuonna 1957 Pohjois-Venäjällä oli erittäin hyvä pikkunisäkäsvuosi ja pesinnät siellä onnistuivat erinomaisesti, mikä aiheutti seuraavana syksynä ja talvena hiiripöllövyöryn Suomeen (Mikkola 1983, Cramp 1985). Osa hiiripöllöistä jatkoi matkaansa peräti Länsi-Saksaan asti. Hiiripöllöjen Pohjois-Eurooppaan sijoittuneista vaelluksista ylivoimaisesti suurin osa koostui nuorista yksilöistä (Cramp 1985). Sama pätee varpuspöllöön: Haliaksella vuosina 1979–2009 pyydetystä varpuspöllöistä yli 90 % oli nuoria yksilöitä (Lehikoinen ym. 2011a).

Vastaava ilmiö on havaittu monilla muillakin syklisestä tai muuten vaihtelevasta ravinnosta riippuvaisilla lajeilla: esimerkiksi Yhdysvalloissa havupuiden vaihtelevista siemensadoista riippuvaiset urpiainen (*Carduelis flammea*) ja amerikanhömötiäinen (*Parus atricapillus*) lähtevät vaelluksille runsaiden siemensatojen jälkeen, oletettavasti hyvin onnistuneiden pesintöjen kasvatettua populaatiotiheyden suureksi (Koenig & Knops 2001). Koska havupuut tyypillisesti tuottavat joka toinen

vuosi suuren siemensadon (Gallego Zamorano ym. 2016), näillä lintulajeilla populaation kasvua kuitenkin seuraa useimmiten nälkävuosi.

Nuorien yksilöiden aikuisia suurempi liikkuvuus selittyy monilla tekijöillä. Ensinnäkin pikkunisäkäsyyklin nousukauden aikana ja huippukohdan jälkeen nuoria yksilöitä on yksinkertaisesti paljon suhteessa aikuisiin, mikä näkyy muuton ikärakenteessa (Lehikoinen ym. 2011a). Toisekseen nuorilla yksilöillä ei ole vielä reviiriä suojeltavanaan, joten erityisesti koiraisiin kohdistuva valintapaine talvehtimiselle ei ole ajankohtainen. Talvehtiminen niukkaravintoisella pesimäpaikalla voi olla nuorelle yksilölle suurempi riski kuin kokeneemmille linnuille, ja nuorelle voi olla edullisinta siirtyä seuduille, joissa ilmasto on leudompi ja ravintoa on helpommin saatavilla. Pohjoisessa paksu lumipeite hankaloittaa saalistusta huomattavasti, ja kylmempi ilmasto lisää energiankulutusta. Lisäksi lajin sisäinen kilpailu näillä lauhemmilla seuduilla on vähäisempää, jos edes osa aikuisista yksilöistä jää paikoilleen talvehtimaan (Robillard ym. 2016). Myös nuorten yksilöiden aikuisia alhaisempi dominanssistatus vaikuttanee liikkumiseen (Byrkjedal & Langhelle 1986, Newton 2008, Lehikoinen ym. 2011a): aikuiset yksilöt kykenevät dominoimaan hupenevia resursseja nuoria tehokkaammin ja valtaamaan parhaat talvireviirit. Nuorten yksilöiden on joko tyydyttävä heikompiin reviereihin tai lähdeävä etsimään parempia revierejä kauempaa (Lehikoinen ym. 2014).

Aikuisten pienempää osallistumista muutolle saattaa toisaalta osaltaan selittää sulkasato. Aikuisten täytyy käydä läpi sulkasato ennen liikkeelle lähtöä (Cramp 1985), mikä saattaa kaventaa muutolle lähdön aikaikkunaa (Lehikoinen ym. 2011a). Sulkasato saattaisi myös osaltaan selittää naaraiden koiraita suurempaa edustusta muutolla: monilla pienillä petolinnuilla naaraat pääsevät muuttamaan usein aiemmin, sillä naaraat hoitavat sulkasadon vartioidessaan pesää. Ruokaa tuovat koiraat pääsevät vaihtamaan sulkansa vasta myöhemmin (Kjellén 1992, Newton 2008).

4.4. Muita tekijöitä

Suo- ja sarvipöllöt voivat muuttaa meren yli Haliaksen kautta kun taas muut lajit lopettavat todennäköisesti etenemisen meren kohdattuaan (Valkama ym. 2014). Tämä saattaa vaikuttaa Haliaksella pyydykseen jääneiden lajien suhteisiin: Hangonniemen kärkeen jääneet meripelkoiset linnut saattavat olla suhteellisesti runsaampia kuin sarvi- ja suopöllöt. Tämän tosin tuskin vaikuttaa vuosien väliseen vaihteluun lajin sisällä.

1980-luvun puolivälistä 1990-luvun alkuun Fennoskandian pohjoisosissa havaittiin myyrien lisääntymissykliä käyneen monin paikoin epäsäännöllisiksi (Lindström & Hörnfeldt 1994, Hanski & Henttonen 1996, Steen ym. 1996, Hörnfeldt 2004). Etelä-Suomessa syklit katosivat noin viideksi vuodeksi 1990-luvun jälkipuoliskolla (Brommer ym. 2010). Epäsäännöllisen vaiheen jälkeen syklit ilmaantuivat jälleen. Etelä-Suomen osalta tämä lyhyt myyräsykliä katoaminen sijoittuu tarkastelujaksosi puoliväliin. 26 vuotta kattavasta analyysistäni yksi viidesosa osuu tähän syklien katoamisen ajanjaksoon. Tulosteni kannalta asia ei liene kovin oleellinen, mutta kenties myyrien runsaudenvaihtelujen vaikutukset olisivat näkyneet pöllöjen muuttoaktiivisuudessa hieman voimakkaammin ilman tätä ajanjaksoa.

Myyrien lisäksi säällä on tärkeä rooli boreaalisen vyöhykkeen pöllöjen ravinnonhankinnassa. Sää vaikuttaa pikkunisäkkäiden saatavuuteen sekä suoraan että epäsuorasti. Lumihankien syvyys vaikuttaa suoraan pöllöjen saalistuskykyyn, ja sää yleisesti vaikuttaa nisäkäsyhteisön rakenteeseen ja sitä kautta myyrien populaatiodynamiikkaan (Hansson & Henttonen 1985, Korpimäki 1986c, Hansson & Henttonen 1988). Mitä paksumpi hanki on, sitä vaikeampi pöllöjen on iskeä lumen alla piileksiiviin pikkunisäkkäisiin. Poikkeuksena on lapinpöllö, joka pystyy iskeytymään jopa 40 senttiä paksun hangen läpi (Newton 2008). Toisaalta helmipöllön kohdalla on havaittu maaliskuisen lumen syvyyden vaikuttavan positiivisesti sen lisääntymismenestykseen (Lehikoinen ym. 2011b). Samassa tutkimuksessa havaittiin leutojen talvien ja aikaisempien keväiden edesauttavan viiru- ja lehtopöllön lisääntymistä, kun taas helmi- ja varpuspöllön kohdalla myyrien määrät vaikuttivat oleellisemmin lisääntymismenestykseen. Isommat lajit (viiru- ja lehtopöllö) olivat siis herkempiä lämpötilojen vaihtelulle. Säällä on kuitenkin hieman erilainen vaikutus näihin kahteen ekologisesti samankaltaiseen lajiin. Lehtopöllön kohdalla hangen

paksuus on talvesta selviytymiseen eniten vaikuttava tekijä, kun taas viirupöllön selviytymiseen ankarasta talvesta vaikuttaa eniten sen populaatiotiheys sekä myyrien runsaus (Pavón-Jordán ym. 2013).

4.5. Yhteenveto

Pikkunisäkäsyykliä aiheuttama epäsäännöllinen ravinnonvaihtelu aiheuttaa boreaalisen alueen pöllöjen vaihtelevan lisääntymismenestyksen, ja siten pöllöpopulaation ja ravinnon määrän vaihtelevan suhteen (Newton 2008). Pohjimmiltaan populaation koon ja ravinnon määrän välinen suhde määrää, kuinka paljon yksilöitä lähtee muualle etsimään ravintoa (Newton 2008). Populaation koon ja ravinnon määrän jatkuvasti muuttuva suhde taas aiheuttaa ajoitukseltaan ja volyymiltaan vaihtelevia syysmuuttoa ja vaelluksia.

Tulokseni tukevat sekä kevään lisääntymismenestyksen että syksyn heikon ravintotilanteen aiheuttamia runsaita syysmuuttoa. Pohjoisten alueiden pöllöillä nämä tilanteet usein yhdistyvätkin. Pöllöt nimittäin kohtaavat pikkunisäkäsyykliä huippuvaiheen koittaessa dilemman: lisääntyminen on alkanut ravinnon määrän ollessa yltäkyläinen, ja pesyeet ovat suuria (Korpimäki & Hakkarainen 1991). Romahdusvaihe voi kuitenkin alkaa kesken poikasten kasvatuksen tai lisääntymiskauden lopussa. Kummassakin tapauksessa pöllöjen kaikkein runsain lisääntymispanos menee ”hukkaan”: poikasten ja nuorien pöllöjen kuolleisuus on romahdusvaiheessa suurta, kun erittäin suuri populaation koko ja erittäin heikko ravintotilanne kohtaavat. Vaikka pöllöt eivät kykenekään ennakoimaan tulevaa, evoluutio on muokannut niiden käyttäytymistä niin, että ne kykenevät osittain vastaamaan tähän ongelmaan. Yleispedit voivat siirtyä muuhun ravintoon ja selviytyä hengissä lisääntymättä siihen asti, että pikkunisäkäsyykli palaa jälleen nousuvaiheeseen (Newton 2002). Joskus ne joutuvat nomadien tapaan etsimään paremman elinalueen. Myyriin erikoistuneet pöllöt voivat siirtyä kaukaisemmille, syklin nousu- tai huippuvaihetta eläville alueille (Newton 2008, Therrien ym. 2014). Vuodenaikaismuuttajat siirtyvät eteläisemmille ja lauhemmille

seuduille, joilla saalistus on helpompaa. Kaikki nämä liikkeet näkyvät runsaina syysmuuttoina sekä syksyisinä ja talvisina vaelluksina (Newton 2008).

Tiettyyn ravintoon erikoistumisen aste, ravinnon tyyppi, habitaattivaatimukset, lisääntymisstrategia, ruumiin koko ja sää ovat kaikki tekijöitä, jotka vaikuttavat lintulajien vasteisiin resurssien vaihtelulle. Se, mitkä yksilöt jäävät tai lähtevät resurssien huetessa, riippuu suurelta osin yksilön dominanssistatuksesta, johon taas vaikuttavat mm. yksilön ikä, kokemus ja sukupuoli. Monilla lajeilla nuoret yksilöt ja naaraat ovat nokkimisjärjestyksessä aikuisia ja koiraita alempana, ja tämä selittänee miksi useilla lajeilla muutoille osallistuu huomattava osuus nuoria ja naaraita. Pöllöjen tapauksessa vanhemmat yksilöt valloittavat parhaat talvireviirit, jolloin nuorille jää vaihtoehdoksi usein muuttomatka. Tämä näkyy mm. Haliaksen rengastusaineistojen tutkimuksissa, joissa kaikilla pöllöillä (paitsi vuodenaikaismuuttajilla) nuorten yksilöiden osuus muuttajista oli erittäin korkea (Lehikoinen ym. 2014). Sukupuolien muuttoaktiivisuuden eron osalta koiraiden korkeampi dominanssistatus ei aina kerro koko totuutta: vaikka korkeampi status saattaa antaa niille mahdollisuuden jäädä talvehtimaan, toisaalta niitä pitää aloillaan myös tarve varmistaa pesäpaikka tai lisääntymisalue seuraavaa vuotta varten.

Työni lisää omalta osaltaan ymmärrystämme liikkumisen ekologiasta, erityisesti siitä, kuinka monimuotoinen samaa pääasiallista ravinnonlähdettä hyödyntävä lajiryhmä voi liikkumisen suhteen olla. Tutkimieni pöllölajien erilaiset ratkaisut elinympäristön asettamien haasteiden suhteen kertovat meille siitä, miten lähisukuiset ja ekologisesti hyvin samankaltaisetkin lajit voivat liikkua hyvin eri tavoin.

5. Kiitokset

Suuri kiitos ohjaajilleni Aleksille Lehikoiselle ja Hannulle Pietiäiselle innostavasta, asiantuntevasta ja kärsivällisestä avusta ja ohjauksesta! Kiitos kuuluu myös Luonnontieteellisen Keskusmuseon The Helsinki Lab of Ornithology- ryhmälle lämpimästä vastaanotosta ja avusta. Kiitän myös Luonnontieteellistä Keskusmuseota työskentelytilojen tarjoamisesta ja lukemattomista iltapäiväkahveista! Lisäksi erityiskiitos graduntekijä-kollegalleni Juulille Paanaselle, joka ystävällisesti käytti aikaansa ja opetti minulle ArcGIS-ohjelman käytön.

6. Kirjallisuus

- Aarestrup, K., Okland, F., Hansen, M. M., Righton, D., Gargan, P., Castonguay, M., Bernatchez, L., Howey, P., Sparholt, H., Pedersen, M. I. & McKinley, R. S. 2009: Oceanic spawning migration of the European eel (*Anguilla anguilla*). — *Science (New York, N.Y.)* 325: 1660.
- Adriaensen, F. & Dhondt, A. A. 1990: Population dynamics and partial migration of the European robin (*Erithacus rubecula*) in different habitats. — *The Journal of Animal Ecology*: 1077-1090.
- Berthold, P. & Querner, U. 1982: Partial migration in birds: experimental proof of polymorphism as a controlling system. — *Experientia* 38: 805-806.
- Berthold, P., Wiltschko, W., Miltenberger, H. & Querner, U. 1990: Genetic transmission of migratory behavior into a nonmigratory bird population. — *Experientia* 46: 107-108.
- Berthold, P. & Helbig, A. 2008: The genetics of bird migration: stimulus, timing, and direction. — *Ibis* 134: 35-40.
- Biebach, H. 1983: Genetic determination of partial migration in the European robin (*Erithacus rubecula*). — *The Auk*: 601-606.
- Björklund, H. & Saurola, P. 2004: Breeding and population trends of common raptors and owls in Finland in 2003. — *Linnut-vuosikirja*: 58-72
- Booth, G. D., Niccolucci, M. J. & Schuster, E. G. 1994: *Identifying proxy sets in multiple linear regression: an aid to better coefficient interpretation*. — U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station. Ogden, Utah. 20 s.
- Brommer, J. E., Pietiäinen, H., Ahola, K., Karell, P., Karstinen, T. & Kolunen, H. 2010: The return of the vole cycle in southern Finland refutes the generality of the loss of cycles through 'climatic forcing'. — *Global Change Biology* 16: 577-586.
- Burnham, K. P. & Anderson, D. R. 2002: *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. — Springer Science & Business Media, Verlag, New York. 488 s.
- Burton, P., Fogden, M., Ginn, H., Glue, D., Harrison, C., Hekstra, G., Mikkola, H., Murton, R., Prestt, I., Sparks, J., Stonehouse, B., Wagstaffe, R., Walker, C. & van der Weyden, W. 1973: *Owls of the world*. — Eurobook, Iso-Britannia. 216 s.
- Byrkjedal, I. & Langhelle, G. 1986: Sex and age biased mobility in hawk owls *Surnia ulula*. — *Ornis Scandinavica* 17: 306-308.
- Clark, R. J. 1975: A field study of the short-eared owl, *Asio Flammeus* (Pontoppidan), in North America. — *Wildlife Monographs*: 3-67.

- Coppack, T. & Pulido, F. 2004: Photoperiodic response and the adaptability of avian life cycles to environmental change. — *Advances in Ecological Research* 35: 131-150.
- Cornulier, T., Yoccoz, N. G., Bretagnolle, V., Brommer, J. E., Butet, A., Ecke, F., Elston, D. A., Framstad, E., Henttonen, H., Hornfeldt, B., Huitu, O., Imholt, C., Ims, R. A., Jacob, J., Jedrzejewska, B., Millon, A., Petty, S. J., Pietiäinen, H., Tkadlec, E., Zub, K. & Lambin, X. 2013: Europe-Wide Dampening of Population Cycles in Keystone Herbivores. — *Science* 340: 63-66.
- Cramp, S. 1985: *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa : the birds of the Western Palearctic. Vol. 4, Terns to woodpeckers.* — Oxford University Press, Oxford. 960 s.
- Cristol, D. A., Baker, M. B. & Carbone, C. 1999: Differential migration revisited: latitudinal segregation by age and sex class. — *Current ornithology* 15: 33-88.
- Erlinge, S., Danell, K., Frodin, P., Hasselquist, D., Nilsson, P., Olofsson, E. & Svensson, M. 1999: Asynchronous population dynamics of Siberian lemmings across the Palearctic tundra. — *Oecologia* 119: 493-500.
- Erritzoe, J. & Fuller, R. 1999: Sex differences in winter distribution of Long-eared Owls (*Asio otus*) in Denmark and neighbouring countries. — *Vogelwarte* 40: 80-87.
- Fox, A. D., Kobro, S., Lehikoinen, A., Lyngs, P. & Väisänen, R. A. 2009: Northern Bullfinch *Pyrrhula p. pyrrhula* irruptive behaviour linked to rowanberry *Sorbus aucuparia* abundance. — *Ornis Fennica* 86: 51-60.
- Gallego Zamorano, J., Hokkanen, T. & Lehikoinen, A. 2017: Climate driven synchrony in crop size of masting deciduous and conifer tree species. — *Journal of Plant Ecology* (painossa)
- Gauthreaux, S. A. 1978: The ecological significance of behavioral dominance. — Kirjassa: Bateson, P. P. G. and Klopfer, P. H. (toim.), *Perspectives in Ethology*:17-54. Springer US, New York. 336 s.
- Gilyazov, A. & Sparks, T. H. 2002: Change in the timing of migration of common birds at the Lapland nature reserve (Kola Peninsula, Russia) during 1931-1999. — *Avian Ecology and Behaviour* 8: 35-47.
- Graves, G. R., Newsome, S. D., Willard, D. E., Grosshuesch, D. A., Wurzel, W. W. & Fogel, M. L. 2012: Nutritional stress and body condition in the Great Gray Owl (*Strix nebulosa*) during winter irruptive migrations. — *Canadian journal of zoology* 90: 787-797.
- Gwinner, E. 1972: Adaptive functions of circannual rhythms in warblers. — *Proceedings of the International Ornithological Congress* 15: 218-236.
- Haapala, J., Niiranen, S., Forsman, D., Ahola, K., Pietiäinen, H. & Lagerström, M. & Korpimäki, E. 1988: *Pöllöjen iän määrittäminen.* — Helsingin yliopiston eläinmuseo, Helsinki. 32 s.

- Hagen, Y. 1956: *The Irruption of Hawk-owls (Surnia Ulula (L.)) in Fennoscandia 1950-51 with Some Remarks on Recent Micro-rodent Cycles*. — Aktietrykkeriet, Trondheim. 22 s.
- Hanski, I. & Henttonen, H. 1996: Predation on competing rodent species: a simple explanation of complex patterns. — *Journal of Animal Ecology*: 220-232.
- Hanski, I., Hansson, L. & Henttonen, H. 1991: Specialist Predators, Generalist Predators, and the Microtine Rodent Cycle. — *Journal of Animal Ecology* 60: 353-367.
- Hansson, L. & Henttonen, H. 1985: Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover. — *Oecologia* 67: 394-402.
- Hansson, L. & Henttonen, H. 1988: Rodent dynamics as community processes. — *Trends in Ecology & Evolution* 3: 195-200.
- Hedenström, A. & Møller, A. P. 1992: Morphological adaptations to song flight in passerine birds: A comparative study. — *Proceedings of the royal society B* 247: 183-187.
- Helbig, A. J. 1991: Inheritance of migratory direction in a bird species: a cross-breeding experiment with SE- and SW-migrating blackcaps (*Sylvia atricapilla*). — *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28: 9-12.
- Henttonen, H., McGuire, A. D. & Hansson, L. 1985: Comparisons of amplitudes and frequencies (spectral analyses) of density variations in long-term data sets of *Clethrionomys* species. — *Annales Zoologici Fennici* 22: 221-227.
- Hipkiss, T., Hörnfeldt, B., Lundmark, Å., Norbäck, M. & Ellegren, H. 2002: Sex ratio and age structure of nomadic Tengmalm's owls: a molecular approach. — *Journal of Avian Biology* 33: 107-110.
- Holmgren, N. & Hedenström, A. 1995: The scheduling of molt in migratory birds. — *Evolutionary Ecology* 9: 354-368.
- Honkala, J., Björklund, H. & Saurola, P. 2005: Breeding and population trends of common raptors and owls in Finland in 2004. — *Linnut-vuosikirja*: 44-56.
- Honkala, J., Björklund, H. & Saurola, P. 2010: Breeding and population trends of common raptors and owls in Finland in 2009. — *Linnut-vuosikirja*: 78-89.
- Honkala, J., Saurola, P. & Valkama, J. 2011: Breeding and population trends of common raptors and owls in Finland in 2010. — *Linnut-vuosikirja*: 52-63.
- Hörnfeldt, B. 2004: Long-term decline in numbers of cyclic voles in boreal Sweden: analysis and presentation of hypotheses. — *Oikos* 107: 376-392.
- Huitu, O., Norrdahl, K. & Korpimäki, E. 2004: Competition, predation and interspecific synchrony in cyclic small mammal communities. — *Ecography* 27: 197-206.

- Ims, R. A. & Fuglei, E. 2005: Trophic interaction cycles in tundra ecosystems and the impact of climate change. — *Bioscience* 55: 311-322.
- Jeltsch, F., Bonte, D., Pe'er, G., Reineking, B., Leimgruber, P., Balkenhol, N., Schröder, B., Buchmann, C. M., Mueller, T. & Blaum, N. 2013: Integrating movement ecology with biodiversity research-exploring new avenues to address spatiotemporal biodiversity dynamics. — *Movement ecology* 1: 1.
- Johnson, D. H. & Grier, J. W. 1988: Determinants of breeding distributions of ducks. — *Wildlife Monographs*: 3-37.
- Kaitala, A., Kaitala, V. & Lundberg, P. 1993: A theory of partial migration. — *American Naturalist*: 59-81.
- Karell, P., Ahola, K., Karstinen, T., Zolei, A. & Brommer, J. E. 2009: Population dynamics in a cyclic environment: consequences of cyclic food abundance on tawny owl reproduction and survival. — *Journal of Animal Ecology* 78: 1050-1062.
- Kerlinger, P. & Lein, M. R. 1986: Differences in winter range among age-sex classes of snowy owls *Nyctea scandiaca* in Northern America. — *Ornis Scandinavica* 17: 1-7.
- Kikkawa, J. 1980: Winter survival in relation to dominance classes among silvereyes *Zosterops lateralis chlorocephala* of Heron Island, Great Barrier Reef. — *Ibis* 122: 437-446.
- Kjellén, N. 1992: Differential timing of autumn migration between sex and age groups in raptors at Falsterbo, Sweden. — *Ornis Scandinavica* 23: 420-434.
- Kjellén, N. 1998: Annual variation in numbers, age and sex ratios among migrating raptors at Falsterbo, Sweden from 1986–1995. — *Journal für Ornithologie* 139: 157-171.
- Koenig, W. D. & Knops, J. M. 2001: Seed-crop size and eruptions of North American boreal seed-eating birds. — *Journal of Animal Ecology* 70: 609-620.
- Koivunen, V., Korpimäki, E., Hakkarainen, H. & Norrdahl, K. 1996: Prey choice of Tengmalm's owls (*Aegolius funereus funereus*): preference for substandard individuals? — *Canadian journal of zoology* 74: 816-823.
- König, C. & Weick, F. 2008: *Owls of the world*. — Yale University Press, New Haven ja Lontoo. 528 s.
- Korpela, K., Delgado, M., Henttonen, H., Korpimäki, E., Koskela, E., Ovaskainen, O., Pietiäinen, H., Sundell, J., Yoccoz, N. G. & Huitu, O. 2013: Nonlinear effects of climate on boreal rodent dynamics: mild winters do not negate high-amplitude cycles. — *Global Change Biology* 19: 697-710.
- Korpela, K., Helle, P., Henttonen, H., Korpimäki, E., Koskela, E., Ovaskainen, O., Pietiäinen, H., Sundell, J., Valkama, J. & Huitu, O. 2014: Predator-vole interactions in

- Northern Europe: the role of small mustelids revised. — *Proceedings of the royal society B* 281: 20142119, DOI: 10.1098/rspb.2014.2119.
- Korpimäki, E. 1986a: Wintering strategies of Tengmalm's owl *Aegolius funereus*. — *Aquilo Seriologicala Zoologica* 24: 55-63.
- Korpimäki, E. 1986b: Reversed size dimorphism in birds of prey, especially in Tengmalm's Owl *Aegolius funereus*: a test of the "starvation hypothesis". — *Ornis Scandinavica* 17: 326-332.
- Korpimäki, E. 1986c: Seasonal changes in the food of the Tengmalm's owl *Aegolius funereus* in western Finland. — *Annales Zoologici Fennici* 23: 339-344.
- Korpimäki, E. & Norrdahl, K. 1991: Numerical and functional responses of kestrels, short-eared owls, and long-eared owls to vole densities. — *Ecology* 72: 814-826.
- Korpimäki, E. & Hakkarainen, H. 1991: Fluctuating food supply affects the clutch size of Tengmalm's owl independent of laying date. — *Oecologia* 85: 543-552.
- Korpimäki, E. & Hakkarainen, H. 2012: *The Boreal Owl*. — Cambridge University Press, Cambridge. 359 s.
- Korpimäki, E., Lagerström, M. & Saurola, P. 1987: Field evidence for nomadism in Tengmalm's owl *Aegolius funereus*. — *Ornis Scandinavica* 18: 1-4.
- Korpimäki, E., Norrdahl, K., Huitu, O. & Klemola, T. 2005: Predator-induced synchrony in population oscillations of coexisting small mammal species. — *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 272: 193-202.
- Koskimies, P. 2005: *Suomen lintuopas*. — WSOY, Helsinki.
- Krebs, C. J., Kenney, A. J., Gilbert, S., Danell, K., Angerbjörn, A., Erlinge, S., Bromley, R. G., Shank, C. & Carriere, S. 2002: Synchrony in lemming and vole populations in the Canadian Arctic. — *Canadian journal of zoology* 80: 1323-1333.
- Lack, D. 1954: *The natural regulation of animal numbers*. — Oxford Clarendon Press, Oxford. 343 s.
- Lack, D. 1968: Bird migration and natural selection. — *Oikos* 19: 1-9.
- Lehikoinen, A. & Vähätalo, A. 2000: Lintujen muuton ajoittuminen Hangon lintuasemalla vuosina 1979-1999. — *Tringa* 27: 150-227.
- Lehikoinen, A., Ekroos, J., Piha, M., Seimola, T., Tirri, I., Velmala, W. & Vähätalo, A. 2014: Muuton ajoittuminen eri ikäluokilla ja sukupuolilla Hangon lintuasemalla rengastuksen perusteella. — *Tringa* 1: 30-53.
- Lehikoinen, A., Hokkanen, T. & Lokki, H. 2011a: Young and female-biased irruptions in pygmy owls *Glaucidium passerinum* in southern Finland. — *Journal of Avian Biology* 42: 564-569.

- Lehikoinen, A., Ranta, E., Pietiäinen, H., Byholm, P., Saurola, P., Valkama, J., Huitu, O., Henttonen, H. & Korpimäki, E. 2011b: The impact of climate and cyclic food abundance on the timing of breeding and brood size in four boreal owl species. — *Oecologia* 165: 349-355.
- Leshem, Y. & Yom-Tov, Y. 1996: The magnitude and timing of migration by soaring raptors, pelicans and storks over Israel. — *Ibis* 138: 188-203.
- Linden, H. 1988: Latitudinal gradients in predator-prey interactions, cyclicity and synchronism in voles and small game populations in Finland. — *Oikos*: 341-349.
- Lindström, Å., Visser, G. H. & Daan, S. 1993: The Energetic Cost of Feather Synthesis Is Proportional to Basal Metabolic Rate on JSTOR. — *Physiological Zoology* 66: 490-510.
- Lindström, E. R. & Hörnfeldt, B. 1994: Vole cycles, snow depth and fox predation. — *Oikos* 70: 156-160.
- Lindström, J., Ranta, E., Kokko, H., Lundberg, P. & Kaitala, V. 2001: From arctic lemmings to adaptive dynamics: Charles Elton's legacy in population ecology. — *Biological Reviews* 76: 129-158.
- Lockie, J. 1955: The breeding habits and food of short-eared owls after a vole plague. — *Bird Study* 2: 53-69.
- Lundberg, A. 1979: Residency, migration and a compromise: adaptations to nest-site scarcity and food specialization in three Fennoscandian owl species. — *Oecologia* 41: 273-281.
- Maher, W. J. 1970: The pomarine jaeger as a brown lemming predator in northern Alaska. — *The Wilson Bulletin*: 130-157.
- McNaughton, S. 1990: Mineral nutrition and seasonal movements of African migratory ungulates. — *Nature* 345: 613-615.
- Mikkola, H. 1983: *Owls of europe*. — T & A D Poyser Ltd, Iso-Britannia. 397 s.
- Morales, M. B., Alonso, J. C., Alonso, J. A. & Martín, E. 2000: Migration patterns in male great bustards (*Otis tarda*). — *The Auk* 117: 493-498.
- Myllymäki, A., Paasikallio, A., Pankakoski, E. & Kanervo, V. 1971: Removal experiments on small quadrats as a means of rapid assessment of the abundance of small mammals. — *Annales Zoologici Fennici* 8: 177-185.
- Nathan, R., Getz, W. M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D. & Smouse, P. E. 2008: A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. — *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105: 19052-19059.

- Nero, R. W. & Copland, H. W. 1997: Sex and age composition of Great Gray Owls (*Strix nebulosa*), winter 1995/1996. — Kirjassa: Duncan, J. R., Johnson, D. H. & Nicholls, T. H. (toim.), *Biology and conservation of owls of the northern hemisphere*: 587-590. U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station, Winnipeg, Kanada. 587-590 s.
- Nero, R., Copland, H. & Mezibroski, J. 1984: The Great Gray Owl in Manitoba, 1968-83. — *Blue Jay* 42: 130-151.
- Newton, I. 2002: Population limitation in Holarctic owls. — Kirjassa: Newton, I., Kavanagh, R., Olson, J. and Taylor, I., R. (toim.), *Ecology and Conservation of Owls*: 3-29. CSIRO Publishing, Collingwood. 380 s.
- Newton, I. 2008: *The migration ecology of birds*. — Elsevier-Academic Press, Amsterdam. 976 s.
- Oksanen, L. & Oksanen, T. 1992: Long-Term Microtine Dynamics in North Fennoscandian Tundra: The Vole Cycle and the Lemming Chaos. — *Ecography* 15: 226-236.
- Pavón-Jordán, D., Karell, P., Ahola, K., Kolunen, H., Pietiäinen, H., Karstinen, T. & Brommer, J. E. 2013: Environmental correlates of annual survival differ between two ecologically similar and congeneric owls. — *Ibis* 155: 823-834.
- Pennycuik, C. 1975: Mechanics of flight. — Kirjassa: Farner, D. S. & King J. R. (toim.), *Avian biology (volume 5)*: 1-75. Academic Press, Lontoo & New York. 548 s.
- Pineau, O. 2000: Conservation of wintering and migratory habitats. — Kirjassa: Kushlan, J. A. & Hafner, H. (toim.), *Heron conservation: 237-250*. Academic Press, Lontoo. 496 s.
- Pusey, A. E. & Packer, C. 1987: The evolution of sex-biased dispersal in lions. — *Behaviour* 101: 275-310.
- R Core Team. 2015: R: A language and environment for statistical computing. —The R Foundation for Statistical Computing. <<http://www.R-project.org/>> (viitattu 5.5.2017) ISBN: 3-900051-07-0.
- Robillard, A., Therrien, J., Gauthier, G., Clark, K. & Bêty, J. 2016: Pulsed resources at tundra breeding sites affect winter irruptions at temperate latitudes of a top predator, the snowy owl. — *Oecologia* 181: 423-433.
- Saurola, P. 2002: Natal dispersal distances of Finnish owls: results from ringing. — *Ecology and conservation of owls*: 42-55.
- Saurola, P. 1989: Ural owl. — Kirjassa: Newton, I. (toim.), *Lifetime reproduction in birds*: 327-345. Academic Press, Lontoo. 479 s.

Saurola, P., Forsman, D., Henttonen, H., Huhtala, K., Järvinen, A., Kaikusalo, A., Kalinainen, P., Korpimäki, E., Koskimies, P., Lagerström, M., Sulkava, S. & Syrjänen, J. 1995: *Suomen pöllöt*. — Kirjayhtymä Oy, Helsinki. 271 s.

Scheltema, R. S. 1986: On dispersal and planktonic larvae of benthic invertebrates: an eclectic overview and summary of problems. — *Bulletin of Marine Science* 39: 290-322.

Schwabl, H. & Silverin, B. 1990: Control of partial migration and autumnal behavior. — Kirjassa: Gwinner, E. (toim.), *Bird Migration: physiology and ecophysiology*: 144-155. Springer-Verlag, Berliini. 435 s.

Siivonen, L. 1972: *Suomen nisäkkäät 1*. — Otava, Helsinki. 474 s.

Smith, N. 1997: Observations of wintering Snowy Owls (*Nyctea scandiaca*) at Logan Airport, East Boston, Massachusetts from 1981-1997. — Kirjassa: Duncan, J. R., Johnson, D. H. & Nicholls, T. H. (toim.), *Biology and conservation of owls of the northern hemisphere*: 591-597. U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station, Winnipeg, Kanada. 668 s.

Solheim, R. 1984: Caching behaviour, prey choice and surplus killing by Pygmy Owls *Glaucidium passerinum* during winter, a functional response of a generalist predator. — *Annales Zoologici Fennici* 21: 301-308.

Sonerud, G. A., Solheim, R. & Prestrud, K. 1988: Dispersal of Tengmalm's Owl *Aegolius funereus* in relation to prey availability and nesting success. — *Ornis Scandinavica* 19: 175-181.

Southern, H. N. 1970: The natural control of a population of tawny owls (*Strix aluco*). — *Journal of zoology* 162: 197-285.

Steen, H., Ims, R. A. & Sonerud, G. A. 1996: Spatial and temporal patterns of small-rodent population dynamics at a regional scale. — *Ecology* 77: 2365-2372.

Stefanescu, C. 2001: The nature of migration in the red admiral butterfly *Vanessa atalanta*: evidence from the population ecology in its southern range. — *Ecological Entomology* 26: 525-536.

Sundell, J., Huitu, O., Henttonen, H., Kaikusalo, A., Korpimäki, E., Pietiäinen, H., Saurola, P. & Hanski, I. 2004: Large-scale spatial dynamics of vole populations in Finland revealed by the breeding success of vole-eating avian predators. — *Journal of Animal Ecology* 73: 167-178.

Svensson, L. 1997: *Euroopan varpuslinnut – sukupuolen ja iän määrittäminen*. — Lintutieto Oy, Helsinki. 396 s.

Svingen, P. H. & Lind, J. W. 2005: The 2004–2005 influx of northern owls. Part II: Great Gray Owl. — *Loon* 77: 194-208.

- Syrjänen, J., Lagerström, M. & Rintamäki, P. 2006: Pirkanmaan varpuspöllötutkimuksen kaksi vuosikymmentä. — *Lintuviesti* 31: 8-20.
- Taylor, I. 2004: *Barn owls: predator-prey relationships and conservation*. — Cambridge University Press, Iso-Britannia.
- Therrien, J., Gauthier, G., Pinaud, D. & Bêty, J. 2014: Irruptive movements and breeding dispersal of snowy owls: a specialized predator exploiting a pulsed resource. — *Journal of Avian Biology* 45: 536-544.
- Tiainen, J., Mikkola-Roos, M., Below, A., Jukarainen, A., Lehikoinen, A., Lehtiniemi, T., Pessa, J., Rajasärkkä, A., Rintala, J. & Sirkiä, P. & Valkama, J. 2016: *Suomen lintujen uhanalaisuus 2015*. — Ympäristöministeriö; Suomen ympäristökeskus, Helsinki. 49 s.
- Tyrväinen, H. 1975: The winter irruption of the Fieldfare *Turdus pilaris* and the supply of rowan-berries. — *Ornis Fennica* 52: 23-31.
- Valkama, J., Vepsäläinen, V. & Lehikoinen, A. 2011: Suomen III Lintuatlas. — Luonnontieteellinen keskusmuseo ja ympäristöministeriö. <<http://atlas3.lintuatlas.fi>> (viitattu 5.5.2017) ISBN 978-952-10-6918-5
- Valkama, J., Saurola, P., Velmala, W., Lehikoinen, A., Lehikoinen, E., Piha, M. & Sola, P. 2014: *Suomen rengastusatlas. Osa II*. — Luonnontieteellinen Keskusmuseo; Ympäristöministeriö, Helsinki.
- Wijnandts, H. 1984: Ecological energetics of the long-eared owl (*Asio otus*). — *Ardea* 72: 1-92.