

Lintujen syysmuuton ajoittumisen muutokset
suhteessa ikään, muuttokäyttäytymiseen,
sulkasatostrategiaan ja pesyeiden lukumäärään

Pro Gradu
Turun yliopisto
Ekologia
Syyskuu 2024
Sebastian Andrejeff
Tarkastajat:
Tapio Eeva
Timo Vuorisalo

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

TURUN YLIOPISTO

Biologian laitos

Andrejeff, Sebastian Lintujen syysmuuton ajoittumisen muutokset suhteessa ikään, muuttokäyttäytymiseen, sulkasatostrategiaan ja pesyeiden lukumäärään

Pro Gradu, 31 sivua ja 9 liitesivua

Ekologia ja evoluutiobiologia

Syyskuu 2024

Ilmastonmuutos vaikuttaa lajien fysiologiaan, runsauteen, levinneisyyteen ja ajalliseen esiintymiseen eli fenologiaan. Lintujen muutto on yksi esimerkki fenologisista ilmiöistä. Ilmastonmuutoksen vaikutusta lintujen kevätmuuton aikaistumiseen on tutkittu aikaisemminkin, mutta sen vaikutuksia syysmuuton ajoittumiseen on tutkittu vähemmän. Vielä vähemmän on tarkasteltu, ovatko syysmuuton ajoittumisen muutokset erilaisia samana vuonna syntyneiden nuorten ja sitä vanhempien lintujen välillä. Iän lisäksi muut tarkasteltavat muuttajat tässä tutkielmassa ovat muuttokäyttäytyminen eli muuttomatkan pituus, sulkasatostrategia sekä pesyiden määrä pesimäkauden aikana.

Tutkielmassani käytän lintujen rengastusaineistoa Lågskärin, Jurmon ja Hangon lintuasemilta, mikä käsittää reilu 600 000 yksilöä ja 26 varpuslintulajia. Aineisto jaettiin kahteen ajanjaksoon, jotka ovat 1979–1998 ja 2003–2022. Ensimmäinen hypoteesi on, että aikaistunut kevätmuutto aikaistaa syysmuuttoa. Toinen hypoteesi on, että mahdolliset muutokset jälkimmäisellä ajanjaksolla ovat suurempia nuorilla linnuilla kuin vanhoilla erilaisten sulkasatostrategioiden takia. Kolmas hypoteesi on, että syysmuutto on aikaistunut pitkän matkan muuttajilla, kerran kesässä pesivillä ja talvehtimisalueella sulkivilla linnuilla, kuten aikaisemmissa tutkimuksissa on havaittu. Toisaalta lyhyen matkan muuttajat, useamman kuin kerran kesässä pesivät ja pesimäalueella sulkivat linnut ovat viivästyttäneet muuttoa.

Hypoteeseja testattiin lineaarisilla sekamalleilla. Niiden tuloksista voi todeta, että muuton ajoittumisen muutokset eivät eroa eri ikäluokilla. Muuton loppu oli viivästynyt ja muuton kesto oli pidempi jälkimmäisellä ajanjaksolla. Kerran pesivillä lajeilla muuttokausi on lyhentynyt ja useamman kerran pesivillä lajeilla se on pidentynyt ensimmäisestä jaksosta jälkimmäiseen jaksoon. Pitkän matkan muuttajat olivat aikaistaneet ja lyhyen matkan muuttajat olivat viivästyttäneet ajoitustaan jälkimmäisellä ajanjaksolla. Lintujen muutto on merkittävä ilmiö niiden elinkierrossa, ja tulosten perusteella ne ilmeisesti sopeutuvat ilmastonmuutokseen muuttamalla muuton ajoitustaan. Syysmuuton ajoituksen muutoksilla voi olla vaikutusta lajien elossäilyvyyteen ja talvehtimiseen.

Asiasanat: fenologia, rengastus, lintuasema, linnut, ilmastonmuutos, syysmuutto

Sisällys

1	Johdanto	1
2	Aineisto ja menetelmät	3
2.1	Lintuasemarengastus	3
2.2	Muuton ajoittumisen arviointi	4
2.3	Tilastolliset analyysit	6
2.3.1	Muuton ajoittuminen	6
2.3.2	Lajiominaisuuksien vaikutus muuton ajoittumiseen	7
3	Tulokset	8
3.1	Muuton ajoittuminen eri ikäluokilla	8
3.1.1	Muuton alku	8
3.1.2	Muuton puoliväli	9
3.1.3	Muuton loppu	9
3.1.4	Muuton kesto	10
3.2	Lajiominaisuuksien vaikutus muuton ajoittumiseen	11
3.2.1	Muuton alku	11
3.2.2	Muuton puoliväli	14
3.2.3	Muuton loppu	17
3.2.4	Muuton kesto	20
4	Pohdinta	24
4.1	Yleismuutokset ja iän vaikutus	24
4.2	Lajikohtaisten ominaisuuksien vaikutukset	26
4.2.1	Muutokset ajanjaksojen välillä	26
4.2.2	Ikäluokkien erot	27
4.3	Virhelähteet	28
4.4	Johtopäätökset	28

1 Johdanto

Ilmastonmuutos on vaikuttanut lajien rakenteeseen, levinneisyyteen ja käyttäytymiseen (Bellard ym. 2012). Pohjoiseurooppalaisten lintujen koko on pienentynyt (Bosco ym. 2023), ja sopeutuakseen muutoksiin monien eurooppalaisten lintujen levinneisyydet ovat siirtyneet pohjoisemmaksi (Zurell ym. 2024). Ilmaston lämpeneminen ja kevään aikaistuminen on vaikuttanut laajalti eri lajien ajalliseen esiintymiseen (Walther ym. 2002). Esimerkiksi keväällä kasvit kukkivat ja hyönteiset lopettavat talvehtimisen aikaisemmin (Walther ym. 2002). Lisäksi linnut muuttavat aikaisemmin (Lehikoinen ym. 2004). Muuttolinnuille tunnusomainen käyttäytymispiirre on syys- ja kevätmuutto eli liikehdintä pesimä- ja talvehtimisalueiden välillä (Newton 2024). Muutto on pääsääntöisesti sidoksissa vuodenaikaisvaihteluun sekä ravintotilanteeseen (Newton 2024), ja ilmiö on helppo hahmottaa, jos esimerkiksi ajattelee Suomessa pesivää hyönteissyöjälajia. Talvella sille ei ole ravintoa saatavilla ja se täten muuttaa eteläisimmille leveyspiireille pysyäkseen hengissä.

Lintu voi olla lyhyen matkan muuttaja, jolloin esimerkiksi Suomessa pesivä laji jää talvehtimaan Eurooppaan, ja toisaalta pitkän matkan muuttajat talvehtivat kauempana tropiikissa, kuten Saharan eteläpuolisessa Afrikassa (Solonen ym. 1985). Ilmastonmuutoksen tiedetään aikaistaneen lintujen kevätmuuttoa (Lehikoinen ym. 2004), ja tämä voi heijastua syysmuuttoon kahdella tavalla; osa lajeista voi aloittaa syysmuuttonsa aiemmin (Lehikoinen ym. 2004), tai epäsuorana vaikutuksena lämpimämpi kesä voi viivästyttää syysmuuton kulkua, sillä osa lajeista voi yrittää useampaa pesintää (Jenni & Kéry 2003; Meller ym. 2013). Muutokset syysmuuton ajoituksessa ovat olleet yleisesti ottaen pienempiä sekä vaihtelevimpia kuin muutokset kevätmuutossa (Newton 2024). Suurin osa syysmuuttoa koskevia ilmastonmuutostutkimusten aineistoista on kerätty lintuasemilla (Newton 2024). Kevätmuutto eroaa syysmuutosta muun muassa siten, että linnut etenevät keväällä nopeammin, mikä johtunee reviirivaltaukseen liittyvästä kilpailusta (Kokko 1999; Tøttrup ym. 2012; Nilsson ym. 2013). Lisäksi syysmuuttokausi on pidempi, sillä pesimäalueilta poistuvat sekä samana vuonna syntyneet että vanhat linnut, siis kaksi eri ikäluokkaa, jotka muuttavat usein eri aikaan (Newton 2011). Sääolosuhteet vaikuttavat eri lajien syysmuuton alkuun vaihtelevasti, mutta tärkeimpiä tekijöitä ovat tuuliolosuhteet,

sateet ja lämpötila (Haest ym. 2019).

Syysmuuton ajoituksen muutoksia on tutkittu aikaisemmin. Sveitsiläisestä rengas-tusaineistosta tehdystä tutkimuksesta havaittiin seuraavat muutokset syysmuutossa välillä 1958–1999 (Jenni & Kéry 2003): Muuttokäyttäytyminen on vaikuttanut muutoksien suuntaan, sillä pitkän matkan muuttajat olivat aikaistaneet muuttoaan, ja Saharan pohjoispuolella talvehtivat lajit olivat viivästyttäneet muuttoaan. Lisäksi pesyeiden lukumäärä vaikutti lajien reaktioon. Lajit, jotka pesivät kesän aikana kerran eikä opportunistisesti tätä enemmän, olivat aikaistaneet muuttoaan. Eri ikäluokilla tarkoitetaan nuoria ja vanhoja lintuja, ja syysmuuton tapauksessa nuorilla linnuilla viitataan niihin, jotka ovat syntyneet samana vuonna ja muuttavat ensimmäistä kertaa, ja vanhat linnut ovat sen sijaan kaikki tätä vanhemmat yksilöt. Eri ikäluokat muuttavat usein eri aikaan ja yksi merkittävä tekijä tähän on eriävät sulkasatostrategiat (Newton 2011). Pääsääntöisesti nuorilla varpuslinnuilla on suppeampi nuoruussulkasato, jolloin nuoret linnut vaihtavat ruumiinhöyhenet ja vaihtelevan määrän peitinhöyheniä (Jenni & Winkler 2020). Useimmilla lajeilla vanhoilla linnuilla on nuoria lintuja laajempi pesinnän jälkeinen sulkasato, mikä käsittää kaikki höyhenet ja myös käsisulat (Jenni & Winkler 2020). Ilmastonmuutoksen ja nuoruus-sulkasadon laajuuden välillä on havaittu korrelaatio, sillä vaihtuneiden höyhenten määrä on kasvanut eli nuoret linnut vaihtavat enemmän peitinhöyheniä lämpenevissä olosuhteissa (Kiat ym. 2019). Muuttokäyttäytyminen ja sulkasatostrategia liittyvät toisiinsa siten, että kaikki talvehtimisalueella täydellisen, pesinnän jälkeisen, sulkasadon käyvät eurooppalaiset varpuslinnut ovat pitkän matkan muuttajia ja noin puolet pitkän matkan muuttajista ovat omaksuneen tämän sulkasatostrategian (Jenni & Winkler 2020). Ikäluokkien välillä tämä vaikuttaa muuton ajoittumiseen siten, että vanhat pitkän matkan muuttajat, mitkä sulkivat vasta talvehtimisalueella, muuttavat ennen nuoria lintuja (Kiat & Izhaki 2016; Newton 2024).

Tutkimuskysymykseni ovat (1), mitä muutoksia on tapahtunut lintujen syysmuuton ajoittumisessa, (2) miten ne mahdollisesti eroavat ikäluokkien välillä, (3) miten lajikohtaiset ominaisuudet vaikuttavat muuton ajoittumiseen. Ajoittumisen muutoksilla tarkoitetaan pitkän aikavälin muutosta, kuten muuton aikaistumista tai viivästyistä. Aiemmat tutkimukset eivät ole käsitelleet, onko eri ikäluokkien välillä

tapahtunut muutoksia muuton ajoittumisessa. Tarkasteltavat lajikohtaiset ominaisuudet ovat muuttokäyttäytyminen, sulkasatostrategia ja pesyeiden lukumäärä. Tämän tutkielman hypoteesit ovat seuraavanlaiset:

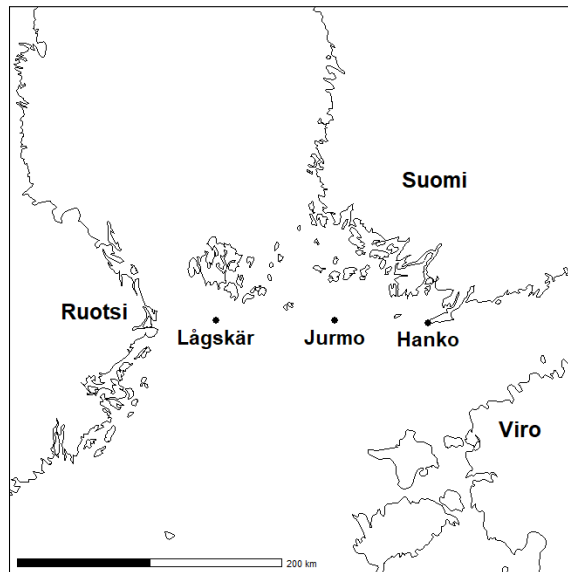
1. Aikaistunut kevätmuutto (Lehikoinen ym. 2004) on aikaistanut syysmuuttoa.
2. Mahdolliset muutokset jälkimmäisellä ajanjaksolla ovat suurempia nuorilla linnuilla kuin vanhoilla, koska nuoruussulkasadon laajuus on kasvanut eli nuoret linnut vaihtavat enemmän peitinhöyheniä ilmaston lämpenemisen takia (Kiat ym. 2019).
3. Syysmuutto on aikaistunut pitkän matkan muuttajilla, kerran pesivillä ja talvehtimisalueella sulkivilla linnuilla, kuten aikaisemmissa tutkimuksissa on havaittu (Jenni & Kéry 2003; Meller ym. 2013). Toisaalta lyhyen matkan muuttajat, useamman kerran kesässä pesivät ja pesimäalueella sulkivat linnut ovat viivästyttäneet muuttoaan (Jenni & Kéry 2003; Meller ym. 2013).

2 Aineisto ja menetelmät

2.1 Lintuasemarengastus

Tutkielmassani käytin Luonnontieteellisen keskusmuseon ylläpitämää rengastusaineistoa. Rengastaminen on luvanvaraista toimintaa, missä lintuja pyydystetään ja niille kiinnitetään jalkaan yksilöllinen metallirengas. Lintujen muuton tutkimuksen alkuaikoina käytettiin vain tavalliseen maastohavainnointiin perustuvaa aineistoa (Lehikoinen ym. 2020), muuta siihen verrattuna lintujen kiinni ottaminen rengastuksen yhteydessä mahdollistaa useimmilla yksilöillä iän tarkastelun. Suomessa on rengastettu lintuja vuodesta 1913 ja se alun perin otettiin käyttöön nimenomaan muuttotutkimukseen, koska haluttiin tietää, minne linnut menevät talveksi (Saurola ym. 2013). Suomessa on toiminut ajan saatossa 14 lintuasemaa, joissa on rengastettu lintuja (Valkama ym. 2014). Eniten lintuja on rengastuttu Lågskärin ($59^{\circ}50'N$, $19^{\circ}55'E$), Jurmon ($59^{\circ}50'N$, $21^{\circ}35'E$) ja Hangon ($59^{\circ}49'N$, $22^{\circ}54'E$) lintuasemilla (Valkama ym. 2014), ja näiden asemien rengastusaineiston otin tarkasteluun. Näillä kolmella lintuasemalla havaitaan runsaasti lintuja muuttoaikaan. Lågskärin lintuasema sijaitsee majakkasaarella ja on näistä eristynein ollen 20 kilometriä Manner-Ahvenanmaasta

etelään. Hangon lintuasema sijaitsee Tulliniemessä eli manner-Suomen eteläisimmässä kohdassa, ja Jurmon lintuasema, Hankoniemen tapaan, on osa Salpausselkää, mutta sen kaukainen jatke Saaristomerellä (kuva 1). Olen osallistunut aineiston keruuseen rengastajana vuosina 2021–2022 kaikilla kolmella asemalla.



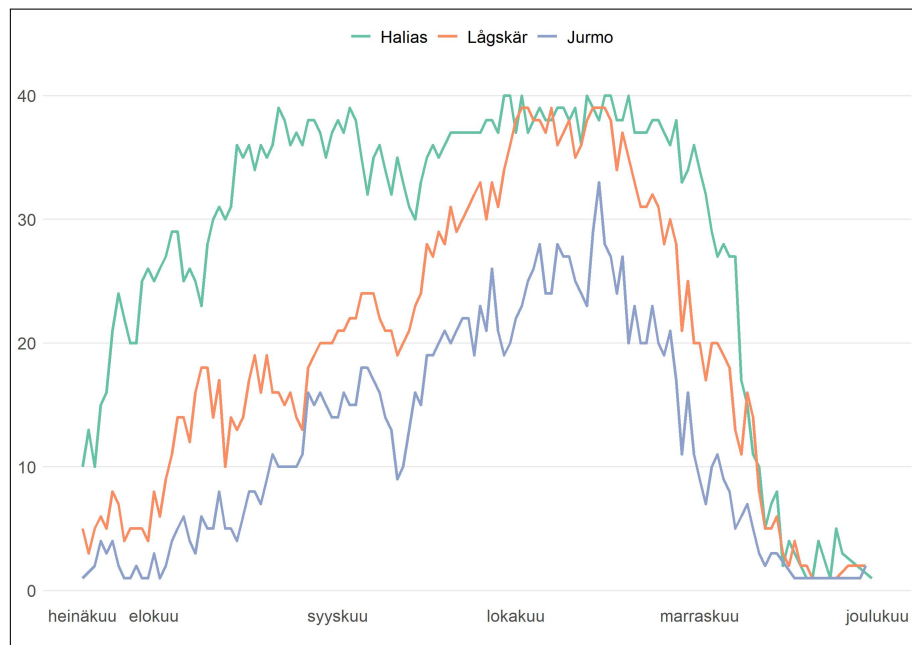
Kuva 1: Lågskärin, Jurmon ja Hangon lintuasemat kartalla.

2.2 Muuton ajoittumisen arviointi

Jaoin aineiston kahteen yhtä pitkään 20 vuoden jaksoon. Ensimmäinen ajanjakso sisältää vuodet 1979–1998, jolloin kaikki kolme asemaa ovat olleet aktiivisia (Hangon lintuasema perustettiin 1979). Toinen ajanjakso sisältää vuodet 2003–2022. Tarkastelin lajien rengastusmääriä neljässä eri muuttajaluokassa eli nuoret ja vanhat linnut ensimmäisellä ajanjaksolla sekä nuoret ja vanhat linnut toisella ajanjaksolla. Laskin neljälle muuttajaluokalle päivämäärät, milloin saavutetaan tietty prosenttiosuus (10 %, 50 % tai 90 %) havainnoista. Nämä persentiilit ovat tästä edes muuton alku, puoliväli ja loppu. Muuton keston laskin 90:nneen ja 10:nneen persentiilin erotuksena. Mukana ei ole rengastuksia, jotka on tehty 30.11. jälkeen, koska oletettavasti siihen mennessä kaikkien lajien syysmuutto ja aktiivinen rengastuskausi ovat jo ohi. Osa lajeista pesii lintuasemien alueilla, joten rajasin aineiston alkupäivämääriä lajikohtaisesti, jolloin rengastetut yksilöt koskisivat vain muuttavia lintuja. Lajikohtaiset tarkasteluajavälit on esitetty liitteessä 1. Näin rajatussa aineistossa on yhteensä 728 418 rengastettua yksilöä ja 191 lajia. Riittävän otoksen varmistamiseksi analyysiin

otettiin mukaan 26 varpuslintua, joilla lajikohtaisen tarkasteluajavälin aikana sekä nuoria että vanhoja lintuja oli rengastettu yli 20 yksilöä molemmilla ajanjaksoilla. Asemakohtaiset rengastusmäärät näille lajeille eri ikäluokissa ja ajanjaksoissa on esitetty liitteessä 1.

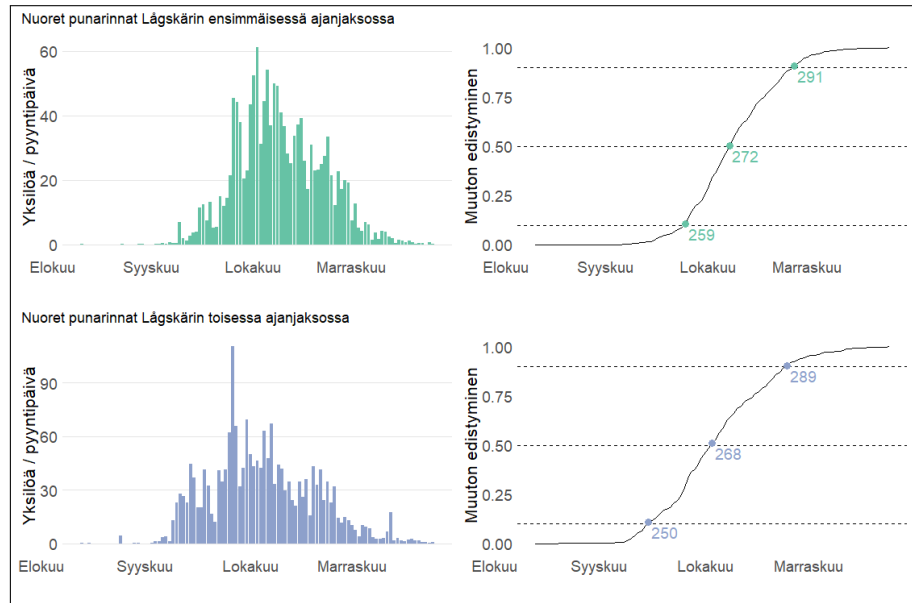
Rengastusaktiivisuus vaihtelee sekä vuosien että kolmen lintuaseman välillä (kuva 2), ja otin vaihtelun huomioon laskemalla eri asemien molemmille ajanjaksoille kunkin lajin rengastusmäärä tiettyinä kalenteripäivinä jaettuna pyyntipäivien lukumäärällä kyseisenä kalenteripäivänä ajanjakson aikana. Esimerkiksi syyskuun seitsemäntenä päivänä oli Lågskärillä rengastettu yhteensä 160 punarintaa ensimmäisen ajanjakson aikana ja pyyntipäiviä oli 14 vuotena. Täten tuon kalenteripäivän ensimmäisessä ajanjaksossa oli rengastettu 11,4 yksilöä/pyyntipäivä.



Kuva 2: Pystyakselilla on esitetty Lågskärin, Jurmon ja Hangon (Halias) lintuasemien pyyntipäivien lukumäärät vuosina 1979–1998 ja 2003–2022. Vaaka-akselilla on päivämäärät 20.7.–30.11. Hangon lintuasemalla oli suurin rengastusaktiivisuus, ja kaikilla kolmella lintuasemalla lokakuussa oli eniten pyyntipäiviä.

Näistä luvuista lasketaan ajanjaksoittain muuton ajoittumisen alku, puoliväli, loppu ja kesto. Kuvassa 3 on esitetty Lågskärin nuorten punarintojen syysmuutto ensimmäisessä ja toisessa ajanjaksossa ja se, miten muuton alku, puoliväli ja loppu määritetään. Kalenteripäivät on muutettu juliaaniseksi päiviksi (tammikuun ensimmäinen päivä =

1, joulukuun viimeinen 365, karkausvuosina 366).



Kuva 3: Nuorten punarintojen syysmuuton kulku Lågskärin ensimmäisessä ja toisessa ajanjaksossa. Kaikissa vaaka-akseleissa on esitetty punarinnan tarkasteluajaväli 1.8.–30.11. Pylväsdiagrammien pystyakseleissa on esitetty tietynä kalenteripäivänä rengastettujen lintujen määrä jaettuna ajanjakson samana kalenteripäivänä teytyjen pyyntipäivien lukumäärällä ja oikeanpuoleisissa viivadiagrammeissa on esitetty muuton alku (0.10), puoliväli (0.50) ja loppu (0.90). Näiden juliaaniset päivät on korostettu kumulatiiviseen viivadiagrammiin.

2.3 Tilastolliset analyysit

2.3.1 Muuton ajoittuminen

Ensimmäiseen tutkimuskysymykseen, onko syysmuuton ajoituksessa tapahtunut muutoksia, vastattiin lineaarisilla sekamalleilla (*linear mixed effect model*, ks. liite 3). Vastemuuttujina olivat muuton alku, puoliväli ja loppu sekä muuton kesto. Analyysissä käytin SAS Enterprise Guide 8.3 -tilasto-ohjelman GLIMMIX-proseduuria. Lineaarisen sekamallin kiinteä selittävä tekijä oli luokkamuuttuja: ajanjakso (1 tai 2). Asemien ja lajien väliset erot huomioidiin sisällyttämällä ne lineaariseen sekamalliin satunnaistekijöinä. Asema oli satunnaisvakiotermin (*random intercept*), koska muuton kulku on erilainen eri asemilla; varsinkin Lågskärin ja Jurmon sekä Hangon välillä, koska viimeksi mainittu ei ole saari. Laji oli myös satunnaisvakiotermin, koska eri lajit muuttavat eri aikaan.

Toiseen tutkimuskysymykseen eli, onko mahdollisissa syysmuuton ajoituksen muu- toksissa eroja nuorten ja vanhojen lintujen välillä, vastattiin lisäämällä edelliseen malliin luokkamuuttuja: linnun ikä (nuori tai vanha) (ks. liite 3). Ikä oli lajin sisällä satunnaiskulmakerrointermi (*random slope*), koska lajien välillä on eroja ikäluokkien ajoituksessa johtuen pääsääntöisesti eri sulkasatostrategioista (Kiat & Izhaki 2016).

Lineaaristen sekamallien satunnaistermit olivat toisistaan riippumattomia ja vaste- muuttujien residuaalit olivat visuaalisesti tarkasteltuna riittävän normaalijakautuneet. Hypoteesin testauksissa on käytetty tuloksien parametriestimaattitaulukkoa, muut- tujien t-testisuureita ja p-arvoja. F-testisuureeseen perustuvan yleistestin arvoja ei ole esitetty, koska tässä tapauksessa $F = t^2$ ja p-arvo on täten näillä testeillä sama (SAS Institute Inc. 2013).

2.3.2 Lajiominaisuuksien vaikutus muuton ajoittumiseen

Kolmanteen tutkimuskysymykseen eli, miten lajiominaisuudet vaikuttivat muuton ajoittumisen muutoksiin, vastattiin samantapaisesti kuin edellä (ks. liite 3). Lineaari- sen sekamallin vastemuuttuja oli ikäluokan muuton alku, mediaani, loppu tai kesto ja kiinteät selittävät tekijät olivat luokkamuuttujat ajanjakso ja linnun ikä. Asema oli satunnaisvakiotermin ja linnun ikä oli lajin sisällä satunnaiskulmakerrointermi. Laji- kohtaisia kiinteitä selittäviä tekijöitä olivat muuttokäyttäytyminen (pitkän tai lyhyen matkan muuttaja) (Valkama ym. 2014), sulkasatostrategia (sulkiminen pesimä- tai talvehtimisalueella) (Jenni & Winkler 2020) ja poikueiden lukumäärä kesän aikana (yksi tai tätä enemmän) (Solonen ym. 1985). Ensin ajoin lineaarisen sekamallin, jossa oli mukana ajanjakso, ikä, yksi lajiominaisuus ja kaikki niiden yhdysvaikutukset. Mikäli kolmen muuttujan yhdysvaikutus ei ollut merkitsevä, ajoin yksikertaisemman lineaarisen sekamallin, jossa oli mukana vain kahden muuttujan yhdysvaikutukset (Zuur ym. 2009). Lajiominaisuusmuuttujat analysoitiin eri malleissa, koska ne korre- loivat voimakkaasti keskenään (ks. liite 4). Lajien muuton alku, puoliväli ja loppu sekä lajiominaisuudet, joita käytin lineaarisissa sekamalleissa, on esitetty liitteessä 2. Tuloksiin on taulukoitu lineaaristen sekamallien parametriestimaatit, keskivirheet, vapausasteet, t-testisuureet ja p-arvot. Hypoteesin testauksissa on käytetty tuloksien parametriestimaattitaulukon t-testisuureita ja p-arvoja. F-yleistestin arvoja ei ole

esitetty, koska hypoteesin testauksissa päädyttiin samoihin lopputuloksiin.

3 Tulokset

Tarkastelen tuloksia tarkemmin tässä kappaleessa, mutta ensin yhteenvedona voi todeta, että muuton loppu oli viivästynyt ja muuton kesto oli pidentynyt. Nuorten ja vanhojen lintujen syysmuuton ajoitus muuttui samalla tavalla. Muuttomatkan etäisyys vaikutti muuton puolivälin ja lopun ajoitukseen siten, että pitkän matkan muuttajat olivat aikaistaneet ja lyhyen matkan muuttajat olivat viivästyttäneet ajoitustaan jälkimmäisellä ajanjaksolla. Pesyekoko vaikutti muuton loppuun ja keston. Kerran pesivät olivat aikaistaneet ja useamman kuin kerran kesässä pesivät olivat viivästyttäneet muuton loppuaan jälkimmäisellä ajanjaksolla. Muuton kesto oli lyhentynyt kerran pesivillä ja pidentynyt useamman kuin kerran kesässä pesivillä lajeilla jälkimmäisellä ajanjaksolla. Kolmas tarkasteltava lajiominaisuus, sulkasato, ei vaikuttanut muuton ajoittumisen muutoksiin.

3.1 Muuton ajoittuminen eri ikäluokilla

3.1.1 Muuton alku

Lineaarisen sekamallin selittävinä tekijöinä olivat ajanjakso, ikä ja niiden yhdysvaikutus. Ajanjakson ja iän yhdysvaikutus tai ajanjakson ja iän päävaikutukset eivät olleet merkitseviä muuton alkuun. Samalle vastemuuttujalle sovitin lineaarisen sekamallin, jossa selittävinä tekijöinä olivat vain ajanjakson ja iän päävaikutukset, ja ne eivät olleet merkitseviä (taulukko 1).

Taulukko 1: Parametriestimaatit (β), keskivirheet (S), vapausasteet (DF), t-testisuureet (t) ja p-arvot (P) kahdelle lineaariselle sekamallille (a ja b), jossa muuton alkua selitetään ajanjaksolla, iällä ja niiden yhdysvaikutuksella. Mallissa (a) oli mukana ajanjakson ja iän yhdysvaikutus, ja mallissa (b) ei. 1kv tarkoittaa nuoria ja +1kv vanhoja lintuja. Ensimmäinen ajanjakso on 1 ja jälkimmäinen on 2.

	Muuttuja	β	S	DF	t	P
(a)	Vakiotermi	253,08	5,86	27,98	43,20	< 0,001
	Ajanjakso (2 vs 1)	-0,91	1,18	154,70	-0,77	0,440
	Ikä (+1kv vs 1kv)	-0,66	1,79	32,26	-0,37	0,716
	Ajanjakso \times ikä (2 +1kv vs muut)	0,35	1,67	154,70	0,21	0,833
(b)	Vakiotermi	253,00	5,84	27,70	43,29	< 0,001
	Ajanjakso (2 vs 1)	-0,73	0,83	155,70	-0,88	0,380
	Ikä (+1kv vs 1kv)	-0,48	1,59	19,65	-0,31	0,763

3.1.2 Muuton puoliväli

Ajanjakson ja iän yhdysvaikutus tai ajanjakson ja iän päävaikutukset eivät merkittävästi olleet yhteydessä muuton puolivälin ajoitukseen, joten malli ajettiin uudestaan vain ajanjakson ja iän päävaikutuksilla, ja ne eivät olleet merkitseviä (taulukko 2).

Taulukko 2: Parametriestimaatit (β), keskivirheet (S), vapausasteet (DF), t-testisuureet (t) ja p-arvot (P) kahdelle lineaariselle sekamallille (a ja b), jossa muuton puoliväliä selitetään ajanjaksolla, iällä ja niiden yhdysvaikutuksella. Mallissa (a) oli mukana ajanjakson ja iän yhdysvaikutus, ja mallissa (b) ei. 1kv tarkoittaa nuoria ja +1kv vanhoja lintuja. Ensimmäinen ajanjakso on 1 ja jälkimmäinen on 2.

	Muuttuja	β	S	DF	t	P
(a)	Vakiotermi	267,68	5,79	26,61	46,25	< 0,001
	Ajanjakso (2 vs 1)	-0,52	0,69	159,10	-0,76	0,451
	Ikä (+1kv vs 1kv)	-1,82	1,80	27,85	-1,01	0,321
	Ajanjakso \times ikä (2 +1kv vs muut)	0,37	0,97	159,10	0,38	0,703
(b)	Vakiotermi	267,59	5,78	26,52	46,28	< 0,001
	Ajanjakso (2 vs 1)	-0,33	0,48	160,10	-0,69	0,492
	Ikä (+1kv vs 1kv)	-1,63	1,73	23,94	-0,94	0,355

3.1.3 Muuton loppu

Ajanjakson ja iän yhdysvaikutus tai ajanjakson ja iän päävaikutukset eivät olleet merkittävästi yhteydessä muuton lopun ajoitukseen. Samalle vastemuuttujalle so-

vitin lineaarisen sekamallin, jossa selittävinä tekijöinä olivat vain ajanjakson ja iän päävaikutukset, jolloin vastaavasti ikä ei ollut merkitsevä, mutta ajanjakso oli. Monimutkaisemman mallin ajanjakson päävaikutuksen parametriestimaatti ei ollut merkitsevä, mutta yksinkertaisemman mallin vastaava estimaatti oli hieman suurempi, positiivinen ja merkitsevä (taulukko 3). Tämän perusteella muuton lopun ajoitus oli kaksi päivää myöhempi jälkimmäisellä ajanjaksolla.

Taulukko 3: Parametriestimaatit (β), keskivirheet (S), vapausasteet (DF), t-testisuureet (t) ja p-arvot (P) kahdelle lineaariselle sekamallille (a ja b), jossa muuton loppua selitetään ajanjaksolla, iällä ja niiden yhdysvaikutuksella. Mallissa (a) oli mukana ajanjakson ja iän yhdysvaikutus, ja mallissa (b) ei. 1kv tarkoittaa nuoria ja +1kv vanhoja lintuja. Ensimmäinen ajanjakso on 1 ja jälkimmäinen on 2. Merkitsevä muuttuja on lihavoitu.

	Muuttuja	β	S	DF	t	P
(a)	Vakiotermi	283,65	5,53	25,85	51,29	< 0,001
	Ajanjakso (2 vs 1)	1,24	1,01	162,30	1,22	0,223
	Ikä (+1kv vs 1kv)	-1,20	1,50	41,41	-0,80	0,431
	Ajanjakso \times ikä (2 +1kv vs muut)	1,44	1,43	162,30	1,01	0,316
(b)	Vakiotermi	283,29	5,52	25,63	51,34	< 0,001
	Ajanjakso (2 vs 1)	1,96	0,72	163,30	2,74	0,007
	Ikä (+1kv vs 1kv)	-0,47	1,32	25,04	-0,36	0,720

3.1.4 Muuton kesto

Mallin selittävinä tekijöinä olivat ajanjakso, ikä ja niiden yhdysvaikutus. Ajanjakson ja iän yhdysvaikutus tai iän päävaikutus eivät olleet merkitseviä muuton keston. Samalle vastemuuttujalle sovitin lineaarisen sekamallin, jossa selittävinä tekijöinä olivat vain ajanjakson ja iän päävaikutukset, jolloin vastaavasti ikä ei ollut merkitsevä, mutta ajanjakso oli. Monimutkaisemman mallin ajanjakson päävaikutuksen parametriestimaatti ei ollut merkitsevä, mutta yksinkertaisemman mallin vastaava estimaatti oli hieman suurempi, positiivinen ja merkitsevä (taulukko 4). Estimaatin mukaan muuton kesto oli pidentynyt kolme päivää verrattuna ensimmäiseen jaksoon.

Taulukko 4: Parametriestimaatit (β), keskivirheet (S), vapausasteet (DF), t-testisuureet (t) ja p-arvot (P) kahdelle lineaariselle sekamallille (a ja b), jossa muuton kestoa selitetään ajanjaksolla, iällä ja niiden yhdysvaikutuksella. Mallissa (a) oli mukana ajanjakson ja iän yhdysvaikutus, ja mallissa (b) ei. 1kv tarkoittaa nuoria ja +1kv vanhoja lintuja. Ensimmäinen ajanjakso on 1 ja jälkimmäinen on 2. Merkitsevä muuttuja on lihavoitu.

	Muuttuja	β	S	DF	t	P
(a)	Vakiotermi	30,71	2,46	24,16	12,50	< 0,001
	Ajanjakso (2 vs 1)	2,15	1,53	157,70	1,40	0,162
	Ikä (+1kv vs 1kv)	-0,36	1,45	78,24	-0,25	0,804
	Ajanjakso \times ikä (2 +1kv vs muut)	1,09	2,16	157,70	0,51	0,614
(b)	Vakiotermi	30,44	2,40	21,83	12,69	< 0,001
	Ajanjakso (2 vs 1)	2,69	1,08	158,70	2,50	0,014
	Ikä (+1kv vs 1kv)	0,18	0,97	16,94	0,19	0,853

3.2 Lajiominaisuuksien vaikutus muuton ajoittumiseen

3.2.1 Muuton alku

Tutkin muuttokäyttäytymisen vaikutusta muuton alkuun lisäämällä tämän muuttujan aikaisempaan malliin ja täten selittävinä tekijöinä olivat ajanjakso, ikä, muuttokäyttäytyminen ja näiden kaikki yhdysvaikutukset. Kolmen muuttujan yhdysvaikutus ei ollut merkitsevä muuton alkuun (taulukko 5), joten tarkastelen vain yksinkertaisemman mallin tuloksia (Zuur ym. 2009). Ajanjakson ja muuttokäyttäytymisen yhdysvaikutus tai ajanjakson ja iän yhdysvaikutus tai ajanjakson päävaikutus eivät olleet merkitseviä. Iän päävaikutus oli lähes merkitsevä. Muuttokäyttäytymisen päävaikutus sekä iän ja muuttokäyttäytymisen yhdysvaikutus olivat merkitseviä. Iän ja muuttokäyttäytymisen yhdysvaikutuksen parametriestimaatti oli negatiivinen (taulukko 5) ja sen estimaatin mukaan vanhojen pitkän matkan muuttajien muuton alku oli aikaisemmin kuin muilla ryhmillä. Pienimmän neliösumman estimaatin mukaan vanhojen pitkän matkan muuttajien muuton alku oli kahdeksan päivää aikaisemmin kuin nuorten, kun taas vanhojen lyhyen matkan muuttajien muuton alku oli kolme päivää myöhemmin kuin nuorten.

Taulukko 5: Parametriestimaatit (β), keskivirheet (S), vapausasteet (DF), t-testisuureet (t) ja p-arvot (P) kahdelle lineaariselle sekamallille (a ja b), jossa muuton alkua selitetään ajanjaksolla, iällä, muuttokäyttäytymisellä ja niiden yhdysvaikutuksilla. Mallissa (a) oli mukana kolmen tekijän yhdysvaikutus ja mallissa (b) ei. 1kv tarkoittaa nuoria ja +1kv vanhoja lintuja. Ensimmäinen ajanjakso on 1 ja jälkimmäinen on 2. L tarkoittaa lyhyen ja P tarkoittaa pitkän matkan muuttajia. Merkitsevät muuttujat ovat lihavoitu.

	Muuttuja	β	S	DF	t	P
(a)	Vakiotermi	269,13	3,44	26,93	78,13	< 0,001
	Ajanjakso (2 vs 1)	0,13	1,38	148,90	0,09	0,928
	Ikä (+1kv vs 1kv)	3,44	1,64	32,03	2,10	0,043
	Ajanjakso \times ikä (2 +1kv vs muut)	-0,35	1,95	148,90	-0,18	0,858
	Muutto (P vs L)	-45,78	5,57	30,02	-8,22	< 0,001
	Ajanjakso \times muutto (2 P vs muut)	-3,98	2,71	148,90	-1,47	0,144
	Ikä \times muutto (+1kv P vs muut)	-12,59	3,09	49,11	-4,07	< 0,001
	Ajanjakso \times ikä \times muutto (2 +1kv P vs muut)	2,71	3,83	148,90	0,71	0,481
(b)	Vakiotermi	269,31	3,44	26,65	78,38	< 0,001
	Ajanjakso (2 vs 1)	-0,23	1,29	149,90	-0,18	0,861
	Ikä (+1kv vs 1kv)	3,09	1,56	26,25	1,98	0,058
	Ajanjakso \times ikä (2 +1kv vs muut)	0,35	1,68	149,90	0,21	0,834
	Muutto (P vs L)	-46,45	5,49	28,27	-8,47	< 0,001
	Ajanjakso \times muutto (2 P vs muut)	-2,63	1,91	149,90	-1,37	0,172
	Ikä \times muutto (+1kv P vs muut)	-11,24	2,43	18,42	-4,63	< 0,001

Seuraavaksi mallinsin, onko sulkasadolla vaikutusta muuton alkuun. Ensimmäisessä mallissa olivat mukana ajanjakso, ikä, sulkasato ja niiden kaikki yhdysvaikutukset. Kolmen muuttujan yhdysvaikutus ei ollut merkitsevä muuton alkuun, joten tarkastelen vain yksinkertaisemman mallin tuloksia (Zuur ym. 2009). Ajanjakson ja sulkasadon yhdysvaikutus tai ajanjakson ja iän yhdysvaikutus tai ajanjakson päävaikutus eivät olleet merkitseviä. Sulkasadon päävaikutus oli lähes merkitsevä. Iän ja sulkasadon yhdysvaikutus sekä iän päävaikutus olivat merkitseviä. Iän ja sulkasadon yhdysvaikutuksen parametriestimaatti oli positiivinen (taulukko 6) ja sen estimaatin mukaan vanhojen pesimäalueella sulkivien muuton alku ei juuri eroa ja oli päivän myöhemmin kuin nuorten, ja vanhojen talvehtimisalueella sulkivien muuton alku oli 11 päivää aikaisemmin kuin nuorten.

Taulukko 6: Parametriestimaatit (β), keskivirheet (S), vapausasteet (DF), t-testisuureet (t) ja p-arvot (P) kahdelle lineaariselle sekamallille (a ja b), jossa muuton alkua selitetään ajanjaksolla, iällä, sulkasadolla (Ss) ja niiden yhdysvaikutuksilla. Mallissa (a) oli mukana kolmen tekijän yhdysvaikutus ja mallissa (b) ei. 1kv tarkoittaa nuoria ja +1kv vanhoja lintuja. Ensimmäinen ajanjakso on 1 ja jälkimmäinen on 2. Talvi tarkoittaa talvehtimisalueella sulkivia ja kesä tarkoittaa pesimäpaikalla sulkivia lintuja. Merkitsevät muuttujat ovat lihavoitu.

	Muuttuja	β	S	DF	t	P
	Vakiotermi	223,10	15,54	26,48	14,36	< 0,001
	Ajanjakso (2 vs 1)	-0,25	4,38	149,40	-0,06	0,955
	Ikä (+1kv vs 1kv)	-10,24	5,42	52,93	-1,89	0,064
(a)	Ajanjakso \times ikä (2 +1kv vs muut)	-2,50	6,19	149,40	-0,40	0,687
	Ss (kesä vs talvi)	33,90	16,45	26,08	2,06	0,050
	Ajanjakso \times Ss (2 kesä vs muut)	-0,71	4,55	149,40	-0,16	0,876
	Ikä \times Ss (+1kv kesä vs muut)	10,81	5,68	50,08	1,90	0,063
	Ajanjakso \times ikä \times Ss (2 +1kv kesä vs muut)	3,08	6,43	149,40	0,48	0,633
	Vakiotermi	223,82	15,47	26,00	14,47	< 0,001
	Ajanjakso (2 vs 1)	-1,68	3,20	150,50	-0,52	0,601
	Ikä (+1kv vs 1kv)	-11,66	4,53	26,05	-2,58	0,016
(b)	Ajanjakso \times ikä (2 +1kv vs muut)	0,35	1,68	150,50	0,21	0,834
	Ss (kesä vs talvi)	33,13	16,38	25,59	2,02	0,054
	Ajanjakso \times Ss (2 kesä vs muut)	0,83	3,21	150,50	0,26	0,796
	Ikä \times Ss (+1kv kesä vs muut)	12,34	4,68	23,17	2,64	0,015

Lopuksi mallinsin, onko poikueiden lukumäärällä vaikutusta muuton alkuun. Ensimmäisessä mallissa olivat mukana ajanjakso, ikä, poikueiden lukumäärä ja niiden kaikki yhdysvaikutukset. Kolmen muuttujan yhdysvaikutus ei ollut merkitsevä muuton alkuun, joten tarkastelen vain yksinkertaisemman mallin tuloksia (Zuur ym. 2009). Iän ja poikueiden lukumäärän yhdysvaikutus tai ajanjakson ja poikueiden lukumäärän yhdysvaikutus tai ajanjakson ja iän yhdysvaikutus tai iän ja ajanjakson päävaikutukset eivät olleet merkitseviä (taulukko 7).

Taulukko 7: Parametriestimaatit (β), keskivirheet (S), vapausasteet (DF), t-testisuureet (t) ja p-arvot (P) kahdelle lineaariselle sekamallille (a ja b), jossa muuton alkua selitetään ajanjaksolla, iällä, pesyeiden lukumäärällä (yksi tai monta) ja niiden yhdysvaikutuksilla. Mallissa (a) oli mukana kolmen tekijän yhdysvaikutus ja mallissa (b) ei. 1kv tarkoittaa nuoria ja +1kv vanhoja lintuja. Ensimmäinen ajanjakso on 1 ja jälkimmäinen on 2.

	Muuttuja	β	S	DF	t	P
(a)	Vakiotermi	259,13	6,48	26,70	39,98	< 0,001
	Ajanjakso (2 vs 1)	-1,30	1,31	151,30	-0,99	0,324
	Ikä (+1kv vs 1kv)	0,26	2,03	26,81	0,13	0,899
	Ajanjakso \times ikä (2 +1kv vs muut)	0,07	1,85	151,30	0,04	0,971
	Pesye (kerran vs monta)	-22,68	12,33	25,87	-1,84	0,077
	Ajanjakso \times pesye (2 kerran vs muut)	2,10	3,04	151,30	0,69	0,492
	Ikä \times pesye (+1kv kerran vs muut)	-3,97	4,27	37,86	-0,93	0,358
	Ajanjakso \times ikä \times pesye (2 +1kv kerran vs muut)	1,53	4,30	151,30	0,36	0,722
(b)	Vakiotermi	259,20	6,48	26,66	40,01	< 0,001
	Ajanjakso (2 vs 1)	-1,44	1,24	152,30	-1,16	0,249
	Ikä (+1kv vs 1kv)	0,12	2,00	24,74	0,06	0,954
	Ajanjakso \times ikä (2 +1kv vs muut)	0,35	1,67	152,30	0,21	0,833
	Pesye (kerran vs monta)	-23,06	12,28	25,48	-1,88	0,072
	Ajanjakso \times pesye (2 kerran vs muut)	2,86	2,14	152,30	1,33	0,184
	Ikä \times pesye (+1kv kerran vs muut)	-3,20	3,69	20,99	-0,87	0,396

3.2.2 Muuton puoliväli

Tein samanlaiset analyysit kuin edellä, mutta vastemuuttujana oli muuton puoliväli. Selittävinä tekijöinä olivat ajanjakso, ikä, muuttokäyttäytyminen ja näiden kaikki yhdysvaikutukset. Kolmen muuttujan yhdysvaikutus ei ollut merkitsevä muuton puoliväliin, joten tarkastelen vain yksinkertaisemman mallin tuloksia (Zuur ym. 2009). Ajanjakson ja iän yhdysvaikutus tai ajanjakson ja iän päävaikutukset eivät olleet merkitseviä. Iän ja muuttokäyttäytymisen yhdysvaikutus, ajanjakson ja muuttokäyttäytymisen yhdysvaikutus sekä muuttokäyttäytymisen päävaikutus olivat merkitseviä. Iän ja muuttokäyttäytymisen yhdysvaikutuksen merkitsevä parametriestimaatti oli negatiivinen (taulukko 8). Pienimmän neliösumman estimaatin perusteella muuton puoliväli oli vanhoilla pitkän matkan muuttajilla 10 päivää aiemmin kuin nuorilla. Päin vastoin vanhoilla lyhyen matkan muuttajilla muuton alun ajoitus oli kolme päivää myöhemmin nuorilla. Ajanjakson ja muuttokäyttäytymisen yhdysvaikutuk-

sen merkitsevä parametriestimaatti oli negatiivinen (taulukko 8) tarkoittaen, että pitkän matkan muuttajien muuton puoliväli oli aikaistunut jälkimmäisellä ajanjaksolla kolmella päivällä. Pienimmän neliösumman estimaatin mukaan lyhyen matkan muuttajilla ajoituksen muutos oli päinvastainen eli se oli jälkimmäisellä ajanjaksolla myöhempi, mutta vain 0,5 päivää.

Taulukko 8: Parametriestimaatit (β), keskivirheet (S), vapausasteet (DF), t-testisuureet (t) ja p-arvot (P) kahdelle lineaariselle sekamallille (a ja b), jossa muuton puoliväliä selitetään ajanjaksolla, iällä, muuttokäyttäytymisellä ja niiden yhdysvaikutuksilla. Mallissa (a) oli mukana kolmen tekijän yhdysvaikutus ja mallissa (b) ei. 1kv tarkoittaa nuoria ja +1kv vanhoja lintuja. Ensimmäinen ajanjakso on 1 ja jälkimmäinen on 2. L tarkoittaa lyhyen ja P tarkoittaa pitkän matkan muuttajia. Merkitsevät muuttujat ovat lihavoitu.

	Muuttuja	β	S	DF	t	P
(a)	Vakiotermi	284,07	3,10	29,30	91,79	< 0,001
	Ajanjakso (2 vs 1)	0,38	0,78	156,20	0,48	0,633
	Ikä (+1kv vs 1kv)	2,42	1,70	26,50	1,43	0,165
	Ajanjakso \times ikä (2 +1kv vs muut)	0,18	1,11	156,20	0,16	0,875
	Muutto (P vs L)	-46,87	5,23	28,90	-8,96	< 0,001
	Ajanjakso \times muutto (2 P vs muut)	-3,45	1,54	156,20	-2,24	0,027
	Ikä \times muutto (+1kv P vs muut)	-12,44	2,98	30,32	-4,17	< 0,001
	Ajanjakso \times ikä \times muutto (2 +1kv P vs muut)	0,75	2,18	156,20	0,35	0,730
(b)	Vakiotermi	284,12	3,09	29,18	91,91	< 0,001
	Ajanjakso (2 vs 1)	0,28	0,72	157,20	0,38	0,704
	Ikä (+1kv vs 1kv)	2,32	1,67	25,05	1,39	0,177
	Ajanjakso \times ikä (2 +1kv vs muut)	0,37	0,95	157,20	0,39	0,698
	Muutto (P vs L)	-47,06	5,20	28,27	-9,05	< 0,001
	Ajanjakso \times muutto (2 P vs muut)	-3,07	1,09	157,20	-2,83	0,005
	Ikä \times muutto (+1kv P vs muut)	-12,06	2,78	22,79	-4,35	< 0,001

Seuraavaksi mallinsin, onko sulkasadolla vaikutusta muuton puoliväliin. Ensimmäisessä mallissa olivat mukana ajanjakso, ikä, sulkasato ja niiden kaikki yhdysvaikutukset. Kolmen muuttujan yhdysvaikutus ei ollut merkitsevä muuton puoliväliin, joten tarkastelen vain yksinkertaisemman mallin tuloksia (Zuur ym. 2009). Ajanjakson ja sulkasadon yhdysvaikutus tai ajanjakson ja iän yhdysvaikutus tai ajanjakson päävaikutus eivät olleet merkitseviä. Iän ja sulkasadon yhdysvaikutus, sulkasadon päävaikutus sekä iän päävaikutus olivat merkitseviä. Iän ja sulkasadon yhdysvaikutuksen parametriestimaatti oli positiivinen (taulukko 9). Pienimmän neliösumman

estimaatin mukaan vanhojen pesimäalueella sulkivien lajien muuton puoliväli ei juuri eroa nuorista, kun taas vanhojen talvehtimisalueella sulkivien lajien muuton puoliväli oli 13 päivää aikaisemmin kuin nuorten.

Taulukko 9: Parametriestimaatit (β), keskivirheet (S), vapausasteet (DF), t-testisuureet (t) ja p-arvot (P) kahdelle lineaariselle sekamallille (a ja b), jossa muuton puoliväliä selitetään ajanjaksolla, iällä, sulkaadolla (Ss) ja niiden yhdysvaikutuksilla. Mallissa (a) oli mukana kolmen tekijän yhdysvaikutus ja mallissa (b) ei. 1kv tarkoittaa nuoria ja +1kv vanhoja lintuja. Ensimmäinen ajanjakso on 1 ja jälkimmäinen on 2. Talvi tarkoittaa talvehtimisalueella sulkivia ja kesä tarkoittaa pesimäpaikalla sulkivia lintuja. Merkitsevät muuttujat ovat lihavoitu.

	Muuttuja	β	S	DF	t	P
	Vakiotermi	234,80	15,14	25,63	15,51	< 0,001
	Ajanjakso (2 vs 1)	-1,25	2,54	156,30	-0,49	0,623
	Ikä (+1kv vs 1kv)	-13,71	5,02	32,43	-2,73	0,010
(a)	Ajanjakso \times ikä (2 +1kv vs muut)	1,50	3,59	156,30	0,42	0,677
	Ss (kesä vs talvi)	37,20	16,08	25,56	2,31	0,029
	Ajanjakso \times Ss (2 kesä vs muut)	0,79	2,64	156,30	0,30	0,765
	Ikä \times Ss (+1kv kesä vs muut)	13,38	5,31	31,72	2,52	0,017
	Ajanjakso \times ikä \times Ss (2 +1kv kesä vs muut)	-1,22	3,73	156,30	-0,33	0,744
	Vakiotermi	234,52	15,11	25,48	15,52	< 0,001
	Ajanjakso (2 vs 1)	-0,69	1,86	157,30	-0,37	0,712
	Ikä (+1kv vs 1kv)	-13,14	4,71	25,25	-2,79	0,010
(b)	Ajanjakso \times ikä (2 +1kv vs muut)	0,37	0,97	157,30	0,38	0,704
	Ss (kesä vs talvi)	37,50	16,05	25,40	2,34	0,028
	Ajanjakso \times Ss (2 kesä vs muut)	0,18	1,86	157,30	0,10	0,923
	Ikä \times Ss (+1kv kesä vs muut)	12,77	4,97	24,40	2,57	0,017

Lopuksi mallinsin, onko poikueiden lukumäärällä vaikutusta muuton puoliväliin. Ensimmäisessä mallissa olivat mukana ajanjakso, ikä, poikueiden lukumäärä ja niiden kaikki yhdysvaikutukset. Kolmen muuttujan yhdysvaikutus ei ollut merkitsevä muuton puoliväliin, joten tarkastelen vain yksinkertaisemman mallin tuloksia (Zuur ym. 2009). Yksinkertaisessa mallissa mikään muuttuja ei ollut merkitsevä (taulukko 10).

Taulukko 10: Parametriestimaatit (β), keskivirheet (S), vapausasteet (DF), t-testisuureet (t) ja p-arvot (P) kahdelle lineaariselle sekamallille (a ja b), jossa muuton puoliväliä selitetään ajanjaksolla, iällä, pesyeiden lukumäärällä (yksi tai monta) ja niiden yhdysvaikutuksilla. Mallissa (a) oli mukana kolmen tekijän yhdysvaikutus ja mallissa (b) ei. 1kv tarkoittaa nuoria ja +1kv vanhoja lintuja. Ensimmäinen ajanjakso on 1 ja jälkimmäinen on 2.

	Muuttuja	β	S	DF	t	P
(a)	Vakiotermi	273,78	6,41	25,62	42,68	< 0,001
	Ajanjakso (2 vs 1)	-0,39	0,76	156,90	-0,51	0,611
	Ikä (+1kv vs 1kv)	-1,47	2,11	25,57	-0,70	0,491
	Ajanjakso \times ikä (2 +1kv vs muut)	0,82	1,07	156,90	0,76	0,446
	Pesye (kerran vs monta)	-22,50	12,35	25,55	-1,82	0,080
	Ajanjakso \times pesye (2 kerran vs muut)	-0,71	1,76	156,90	-0,41	0,686
	Ikä \times pesye (+1kv kerran vs muut)	-0,99	4,18	28,65	-0,24	0,815
	Ajanjakso \times ikä \times pesye (2 +1kv kerran vs muut)	-2,41	2,49	156,90	-0,97	0,333
(b)	Vakiotermi	273,66	6,41	25,60	42,67	< 0,001
	Ajanjakso (2 vs 1)	-0,16	0,72	157,90	-0,23	0,822
	Ikä (+1kv vs 1kv)	-1,25	2,10	24,96	-0,60	0,557
	Ajanjakso \times ikä (2 +1kv vs muut)	0,37	0,97	157,90	0,38	0,702
	Pesye (kerran vs monta)	-21,90	12,34	25,41	-1,78	0,088
	Ajanjakso \times pesye (2 kerran vs muut)	-1,92	1,24	157,90	-1,55	0,124
	Ikä \times pesye (+1kv kerran vs muut)	-2,19	3,99	23,80	-0,55	0,588

3.2.3 Muuton loppu

Tein samanlaiset analyysit kuin edellä, mutta vastemuuttujana oli muuton loppu. Selittävinä tekijöinä olivat ajanjakso, ikä, muuttokäyttäytyminen ja näiden kaikki yhdysvaikutukset. Kolmen muuttujan yhdysvaikutus ei ollut merkitsevä muuton loppuun, joten tarkastelen vain yksinkertaisemman mallin tuloksia (Zuur ym. 2009). Ajanjakson ja iän yhdysvaikutus tai iän päävaikutus eivät olleet merkitseviä. Iän ja muuttomatkan yhdysvaikutus, ajanjakson ja muuttomatkan yhdysvaikutus, ajanjakson päävaikutus ja muuttomatkan päävaikutus olivat merkitseviä. Iän ja muuttokäyttäytymisen yhdysvaikutuksen merkitsevä parametriestimaatti oli negatiivinen (taulukko 11) ja sen perusteella muuton lopun ajoitus oli vanhoilla pitkän matkan muuttajilla seitsemän päivää aiemmin kuin nuorilla. Päin vastoin vanhoilla lyhyen matkan muuttajilla muuton loppu oli, pienimmän neliösumman estimaatin mukaan, kolme päivää myöhemmin kuin nuorilla. Ajanjakson ja muuttokäyttäytymi-

sen yhdysvaikutuksen merkitsevä parametriestimaatti oli negatiivinen (taulukko 11), jonka perusteella jälkimmäisen ajanjakson ajoitus oli pitkän matkan muuttajilla aikaistunut. Pienimmän neliösumman estimaatin mukaan ajoitus oli pitkän matkan muuttajilla aikaistunut kolmella päivällä, ja päin vastoin lyhyen matkan muuttajilla se oli viivästynyt neljällä päivällä.

Taulukko 11: Parametriestimaatit (β), keskivirheet (S), vapausasteet (DF), t-testisuureet (t) ja p-arvot (P) kahdelle lineaariselle sekamallille (a ja b), jossa muuton loppua selitetään ajanjaksolla, iällä, muuttokäyttäytymisellä ja niiden yhdysvaikutuksilla. Mallissa (a) oli mukana kolmen tekijän yhdysvaikutus ja mallissa (b) ei. 1kv tarkoittaa nuoria ja +1kv vanhoja lintuja. Ensimmäinen ajanjakso on 1 ja jälkimmäinen on 2. L tarkoittaa lyhyen ja P tarkoittaa pitkän matkan muuttajia. Merkitsevät muuttujat ovat lihavoitu.

	Muuttuja	β	S	DF	t	P
(a)	Vakiotermi	298,94	3,30	26,13	90,58	< 0,001
	Ajanjakso (2 vs 1)	2,85	1,11	161,20	2,56	0,011
	Ikä (+1kv vs 1kv)	1,60	1,47	41,02	1,09	0,282
	Ajanjakso \times ikä (2 +1kv vs muut)	1,88	1,58	161,20	1,19	0,236
	Muutto (P vs L)	-6,21	2,19	161,20	-2,84	0,005
	Ajanjakso \times muutto (2 P vs muut)	-8,26	2,73	56,45	-3,03	0,004
	Ikä \times muutto (+1kv P vs muut)	-1,66	3,09	161,20	-0,54	0,592
	Ajanjakso \times ikä \times muutto (2 +1kv P vs muut)	2,71	3,83	148,90	0,71	0,481
(b)	Vakiotermi	298,83	3,29	25,93	90,72	< 0,001
	Ajanjakso (2 vs 1)	3,07	1,04	162,20	2,96	0,004
	Ikä (+1kv vs 1kv)	1,82	1,42	35,39	1,28	0,207
	Ajanjakso \times ikä (2 +1kv vs muut)	1,44	1,35	162,20	1,07	0,287
	Muutto (P vs L)	-7,04	1,54	162,20	-4,56	< 0,001
	Ajanjakso \times muutto (2 P vs muut)	-9,09	2,25	27,28	-4,05	< 0,001
	Ikä \times muutto (+1kv P vs muut)	-11,24	2,43	18,42	-4,63	< 0,001

Seuraavaksi mallinsin, onko sulkasadolla vaikutusta muuton loppuun. Ensimmäisessä mallissa olivat mukana ajanjakso, ikä, sulkasato ja niiden kaikki yhdysvaikutukset. Kolmen muuttujan yhdysvaikutus ei ollut merkitsevä muuton loppuun, joten tarkastelen vain yksinkertaisemmän mallin tuloksia (Zuur ym. 2009). Ajanjakson ja sulkasadon yhdysvaikutus tai ajanjakson ja iän yhdysvaikutus tai ajanjakson päävaikutus eivät olleet merkitseviä. Iän ja sulkasadon yhdysvaikutus, sulkasadon päävaikutus sekä iän päävaikutus olivat merkitseviä. Iän ja sulkasadon yhdysvaikutuksen parametriestimaatti oli positiivinen (taulukko 12). Pienimmän neliösumman

estimaatin perusteella vanhojen pesimäalueella sulkivien muuton lopun ajoitus oli myöhemmin kuin nuorten, mutta ero oli vain päivän. Sen sijaan talvehtimisalueella sulkivien muuton lopun ajoituksen ero ikäluokkien välillä oli päinvastainen eli vanhojen muuton loppu oli 13 päivää aikaisemmin kuin nuorten.

Taulukko 12: Parametriestimaatit (β), keskivirheet (S), vapausasteet (DF), t-testisuureet (t) ja p-arvot (P) kahdelle lineaariselle sekamallille (a ja b), jossa muuton loppua selitetään ajanjaksolla, iällä, sulkasadolla (Ss) ja niiden yhdysvaikutuksilla. Mallissa (a) oli mukana kolmen tekijän yhdysvaikutus ja mallissa (b) ei. 1kv tarkoittaa nuoria ja +1kv vanhoja lintuja. Ensimmäinen ajanjakso on 1 ja jälkimmäinen on 2. Talvi tarkoittaa talvehtimisalueella sulkivia ja kesä tarkoittaa pesimäpaikalla sulkivia lintuja. Merkitsevät muuttujat ovat lihavoitu.

	Muuttuja	β	S	DF	t	P
	Vakiotermi	249,03	13,83	25,73	18,01	< 0,001
	Ajanjakso (2 vs 1)	-2,75	3,71	162,40	-0,74	0,461
	Ikä (+1kv vs 1kv)	-17,09	4,36	85,32	-3,92	< 0,001
(a)	Ajanjakso \times ikä (2 +1kv vs muut)	7,25	5,26	162,40	1,38	0,170
	Ss (kesä vs talvi)	39,25	14,70	25,70	2,67	0,013
	Ajanjakso \times Ss (2 kesä vs muut)	4,31	3,86	162,40	1,12	0,266
	Ikä \times Ss (+1kv kesä vs muut)	17,76	4,56	81,29	3,90	< 0,001
	Ajanjakso \times ikä \times Ss (2 +1kv kesä vs muut)	-6,27	5,47	162,40	-1,15	0,253
	Vakiotermi	247,57	13,77	25,30	17,98	< 0,001
	Ajanjakso (2 vs 1)	0,15	2,73	163,40	0,06	0,955
	Ikä (+1kv vs 1kv)	-14,18	3,55	43,24	-4,00	< 0,001
(b)	Ajanjakso \times ikä (2 +1kv vs muut)	1,44	1,43	163,40	1,01	0,315
	Ss (kesä vs talvi)	40,82	14,64	25,26	2,79	0,010
	Ajanjakso \times Ss (2 kesä vs muut)	1,18	2,74	163,40	0,43	0,668
	Ikä \times Ss (+1kv kesä vs muut)	14,63	3,65	38,12	4,01	< 0,001

Lopuksi mallinsin, onko poikueiden lukumäärällä vaikutusta muuton loppuun. Ensimmäisessä mallissa olivat mukana ajanjakso, ikä, poikueiden lukumäärä ja niiden kaikki yhdysvaikutukset. Kolmen muuttujan yhdysvaikutus ei ollut merkitsevä muuton loppuun, joten tarkastelen vain yksinkertaisemman mallin tuloksia (Zuur ym. 2009). Iän ja poikueiden lukumäärän yhdysvaikutus tai ajanjakson ja iän yhdysvaikutus tai iän, poikueiden lukumäärän ja ajanjakson päävaikutukset eivät olleet merkitseviä. Ajanjakson ja poikueiden lukumäärän yhdysvaikutus oli merkitsevä. Ajanjakson ja poikueiden lukumäärän yhdysvaikutuksen parametriestimaatti oli ne-

gatiivinen (taulukko 13). Pienimmän neliösumman estimaatin mukaan muuton lopun ajoitus oli jälkimmäisellä ajanjaksolla kerran pesivillä linnuilla kaksi päivää aikaisemmin. Useamman kuin kerran pesivillä lajeilla muuton lopun ajoitus oli jälkimmäisellä ajanjaksolla päin vastoin kolme päivää myöhemmin.

Taulukko 13: Parametriestimaatit (β), keskivirheet (S), vapausasteet (DF), t-testisuureet (t) ja p-arvot (P) kahdelle lineaariselle sekamallille (a ja b), jossa muuton loppua selitetään ajanjaksolla, iällä, pesyeiden lukumäärällä (yksi tai monta) ja niiden yhdysvaikutuksilla. Mallissa (a) oli mukana kolmen tekijän yhdysvaikutus ja mallissa (b) ei. 1kv tarkoittaa nuoria ja +1kv vanhoja lintuja. Ensimmäinen ajanjakso on 1 ja jälkimmäinen on 2. Merkitsevä muuttuja on lihavoitu.

	Muuttuja	β	S	DF	t	P
(a)	Vakiotermi	290,09	5,90	24,83	49,15	< 0,001
	Ajanjakso (2 vs 1)	1,93	1,11	159,70	1,74	0,084
	Ikä (+1kv vs 1kv)	-0,01	1,64	36,32	0,00	0,998
	Ajanjakso \times ikä (2 +1kv vs muut)	1,68	1,57	159,70	1,07	0,287
	Pesye (kerran vs monta)	-23,16	11,44	25,42	-2,02	0,054
	Ajanjakso \times pesye (2 kerran vs muut)	-3,73	2,58	159,70	-1,44	0,151
	Ikä \times pesye (+1kv kerran vs muut)	-4,69	3,47	51,72	-1,35	0,182
	Ajanjakso \times ikä \times pesye (2 +1kv kerran vs muut)	-1,28	3,66	159,70	-0,35	0,730
(b)	Vakiotermi	290,11	5,88	25,00	49,31	< 0,001
	Ajanjakso (2 vs 1)	2,05	1,05	161,50	1,95	0,053
	Ikä (+1kv vs 1kv)	0,11	1,60	33,27	0,07	0,947
	Ajanjakso \times ikä (2 +1kv vs muut)	1,44	1,41	161,50	1,02	0,308
	Pesye (kerran vs monta)	-22,78	11,35	25,13	-2,01	0,056
	Ajanjakso \times pesye (2 kerran vs muut)	-4,37	1,82	161,50	-2,41	0,017
Ikä \times pesye (+1kv kerran vs muut)	-5,33	2,95	27,90	-1,81	0,081	

3.2.4 Muuton kesto

Tein samanlaiset analyysit kuin edellä, mutta vastemuuttujana oli muuton kesto. Selittävinä tekijöinä olivat ajanjakso, ikä, muuttomatka ja näiden kaikki yhdysvaikutukset. Kolmen muuttujan yhdysvaikutus ei ollut merkitsevä muuton kesto, joten tarkastelen vain yksinkertaisemman mallin tuloksia (Zuur ym. 2009). Iän ja muuttokäyttämisen yhdysvaikutus tai ajanjakson ja muuttokäyttämisen yhdysvaikutus tai ajanjakson ja iän yhdysvaikutus tai muuttomatkan ja iän päävaikutukset (taulukko 14) eivät olleet merkitseviä. Ajanjakson päävaikutus oli merkitsevä, ja

muuton kesto jälkimmäisellä ajanjaksolla oli kolme päivää pidempi.

Taulukko 14: Parametriestimaatit (β), keskivirheet (S), vapausasteet (DF), t-testisuureet (t) ja p-arvot (P) kahdelle lineaariselle sekamallille (a ja b), jossa muuton kesto selitetään ajanjaksolla, iällä, muuttokäyttäytymisellä ja niiden yhdysvaikutuksilla. Mallissa (a) oli mukana kolmen tekijän yhdysvaikutus ja mallissa (b) ei. 1kv tarkoittaa nuoria ja +1kv vanhoja lintuja. Ensimmäinen ajanjakso on 1 ja jälkimmäinen on 2. L tarkoittaa lyhyen ja P tarkoittaa pitkän matkan muuttajia. Merkitsevä muuttuja on lihavoitu.

	Muuttuja	β	S	DF	t	P
	Vakiotermi	29,77	2,99	26,72	9,95	< 0,001
	Ajanjakso (2 vs 1)	2,73	1,75	179,20	1,56	0,121
	Ikä (+1kv vs 1kv)	-1,40	1,75	179,20	-0,80	0,424
(a)	Ajanjakso \times ikä (2 +1kv vs muut)	2,23	2,47	179,20	0,90	0,369
	Muutto (P vs L)	2,92	5,05	33,49	0,58	0,567
	Ajanjakso \times muutto (2 P vs muut)	-2,23	3,43	179,20	-0,65	0,520
	Ikä \times muutto (+1kv P vs muut)	3,76	3,43	179,20	1,10	0,270
	Ajanjakso \times ikä \times muutto (2 +1kv P vs muut)	-4,37	4,85	179,20	-0,90	0,370
	Vakiotermi	29,49	2,98	26,12	9,91	< 0,001
	Ajanjakso (2 vs 1)	3,29	1,63	180,20	2,02	0,045
	Ikä (+1kv vs 1kv)	-0,83	1,63	180,20	-0,51	0,609
(b)	Ajanjakso \times ikä (2 +1kv vs muut)	1,09	2,12	180,20	0,51	0,608
	Muutto (P vs L)	4,01	4,90	29,78	0,82	0,420
	Ajanjakso \times muutto (2 P vs muut)	-4,41	2,42	180,20	-1,82	0,071
	Ikä \times muutto (+1kv P vs muut)	1,57	2,42	180,20	0,65	0,517

Seuraavaksi mallinsin, onko sulkasadolla vaikutusta muuton keston. Ensimmäisessä mallissa olivat mukana ajanjakso, ikä, sulkasato ja niiden kaikki yhdysvaikutukset. Kolmen muuttujan yhdysvaikutus ei ollut merkitsevä muuton keston, joten tarkastelen vain yksinkertaisemman mallin tuloksia (Zuur ym. 2009). Yksinkertaisessa mallissa mikään muuttuja ei ollut merkitsevä (taulukko 15).

Taulukko 15: Parametriestimaatit (β), keskivirheet (S), vapausasteet (DF), t-testisuureet (t) ja p-arvot (P) kahdelle lineaariselle sekamallille (a ja b), jossa muuton kesto selitetään ajanjaksolla, iällä, sulkasadolla (Ss) ja niiden yhdysvaikutuksilla. Mallissa (a) oli mukana kolmen tekijän yhdysvaikutus ja mallissa (b) ei. 1kv tarkoittaa nuoria ja +1kv vanhoja lintuja. Ensimmäinen ajanjakso on 1 ja jälkimmäinen on 2. Talvi tarkoittaa talvehtimisalueella sulkivia ja kesä tarkoittaa pesimäpaikalla sulkivia lintuja.

	Muuttuja	β	S	DF	t	P
(a)	Vakiotermi	26,88	7,26	39,46	3,70	< 0,001
	Ajanjakso (2 vs 1)	-2,50	5,63	155,30	-0,44	0,658
	Ikä (+1kv vs 1kv)	-6,73	5,47	139,20	-1,23	0,220
	Ajanjakso \times ikä (2 +1kv vs muut)	9,75	7,97	155,30	1,22	0,223
	Ss (kesä vs talvi)	4,47	7,61	38,32	0,59	0,561
	Ajanjakso \times Ss (2 kesä vs muut)	5,02	5,85	155,30	0,86	0,392
	Ikä \times Ss (+1kv kesä vs muut)	6,86	5,67	133,50	1,21	0,229
	Ajanjakso \times ikä \times Ss (2 +1kv kesä vs muut)	-9,35	8,28	155,30	-1,13	0,261
	(b)	Vakiotermi	24,72	7,00	34,24	3,53
Ajanjakso (2 vs 1)		1,83	4,13	156,30	0,44	0,660
Ikä (+1kv vs 1kv)		-2,40	3,90	58,21	-0,62	0,540
Ajanjakso \times ikä (2 +1kv vs muut)		1,09	2,17	156,30	0,50	0,615
Ss (kesä vs talvi)		6,80	7,33	32,96	0,93	0,350
Ajanjakso \times Ss (2 kesä vs muut)		0,35	4,14	156,30	0,08	0,934
Ikä \times Ss (+1kv kesä vs muut)		2,19	3,88	45,63	0,56	0,576

Lopuksi mallinsin, onko poikueiden lukumäärällä vaikutusta muuton keston. Ensimmäisessä mallissa olivat mukana ajanjakso, ikä, poikueiden lukumäärä ja niiden kaikki yhdysvaikutukset. Kolmen muuttujan yhdysvaikutus ei ollut merkitsevä muuton keston, joten tarkastelen vain yksinkertaisemman mallin tuloksia (Zuur ym. 2009). Iän ja poikueiden lukumäärän yhdysvaikutus tai ajanjakson ja iän yhdysvaikutus tai poikueiden lukumäärän, iän ja ajanjakson päävaikutukset eivät olleet merkitseviä. Ajanjakson ja poikueiden lukumäärän yhdysvaikutus oli merkitsevä. Ajanjakson ja poikueiden lukumäärän yhdysvaikutuksen parametriestimaatti oli negatiivinen (taulukko 16). Pienimmän neliösumman estimaatin mukaan kerran pesivillä lajeilla muuttokausi oli lyhentynyt kolme päivää ja useamman kerran pesivillä lajeilla muuttokausi oli pidentynyt neljä päivää ensimmäisestä jaksosta jälkimmäiseen jaksoon.

Taulukko 16: Parametriestimaatit (β), keskivirheet (S), vapausasteet (DF), t-testisuureet (t) ja p-arvot (P) kahdelle lineaariselle sekamallille (a ja b), jossa muuton kesto selitetään ajanjaksolla, iällä, pesyeiden lukumäärällä (yksi tai monta) ja niiden yhdysvaikutuksilla. Mallissa (a) oli mukana kolmen tekijän yhdysvaikutus ja mallissa (b) ei. 1kv tarkoittaa nuoria ja +1kv vanhoja lintuja. Ensimmäinen ajanjakso on 1 ja jälkimmäinen on 2. Merkitsevä muuttuja on lihavoitu.

	Muuttuja	β	S	DF	t	P
(a)	Vakiotermi	31,18	2,83	25,97	11,02	< 0,001
	Ajanjakso (2 vs 1)	3,23	1,65	179,30	1,95	0,052
	Ikä (+1kv vs 1kv)	-0,41	1,65	179,30	-0,25	0,805
	Ajanjakso \times ikä (2 +1kv vs muut)	1,61	2,34	179,30	0,69	0,490
	Pesye (kerran vs monta)	-0,63	5,44	35,12	-0,12	0,909
	Ajanjakso \times pesye (2 kerran vs muut)	-5,83	3,84	179,30	-1,52	0,131
	Ikä \times pesye (+1kv kerran vs muut)	-0,09	3,84	179,30	-0,02	0,981
	Ajanjakso \times ikä \times pesye (2 +1kv kerran vs muut)	-2,81	5,43	179,30	-0,52	0,605
(b)	Vakiotermi	31,05	2,82	25,55	11,02	< 0,001
	Ajanjakso (2 vs 1)	3,49	1,57	180,30	2,22	0,028
	Ikä (+1kv vs 1kv)	-0,15	1,57	180,30	-0,09	0,925
	Ajanjakso \times ikä (2 +1kv vs muut)	1,09	2,10	180,30	0,52	0,604
	Pesye (kerran vs monta)	0,08	5,26	30,92	0,01	0,989
	Ajanjakso \times pesye (2 kerran vs muut)	-7,23	2,71	180,30	-2,67	0,008
Ikä \times pesye (+1kv kerran vs muut)	-1,50	2,71	180,30	-0,55	0,581	

Yhteenvedona voi todeta, että mallit, jotka selittivät muuton ajoittumista ilman mitään lajiominaisuutta, eivät pääosin antaneet merkitseviä tuloksia eli ajanjakson ja iän yhdysvaikutus sekä iän päävaikutus ei ollut millään vastemuuttujalla merkitsevä. Lajiominaisuusmalleissa sen sijaan ajanjakson ja sulkasadon yhdysvaikutus, pesyeen päävaikutus sekä iän ja pesyeen yhdysvaikutus ei ollut millään vastemuuttujalla merkitsevä. Yksinkertaisempien mallien parametriestimaattien tulokset on koottu taulukkoon 17.

Taulukko 17: Mallien tulokset koottuna. Lajiominaisuustuloksista on esitetty yksinkertaisempien mallien tulokset. Ei-merkitsevät tulokset on lyhennetty em ja etumerkeillä on kuvattu merkitsevien parametristimaattien suuntaa ja voimakkuutta. Positiivinen etumerkki tarkoittaa sitä, että yhteys on positiivinen, esimerkiksi ajoitus on myöhäisempi jälkimmäisellä ajanjaksolla kuin ensimmäisellä sellaisella. Negatiivinen etumerkki puolestaan tarkoittaa negatiivista yhteyttä (esimerkiksi aikaistunut ajoitus). Ensimmäinen ajanjakso on 1 ja jälkimmäinen on 2. +1kv tarkoittaa vanhoja ja 1kv nuoria lintuja, P tarkoittaa pitkän matkan muuttajia ja L lyhyen matkanmuuttajia, kerran tarkoittaa kerran pesiviä ja monta tarkoittaa useamman kerran pesiviä lintuja, Ss tarkoittaa sulkasatoa, kesä tarkoittaa pesimäalueella sulkivia ja talvi tarkoittaa pesimäalueella sulkivia lintuja.

	Muuttuja	Alku	Puoliväli	Loppu	Kesto
	Ajanjakso (2 vs 1)	em	em	+	+
	Ikä (+1kv vs 1kv)	em	em	em	em
	Ajanjakso \times ikä (2 +1kv vs muut)	em	em	em	em
	Muutto (P vs L)	--	---	---	em
	Ajanjakso \times muutto (2 P vs muut)	em	--	---	em
	Ikä \times muutto (+1kv P vs muut)	---	---	---	em
	Ss (kesä vs talvi)	em	+	++	em
	Ajanjakso \times Ss (2 kesä vs muut)	em	em	em	em
	Ikä \times Ss (+1kv kesä vs muut)	++	++	+++	em
	Pesye (kerran vs monta)	em	em	em	em
	Ajanjakso \times pesye (2 kerran vs muut)	em	em	-	--
	Ikä \times pesye (+1kv vs muut)	em	em	em	em

4 Pohdinta

4.1 Yleismuutokset ja iän vaikutus

Muuton loppu oli viivästynyt sekä muuton kesto oli pidentynyt. Tutkielman innoittavaan pääkysymykseen – vaikuttaako linnun ikä syysmuuton ajoittumisen muutoksiin – vastaus näillä menetelmillä on se, että ikä ei ole merkitsevä tekijä: Molempien ikäluokkien, nuorten ja vanhojen, syysmuuton ajoitus muuttui samalla tavalla.

Ensimmäinen tutkimuskysymys koski lajien pitkäaikaisia muutoksia muuton ajoittumisessa. Hypoteesina oli se, että aikaistunut kevätmuutto (Lehikoinen ym. 2004) on aikaistanut syysmuuttoa. Ajanjakson päävaikutus ei ollut merkitsevä muuton

alkuun ja puoliväliin. Sen sijaan merkitsevä ero oli jälkimmäisen ajanjakson muuton lopun ajoituksessa, sillä se oli kaksi päivää myöhemmin kuin ensimmäisessä ajanjaksossa. Tämä voinee selittyä sillä, että aineiston jälkimmäisellä ajanjaksolla erottuu loppusyksyn viivytelijät, joita lienee enemmän ilmaston lämpenemisen vuoksi. Etelä-Suomen termiset syksyt ovat viivästyneet, ja termisten talvien on mallinnettu lyhenevän lähivuosisikymmeninä kymmenen päivää (Ruosteenoja ym. 2020). Jälkimmäisen ajanjakson muuton kesto, siis lopun ja alun erotus, oli kolme päivää pidempi. Vastaava tulos on saatu pohjoisamerikkalaisilla varpuslinnuilla, joilla syysmuuton kesto (90:nneen ja 10:nneen persentiiliin erotus) kasvoi vuosien 1961–2006 välillä kolme päivää (Van Buskirk ym. 2009). Muutoksen suunta kestossa on siis sama kuin muuton lopussa. Ero on merkitsevä, mutta samalla pieni. Tämä ja se, että muuton alun ja puolivälin tulokset eivät olleet merkitseviä johtuneet siitä, että mallissa on mukana eri tavalla käyttäytyviä lajeja, jolloin muutoksien pitäisi olla saman suuntaisia ja suuria, että ajanjakson vaikutus erottuisi.

Toinen tutkimuskysymys koski ajoituksen muutoksien mahdollisia eroja eri ikäluokkien välillä. Iän ja ajanjakson yhdysvaikutus ei ollut merkitsevä muuton alkuun, puoliväliin, loppuun tai keston eli hypoteesi siitä, että muuttoa viivästyttäneillä lajeilla nuoret linnut viivästyttäisivät muuttoa enemmän laajemman nuoruussalkosadon takia (Kiat ym. 2019), voi hylätä.

Lintujen syysmuuton ajoittuminen ja sen muutokset ovat monimutkaista. Kuvaavaa on se, että Fair Islen lintuaseman vuosien 1955–2014 kevät- ja syysmuuttajille oli määritelty kymmenen tunnuslukua, jotka olivat ensimmäinen havainto, 5., 10., 25., 50., 75., 90. ja 95. persentiili sekä viimeinen havainto (Miles ym. 2017). Toisin kuin tässä tutkielmassa, syysmuuton muutoksia oli tarkasteltu laji- ja vuositasolla. Joka tapauksessa havaittiin, että Fair Islen kevät- ja syysmuuton tunnusluvut eivät kauden sisällä olleet johdonmukaisia tai korreloineet keskenään. Eli tarkastelemalla esimerkiksi vain yhtä tunnuslukua, kuten muuton puoliväliä, lajin muuton ajoittumista ei olisi voinut täysin hahmottaa.

4.2 Lajikohtaisten ominaisuuksien vaikutukset

Pitkän matkan muuttajat olivat aikaistaneet ja lyhyen matkan muuttajat olivat viivästyttäneet muuton puolivälin ja lopun ajoitustaan. Kerran pesivillä lajeilla muuton loppu oli aikaistunut ja monta kertaa pesivillä se oli viivästynyt. Lisäksi kerran pesivillä lajeilla muuttokausi oli lyhentynyt ja useamman kerran pesivillä lajeilla muuttokausi oli pidentynyt ensimmäisestä jaksosta jälkimmäiseen jaksoon.

Kolmas tutkimuskysymys ja sen mallinnus koski lajikohtaisten ominaisuuksien vaikutuksia muuton ajoittumisen muutoksiin. Merkitsevät tulokset voi jakaa kahteen ryhmään eli sellaisiin, joissa oli tapahtunut ajallinen muutos, jolloin lajiominaisuudella oli merkitsevä yhdysvaikutus ajanjakson kanssa, tai sitten lajiominaisuudella oli merkitsevä yhdysvaikutus iän kanssa. Ensiksi mainituista tuloksista voi tulkita, että muuttuneet ilmasto-olosuhteet ovat vaikuttaneet muuton ajoitukseen, ja että jälkimmäiset merkitsevät tulokset johtuvat eroista liittyen esimerkiksi ikäluokkien eri sulkasatostrategioihin.

4.2.1 Muutokset ajanjaksojen välillä

Hypoteesina oli se, että syysmuutto on aikaistunut pitkän matkan muuttajilla, kerran pesivillä ja talvehtimisalueella sulkivilla linnuilla, kuten aikaisemmissa tutkimuksissa on havaittu (Jenni & Kéry 2003; Meller ym. 2013). Toisaalta hypoteesina oli se, että lyhyen matkan muuttajat, useamman kerran pesivät ja pesimäalueella sulkivat ovat viivästyttäneet muuttoaan (Jenni & Kéry 2003; Meller ym. 2013). Ajanjakson ja muuttokäyttäytymisen yhdysvaikutus oli merkitsevä muuton puoliväliin ja loppuun. Pitkän matkan muuttajat olivat aikaistaneet ja lyhyen matkan muuttajat olivat viivästyttäneet ajoitustaan jälkimmäisellä ajanjaksolla. Tulos on johdonmukainen odotusten kanssa, sillä sama trendi on havaittu pohjoisamerikkalaisilla varpuslinnuilla vuosien 1961–2006 välillä (Van Buskirk ym. 2009) ja Sveitsissä vuosien 1958–1999 välillä (Jenni & Kéry 2003). Oletuksena on se, että pitkän matkan muuttajat ovat aikaistuneen kevätmuuton myötä aikaistaneet myös syysmuuttoaan ja Eurooppa–Afrikka-muuttajat ovat saattaneet hyötyä siitä, että ne voivat saapua Saharan eteläpuolisille talvehtimisalueille ennen sadekauden loppua (Newton 2024). Aikaisemmissa tutkimuksissa on havaittu, että lyhyen matkan muuttajat reagoivat

vahvemmin säämuutoksiin (Lehikoinen ym. 2004), ja pitkän matkan muuttajien sanotaan olevan vähemmän alttiita muuttamaan ajoitustaan, koska niillä on vahvemmat sisäiset mekanismit hallitsemassa ajoitusta kuin lyhyen matkan muuttajilla (Åkesson & Helm 2020). Merkitsevissä muuton puolivälin ja lopun estimaateissa ei tosin ollut havaittavissa, että jompikumpi muuttokäyttäytyminen olisi muuttunut vahvemmin.

Ajanjakson ja pesyeiden lukumäärän yhdysvaikutus oli merkitsevä muuton loppuun ja keston. Muuton loppu oli jälkimmäisellä ajanjaksolla kerran pesivillä linnuilla kaksi päivää aikaisemmin. Monta kertaa pesivillä linnuilla se oli jälkimmäisellä ajanjaksolla päin vastoin kolme päivää myöhemmin. Muuton kestossa oli samansuuntaiset tulokset, sillä kerran pesivillä lajeilla muuttokausi oli lyhentynyt kolme päivää ja useamman kerran pesivillä lajeilla muuttokausi oli pidentynyt neljä päivää ensimmäisestä jaksosta jälkimmäiseen jaksoon. Linnut, joilla on useampi pesye kesän aikana, ovat voineet yrittää entistä enemmän pesintöjä lämpenevän ilmaston takia, mikä viivästyttää syysmuuton ajoitusta (Bojarinova ym. 2002; Meller ym. 2013; Newton 2024). Eli jos pesintä epäonnistuu, niin voidaan entistä myöhemmin yrittää uudestaan pesintää (Halupka ym. 2008). Pohjoisamerikkalaisessa tutkimuksessa sen sijaan pesintöjen lukumäärä ei ollut merkitsevä (Van Buskirk ym. 2009), mutta sveitsiläisen aineiston tuloksissa havaittiin samansuuntainen muutos kuin tässä tutkielmassa (Jenni & Kéry 2003).

4.2.2 Ikäluokkien erot

Lajiominaisuusmalleissa iällä oli merkitsevä yhdysvaikutus sulkasadon ja muuttokäyttäytymisen kanssa, kun tarkasteltiin muuton alkua, puoliväliä ja loppua. Iän ja pesyeiden lukumäärän yhdysvaikutukset sen sijaan eivät olleet merkitseviä, millään vastemuuttujalla. Pesimäalueella sulkivien vanhojen lintujen ajoitus muuton alulle, puolivälille ja lopulle oli vain vähän myöhemmin kuin nuorilla, noin päivän. Sen sijaan talvehtimisalueella sulkivilla linnuilla on nähtävissä selkeä ero, sillä vanhojen lintujen ajoitus oli 11–13 päivää aiemmin kuin nuorien. Tämä tulos olikin odotettu, koska vanhat linnut sulkivat vasta talvehtimisalueella ja voivat aloittaa muuttonsa ennen nuoria, heti kun poikaset ovat itsenäistyneet (Kiat & Izhaki 2016). Israelilaisessa tutkimuksessa tarkasteltiin 23 varpuslintua, ja kaikilla talvehtimisalueella sulkivilla linnuilla aikuiset muuttivat ennen nuoria, mutta pesimäalueella

sulkivilla lajeilla havaittiin myös, että nuoret muuttavat ennen vanhoja lintuja (Kiat & Izhaki 2016). Tämä selittänee, miksi ikäluokkien ajoitusten välillä on niin suuri ero.

Muuttokäyttäytymisen erot ikäluokkien välillä muuton alussa, puolivälissä sekä lopussa olivat merkitseviä ja noudattivat kaikki samaa trendiä. Kaikilla muuton ajoittumisen tunnusluvuilla vanhojen pitkän matkan muuttajien ajoitus oli noin viikkoa ennen nuoria ja päin vastoin vanhojen lyhyen matkan muuttajien ajoitus oli noin kolme päivää nuoria lintuja myöhemmin. Muuttomatka ja sulkasatostrategia korreloivat vahvasti, sillä aineiston kaikki talvehtimisalueella sulkivat lajit ovat myös pitkän matkan muuttajia (ks. liite 4). Lisäksi kaikki lyhyen matkan muuttajat sulkivat pesimäalueella. Kuitenkin siis osalla pesimäalueilla sulkivilla pitkän matkan muuttajilla vanhat linnut muuttivat ensin nuoria lintuja. Ikäluokkien erot muuton ajoittumisessa ovat selkeämpi pitkän matkan muuttajilla.

4.3 Virhelähteet

Analyyseissa ei huomioitu sitä, että pesinnän ajoitus vaihtelee vuosien välillä (Lehikoinen ym. 2021), eikä vuosien välistä sulkasadon ajoituksen vaihtelua, mikä yleisesti ottaen vaihtelee enemmän kuin pesinnän ajoitus (Newton 2009). Tämä ainakin voi hankaloittaa ajanjakson ja sulkasadon yhdysvaikutuksen erottumista, ja se ei ollutkaan merkitsevä millään vastemuuttujilla. Suomen pesäkorttiaineistoa (Lehikoinen ym. 2021) olisi täten voitu hyödyntää analyyseissa tai toisaalta sääolosuhteet olisi voitu lisätä selittäväksi tekijäksi, kuten joissain muissa tutkimuksissa on tehty (Lehikoinen ym. 2004).

4.4 Johtopäätökset

Lintujen syysmuuton ajoituksen muutoksissa havaittiin sekä aikaistumista että viivästymistä. Täten muuttomatkan pituus ja sulkasatostrategia on syytä huomioida, kun muutoksia tutkitaan. Ilmastomallinnusten perusteella, Pohjois-Euroopan lämpötilojen ennustetaan edelleen kasvavan lähivuosisikymmeninä (Ruosteenoja ym. 2020). Syysmuuton ajoituksen muutoksilla voi olla vaikutusta lajien elossääilyvyyteen ja talvehtimiseen. Esimerkiksi rytikerttusen (*Acrocephalus scirpaceus*) pesimäkausi on pidentynyt, ja sen pesimämenestys on kasvanut (Halupka ym. 2021). Linnustonseu-

rantaa on siis syytä jatkaa tulevaisuudessakin, mikä mahdollistaa tutkimaan lintujen sopeutumia ilmastonmuutokseen sekä niiden yhteyttä lintujen kannanmuutoksiin.

Kiitokset

Kiitos kaikille lintuasemarengastajille ja -aktiiveille. Kiitos Aleksi Lehikoiselle opin-
näytetyön ideasta, rengastusaineiston hausta ja työn ohjauksesta sekä Toni Laakso-
selle, joka oli toinen ohjaajani. Kiitos myös Tero Klemolalle, joka auttoi tilastollisissa
analyyseissa.

Lähteet

- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W. & Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology letters* 15.4, s. 365–377.
- Bojarinova, J. G., Rymkevich, T. A. & Smirnov, O. P. (2002). Timing of autumn migration of early and late-hatched Great Tits *Parus major* in NW Russia. *Ardea* 90.
- Bosco, L., Otterbeck, A., Fransson, T., Lindén, A., Piha, M. & Lehikoinen, A. (2023). Increasing winter temperatures explain body size decrease in wintering bird populations of Northern Europe—But response patterns vary along the spatioclimatic gradient. *Global Ecology and Biogeography* 32.12, s. 2100–2110.
- Haest, B., Hüppop, O., Pol, M. van de & Bairlein, F. (2019). Autumn bird migration phenology: A potpourri of wind, precipitation and temperature effects. *Global Change Biology* 25, s. 4064–4080.
- Halupka, L., Borowiec, M., Neubauer, G. & Halupka, K. (2021). Fitness consequences of longer breeding seasons of a migratory passerine under changing climatic conditions. *Journal of Animal Ecology* 90.7, s. 1655–1665.
- Halupka, L., Dyrce, A. & Borowiec, M. (2008). Climate change affects breeding of reed warblers *Acrocephalus scirpaceus*. *Journal of Avian Biology* 39.1, s. 95–100.
- Jenni, L. & Kéry, M. (2003). Timing of autumn bird migration under climate change advances in long-distance migrants, delays in short-distance migrants. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B Biological Sciences* 270, s. 1467–1471.
- Jenni, L. & Winkler, R. (2020). Moults and ageing of European passerines. *Toinen painos*. Bloomsbury Publishing, Lontoo.
- Kiat, Y. & Izhaki, I. (2016). Moults strategies affect age differences in autumn migration timing in East Mediterranean migratory passerines. *PLoS One* 11, e0147471.
- Kiat, Y., Vortman, Y. & Sapir, N. (2019). Feather moults and bird appearance are correlated with global warming over the last 200 years. *Nature Communications* 10, s. 2540.
- Kokko, H. (1999). Competition for early arrival in migratory birds. *Journal of Animal Ecology* 68, s. 940–950.
- Lehikoinen, A., Kiuru, M. & Meller, K. (2021). Milloin linnut munivat? Osa 1: Varpuslinnut. *Linnut-vuosikirja*, s. 14–23.
- Lehikoinen, E., Lemmetyinen, R., Vuorisalo, T. & Rönkä, M. (2020). Suomen lintutiede 1828–1974. Faros, Turku.
- Lehikoinen, E., Sparks, T. H. & Zalakevicius, M. (2004). Arrival and departure dates. Teoksessa: *Birds and climate change*. Vol. 35. Elsevier, Lontoo, s. 1–31.
- Meller, K., Lehikoinen, A. & Vähätalo, A. V. (2013). The effects of hatching date on timing of autumn migration in partial migrants—an individual approach. *Journal of Avian Biology* 44, s. 272–280.
- Miles, W., Bolton, M., Meek, E., Davis, P., Dennis, R., Broad, R., Robertson, I., Riddiford, N., Harvey, P., Riddington, R., Shaw, D., Paranby, D. & Reid, J. (2017). Fair Isle’s long-term migration dataset: origins, innovations and analyses. *British Birds* 110, s. 318–314.
- Newton, I. (2009). Moults and plumage. *Ringing & Migration* 24, s. 220–226.
- Newton, I. (2011). Migration within the annual cycle: species, sex and age differences. *Journal of Ornithology* 152, s. 169–185.

- Newton, I. (2024). *The Migration Ecology of Birds*. Toinen painos. Nikki P. Levy, Lontoo.
- Nilsson, C., Klaassen, R. H. & Alerstam, T. (2013). Differences in speed and duration of bird migration between spring and autumn. *The American Naturalist* 181, s. 837–845.
- Ruosteenoja, K., Markkanen, T. & Räisänen, J. (2020). Thermal seasons in northern Europe in projected future climate. *International Journal of Climatology* 40.10, s. 4444–4462.
- SAS Institute Inc. (2013). *The GLIMMIX Procedure*. Teoksessa: *SAS/STAT® 13.1 User's Guide*. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Saurola, P., Valkama, J. & Velmala, W. (2013). Suomen Rengastusatlas. Osa I. Luonnontieteellinen keskusmuseo ja ympäristöministeriö, Helsinki.
- Solonen, T., Lammi, E. & Palmgren, J. (1985). Suomen linnusto : esiintyminen ja perusbiologiaa. Lintutieto, Helsinki.
- Tøttrup, A. P., Klaassen, R. H., Strandberg, R., Thorup, K., Kristensen, M. W., Jørgensen, P. S., Fox, J., Afanasyev, V., Rahbek, C. & Alerstam, T. (2012). The annual cycle of a trans-equatorial Eurasian–African passerine migrant: different spatio-temporal strategies for autumn and spring migration. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279, s. 1008–1016.
- Valkama, J., Saurola, P., Lehikoinen, A., Lehikoinen, E., Piha, M. V., Sola, P. & Velmala, W. (2014). Suomen rengastusatlas. Osa II. Luonnontieteellinen keskusmuseo ja ympäristöministeriö, Helsinki.
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416.6879, s. 389–395.
- Van Buskirk, J., Mulvihill, R. S. & Leberman, R. C. (2009). Variable shifts in spring and autumn migration phenology in North American songbirds associated with climate change. *Global Change Biology* 15, s. 760–771.
- Zurell, D., Schifferle, K., Herrando, S., Keller, V., Lehikoinen, A., Sattler, T. & Wiedenroth, L. (2024). Range and climate niche shifts in European and North American breeding birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 379.1902, s. 20230013.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., Smith, G. M. ym. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Vol. 574. Springer.
- Åkesson, S. & Helm, B. (2020). Endogenous programs and flexibility in bird migration. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8, s. 78.

Liitteet

Liite 1. Kolmen lintuaseman otoskoko eri ikäluokille ja ajanjaksoille. 1kv 1 -sarakeessa on nuoret linnut ensimmäisessä ajanjaksossa ja 1kv 2 -sarakeessa on nuoret linnut toisessa ajanjaksossa. +1kv 1 -sarakeessa on vanhat linnut ensimmäisessä ajanjaksossa ja +1kv 2 -sarakeessa on vanhat linnut toisessa ajanjaksossa. Rengastusmääriä tarkasteltiin analyysissä lajikohtaisen tarkasteluajavälin sisällä.

Laji	1kv 1	1kv 2	+1kv 1	+1kv 2	Tarkasteluajaväli
Lägsjärin lintuasema					
Rautiainen (<i>Prunella modularis</i>)	911	1427	54	107	25.7.–30.11.
Punarinta (<i>Erithacus rubecula</i>)	23514	26960	2138	1335	1.8.–30.11.
Leppälintu (<i>Phoenicurus phoenicurus</i>)	1388	1106	156	79	25.7.–30.11.
Mustarastas (<i>Turdus merula</i>)	840	942	223	275	20.9.–30.11.
Laulurastas (<i>Turdus philomelos</i>)	3996	2560	440	158	20.9.–30.11.
Punakylkirastas (<i>Turdus iliacus</i>)	1141	354	415	104	20.9.–30.11.
Hernekerttu (<i>Sylvia curruca</i>)	241	190	82	34	20.7.–30.11.
Pensaskerttu (<i>Sylvia communis</i>)	231	154	108	55	20.7.–30.11.
Mustapääkerttu (<i>Sylvia atricapilla</i>)	1075	869	83	58	20.7.–30.11.
Pajulintu (<i>Phylloscopus trochilus</i>)	2995	1235	128	37	25.7.–30.11.
Hippiäinen (<i>Regulus regulus</i>)	57566	51846	1723	939	15.8.–30.11.
Harmaasiippo (<i>Muscicapa striata</i>)	2412	808	338	47	20.7.–30.11.
Sinitiaainen (<i>Cyanistes caeruleus</i>)	4812	4087	226	252	1.9.–30.11.
Talitiaainen (<i>Parus major</i>)	11090	11474	727	1070	1.9.–30.11.
Peippo (<i>Fringilla coelebs</i>)	1084	772	497	267	25.8.–30.11.
Järripeippo (<i>Fringilla montifringilla</i>)	403	210	98	43	25.7.–30.11.
Viherveikko (<i>Carduelis chloris</i>)	275	103	111	44	1.9.–30.11.
Vihervarpunen (<i>Carduelis spinus</i>)	2371	1122	645	270	1.8.–30.11.
Urpiainen (<i>Carduelis flammea</i>)	4129	3580	3156	1258	1.8.–30.11.
Punatulkku (<i>Pyrrhula pyrrhula</i>)	3617	2528	555	504	20.9.–30.11.
Jurmon lintuasema					
Punarinta (<i>Erithacus rubecula</i>)	9500	19217	485	472	1.8.–30.11.
Leppälintu (<i>Phoenicurus phoenicurus</i>)	785	1034	60	70	25.7.–30.11.
Mustarastas (<i>Turdus merula</i>)	283	583	75	175	20.9.–30.11.
Laulurastas (<i>Turdus philomelos</i>)	1755	1546	183	43	20.9.–30.11.
Punakylkirastas (<i>Turdus iliacus</i>)	523	194	188	44	20.9.–30.11.
Hippiäinen (<i>Regulus regulus</i>)	21175	30855	470	276	15.8.–30.11.
Harmaasiippo (<i>Muscicapa striata</i>)	1265	764	67	33	20.7.–30.11.
Sinitiaainen (<i>Cyanistes caeruleus</i>)	479	1953	28	136	1.9.–30.11.
Talitiaainen (<i>Parus major</i>)	3261	5546	235	438	1.9.–30.11.
Peippo (<i>Fringilla coelebs</i>)	317	360	137	115	25.8.–30.11.
Vihervarpunen (<i>Carduelis spinus</i>)	253	701	61	125	1.8.–30.11.
Urpiainen (<i>Carduelis flammea</i>)	126	1549	44	635	1.8.–30.11.
Punatulkku (<i>Pyrrhula pyrrhula</i>)	639	725	94	202	20.9.–30.11.
Hangon lintuasema					
Tilhi (<i>Bombus garrulus</i>)	409	1483	185	821	1.9.–30.11.
Rautiainen (<i>Prunella modularis</i>)	859	789	24	21	1.9.–30.11.
Punarinta (<i>Erithacus rubecula</i>)	7162	6813	305	236	1.8.–30.11.
Satakieli (<i>Luscinia luscinia</i>)	61	74	27	28	1.8.–30.11.
Mustarastas (<i>Turdus merula</i>)	411	547	74	69	1.8.–30.11.
Räkättirastas (<i>Turdus pilaris</i>)	685	266	65	51	25.8.–30.11.
Laulurastas (<i>Turdus philomelos</i>)	826	517	46	38	20.9.–30.11.
Kultarinta (<i>Hippolais icterina</i>)	145	110	144	27	20.7.–30.11.
Hernekerttu (<i>Sylvia curruca</i>)	1746	1694	104	125	1.9.–30.11.
Pensaskerttu (<i>Sylvia communis</i>)	531	303	96	50	1.9.–30.11.
Lehtokerttu (<i>Sylvia borin</i>)	3832	1125	242	58	1.9.–30.11.
Pajulintu (<i>Phylloscopus trochilus</i>)	13223	5290	338	180	25.7.–30.11.
Hippiäinen (<i>Regulus regulus</i>)	14620	18272	302	571	25.7.–30.11.
Sinitiaainen (<i>Cyanistes caeruleus</i>)	25857	43750	1360	2629	20.9.–30.11.
Talitiaainen (<i>Parus major</i>)	19325	22820	1608	4309	15.8.–30.11.
Kuusitiaainen (<i>Periparus ater</i>)	15448	11949	83	345	20.7.–30.11.
Peippo (<i>Fringilla coelebs</i>)	3423	984	427	204	20.7.–30.11.
Viherveikko (<i>Carduelis chloris</i>)	3373	869	1313	338	20.7.–30.11.
Vihervarpunen (<i>Carduelis spinus</i>)	3252	1441	625	226	20.9.–30.11.
Urpiainen (<i>Carduelis flammea</i>)	1502	667	946	378	20.9.–30.11.
Punatulkku (<i>Pyrrhula pyrrhula</i>)	1606	1297	229	172	20.9.–30.11.

Liite 2. Aineisto, jota käytin tilastollisissa analyyseissa. Ensimmäinen ja toinen ajanjakso (1 ja 2) ovat esitetty sarakkeessa A. Muuton alku, puoliväli ja loppu ovat sarakkeissa P10, P50 ja P90 (juliaaninen päivä). Muuttomatkan pituus on esitetty sarakkeessa M ja lyhyt tarkoittaa lyhyen matkan muuttajaa ja pitkä tarkoittaa pitkän matkan muuttajaa. Sulkasatostrategia on esitetty sarakkeessa S ja kesä tarkoittaa pesimäpaikalla sulkivaa lajia ja talvi tarkoittaa talvehtimisalueella sulkivaa lajia. Sarakkeessa P on esitetty poikueiden määrä kesän aikana eli kerran tai monta.

Laji	Asema	Ikä	A	P10	P50	P90	M	S	P				
Tilhi (<i>Bombycilla garrulus</i>)	Hanko	nuori	1	289	300	313	Lyhyt Kesä Kerran						
			2	289	304	316							
		vanha	1	292	306	315							
			2	297	305	316							
	Rautiainen (<i>Prunella modularis</i>)	Hanko	nuori	1	253	263				280	Lyhyt Kesä Monta		
				2	253	263				281			
		vanha	1	256	273	291							
			2	262	264	273							
Lågskär		nuori	1	262	277	293							
			2	260	272	290							
	vanha	1	266	279	289								
		2	262	273	286								
Punarinta (<i>Erithacus rubecula</i>)	Hanko	nuori	1	251	270	289	Lyhyt Kesä Monta						
			2	250	269	290							
		vanha	1	259	278	292							
			2	262	276	290							
	Jurmo	nuori	1	254	270	290							
			2	250	267	289							
		vanha	1	259	279	295							
			2	261	279	302							
	Lågskär	nuori	1	259	272	291							
			2	250	268	289							
		vanha	1	267	279	293							
			2	265	278	294							
Satakieli (<i>Luscinia luscinia</i>)	Hanko	nuori	1	206	220	239	Pitkä Kesä Kerran						
			2	201	209	226							
		vanha	1	211	220	239							
			2	203	214	224							
	Leppälintu (<i>Phoenicurus phoenicurus</i>)	Jurmo	nuori	1	243	251				266	Pitkä Kesä Kerran		
				2	239	248				265			
		vanha	1	244	258	275							
			2	240	244	263							
Lågskär		nuori	1	242	251	270							
			2	239	248	265							
	vanha	1	242	255	270								
		2	240	244	265								
Mustarastas (<i>Turdus merula</i>)	Hanko	nuori	1	271	290	303	Lyhyt Kesä Monta						
			2	275	288	305							
		vanha	1	279	299	316							
			2	272	294	315							
	Jurmo	nuori	1	279	294	306							
			2	277	298	312							

Jatkuu seuraavalla sivulla

Jatkoa edelliseltä sivulta

Laji	Asema	Ikä	A	P10	P50	P90	M	S	P
		vanha	1	280	296	306			
			2	283	299	316			
	Lågskär	nuori	1	271	285	297			
			2	274	288	300			
		vanha	1	269	282	295			
			2	275	288	296			
Räkättirastas (<i>Turdus pilaris</i>)	Hanko	nuori	1	278	292	305	Lyhyt	Kesä	Monta
			2	287	296	314			
		vanha	1	289	293	305			
			2	290	296	308			
Laulurastas (<i>Turdus philomelos</i>)	Hanko	nuori	1	266	275	288	Lyhyt	Kesä	Monta
			2	266	274	287			
		vanha	1	267	273	287			
			2	266	277	316			
	Jurmo	nuori	1	265	274	287			
			2	265	273	286			
		vanha	1	267	273	286			
			2	268	277	287			
	Lågskär	nuori	1	266	275	288			
			2	266	274	287			
		vanha	1	267	274	288			
			2	268	274	284			
Punakylkirastas (<i>Turdus iliacus</i>)	Jurmo	nuori	1	272	285	297	Lyhyt	Kesä	Monta
			2	274	289	302			
		vanha	1	272	281	294			
			2	272	289	298			
	Lågskär	nuori	1	271	285	297			
			2	274	288	300			
		vanha	1	269	282	295			
			2	275	288	296			
Kultarinta (<i>Hippolais icterina</i>)	Hanko	nuori	1	205	218	233	Pitkä	T	Kerran
			2	210	218	230			
		vanha	1	202	204	215			
			2	204	210	223			
Hernekerttu (<i>Sylvia curruca</i>)	Hanko	nuori	1	212	228	251	Pitkä	Kesä	Monta
			2	205	222	249			
		vanha	1	203	218	252			
			2	203	217	242			
	Lågskär	nuori	1	215	232	267			
			2	212	231	252			
		vanha	1	203	213	256			
			2	204	218	245			
Pensaskerttu (<i>Sylvia communis</i>)	Hanko	nuori	1	208	226	244	Pitkä	Kesä	Monta
			2	205	219	238			
		vanha	1	203	211	241			
			2	201	208	225			
	Lågskär	nuori	1	217	228	242			
			2	206	221	240			
		vanha	1	203	211	228			
			2	206	217	233			

Jatkuu seuraavalla sivulla

Jatkoa edelliseltä sivulta

Laji	Asema	Ikä	A	P10	P50	P90	M	S	P		
Lehtokerttu (<i>Sylvia borin</i>)	Hanko	nuori	1	227	238	256	Pitkä	T	Monta		
			2	224	238	257					
		vanha		1	214	232	244				
				2	205	222	244				
	Mustapääkerttu (<i>Sylvia atricapilla</i>)	Hanko	nuori	1	238	254	280	Pitkä	Kesä	Monta	
				2	233	253	283				
		vanha		1	201	231	279				
				2	202	223	281				
Lågskär		nuori		1	244	266	292				
				2	230	260	288				
		vanha		1	201	233	284				
				2	209	231	284				
Pajulintu (<i>Phylloscopus trochilus</i>)		Hanko	nuori	1	220	235	255	Pitkä	Kesä	Kerran	
				2	217	237	259				
			vanha		1	217	241	256			
					2	210	238	257			
	Lågskär	nuori		1	232	242	257				
				2	232	246	265				
		vanha		1	230	246	260				
				2	231	244	261				
	Hippiäinen (<i>Regulus regulus</i>)	Hanko	nuori	1	257	276	290	Lyhyt	Kesä	Monta	
				2	262	279	290				
			vanha		1	269	284	305			
					2	270	285	302			
Jurmo		nuori		1	265	280	292				
				2	263	275	293				
		vanha		1	272	281	299				
				2	271	294	316				
Lågskär		nuori		1	260	278	291				
				2	263	275	292				
		vanha		1	270	286	301				
				2	271	281	309				
Harmaasieppo (<i>Muscicapa striata</i>)	Jurmo	nuori	1	233	247	258	Pitkä	T	Kerran		
			2	232	244	254					
		vanha		1	220	229	240				
				2	216	230	246				
	Lågskär	nuori		1	233	246	259				
				2	231	244	254				
		vanha		1	220	226	238				
				2	220	230	242				
	Sinitäinen (<i>Cyanistes caeruleus</i>)	Hanko	nuori	1	269	280	292	Lyhyt	Kesä	Monta	
				2	272	284	303				
			vanha		1	271	282	295			
					2	271	284	300			
Jurmo		nuori		1	278	288	305				
				2	276	286	311				
		vanha		1	275	287	302				
				2	279	290	312				
Lågskär		nuori		1	280	288	295				
				2	277	287	305				

Jatkuu seuraavalla sivulla

Jatkoa edelliseltä sivulta

Laji	Asema	Ikä	A	P10	P50	P90	M	S	P
		vanha	1	282	288	298			
			2	279	288	312			
Talitiainen (<i>Parus major</i>)	Hanko	nuori	1	270	280	294	Lyhyt	Kesä	Monta
			2	270	282	299			
		vanha	1	273	287	302			
			2	276	288	301			
	Jurmo	nuori	1	273	282	293			
			2	275	281	303			
		vanha	1	275	285	300			
			2	274	286	309			
	Lågskär	nuori	1	274	283	293			
			2	275	282	297			
		vanha	1	278	285	296			
			2	277	285	300			
Kuusitiainen (<i>Periparus ater</i>)	Hanko	nuori	1	263	275	296	Lyhyt	Kesä	Monta
			2	262	269	287			
		vanha	1	263	271	291			
			2	263	270	291			
Peippo (<i>Fringilla coelebs</i>)	Hanko	nuori	1	241	266	304	Lyhyt	Kesä	Monta
			2	240	263	306			
		vanha	1	253	288	311			
			2	245	282	308			
	Jurmo	nuori	1	246	262	285			
			2	252	266	300			
		vanha	1	242	267	288			
			2	248	274	314			
	Lågskär	nuori	1	255	272	294			
			2	256	273	296			
		vanha	1	259	277	299			
			2	253	276	310			
Järripeippo (<i>Fringilla montifringilla</i>)	Lågskär	nuori	1	245	284	304	Lyhyt	Kesä	Kerran
			2	266	285	302			
		vanha	1	228	281	299			
			2	269	280	296			
Viherveppö (<i>Carduelis chloris</i>)	Hanko	nuori	1	289	304	316	Lyhyt	Kesä	Monta
			2	283	299	317			
		vanha	1	292	304	315			
			2	286	299	317			
	Lågskär	nuori	1	278	296	314			
			2	262	306	314			
		vanha	1	285	302	315			
			2	284	306	315			
Vihervarpunen (<i>Carduelis spinus</i>)	Hanko	nuori	1	261	280	301	Lyhyt	Kesä	Monta
			2	241	284	311			
		vanha	1	268	281	302			
			2	215	278	306			
	Jurmo	nuori	1	258	279	294			
			2	264	289	305			
		vanha	1	265	278	291			
			2	258	285	308			

Jatkuu seuraavalla sivulla

Jatkoa edelliseltä sivulta

Laji	Asema	Ikä	A	P10	P50	P90	M	S	P	
	Lågskär	nuori	1	266	281	307				
			2	265	283	305				
	vanha		1	269	278	300				
			2	265	279	305				
	Urpiainen (<i>Carduelis flammea</i>)	Hanko	nuori	1	282	299	309	Lyhyt Kesä Monta		
				2	288	298	308			
vanha			1	290	300	311				
			2	288	298	308				
Jurmo		nuori	1	283	298	307				
			2	294	302	317				
vanha			1	288	307	308				
			2	294	303	317				
Lågskär		nuori	1	279	298	311				
			2	278	297	316				
vanha			1	289	301	309				
			2	286	298	316				
Punatulkku (<i>Pyrrhula pyrrhula</i>)	Hanko	nuori	1	285	298	311	Lyhyt Kesä Monta			
			2	283	291	309				
	vanha		1	287	300	310				
			2	285	297	315				
	Jurmo	nuori	1	278	291	303				
			2	282	295	308				
	vanha		1	278	291	307				
			2	287	301	316				
	Lågskär	nuori	1	283	294	308				
			2	275	292	304				
	vanha		1	283	296	314				
			2	284	294	316				

Liite 3. Käytetyt SAS Enterprise Guide 8.3. -koodit. Vastemuuttujina ovat muuton alku (P10), puoliväli (P50), loppu (P90) ja kesto (P90–P10)

```
*p50 muuton ajoittuminen 1;
*Päävaikutukset periodi, ikä ja niiden yhdysvaikutus;
proc glimmix data=Aksu nobound;
class Site Species Period age;
model P50 = Period|age / solution cl ddfm=kenwardroger2;
random intercept / subject=Site;
random intercept Age / subject=Species;
lsmeans period|age / cl;
run;

*p50 muuton ajoittuminen 2;
*Vain päävaikutukset periodi ja ikä;
proc glimmix data=Aksu nobound;
class Site Species Period age;
model P50 = Period age /solution ddfm=kenwardroger2;
random intercept / subject=Site;
random intercept Age/ subject=Species;
lsmeans period age / cl;
run;

*Lajiominaisuusmallit;

*P50 muuttokäyttäytyminen 1;
*Päävaikutukset periodi, ikä, muuttomatka ja kaikki
*yhdysvaikutukset;
proc glimmix data=Aksu nobound;
class Site Species Period age migr;
model P50 = Period|age|migr /solution ddfm=kenwardroger2;
random intercept / subject=Site;
random intercept Age / subject=Species;
lsmeans Period|age|migr / cl;
run;

*P50 muuttokäyttäytyminen 2;
*Päävaikutukset periodi, ikä, muuttomatka ja kaikki
*yhdysvaikutukset paitsi periodi*ikä*muuttomatka
proc glimmix data=Aksu nobound;
class Site Species Period age migr;
model P50 = Period age migr Period*age period*migr age*migr
/solution ddfm=kenwardroger2;
random intercept / subject=Site;
random intercept Age / subject=Species;
lsmeans period age migr Period*age period*migr age*migr / cl;
run;
```

```

*P50 sulkiminen 1;
*Päävaikutukset periodi, ikä, sulkiminen ja kaikki
*yhdysvaikutukset
proc glimmix data=Aksu nobound;
class Site Species Period age moult;
model P50 = Period|age|moult /solution ddfm=kenwardroger2;
random intercept / subject=Site;
random intercept Age / subject=Species;
lsmeans Period|age|moult / cl;
run;

```

```

*P50 sulkiminen 2;
*Päävaikutukset periodi, ikä, sulkiminen ja kaikki
*yhdysvaikutukset paitsi periodi*ikä*sulkiminen
proc glimmix data=Aksu nobound;
class Site Species Period age moult;
model P50 = period age moult Period*age period*moult age*moult
/solution ddfm=kenwardroger2;
random intercept / subject=Site;
random intercept Age / subject=Species;
lsmeans period age moult Period*age period*moult age*moult
/ cl;
run;

```

```

*P50 poikueiden lukumäärä 1;
*Päävaikutukset periodi, ikä, poikueiden lukumäärä ja kaikki
*yhdysvaikutukset
proc glimmix data=Aksu nobound;
class Site Species Period age brood;
model P50 = Period|age|brood /solution ddfm=kenwardroger2;
random intercept / subject=Site;
random intercept Age / subject=Species;
lsmeans Period|age|brood / cl;
run;

```

```

*P50 poikueiden lukumäärä 2;
*Päävaikutukset periodi, ikä, poikueiden lukumäärä ja kaikki
*yhdysvaikutukset paitsi periodi*ikä*brood
proc glimmix data=Aksu nobound;
class Site Species Period age brood;
model P50 = period age brood Period*age period*brood age*brood
/solution ddfm=kenwardroger2;
random intercept / subject=Site;
random intercept Age / subject=Species;
lsmeans period age brood Period*age period*brood age*brood
/ cl;
run;

```

Liite 4. Aineiston 26 varpuslintulajin lajiominaisuudet on ristiintaulukoitu korrelaation havainnollistamiseksi.

Muuttomatkan ja pesyeiden lukumäärän ristiintaulukointi. Lähes kaikki pitkän matkan muuttajat pesivät vain kerran kesässä.

	Kerran	Monta
Pitkä	5	4
Lyhyt	2	15

Muuttomatkan ja sulkasatostrategian ristiintaulukointi. Lyhyen matkan muuttajista yksikään ei suli talvehtimisalueella.

	Kesä	Talvi
Pitkä	5	4
Lyhyt	17	0

Sulkasatostrategian ja pesymäärän ristiintaulukointi. Lähes kaikki pesimäalueella sulkivat lajit pesivät useamman kerran kesän aikana.

	Kerran	Monta
Kesä	4	18
Talvi	3	1

Pearsonin korrelaatiokertoimet lajiominaisuuksille. Kertoimet ovat noin 0,5 eli kaikki muuttajat korreloivat vahvasti keskenään.

	Muutto	Sulkasato	Pesye
Muutto		0.586	0.47
Sulkasato	0.586		0,462
Pesye	0,47	0,462	