

Syntyvyyden laskemisesta ja käytöstä ornitologiassa

MARTTI SOIKKELI

SOIKKELI, M. 1978: *Syntyvyyden laskemisesta ja käytöstä ornitologiassa (Calculation and use of reproductive rates in ornithology)*. — *Ornis Fennica* 55:171—174.

There are some peculiarities in ornithological terminology. When the reproductive rate is reported, it is not customary to compare the number of eggs or young with the number of parent birds, as is generally done by ecologists. Instead ornithologists concentrate on the number of nests and young, and various percentages derived from these. The indices of breeding success customarily used are almost useless for demographic studies, since they are biased by the nests destroyed before they are recorded, and by replacement and successive clutches, etc. It makes no sense to use only productive nests in estimating breeding success.

Although interesting in themselves, nests, eggs, and young should be seen and studied as one phase of the life cycle of birds. Indices of the reproductive rate should appear in common ecological terms as offspring per population number per unit time.

Martti Soikkeli, Dept. of Zoology, Univ. of Turku, SF-20500 Turku 50

Tämän kirjoituksen yhtenä lähtökohdantana on havainto, että ornitologiassa *syntyvyys* ei useinkaan tarkoita samaa kuin ekologiassa yleensä. Kun ekologit pyrkivät selvittämään, kuinka monta jälkeläistä syntyy *emoa kohti*, niin ornitologit laskevat pesät, munat ja poikaset sekä ilmoittavat, kuinka monta *prosenttia* pesistä tai munista tuottaa poikasia. Mitä sanottaisiinkaan siitä, jos esim. omalla lajillamme enin tieto syntyvyydestä olisi syntyneiden tai itsenäistyneiden lasten prosenttiosuuksia naisten tuottamien munasolujen määrästä (n. 13/v/nainen)?

Lisäksi saadut luvut ovat usein harhaisia, ilmoitettiinpa linnunpojat prosentteina tai lukumääränä pesää kohti. Tämä johtuu siitä, että aineiston keruusta johtuvia virheitä ei korjata. Juuri sanottu liittyy ornitologien yleiseen taipumukseen laskea ja ilmoitella pesä-, muna- ja poikaslukuja itsetarkoituksena, ajattelematta niitä ekologisista ongelmia, joiden ratkaisemiseen

syntyvyyslukuja tarvitaan. Pyrin seuraavassa havainnollistamaan yleisimpiä puutteita tai virheitä keksityin esimerkein, vaikka todellisiakin olisi ollut tarjolla.

Käsitteistä ja ornitologian erikoisuuksista

Ekologiassa syntyvyydellä tarkoitetaan populaatioon tiettynä ajanjaksona syntyvien yksilöiden määrää. Käyttökelpoisemman muodon syntyvyys saa, kun uusien yksilöiden lukua verrataan ajan lisäksi myös emojen määrään tai populaation kokoon — jälkeläisten tuottohan on riippuvainen ennen muuta emojen määrästä.

Milloin lintu syntyy? Eliöillä yleensä syntymähetkenä pidetään ajankohtaa, jolloin muna tai poikanen siirtyy emon ulkopuolelle tai yksilö irtaantuu jakaantumisen jälkeen toisesta yksilöstä. Lintujen muninnan pitämistä syntymähetkenä puoltaa se, että tällöin uusi yksilö siirtyy emon ulkopuolelle. Ekologiselta kannalta on olennaista, että juuri muninnasta alkaen pystymme tutkimaan niitä ympäristötekijöitä, jotka osaltaan vaikuttavat jälkeläisten määrään. Toisaalta munia ei kuitenkaan voitane pitää populaation yksilöinä sen kokoa ilmoitettaessa eikä tämä ole käytäntökään. Populaa-

tio kasvaa kuoriutumisen seurauksena ja on siksi suurimmillaan heti kuoriutumisen jälkeen, mutta pienenee kuolevuuden johdosta seuraavaan pesintäkautteen ja kuoriutumiseen asti. Näin ollen lintujen kuoriutuminen on mielekkäämpi syntymääjankohta kuin muninta.

Lintujen syntyvyyttä selostettaessa tapana on ilmoittaa pesien ja munien määrä aineistossa, kuoriutuneiden poikasten tai lentopoikasten määrä sekä erilaisia näistä johdettuja prosenttilukuja. Terminologia on vaihteleva. *Munamäärä* ja *pesyekoko* tarkoittavat yleensä samaa, vaikka joskus pesyeellä tarkoitetaan poikuetta. *Kuoriutumisprosentti* ja *-tulos* voivat niin ikään tarkoittaa samaa eli kuoriutuvien poikasten osuutta munista, mutta joskus kuoriutumistulos merkitsee poikasten lukumäärää. *Poikastuotto*, *jälkeläistuotto*, *pesintätulos* ja *lisäntymistulos* tarkoittavat kukin joko kuoriutuneita, pesästä lähteneitä, lentokykyisiä tai itsenäistyneitä poikasia yksilömäärin tai prosenttiluvuin ilmaistuna. Olennaista olisi, että termejä käytettäisiin määrittelemällä ne tai muuten yksiselitteisesti.

Alussa totesin, että lintujen syntyvyyslaskemien tuloksena on usein prosenttilukuja, mutta ei emoa tai populaation kokoa kohti ilmoitettuja munien tai jälkeläisten määriä. Prosenttilukujen laskemisesta on tullut itsetarkoitus, samanlainen kuin munamittojen ilmoittaminen eli munankeruuornitologian kokeistaessa. Tätä itsetarkoituksellisuutta ja ajatuksenkulun merkilisyttä kuvastaa esim. melko usein näkyvä tapo ilmoittaa kuoriutumisprosentti tai poikasmäärä ottamalla huomioon vain ne pesät, jotka eivät kokonaan tuhoudu. Jos kymmenestä pesästä kahdeksan tuhoutuu ja kahdesta kuoriutuu poikia yhtä paljon kuin oli munia (esim. 5+5), kuinka ekologisesti oikein on sanoa kuoriutumisprosentin olleen 100 ja poikasluvun keskimäärin 5. Toinen esimerkki. Havaitaan, että pesintäkauden kolmena perättäisenä kuukautena yhtä suurista munapesyistä tuhoutuu kokonaan 20, 40 ja 60 % sekä että säilyneistä pesistä kuoriutuu keskimäärin 5,0, 4,5 ja 4,0 poikasta. Onko oikein tulkita, että poikasmäärä oli pesintäkauden lopussa 20 % pienempi kuin alussa (4,0 vs. 5,0), kun se todellisuudessa oli paria kohti 60 % pienempi (1,6 vs. 4,0, sillä aloitettua pesää kohti kuoriutui lopussa $0.40 \times 4,0$, alussa $0.80 \times 5,0$ poikasta)?

Rutiininomainen, vain säilyneiden pesien käyttäminen poikastuottoa laskettaessa voi johtua siitä, että muna- ja poikasmäärän ongelmatiikka on pitkään keskittynyt tuottoisimman pesyekoon selvittämiseen. Tällöin verrataan säilyneiden, erikokoisten munapesien poikastuottoa, koska tuhoutuneista pesistä ei käyttökelpoista havaintoa saada. Kuitenkin esim. eniten

poikasia tuottavaa munamäärää selvitettyä on kysyttävä, eikö myös kokonaan tuhoutuneet pesät tulisi ottaa mukaan tarkasteluun. Tuhoutuminenhan voi johtua muna- tai poikasmäärästä esim. siten, että saalistaja löytää helpoimmin juuri suurimmat munapesyeet ja poikueet.

Munat, pesät ja poikaset ovat kauniita katsella ja helppoja laskea, mutta pelkästään niihin pohjautuvat laskelmat jälkeläisten tuotosta ovat usein ekologisesti puutteellisia tai harhaanjohtavia. Huomautukseeni voidaan vastata, että mainitut tiedot ovat tarpeen ja riittäviä, kun tutkimme esim. fylogeniaaltaan ja ekologiaaltaan erilaisten (tai samanlaisten) lintulajien sopeutuneisuutta. Voimme kysyä esim. sitä, miksi kolonniuista talitiäisellä on munia 9—10, kun tyyppillisellä muuttolinnulla kirjosiopolla niitä keskimäärin on vain vähän yli 6. Vastausta ei kuitenkaan saada pelkästään pesä- tai munahavainnoista laskemalla.

Voimme kysyä myös, miksi kololintujen pesätuhot ovat selvästi pienemmät kuin avopesijöiden. Kun on vastattu, että saalistaja ei pääse yhtä helposti käiksi kolo- kuin avopesiin, jäljelle jää ratkaiseva kysymys: miten avopesijat pystyvät pitämään yllä tiheitäkin populaatioita, vaikka pesätuhot ovat suuret? Tähänkään kysymykseen ei voida vastata esim. kuoriutumis- tai lentopoikasprosentteja tarkastelemalla, vaan huomioon tulisi ottaa poikasten määrä kutakin pesintää yrittänyttä emoa kohti, jälkeläisten myöhempi kuolevuus jne. Palaan tähän kysymykseen kirjoituksen lopussa.

Muna- ja pesäaineistojen otantavirheet

MAYFIELD (1961) kiinnitti huomiota siihen, että pesintätuloksen laskemiseen käytettävä pesäaineisto ei ole sattumanvarainen otos kaikista aloitetuista pesinnöistä. Tämä virhe johtuu siitä, että kuoriutumiseen asti säilyneistä pesistä saadaan suhteellisesti enemmän havaintoja kuin aikaisiin tuhoutuneista, koska osa näistä tuhoutuu jo ennen kuin tutkija ne löytää.

Olkoon luonnossa kolme pesää. Niistä yksi tuhoutuu varhain ja jää siksi löytymättä. Kahdesta löydetyistä pesästä toinen tuhoutuu ennen kuoriutumista, mutta toinen säilyy. Havaintoaineiston mukaan pesistä näytti säilyneen 50 %, kun todellisuudessa niistä säilyi vain 33 %. Sama virhe koskee löydettyjen pesien muna- ja poikasmääriä, sillä osa yksittäisten munien ja poikasten tuhoista tapahtuu ennen pesän löytymistä.

Johtopäätös: jos tuhoutuneiden ja siksi näkemättä jääneiden pesien, munien tai poikasten aiheuttamaa virhettä ei laskelmissa korjata, päädytään liian korkeaan kuoriutumisen tai lentopoikasprosenttiin.

Otantavirhe voidaan korjata seuraavasti (ks. MAYFIELD 1961 ja HILDÉN 1967, joka suomalaisista on ensimmäisenä ottanut virhelähteen huomioon). Pesätappioita tutkittaessa lasketaan kustakin pesästä tarkkailuaika, jonka pesä on ollut tarkkailtavana löytymisestä kuoriutumiseen tai tuhoutumiseen. Tuhoutumishetkeksi merkitään kahden viimeisen tarkkailukäynnin puoliväli. Kaikkien pesien tarkkailuajat lasketaan yhteen. Jos pesistä tuhoutuu 10 ja tarkkailu-aikojen summa aineistossa on 100 pesävuorokautta, pesien *tuhoutumiskerroin* päivää kohti on 10/100 eli 0.10 ja *säilymiskerroin* vastaavasti 0.90. Jos pesätuhot tapahtuvat yhtä todennäköisesti haudonnan eri vaiheissa (näin ei välttämättä ole asia), päivä päivältä hupenevat pesät muodostavat suppenevan geometrisen sarjan, jonka perättäisten jäsenten suhde on päivittäinen säilymiskerroin, esimerkiksiämme 0.90. Näin ollen, jos lajin haudonta-aika on esim. 13 vrk., haudonnan päätyttyä pesistä on jäljellä 0.90¹³ eli 0.25. Jos pesiä säilyi kuoriutumiseen asti N kappaletta, haudonnan alkaessa niitä oli $N/0.25$ eli $4N$.

Samalla periaatteella tulisi korjata yksittäisten munien ja poikasten häviämisen aiheuttama virhe aineistossa käyttämällä niille lasketuja päivittäisiä säilymiskertoimia. Jos sadan tarkkailupäivän aikana häviää yksi muna (munien *kuolevuus* on 0.01), päivittäinen säilymiskerroin on 0.99 ja haudonnan päätyttyä *säilyneiden pesien munituista* munista on jäljellä 0.99¹³ eli 0.88. Jos pesistä säilyi täysin tuhoutumatta 0.25 (ks. ed. kappale), on *kaikista munituista* munista jäljellä kuoriutumisajankohdalla 0.25×0.88 eli vain 0.21. Kertomalla tämä ja poikasvaiheen vastaava luku saadaan selville niiden munien osuus, mitkä tuottivat lentopoikasia.

Mycös uusintapesät ja toiset pesät voivat aiheuttaa virhettä, jos syntyvyys lasketaan pesissä nähdyn keskimääräisen muna- tai poikasluvun mukaan. Uusintapesällä tarkoitetaan tuhoutuneen tilalle, toisella pesällä onnistuneen pesinnän jälkeen munittua pesyettä.

Oletetaan suuri loppipopulaatio, mistä asian havainnollistamiseksi tarkastellaan seuraavassa vain kahden parin pesintää. Molempien parien ensimmäiset, 3-munaiset pesät tuhoutuvat, mutta lokit munivat 2-munaiset uusintapesyeet, joista kummastakin kuoriutuu 2 eli yhteensä 4 poikasta. Suuressa yhdyskunnassa (sama koskee monilähteistä aineistoja kuten valtakunnallista pesäkortistoa) jää huomaamatta, että osa pesistä on samojen parien uusintoja. Kuoriutumisprosentiksi saadaan munista ($N = 10$) laskien 40, mitä käyttämällä syntyvyudeksi lasketaan 40 % keskimääräisestä munaluvusta (2.5 munaa) eli 1.0 poikasta pesää ja paria kohti. Todellisuudessa poikasia kuoriutui 2.0 pa-

ria kohti. Esimerkki on kärjistetty, sillä luonnossa eivät kaikki ensipesät tuhoudu. Jos säilyviä ensipesiä on puolet, ja niistä kustakin kuoriutuu 3 poikasta, tulee esimerkiksi kuoriutumisprosentiksi 62.5 ja arvioiduksi poikasmääräksi sen perusteella 1.67 paria kohti. Todellisuudessa poikasia kuoriutuu tällöin 2.5/pari.

Toisen pesyeen vaikutus laskelmiin on samansuuntainen, mikäli virhettä ei korjata. Oletetaan vuorostaan mustarastaspopulaatio, mistä tarkastellaan jälleen vain kahden parin pesimistä. Kummankin parin ensimmäiset, 5-munaiset pesät tuottavat yhteensä 8 kuoriutunutta poikasta. Parit pesivät lajille ominaiseen tapaan toistamiseen ja munivat 3-munaiset pesyeet, joista kuoriutuu yhteensä 4 poikasta. Jää havaitsematta, että osa pesistä on samojen parien toisia pesyeitä. Kuoriutumisprosentti kaikista munista ($N = 16$) laskien on 75, keskimääräinen munaluku 4.0 ja näiden tietojen perusteella laskettu syntyvyys olisi 3.0/pari. Todellisuudessa kuoriutuihin 6.0 poikasta/pari.

Johtopäätös: jos uusintapesiä tai toisia pesiä sisältyy aineistoon, syntyvyys arvioidaan munaluvun ja kuoriutumisprosentin avulla laskien liian alhaiseksi.

Syntyvyyden laskemisesta

Useissa populaatiotutkimuksissa pystytään keräämään riittävän suuri pesäaineisto kuoriutumis- tai muun prosentin laskemiseksi MAYFIELDIN (1961) esittämällä tavalla. Sen sijaan uusintapesien ja toisten pesien toteaminen edellyttää joko emojen yksilöllistä merkitsemistä ja niiden toimien seuranta tai kyseisten pesien tunnistamista muninnan ajankohdan avulla. Pyrkimyksenä on selvittää, montako paria tai naarasta tutkimusalueella pesii. Maamme etelärannikon talitiaisilla (O. Hildén, henkilökoht. ilm.) 20.5. mennessä munitut pesät ovat yleensä ensipesiä, 21.5.—15.6. munitut yleensä uusintoja ja sen jälkeen munitut toisia pesiä. Ensipesien luku vastaa parimäärää, jolla koko kesän poikastuotto jaetaan keskiarvon laskemiseksi. Lajeilla, jotka pesivät samana vuonna vain kerran, onnistuipa pesintä tai ei, kuoriutuneiden poikasten määrä aloitettua pesintää kohti on samalla syntyvyys paria kohti vuodessa, ellei polygamiaa esiinny.

Uusintapesien ja toisten pesien aiheuttamien virheiden poistamiseksi tutkijalla on suurempikin tie kuoriutuvuuden tai lentopoikastuoton laskemiseen: poikasmäärän vertaaminen populaation kokoon eli jakaminen parien tai naaraiden luvulla. Populaation koko voidaan usein arvioida sopivilla menetelmillä, vaikka linnut eivät olisikaan yksilöllisesti merkittyjä. Emojen

ja poikasten yhteismäärät ovat avainlukuja, eikä aina ole tarpeen tietää, ovatko poikaset lähtöisin ensi-, uusinta- vai toisista pesistä.

Syntyvyyslukujen käytöstä

Mainitsin edellä, että lintujen muna- ja poikasmäärät olisi hyvä nähdä laajemman kokonaisuuden osana. Mikä on tämä kokonaisuus? Vastaus sisältyy käsitteeseen *elinkiertojen evoluutio*. Tällä ymmärretään kullekin lajille ominaista tapaa syntyä, elää, lisääntyä ja kuolla ympäristön ja lajin omien kykyjen sanelemissa ehdoilla. Nämä ohjaavat sopeutumista, aikaisempaa ja joka hetki tapahtuvaa, siten että jonkin ominaisuuden muutoksella on oma hintansa muiden elinkierron vaiheiden kannalta. Esim. munamäärän lisääminen tai vähentäminen voi vaikuttaa pesintäkauden pituuteen, emojen kuntoon ja kuolevuuteen, kykyyn sulkia, kerätä muuttomatkaan tarvittavat rasva-avarastot jne. Linnuilla muna- ja poikasvaihe on vain yksi osa elinkiertoa. Voimme tietysti tutkia tämän tärkeän ja luonnonvalinnalle herkin vaiheen sopeutuneisuutta, mutta muna-, pesä- ja poikasluvut olisi hyvä nähdä koko elinkierron yhtenä osana.

Populaatio koostuu eri-ikäisistä yksilöistä, joista osa lisääntyy. Syntyvyyden ja eri-ikäisille yksilöille ominaisten kuolevuuksien yhdistelmästä riippuu, mihin suuntaan populaation koko muuttuu. Mainitsin yhdistelmässä on mukana kaksi olennaisesti erilaista ryhmää. Ensinnäkin nuoret (munat tai poikaset), joiden määrää kuolevuus alkaa heti vähentää. Nuoruuskehityksen kullekin vaiheelle ominainen kuolevuus karsii jälkeläisiä, niin että vain osa elää sukukypsyyteen asti. Toisaalta lisääntymisikäisten eli täysikasvuisten joukko vähenee sille ominaisen kuolevuuden johdosta. Tasapainoisessa populaatiossa uusien, ensi kertaa pesivien määrä korvaa aikuiskuolevuuden aiheuttaman vähentämisen.

Suomenkielessä ei ole sanaa, joka tarkoittaisi syntyneiden yksilöiden *elävyyttä*¹ ja astumista aikanaan lisääntyvien aikuisten joukkoon täydentämään aikuiskuolevuuden aiheuttaman poistuman. Kyseistä tapahtumaa voitaisiin kutsua sanalla (populaation) *täydentyminen*, joka

vastaisi englanninkielistä *recruitment*-termiä. Se tarkoittaa siis kaikkia niitä tapahtumia, joiden kautta uusia yksilöitä siirtyy pesivään populaatioon. Lyhyesti sanottuna se on eri ikäluokille ominaisten syntyvyyksien ja kuolevuuksien yhdistelmä.

Edellä sanotun havainnollistamiseksi ajatellaan lintupopulaatiota, josta on saatu selville seuraavat tunnusluvut:

— munamäärä/pari/v	10
— munien kuoriutumistodennäköisyys	0.5
— poikasten elossaäilymistodennäköisyys eli elävyyss lentokykyisyyteen asti	0.67
— poikasten elävyyss itsenäistymiseen asti	0.8
— nuorten elävyyss lisääntymisikään asti	0.5
— lisääntymään ryhtyvien elävyyss/v=0.5 ja siten jäljellä oleva elinaika vuosina ²	1.5

Kun pesimään ryhtyvät elävät keskimäärin 1.5 v, pari ehtii muna keskimäärin 1.5×10 eli 15 muna, joista myöhemmin kunkin kehitysvaiheen läpi säilyy elossa tunnuslukujen osoittama määrä. Kertomalla kaikki esitetyt tunnusluvut saadaan tuloksi 2, toisin sanoen juuri se lisääntymisikään säilyvä jälkeläismäärä, mikä tarvitaan tasapainoisessa kannassa yhden parin jälkeläistuotoksi.

Mitä lyhyemmille ajanjaksoille tunnusluvut pystytään selvittämään, sitä helpompi on tutkia tunnuslukuihin vaikuttavia syitä sekä ymmärtää populaatiokoon muutoksia ja lajin sopeutuneisuutta elinkiertoonsa eri vaiheisiin.

Edellinen esimerkki tunnuslukuineen oli yksinkertaistettu mm. siten, että lisääntymisikänsäavuttaneiden, mutta pesimättömien yksilöiden määrää ei otettu huomioon. Pesimättömyys vähentää populaatiossa syntyvyyttä, mutta pesimättömät kuolevat aikanaan kuten pesivätkin. Maastotutkimuksissa pesimättömien lintujen osuus on vaikeimmin selvitettäviä tunnuslukuja, mutta se tulisi pyrkiä ottamaan huomioon (ks. esim. v. HAARTMAN 1950, s. 46).

Kiitokset. Kiitän FL Esa Lehikoista ja FL Torsten Stjernbergiä ensimmäisen käsikirjoituksen lukemisesta sekä dos. Olavi Hildeniä monista kielellisistä ja ajatuksellisista parannusehdotuksista.

Kirjallisuus

- v. HAARTMAN, L. 1950: Der Trauerfliegensch-napper. II. Populationsprobleme. — Acta Zool. Fennica 67:1—60.
- HILDÉN, O. 1967: Lapin pesimälinnusto tutkimuskohteena. — Luonnon Tutkija 71: 152—162.
- MAYFIELD, H. 1961: Nesting success calculated from exposure. — Wilson Bull. 73: 255—261.

¹Käytän uudissanaa *elävyyss* kuolevuuden vastakohtana ja korvaamaan tähän asti käytetyt epämurkavat sanonnat kuten elossa säilyvyys, elossa pysyminen jne. Elävyyss vastaa englanninkielen termiä *survival rate*.

²Yleisesti ottaen jäljellä oleva elinaika = $1/(1-S)$ —0.5, missä S = elävyyss, $1-S$ = kuolevuus (M).