

Ilmastonmuutos ja vesilinnut – vaikutuksia yksilötasolta lajien välisiin suhteisiin

Hannu Pöysä



Photo Veli-Matti Väänänen.

Ilmastonmuutoksen vaikutuksista vesilintuihin tiedetään vielä varsin vähän. Tutkimus on kuitenkin paljastanut, että erityisesti aikaisin saapuvat lajit kykenevät pesintäänsä aikaistamalla reagoimaan ilmaston lämpenemisestä aiheutuneeseen keväiden aikaistumiseen. Telkkä on tässä suhteessa parhaiten tutkittu laji. Sen saapuminen pesimäjärville ja muninnan alku ovat aikaistuneet, eikä pesintämenestyksessä ole havaittu muutosta suuntaan tai toiseen.

Monien Suomen sisävesillä pesivien vesilintujen kannat ovat taantuneet 1990-luvulta alkaen (Piha ym. 2023). Taantumisen syiksi on esitetty vesien liiallisesta rehevöitymisestä aiheutuneita muutoksia vesiekosysteemeissä, kuten vesien umpeenkasvua, vesilintujen ravintovaroihin vaikuttavaa veden laadun heikkenemistä ja särkikalojen runsastumisesta aiheutunutta ravintokilpailun voimistumista (Tiainen ym. 2016, Lehikoinen ym. 2019). Rehevöitymisen ohella myös vieraspetojen minkin (*Neovison vison*) ja supikoiran (*Nyctereu-*

tes procyonoides) vesilintujen pesiin ja hautoviin naaraisiin kohdistamaa voimistunutta saalistusta pidetään merkittävänä syynä vesilintukantojen taantumiselle (Tiainen ym. 2016, Lehikoinen ym. 2019). Näihin kahteen päätekiijään, rehevöityminen ja vieraspedot, on kiinnitetty runsaasti huomiota niin taantumien syitä selvittäneissä tutkimuksissa (esim. Pöysä ym. 2013, Lehikoinen ym. 2016, Nummi ym. 2019, Pöysä & Linkola 2021, Holopainen ym. 2021) kuin tutkimustuloksia ja käytännön toimenpide-ehdotuksia käsittelevissä

yleistajuisissa kirjoituksissa (esim. Sammalkorpi ym. 2014, 2017, Pöysä ym. 2016a, Auvinen ym. 2023, Härkönen ym. 2023).

Sitä vastoin vähemmälle huomiolle on jäänyt kolmas ihmistoiminnasta aiheutuva uhkatekijä eli ilmastonmuutos ja sen mahdolliset vaikutukset vesilintuihin vuosikierron eri vaiheissa. Ilmastonmuutos on globaali ilmiö, ja siksi sen vaikutuksia lajien kantoihin on vaikeampi tutkia ja ylipäätään mieltää verrattuna esimerkiksi rehevöitymisen ja vieraspetojen vaikutuksiin, jotka usein ilmenevät paikallisesti. Ilmastonmuutoksen on kuitenkin todettu vaikuttaneen moniin vesiekosysteemin prosesseihin, vesien eliöyhteisöihin ja yksittäisiin lajeihin eri puolilla maailmaa (Peeters ym. 2007, Heino ym. 2009, Woolway ym. 2020, Shuvo ym. 2021), eikä sen roolia voida sulkea pois vesilintukantojen taantumiseen vaikuttavista tekijöistä puhuttaessa. Lisäksi ilmaston lämpeneminen todennäköisesti voimistaa rehevöitymisen haitallisia vaikutuksia vesiekosysteemeissä (Moss ym. 2011). Rehevöitymisen ohella vesien tummuminen (*brownification*) on toinen laajempi veden laatua heikentävä ilmiö, jota esiintyy kaiken tyyppisillä vesillä läpi pohjoisen pallonpuoliskon (Kritzberg ym. 2020, Blanchet ym. 2022). Vesien tummumisen on havaittu vaikuttavan vesiselkärangattomien määrään ja näin ollen vesilintujen ravintovaroihin (Arzel ym. 2020). Ilmastonmuutos lisää sadantaa ja valumavesien määrää, joten sen oletetaan voimistavan myös vesien tummumisprosessia (de Wit ym. 2016).

Ilmastonmuutoksen vaikutuksista vesilintuihin Euroopassa on julkaistu yhteenveto kymmenen vuotta sitten (Guillemain ym. 2013). Yhteenvedon keskeinen johtopäätös oli, että yleisesti ottaen ilmastonmuutoksen vaikutuksista vesilintuihin tiedetään varsin vähän. Teemaa on käsitelty lyhyesti riistavesilintujen osalta myös Suomen Riistassa (Pöysä ym. 2016a; ks. myös Oja & Pöysä 2005). Esitän tässä kirjoituksessa lyhyen yhteenvedon ilmastonmuutosta ja vesilintuja käsittelevien tutkimusten tuloksista viimeisen vajaan kymmenen vuoden ajalta keskittyen sisävesillä pesiviin lajeihin ja pesimäkauteen. Valtaosa tutkimuksista on tehty Kaakkois-Suomessa Parikkalassa sijaitsevalla tutkimusalueella, missä on seurattu jäänlähden ajoittumista, vesilintujen pesimäkantoja ja poikastuottoa sekä tutkittu telkän pesimäbiologiaa kolmen vuosikymmenen (1991–2021) ajan (Pöysä 2019, 2022, 2023, Pöysä & Paasivaara 2021). Tär-

keässä asemassa ovat myös Pentti Rungon Maa-ningalla keräämiin, lähes neljäkymmenen vuoden rengastusaineistoihin pohjautuvat tutkimukset telkän pesimäbiologiasta (Clark ym. 2014, Messmer ym. 2021).

Jäänlähtö- ja vesilintuaineistot

Tutkimusmenetelmät ja aineistojen tilastollinen käsittely on kuvattu yksityiskohtaisesti alkuperäisartikkeleissa; seuraavassa esitetään vain lyhyt yhteenveto aineistoista ja niiden keruusta. Jäänlähden eteneminen ja vesilintujen määrät (pistelaskentamenetelmällä toteutettu parilaskenta, Koskimies & Väisänen 1991) kirjattiin ylös kullakin Parikkalan 37 tutkimusjärvellä vuosina 1991–2020 huhti-toukokuussa viikon välein toistettujen (4–6 kierrosta kunakin vuotena) parilaskentojen aikana (Pöysä 1996, 2019). Kunkin kevään ensimmäinen kierros ajoitettiin siten, että osa järvistä oli vielä täysin jään peitossa, osa sulia tai melkein sulia. Jäänlähden vaihe kullakin järvellä ja kullakin kierroksella piirrettiin maastokarttaan ja määritettiin myöhemmin seuraavasti (avovesi-indeksi): 0 = järvi täysin jäässä, 1 = rantaviivassa pieniä avovesilaikkuja, keskiosa jäässä, 2 = puolet rantaviivasta sulaa, keskiosa jäässä, 3 = yli puolet rantaviivasta sulaa, keskiosa osittain (< 50 %) sulaa, 4 = rantaviiva täysin sula, keskiosassa jäälauttoja, 5 = järvi täysin sula.

Jäänlähden ajankohdaksi kullakin järvellä arvioitiin kunakin vuotena niiden kahden peräkkäisen kierroksen päivämäärien keskiarvo, joiden avovesi-indeksit olivat 4 ja 5; mikäli järvi oli täysin sula (avovesi-indeksi 5) jo ensimmäisellä kierroksella, jäänlähden ajankohdaksi arvioitiin ensimmäisen kierroksen päivämäärä miinus 3.5 vuorokautta (perättäisten kierrosten keskimääräinen aikaero päivissä mitattuna). Alueen yleisenä jäänlähtöpäivämääränä kunakin vuotena käytettiin järvikohdtaisten jäänlähtöpäivämäärien keskiarvoa.

Vesilintujen parimäärien arvioinnissa käytettiin kultakin vuodelta neljän perättäisen laskentakierroksen aineistoja (ks. tarkemmin Pöysä 2019, 2022). Kunkin lajin parimäärä kullakin järvellä ja laskentakierroksella arvioitiin lajikohtaisten paritulkintakriteerien perusteella (Koskimies & Väisänen 1991). Kolmen ensimmäisen kierroksen päivämääriä ja kierroskohtaisia parimääriä (järvikohdtaisten parimäärien summa) hyväksi käyttäen kullekin lajille arvioitiin suhteellinen saapu-



Sinisorsa ja telkkä ovat aikaisia pesijöitä ja sopeutuneet hyvin ilmastonmuutoksesta johtuvaan kevään aikaistumiseen. (Kuva Veli-Matti Väänänen.)

Mallard and common goldeneye are early nesting species and adapted well to climate change-driven advancement of spring. (Photo Veli-Matti Väänänen.)

misajankohta (ks. tarkemmin Pöysä 2019). Kunkin vuoden lopullinen parimäärä (pesimäkanta) arvioitiin kahden peräkkäisen laskentakierroksen keskiarvona seuraavasti. Toinen näistä kierroksista oli kunakin vuotena (ja kullakin lajilla) se kierros, jolloin kaikki järvet olivat sulia. Toiseksi kierrokseksi valittiin lajikohtaisesti joko tätä edeltävä tai seuraava kierros riippuen siitä, kumman parimääräarvio oli kyseisellä lajilla korkeampi (korkeampi parimääräarvio otettiin mukaan keskiarvoa laskettaessa; ks. tarkemmin Pöysä 2019). Näin saatuja lopullisia järvi- ja lajikohtaisia parimääriä käytettiin myös lajien habitaattilokeroiden päällekkäisyyksien ja yhdessä esiintymisen mittaamisessa (ks. tarkemmin Pöysä 2023). Lajikohtaisen lisääntymistuloksen arvioimiseksi kullakin järvelä tehtiin kunakin vuotena kolme poikuelaskentaa (laskennoissa havaittujen poikueiden lukumäärä/3; ks. tarkemmin Pöysä 2019, Pöysä & Paasivaara 2021).

Vesilintujen saapuminen noudattaa jäänlähdon aikataulua

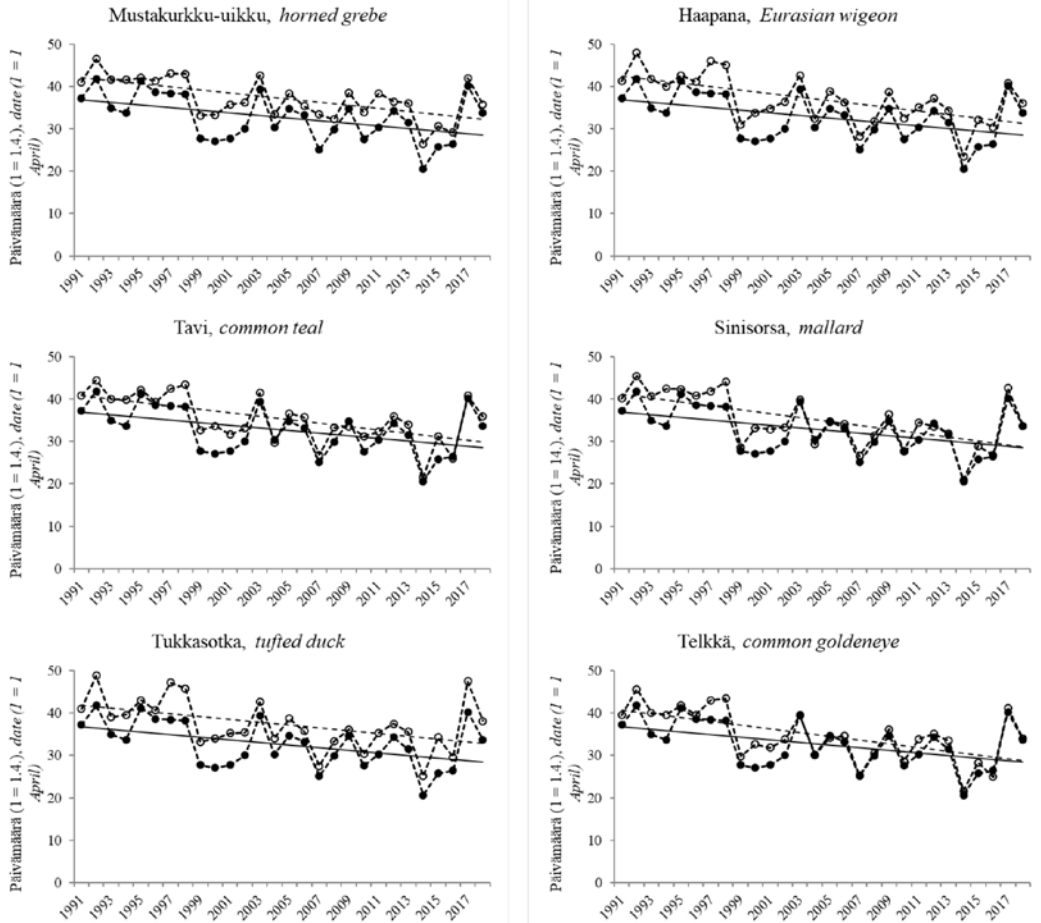
Jäänlähdon aikaistuminen on yksi näkyvimmistä ilmastonmuutoksen ja keväiden lämpenemisen seurauksista pohjoisella pallonpuoliskolla (Korhonen 1996, Patterson & Swindles 2015, Sharma ym. 2016, Hewitt ym. 2018, Lopez ym. 2019). Parikkalan tutkimusjärvellä jäänlähtö on aikaistunut vajaan kymmenen vuorokautta viimeisen kolmenkymmenen vuoden (1991–2020) aikana (Pöysä 2022). Vuosien välinen vaihtelu on kuitenkin ollut suurta aivan viime aikoihin saakka; esimerkiksi

2014 järvet vapautuivat jääpeitteestä jo 21.4. mennessä – 2017 vasta 10.5. (kuva 1). Huhtikuun keskilämpötila selittää hyvin jäänlähdon ajoittumista Parikkalan tutkimusjärvellä (Pöysä 2022) ja eteläisen Suomen järvillä yleisemminkin (Korhonen 1996).

Jäänlähdon ja veden lämpenemisen aikaistuminen vaikuttavat oleellisesti vesiekosysteemeissä tapahtuviin fysiokemiallisiin ja biologisiin ilmiöihin, kuten vesirungon täyskierron ajoittumiseen ja perustuotannon käynnistymiseen (Winder & Schindler 2004, Peeters ym. 2007, Shuvo ym. 2021, Woolway ym. 2020). Nämä muutokset heijastuvat ravintoketjun kautta myös vesilintuihin. Jäänlähtö vaikuttaa vesilintuihin myös suoraan. Kevätsulat ja avovesialueet määräävät ruokailualueiden esiintymisen ja laajuuden sekä ravinnon saatavuuden.

Se, kuinka voimakkaasti jäänlähtö vaikuttaa eri lajien saapumisaikatauluun, voi periaatteessa riippua lajin pesintäaikataulusta eli siitä, onko laji aikainen vai myöhäinen pesijä. Tätä on tutkittu Parikkalan aineistoilla (Pöysä 2019). Tutkimuksessa mukana olleista lajeista sinisorsa *Anas platyrhynchos*, telkkä *Bucephala clangula* ja tavi *Anas crecca* edustavat aikaisin pesiviä lajeja, haapana *Mareca penelope*, tukkasotka *Aythya fuligula* ja mustakurkku-uikku *Podiceps auritus* myöhään pesiviä lajeja.

Kaikkien lajien saapuminen Parikkalan tutkimusjärvelle on aikaistunut jaksolla 1991–2018 jäänlähdon aikaistumisen myötä. Saapumisaikataulu vaihtelee voimakkaasti myös vuosien välillä noudattaen kaikilla lajeilla yllättävän hyvin jäänlähdon vaihtelua (kuva 1).



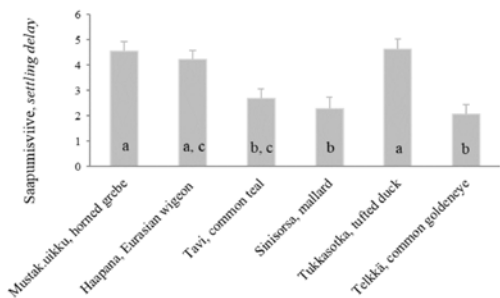
Kuva 1. Vuotuinen jäänlähtöpäivämäärä (mustat ympyrät) ja kuuden vesilintulajin suhteellinen saapumispäivämäärä (avoimet ympyrät) Parikkalan tutkimusjärvillä vuosina 1991–2018. Regressiosuorat kuvaavat tilastollisesti merkitseviä trendejä (lajikohtaiset regressiot katkovivalla, jäänlähtö yhtenäisellä viivalla). Jäänlähtöpäivämäärät on annettu kussakin lajikuvassa, jotta vertailu sen ja lajikohtaisen saapumispäivämäärän välillä olisi helpompaa (piirretty Pöysä 2019 kuvan 1 pohjalta; ks. tarkemmin alkuperäinen artikkeli).

Fig. 1. Annual ice-out date (solid circles) and population settling phenology (open circles; PSP in Pöysä 2019) for six waterbird species at the study lakes in Parikkala, southeastern Finland, in 1991–2018. Regression lines show statistically significant trends (dashed lines are for species-specific regressions and solid line is ice-out regression). Ice-out date is given for each species to facilitate comparisons with population settling phenology (redrawn from Fig. 1 in Pöysä 2019; see the original article for details and test statistics).

Ainoastaan mustakurkku-uikulla saapuminen on viivästynyt suhteessa jäänlähtöön sitä enemmän, mitä aikaisempi jäänlähtö on (Pöysä 2019). Tukkasotka on tässä suhteessa mielenkiintoinen laji. Se saapuu pesimäjärville yllättävän aikaisin myös varhaisina keväänä ollakseen erityisen myöhäinen pesijä.

Vaikka lajien saapuminen pesintäaikataulusta riippumatta noudattaa jäänlähdon vaihtelua, lajit

kuitenkin poikkeavat toisistaan saapumisajan suhteen. Aikaisin pesivät lajit myös saapuvat aikaisin suhteessa jäänlähtöön, myöhään pesivät myöhemmin (kuva 2). Käytännön sovellusten kannalta tulokset alleviivaavat sitä, että parilaskentojen ajoittamisessa on tärkeää ottaa huomioon jäänlähdon ajoittuminen ja siinä esiintyvä vuosien välinen vaihtelu (ks. myös jäljempänä).



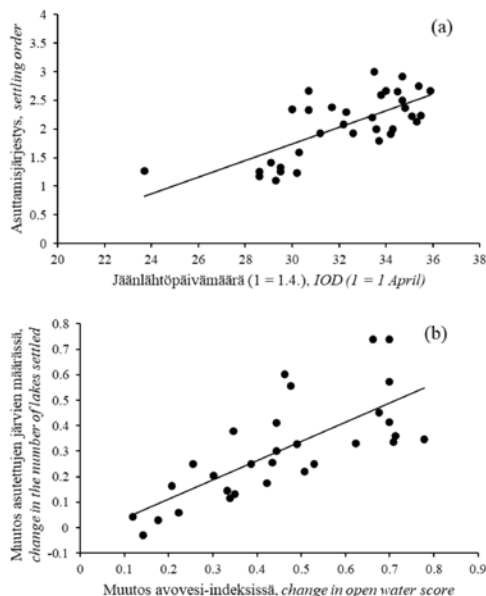
Kuva 2. Kuuden vesilintulajin keskimääräinen (+ SE; 1991–2018) saapumisviive suhteessa jäänlähtöpäivämäärään Parikkalan tutkimusjärvillä. Mitä suurempi saapumisviiveen arvo on, sitä myöhemmin laji saapuu suhteessa jäänlähtöön. Lajit, joita ei ole merkitty samalla kirjaimella (a, b tai c), poikkeavat toisistaan tilastollisesti merkitsevästi saapumisviiveen suhteen (piirretty Pöytä 2019 kuvan 2 pohjalta; ks. tarkemmin alkuperäinen artikkeli).

Fig. 2. Mean (+ SE; 1991–2018) population settling delay (PSPA in Pöytä 2019) for six waterbird species at the study lakes in Parikkala, southeastern Finland. Larger values of settling delay indicate a larger difference between the timing of pair settlement and ice-out date. Species that are not labelled with a similar letter (a, b or c) differ significantly in terms of settling delay (redrawn from Fig. 2 in Pöytä 2019; see the original article for details and test statistics).

Hienosäätöä telkällä: yksittäiset järvet asutetaan sitä mukaa kun jäät lähtevät

Järvet eivät vapaudu jääpeitteestä yhtäaikaaisesti edes saman valuma-alueen sisällä. Esimerkiksi Parikkalan tutkimusalueella järviokohtaisten keskimääräisten jäänlähtöpäivämäärien ääripäät olivat 26.4. ja 6.5. jaksolla 1991–2020 (Pöytä 2022). Ilmastonmuutos on tuonut tähän kuvioon lisää vivahteita vaikuttamalla kahteen ilmiöön: jäänlähdon yleisen aikaistumisen lisäksi se näyttää lisäävän saman kevään aikana esiintyvää järvien välistä vaihtelua jäänlähdon aikataulussa (Pöytä 2022).

Jäänlähdon eriaikaisuus järvien välillä ja jäänlähdon eteneminen kevään aikana vaikuttavat telkällä siihen, kuinka järviä kevään mittaan asutetaan (Pöytä 2022). Telkkäparit asuttavat tietyn järven keskimäärin sitä aikaisemmin, mitä aikaisemmin järvi keskimäärin vapautuu jääpeitteestä (kuva 3a). Lisäksi telkkäparit levittäytyvät alueen järville kevään aikana sitä nopeammin, mitä nopeammin jäänlähtö järvillä etenee (kuva 3b).

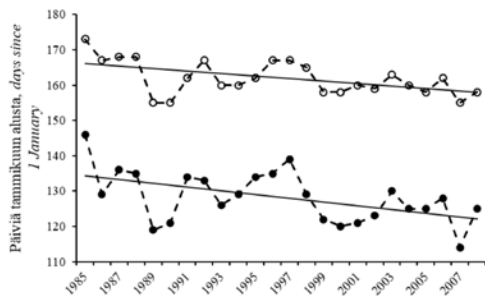


Kuva 3. Järven keskimääräinen asuttamisjärjestys telkkäparien toimesta suhteessa järven keskimääräiseen jäänlähtöpäivämäärään (a) ja asutettujen järvien lukumäärän muutos 1. ja 2. laskentakierroksen välillä suhteessa avoveden määrän lisääntymiseen kyseisten laskentakierrosten välillä (b). Osakuvan (a) järviokohtaiset keskiarvot pohjautuvat vuosien 1991–2020 arvoihin (järven asuttamisjärjestys voi olla 1, 2, 3 tai 4; neljä laskentakierrosta kunakin vuonna). Regressiosuorat kuvaavat tilastollisesti merkitseviä yhteyksiä (piirretty Pöytä 2022 kuvan 4 pohjalta; ks. tarkemmin alkuperäinen artikkeli).

Fig. 3. Lake-specific mean settling order by common goldeneyes in relation lake-specific mean ice-out date (IOD) (a) and annual rate of increase in the number of lakes settled from the 1st to the 2nd survey in relation to the rate of ice melting between the corresponding surveys (b). Note that the means in (a) are based on the annual (1991–2020) values. Regression lines show statistically significant associations (redrawn from Fig. 4 in Pöytä 2022; see the original article for details and test statistics).

Telkkä siis kykenee melkoiseen hienosäätöön reagoissaan elinympäristön tarjolla olossa (jäystä vapautuneen avoveden määrä) esiintyvään pitkän (vuosien välillä) ja lyhyen (kevään kuluessa) aikavälin vaihteluun.

Tälläkin tuloksella on käytännön merkitystä parilaskentojen ajoittamiseen liittyen. Mikäli laskenta-alueen järvet poikkeavat suuresti toisistaan jäänlähdon ajankohdan suhteen, on syytä varmistaa, että alueen kaikki järvet ovat vapautuneet



Kuva 4. Vuotuinen Maaninkajärven jäänlähtöpäivämäärä (avoimet ympyrät) ja telkkäpoikueiden keskimääräinen kuoriutumispäivämäärä (mustat ympyrät) Maaningalla vuosina 1985–2008. Keskimääräinen kuoriutumispäivämäärä noudattaa tilastollisesti merkitsevästi jäänlähtöpäivämäärää. Regressiosuorat kuvaavat tilastollisesti merkitseviä treندهjä vuoden suhteen (piirretty Clark ym. 2014 kuvan 1 pohjalta; ks. tarkemmin alkuperäinen artikkeli).

Fig. 4. Annual estimates of ice-out (open circles) and mean hatch (closed circles) dates in Maaninka, central Finland, 1985–2008. Day 150 is 30 May (151 in leap years). Mean hatch date was positively related to annual ice-out date. Regression lines show statistically significant trends across years (redrawn from Fig. 1 in Clark et al. 2014; see the original article for details and test statistics).

jääpeitteestä ennen kuin laskenta tehdään. Parilaskennan liian aikainen ajankohta jäästä aikaisin vapautuneella kohteella voi tuottaa liian suuren parimääräarvion kyseisellä kohteella. Tämä siis koskee telkkää, mutta vastaava parilaskennan ajoittamiseen liittyvä haaste voi koskea myös muita aikaisin saapuvia lajeja.

Kyky aikaistaa pesintää kevään lämmitessä riippuu lajin pesintäaikataulusta

Kaiken kaikkiaan vesilintujen saapumisaikataulu näyttää pesintäaikataulusta riippumatta mukautuvan varsin hyvin kevään lämpenemiseen ja jäänlähdon aikaistumiseen. Pesinnän aloitusajankohta ei kuitenkaan välttämättä joustaa samalla tavoin vaan riippuu lajin yleisestä pesintäaikataulusta. Tutkimme tätä vertaamalla viiden pesintäaikataulultaan erilaisen sorsalajin muninnan aloitusajankohtaa suhteessa kevään lämpötilaan (Messmer ym. 2021). Tutkituista lajeista sinisorsa ja telkkä edustivat jälleen aikaisin pesiviä lajeja, pikkulapasotka *Aythya affinis* ja kyhmypilkkasiipi *Melanit-*

ta fusca deglandi myöhään pesiviä lajeja. Viides tutkimuslaji, harmaasorsa *Mareca strepera* asetttuu pesintäaikataulultaan näiden väliin. Telkkäaineistot olivat peräisin Suomesta (Maaninka), muiden lajien aineistot Kanadasta.

Lajitason (populaatiotas) tarkastelussa sinisorsalla, telkällä ja harmaasorsalla muninnan aloitus vaihteli vuodesta toiseen kevään lämpötilan mukaisesti, mutta myöhään pesivillä pikkulapasotkalla ja kyhmypilkkasiivellä muninnan aloitus ei reagoinut lämpötilan vaihteluun (Messmer ym. 2021). Vastaava joustavuus pesinnän ajoittumisessa suhteessa jäänlähdon ajoittumiseen on havaittu aiemmin Maaningan telkällä (kuva 4; Clark ym. 2014).

Telkkä siis edustaa lajeja, joilla niin saapuminen pesimäjärville kuin pesinnän aloituskin joustavat kevään lämpötilan ja jäänlähdon aikataulun mukaan. Käytännössä telkkänaaraat aloittavat pesinnän pian muutolta saapumisen jälkeen (H. Pöysä, julkaisematon). Pikkulapasotka on ekologisesti varsin samankaltainen laji kuin tukkasotka; lajeja voidaan pitää ekologisina vastinlajeina Euroopan ja Pohjois-Amerikan välillä (Pöysä ym. 2016b). Tukkasotkan pesinnän ajoittumisessa esiintyvää vaihtelua suhteessa kevään lämpötilaan ei tietävästi ole tutkittu Suomessa sisävesillä (meren saaristo-olosuhteiden osalta ks. Hildén 1964, Väisänen 1974). On mahdollista, että pikkulapasotkan tavoitin pesinnän aloitus ei joustaa kevään lämpötilan mukaan myöskään tukkasotkalla. Vaikka laji siis saapuu pesimäjärville nykyisin aikaisemmin kuin ennen, pesinnän aloitus on mahdollisesti viivästynyt entisestään suhteessa kevään aikatauluun. Syitä siihen, miksi pesinnän aloitus ei näillä lajeilla joustaa kevään lämpötilan mukaan ei tiedetä. Pikkulapasotkalla syyski on arveltu muun muassa sitä, että useimmista muista sorsalajeista poiketen, muninnan aloitus määräytyisi paikallisesti valon määrän perusteella (fotoperiodismi; Gurney ym. 2011).

Rengastettujen naaraiden avulla pystyimme tutkimaan myös yksilötasolla muninnan aloituksen joustavuutta suhteessa vuosien väliseen kevään lämpötilan vaihteluun (Messmer ym. 2021). Maaningan telkkänaaraista oli käytettävissä mitattavien lajikohtainen aineisto. Telkkänaaraiden välillä on eroja sen suhteen, kuinka muninnan alku mukautuu kevään lämpötilan vuosien väliseen vaihteluun. Joidenkin, erityisesti aikaisin pesivien naaraiden muninnan aloitusajankohta vai-



Tavin lisääntymistulos on Parikkalassa heikentynyt järvillä, jotka vapautuvat jäästä aikaisemmin. (Kuva Veli-Matti Väänänen.)

Breeding success of common teal in Parikkala has decreased at lakes with early ice breakup. (Photo Veli-Matti Väänänen.)

teli vähän vuosien välillä ja poikkesi vuodesta toiseen populaation keskimääräisestä muninnan aloitusajankohdasta.

Aiemmissa Maaningan aineistoihin pohjautuvissa telkkätutkimuksissa on havaittu, että kevään aikaisuudesta tai myöhäisyydestä riippumatta saman pesimäkauden sisällä aikaiset pesinnät tuottavat enemmän jälkeläisiä seuraavaan sukupolveen kuin myöhäiset pesinnät (Milonoff ym. 1998, Clark ym. 2014). Näin ollen muninnan ajoittuminen suhteessa populaation keskiarvoon vaikuttaa yksilön kelpoisuuteen eli kykyyn tuottaa jälkeläisiä seuraavaan sukupolveen.

Vaikuttaako ilmastonmuutos lisääntymistulokseen?

Parikkalassa tutkituista kuudesta lajista (ks. edellä; Pöysä 2019) tukkasotkan, mustakurkku-uikun ja haapanan pesimäkannat Suomessa ovat taantu-

neet siinä määrin, että lajit on luokiteltu uhanalaisiksi (Lehikoinen ym. 2019). Voisiko näiden lajien taantuma liittyä ilmastonmuutokseen? Voisiko esimerkiksi keväiden aikaistumisesta johtuva pesimäkausien aikaistuminen vaikuttaa haitallisesti lisääntymiseen ja sitä kautta kantojen kehitykseen?

Tätä on tutkittu Parikkalan pari- ja poikuelaskenta-aineistojen avulla käyttäen poikuelaskennoissa havaittua poikueiden määrää lisääntymistuloksen mittarina siten, että kunkin vuoden parimäärä on otettu analyysissä huomioon (Pöysä 2019). Myöhään pesivällä mustakurkku-uikulla jäänlähdon aikaistuminen näyttäisi heikentävän lisääntymismenestystä. Muilla lajeilla vastaavaa ei havaittu. Avoimilla paikoilla sijaitsevat mustakurkku-uikun pesät tulevat mahdollisesti helpommin ryöstetyksi erityisesti aikaisina keväinä. Saapumisen viivästyminen suhteessa jäänlähdtöön (aikaero jäänlähdon ja saapumisen välillä) sen sijaan ei vaikuttanut lisääntymismenestykseen mil-



Tukkasotka ja haapana saapuvat pesimäjärville kuta kuinkin samaan aikaan suhteessa jäänlähtöön. Tukkasotka on kuitenkin pesintäaikataulultaan selvästi haapanaa myöhäisempi laji. (Kuva Veli-Matti Väänänen.)

Tufted duck and Eurasian wigeon settle at breeding lakes at about the same time in relation to ice breakup. However, tufted ducks start nesting much later than Eurasian wigeon. (Photo Veli-Matti Väänänen.)

lään tutkituista kuudesta lajista (Pöysä 2019).

Edellä esitetyt tulokset Parikkalasta pohjautuvat aineistoihin, jotka on yhdistetty alueen kailta järviltä eli analysoitu aluetasolla. Yksityiskohtaisempi, järvitasolla tehty analyysi paljasti mielenkiintoisen ilmastonmuutoksen vaikutuksiin liittyvän ilmiön: taviparien esiintyminen painottuu nykyään yhä enemmän järville, jotka vapautuvat jäästä alueen muihin järviin verrattuna myöhemmin ja joilla jäänlähtö ei myöskään ole aikaistunut erityisen paljon (Pöysä & Paasivaara 2021, Pöysä 2022). Samalla tavoin paria kohden laskettu lisääntymistulos on heikentynyt järvillä, jotka vapautuvat jäästä aikaisemmin, mutta kohentunut järvillä, jotka vapautuvat jäästä myöhemmin (Pöysä & Paasivaara 2021). On syytä huomata, että järven kasvillisuuden runsaus (rehevöitymisasteen epäsuora mittari) ei vaikuttanut näihin tavilla havaituihin muutoksiin. Muilla tutkimuksessa mukana olleilla lajeilla (mustakurkku-uikku, haapana, sinisorsa ja tukkasotka) lisääntymistuloksessa ei havaittu vastaavia toisistaan poikkeavia muutoksia järvien jäänlähtöajankohdan suhteen (tarkemmin Pöysä & Paasivaara 2021).

Tämänhetkisen tutkimustiedon valossa näyttää siltä, että aikaisin saapuvat ja pesivät lajit kuten telkkä ja sinisorsa pystyvät reagoimaan kevaiden aikaistumiseen siten, että lisääntymistulos ei kärsi (Arzel ym. 2014, Pöysä 2019). Tulokset perustuvat poikuelaskentoihin, joiden perusteella ei pystytä erottamaan pesintävaiheen (pesäpoikastuotto) ja varhaisen poikuevaiheen tappioita. Parikkalan telkkäaineisto kuitenkin osoittaa pesäpoikastuoton

osalta samaa: pesästä lähteneiden poikasten määrällä mitattuna lisääntymistulos ei ole muuttunut eikä se myöskään reagoi kevään lämpötilavaihteluun (Halupka ym. 2023). Maailmanlaajuisessa, toistaiseksi kattavimmassa ilmastonmuutoksen vaikutuksia lintujen pesintämenestykseen käsittelevässä tutkimuksessa, jossa oli mukana yhteensä 104 lajia ja 201 eri populaatiota, telkkä lukeutuu lajeihin, joiden lisääntymistulokseen ilmastonmuutos ei ole vaikuttanut (Halupka ym. 2023).

Maaningan telkkärengastusaineistojen avulla on voitu tutkia ilmastonmuutoksen mahdollista vaikutusta myös naarasrekrytittuotantoon eli seuraavaan sukupolveen selviytyvien naaraiden määrään; naarasrekrytittuotanto oletettavasti on keskeinen lajin kannanvaihteluun vaikuttava tekijä. Analyysin päätulos oli, että kevään aikaisuus sinänsä tai pesinnän ajoittuminen suhteessa jäänlähtöön eivät vaikuttaneet tuotettujen rekryyttien määrään (Clark ym. 2014). Kuten edellä jo todettiin, pesinnän ajoittuminen suhteessa populaation keskimääräiseen aloitusajankohtaan kunakin vuonna sen sijaan vaikuttaa keskeisesti tuotettujen naarasrekryyttien määrään.

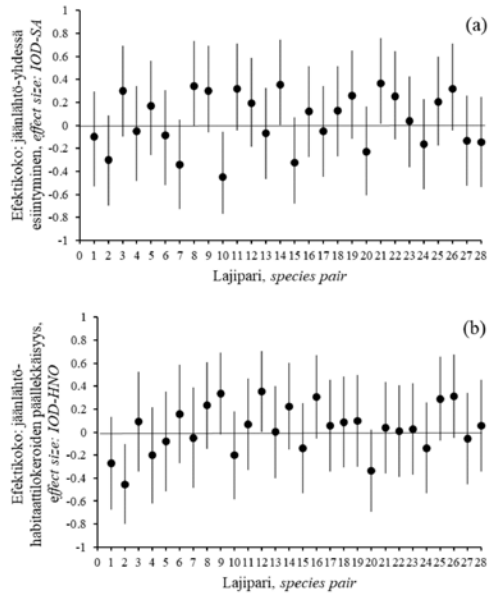
Muutoksia lajien välisissä suhteissa?

Jäänlähden ajankohdassa ja sen aikaistumisessa esiintyvä järvien välinen vaihtelu (Pöysä 2022) on muuttanut kevätmuutolta saapuville vesilinnuille tarjolla olevan elinympäristön (jäästä vapaa avovesi) ajallista ja alueellista esiintymistä Parikkalan tutkimusalueella. Vaikka lajien saapuminen ylei-

sesti ottaen noudattaa jäänlähdon aikataulua, lajit kuitenkin poikkeavat toisistaan saapumisaikataulun suhteen, kuten edellä jo todettiin. Lisäksi joidenkin lajien pesimäjärven valinta on muuttunut suhteessa siihen, mikä on järven keskimääräinen jäänlähdoajankohta, toisten taas ei (Pöytä & Paasivaara 2021). Esimerkiksi taviparien esiintyminen painottuu yhä enemmän järville, jotka vapautuvat jäästä keskimääräistä myöhemmin, kun taas esimerkiksi sinisorsalla ja haapanalla vastaavaa muutosta ei ole tapahtunut (Pöytä & Paasivaara 2021).

Kaiken kaikkiaan muutokset elinympäristön tarjolla olossa ja lajien erilainen reagointi kyseisiin muutoksiin on voinut vaikuttaa lajien välisiin vuorovaikutussuhteisiin. Esimerkkinä vuorovaikutussuhteista käy lajien välinen informaation käyttö elinympäristön valinnassa (Mönkkönen ym. 1990, 1999). Yksinkertaisimmillaan tämä toimii niin, että tietyn lajin yksilöt käyttävät toisen lajin yksilöiden läsnäoloa merkinä elinympäristön kelvollisuudesta pesimäympäristönä ja valitsevat pesäpaikan sen perusteella. Tämän tyyppinen informaation käyttö on sitä helpompaa, mitä samankaltaisempia lajit ovat elinympäristön käytöltään, sillä se lisää mahdollisuuksia erilajisten yksilöiden kohtaamiseen. Mikäli ilmastonmuutos vaikuttaa vuorovaikutuksessa olevien lajien elinympäristönkäyttöön eri tavoin, voi syntyä tilanne, missä informaation vaihto erilajisten yksilöiden välillä vaikeutuu (*informational mismatch*, Parejo 2016).

Aikaisemmissa tutkimuksissa on havaittu, että kevätmuutolta hieman myöhemmin saapuva tavi mahdollisesti käyttää sinisorsaparien läsnäoloa yhtenä kriteerinä pesimäjärven valinnassa; taviparit näyttävät suosivan järviä, joille sinisorsat ovat jo asettuneet (Elmberg ym. 1997). Ilmastonmuutos on sekoittamassa tätä kuviota niin, että jäänlähdon aikaistuu tavi ja sinisorsa esiintyvät yhä harvemmin samoilla järvilla (lajipari 14 kuvassa 5a; Pöytä 2023). Tulos on korrelatiivinen, joten syy-seuraussuhteiden tulkinta on epävarmaa. Esimerkiksi, johtuuko tulos pelkästään lajien erilaisesta, lajityyppillisestä reagoinnista jäänlähdon aikatauluun vai mahdollisesti lajien välisen kilpailun voimistumisesta (ympäristöolosuhteiden muuttuessa tavi on heikompana kilpailijana mahdollisesti joutunut 'vetäytymään' järviltä, joilla sinisorsa edelleen esiintyy runsaana)? Joka tapauksessa tulos merkitsee sitä, että kevään aikaistuu tavi ja sinisorsa ovat yhä enenevässä määrin eriytyneet pesimäjärvien käytön suhteen, mikä heiken-



Kuva 5. Efektikoko ($r \pm 95\%$ luottamusväli) sille, kuinka paljon jäänlähdotpäivämäärä vaikuttaa lajien yhdessä esiintymisen (a) ja habitaattilokeroiden päällekkäisyyden (b) vuosien välisen vaihtelun suuruuteen 28 lajiparilla. Vaakasuora viiva antaa vertailukohdan sille, poikkeako efektikoko nollasta (efektikoko poikkeaa nollasta, jos kyseinen viiva jää $\pm 95\%$ luottamusvälin ulkopuolelle). Efektikoon mittarina on käytetty osittaiskorrelaatiota lineaarisesta mallista, jossa on kontrolloitu eräiden muiden selittävien muuttujien vaikutus (piirretty Pöytä 2023 kuvan 1 pohjalta; ks. tarkemmin alkuperäinen artikkeli). Tutkitut lajit olivat: laulujoutsen (*Cygnus cygnus*), haapana (*Mareca penelope*), tavi (*Anas crecca*), sinisorsa (*Anas platyrhynchos*), tukkasotka (*Aythya fuligula*), telkkä (*Bucephala clangula*), isokoskelo (*Mergus merganser*) ja mustakurku-uikku (*Podiceps auritus*). Kuvassa vaaka-akselilla olevat numerot 1–28 viittaavat yksittäisiin lajipareihin, jotka on muodostettu edellä esitetyn lajijärjestyksen mukaisesti seuraavalla tavalla: lajipari 1 = laulujoutsen–haapana, lajipari 2 = laulujoutsen–tavi, lajipari 3 = laulujoutsen–sinisorsa, ..., lajipari 28 = isokoskelo–mustakurku-uikku.

Fig. 5. Effect sizes ($r \pm 95\%$ confidence intervals) of ice-out date (IOD) on spatial association (SA) (a) and habitat niche overlap (HNO) (b) in 28 different species pairs. Horizontal lines crossing the y axes at 0 give the reference for the 95% confidence intervals, i.e. whether the effect size differs from zero. The effect sizes are partial effect sizes (partial correlations) from general linear models, in which the effect of additional explanatory variables was controlled for (redrawn from Fig. 1 in Pöytä 2023; see the original article for details and test statistics). The study species were: whooper swan (*Cygnus cygnus*), Eurasian wigeon (*Mareca penelope*), common teal (*Anas crecca*), mallard (*Anas platyrhynchos*), tufted duck (*Aythya fuligula*), common goldeneye (*Bucephala clangula*), common goosander (*Mergus merganser*) and horned grebe (*Podiceps auritus*). The species pairs associated with the numerical codes in the figure are formed according to the order of the species given above as follows: species pair 1 = whooper swan–Eurasian wigeon, species pair 2 = whooper swan–common teal, species pair 3 = whooper swan–mallard, ..., species pair 28 = common goosander–horned grebe.

tää mahdollisuuksia lajien väliseen informaation käyttöön.

Useimmissa Parikkalan järvillä tutkituissa lajiparitapauksissa jäänlähdon aikaistuminen ei kuitenkaan ole vaikuttanut lajien yhdessä esiintymiseen tai habitaattikolokeroiden päällekkäisyyteen; tilastollisesti merkitsevä tai lähes merkitsevä vaikutus havaittiin sinisorsan ja tavin lisäksi vain neljässä lajiparissa 56 mahdollisesta (ks. laajemat tulokset Pöysä 2023): haapanan ja tukkasotkan (lajipari 10 kuvassa 5a) yhdessä esiintyminen yleistyi, sinisorsan ja isokoskelon (lajipari 21 kuvassa 5a) harvinaistui jäänlähdon aikaistuksessa; laulujoutsenen ja tavin (lajipari 2 kuvassa 5b) habitaattikolokeroiden päällekkäisyys kasvoi, haapanan ja isokoskelon (lajipari 12 kuvassa 5b) pieni jäänlähdon aikaistuksessa. Suuntauksena kuitenkin oli, että jäänlähdon aikaistuminen ja siinä esiintyvä vaihtelu järvien välillä ovat vaikuttaneet lajien yhdessä esiintymiseen ja habitaattikolokeroiden päällekkäisyyteen suhteessa enemmän niissä lajipareissa, joissa lajit ovat saapumisaikataulultaan samankaltaisempia, ja ylipäätään voimakkaammin aikaisin saapuvilla lajeilla kuin myöhään saapuvilla lajeilla (ks. tarkemmin Pöysä 2023).

Ilmastonmuutoksen mahdollisia muita vaikutuksia pesivään vesilinnustoon

Edellä käsiteltyjen lajien välisten vuorovaikutussuhteiden lisäksi ilmastonmuutos voi heijastua vesilintuihin myös muuttuneiden peto-saalissuhteiden kautta, kuten on havaittu esimerkiksi kahlaajilla (Kubelka ym. 2018). Talvien leudontumisen myötä joidenkin, vesilintujen pesiä ryöstävien nisäkäspetojen kannat voivat runsastua, mikä lisää tai on jo lisännyt saalistuspainetta. Esimerkiksi supikoira on voinut hyötyä leudoista talvista. Laji on tunnustettu merkittäväksi maassa pesivien vesilintujen pesien ryöstäjäksi (Nummi ym. 2019, Holopainen ym. 2021) ja yhdessä toisen vieraspedon (minkki) kanssa sillä on todettu yhteys myös vesilintujen pesimäkantojen viimeaikaiseen taantumiaan (Pöysä ym. 2023).

Ilmastonmuutoksen on havaittu vaikuttaneen myös lajien levinneisyyteen (Parmesan & Yohe 2003, La Sorte & Jetz 2012). Yleisesti oletetaan, että eteläiset lajit, jotka ovat sopeutuneet nimenomaan lämpimiin olosuhteisiin, hyötyvät ilmaston lämpenemisestä ja pystyvät laajentamaan levinneisyyttään pohjoisemmaksi (Huntley ym. 2006,

2007, Reif 2013). Vesilintujen kohdalla tämä ei näytä pitävän paikkaansa ainakaan Suomessa, sillä täällä ovat viime aikoina taantuneet monet päällevinneisyydeltään eteläiset lajit, kuten uikut, lapasorsa, heinätavi, punasotka ja nokikana (Piha ym. 2023; ks. myös Elmberg ym. 2020). Suomeen ei myöskään ole odotettavissa merkittävässä määrin uusia eteläisiä lajeja, sillä esimerkiksi pesivien sorsalintulajien (Anseriformes) lajimäärä on jo nykyisin Euroopassa suurimmillaan leveyspiirin 60°N pohjoispuolella (Dalby ym. 2014, Pöysä ym. 2019).

Yhteenveto ja johtopäätökset

Keväiden aikaistuminen on yksi ilmaston lämpenemisestä johtuvista merkittävistä muutoksista pohjoisella pallonpuoliskolla. Tämä asettaa erityisiä haasteita muuttaville lajeille, joiden täytyy vielä talvehtimisalueilla ollessaan kyetä reagoimaan pesimäalueilla tapahtuvaan kevään aikataulun vaihteluun. Vesilintujen osalta keväiden aikaistuminen näkyy konkreettisimmin jäänlähdon aikaistumisena. Tähänastiset tutkimukset viittaavat siihen, että erityisesti aikaisin pesivät lajit mukautuvat hyvin jäänlähdon aikaistumiseen; ne saapuvat pesimäjärville yhä aikaisemmin ja niiden pesintä alkaa yhä aikaisemmin ilman, että pesintäaikataulussa tapahtuneet muutokset heijastuisivat negatiivisesti lisääntymistulokseen. Telkkä on näiden ominaisuuksien suhteen parhaiten tutkittu laji. Lisäksi telkkä reagoi joustavasti ja nopeasti jäänlähdon etenemiseen kevään kuluessa asuttaen alueen yksittäisiä järviä sitä mukaa kun jäänlähtö etenee.

Vesilinnut ovat kuitenkin runsaslajinen ryhmä, ja lajit poikkeavat lisääntymisbiologialtaan ja ekologialtaan toisistaan. Telkällä saatuja tuloksia ei sellaisenaan voida yleistää muihin lajeihin. Tarvitaan lisää tutkimuksia ilmastonmuutoksen mahdollisista vaikutuksista muilla lajeilla. Erityisesti tulisi tutkia ilmastonmuutoksen mahdollista vaikutusta pesinnän onnistumiseen ja vastakuoriutuneiden poikasten selviytymiseen. Tarvitaan myös lisää rengastusaineistoihin pohjautuvaa yksilötason tutkimusta siitä, kuinka eri lajien naaraat kykenevät pesinnässään reagoimaan kevään lämpötilan ja aikataulun vuosien väliseen vaihteluun ja kuinka tämä heijastuu lopulliseen rekrytittuotantoon. Nämä tiedot auttaisivat ymmärtämään paremmin ilmastonmuutoksen roolia vesilintujen pesimäkan-

tojen taantumisen taustalla.

Ilmastonmuutoksella voi olla myös epäsuoria vaikutuksia, jotka heijastuvat pesiviin vesilintuihin esimerkiksi muuttuneiden lajien välisten vuorovaikutussuhteiden kautta. Tarvitaan lisää tutkimustietoa siitä, onko ilmastonmuutos toisaalta heikentämässä positiivisia vuorovaikutuksia (informaation vaihto) ja toisaalta voimistamassa negatiivisia vuorovaikutuksia (kilpailu ja saalistus) lajien välillä.

Kiitokset. Kiitän Markus Pihaa ja anonyymia arvioijaa käsikirjoituksen kommentoinnista.

Summary: Climate change and waterbirds – impacts at levels ranging from individuals to interspecific relationships

This article provides a brief review of studies addressing the impacts of climate change on breeding waterbirds in Finland. Most of the data were collected in a study area in Parikkala, southeastern Finland, during 1991–2021 (all details concerning the data and methods are explained in the original articles referred to in the figure legends). In the Parikkala study area, ice-out date (IOD) showed an advancing trend during 1991–2018. Generally, annual population settling phenology (PSP) closely tracked annual IOD in all the six waterbird species studied (Fig. 1). However, annual population settling delay (i.e., the difference between PSP and IOD) varied between the species: mallard *Anas platyrhynchos*, common teal *Anas crecca* and common goldeneye *Bucephala clangula* settled earlier than Eurasian wigeon *Mareca penelope*, tufted duck *Aythya fuligula* and horned grebe *Podiceps auritus* (Fig. 2), although the difference in settling delay between common teal and Eurasian wigeon was not statistically significant.

In general, lake-specific mean IOD affected the between-lake variation in average settling order by common goldeneye pairs: lakes with earlier mean IODs were settled earlier within a season than lakes with later mean IODs (Fig. 3a). Considering the within-season progress in lake settling by common goldeneye pairs, the increase rate in the number of lakes settled from the 1st to the 2nd survey was dependent on the relative rate of ice melt between the surveys; the greater the increase in mean open water score from the 1st to the 2nd survey within a year, the greater the increase in the number of lakes settled by common goldeneye pairs from the 1st to the 2nd survey (Fig. 3b).

In another common goldeneye population studied in Maaninka, central Finland, annual mean IOD advanced by ca. 13 days between 1985 and 2008 (Fig. 4). Furthermore, annual mean hatch date gradually advanced over time (Fig. 4). Mean hatch date was positively related to annual IOD, implying that female common goldeneyes were able to adjust their nesting dates in response to changing spring conditions.

The similarity in habitat use and general spatial utilisation between species have significant negative or positive effects on the potential for interspecific interactions. However, climate change has differently affected the habitat use

of species in boreal waterbird communities. For these reasons, it is important to know whether recent climate change has caused alterations in species' spatial associations (SA) or changes in the overlap of species' habitat niches (HNO). The magnitude and direction of the IOD effect on SA and HNO varied among 28 species pairs studied in the Parikkala study area, with only five of the 56 effect sizes differing from zero (i.e., the 95% confidence interval did not include zero), some of them only marginally so (Fig. 5). Considering these five species pairs, in Eurasian wigeon–tufted duck (species pair 10 in Fig. 5a), the SA between the two species increased with earlier IOD, whereas in common teal–mallard (species pair 14) and mallard–common goosander *Mergus merganser* (species pair 21), SA decreased with earlier IOD; HNO between whooper swan *Cygnus cygnus*–common teal (species pair 2 in Fig. 5b), increased with earlier IOD while the opposite was true in Eurasian wigeon–common goosander (species pair 12). Although not statistically significant, overall differences in the direction and magnitude of the effect sizes suggested that the impacts of climate change-related variables on SA and HNO were stronger in species pairs in which the species were more similar in terms of settling phenology and stronger for early-settling species than for late-settling species.

Kirjallisuus / References

- Arzel, C., Dessborn, L., Pöysä, H., Elmberg, J., Nummi, P. & Sjöberg, K. 2014: Early springs and breeding performance in two sympatric duck species with different migration strategies. – *Ibis* 156: 288–298.
- Arzel, C., Nummi, P., Arvola, L., Pöysä, H., Davranche, A., Rask, M., Olin, M., Holopainen, S., Viitala, R., Einola, E. & Manninen-Johansen, S. 2020: Invertebrates are declining in boreal aquatic habitat: The effect of brownification? – *Science of The Total Environment* 724: 138199.
- Auvinen, A.-P., Lehikoinen, A., Sirkiä, P., Jukarainen, A., Kahilainen, A., Lindén, A., Mikkola-Roos, M., Pihä, M., Pessa, J., Krüger, H., Holopainen, S., Alhainen, M. & Below, A. 2023: Kuinka paljon lintukantoja voidaan elvyttää? (Summary: How much can bird populations be restored?). – *Linnut-vuosikirja* 2022: 132–139.
- Blanchet, C. C., Arzel, C., Davranche, A., Kahilainen, K. K., Secondi, J., Taipale, S., Lindberg, H., Loehr, J., Manninen-Johansen, S., Sundell, J., Maanan, M. & Nummi, P. 2022: Ecology and extent of freshwater browning – What we know and what should be studied next in the context of global change. – *Science of The Total Environment* 812: 152420.
- Clark, R. G., Pöysä, H., Runko, P. & Paasivaara, A. 2014: Spring phenology and timing of breeding in short-distance migrant birds: phenotypic responses and offspring recruitment patterns in common goldeneyes. – *Journal of Avian Biology* 45, 001–009.
- Dalby, L., McGill, B. J., Fox, A. D. & Svenning, J.-C. 2014: Seasonality drives global-scale diversity patterns in waterfowl (Anseriformes) via temporal niche exploitation. – *Global Ecology and Biogeography* 23: 550–562.
- de Wit, H. A., Valinia, S., Weyhenmeyer, G. A., Futter, M. N., Kortelainen, P., Austnes, K., Hessen, D. O., Räike, A., Laudon, H. & Vuorenmaa, J. 2016: Current browning

- of surface waters will be further promoted by wetter climate. – *Environmental Science & Technology Letters* 3: 430–435.
- Ellermaa, M. & Lindén, A. 2011: Suomen linnustonsuojelualueiden tila: suojelu on unohdettu ja linnut voivat huonosti (Summary: IBA-monitoring tells us: birds are not taken seriously in Finnish bird protection areas). – *Linnut-vuosikirja* 2010: 143–168.
- Elmberg, J., Pöysä, H., Sjöberg, K. & Nummi, P. 1997: Interspecific interactions and coexistence in dabbling ducks: observations and an experiment. – *Oecologia* 111: 129–136.
- Elmberg, J., Arzel, C., Gunnarsson, G., Holopainen, S., Nummi, P., Pöysä, H. & Sjöberg, K. 2020: Population change in breeding boreal waterbirds in a 25-year perspective: What characterises winners and losers? – *Freshwater Biology* 65: 167–177.
- Guillemain, M., Pöysä, H., Fox, A. D., Arzel, C., Dessborn, L., Ekroos, J., Gunnarsson, G., Holm, T. E., Christensen, T. K., Lehikoinen, A., Mitchell, C., Rintala, J. & Møller, A. P. 2013: Effects of climate change on European ducks: what do we know and what do we need to know? – *Wildlife Biology* 19: 404–419.
- Gurney, K. E. B., Clark, R. G., Slattery, S. M., Smith-Downey, N. V., Walker, J., Armstrong, L. M., Stephens, S. E., Petrus, M., Corcoran, R.M., Martin, K. H., DeGroot, K. A., Brook, R. W., Afton, A. D., Cutting, K., Warren, J. M., Fournier, M. & Koons, D. N. 2011: Time constraints in temperate-breeding species: influence of growing season length on reproductive strategies. – *Ecography* 34: 628–636.
- Hallerbäck, S., Huning, L. S., Love, C., Persson, M., Stensen, K., Gustafsson, D. & AghaKouchak, A. 2022: Climate warming shortens ice durations and alters freeze and break-up patterns in Swedish water bodies. – *Cryosphere* 16: 2493–2503.
- Halupka, L., Arlt, D., Tolvanen, J., Millon, A., Bize, P., Adamík, P., Albert, P., Arendt, W. J., Artemyev, A. V., Baglione, V., Bañbura, J., Bañbura, M., Barba, E., Barrett, R. T., Becker, P. H., Belskii, E., Bolton, M., Bowers, E. K., Bried, J., Brouwer, L., Bukacińska, M., Bukaciński, D., Bulluck, L., Carstens, K. F., Catry, I., Charter, M., Chernomoretz, A., Covas, R., Czuchra, M., Dearborn, D. C., de Lope, F., Di Giacomo, A. S., Dombrovski, V. C., Drummond, H., Dunn, M. J., Eeva, T., Emmerson, L. M., Espmark, Y., Fargallo, J. A., Gashkov, S. I., Golubova, E. Y., Griesser, M., Harris, M. P., Hoover, J. P., Jagiello, Z., Karell, P., Kloskowski, J., Koenig, W. D., Kolunen, H., Korczak-Abshire, M., Korpimäki, E., Krams, I., Krist, M., Krüger, S. C., Kuranov, B. D., Lambin, X., Lombardo, M. P., Lyakhov, A., Marzal, A., Möller, A. P., Neves, V. C., Nielsen, J. T., Numerov, A., Orłowska, B., Oro, D., Öst, M., Phillips, R. A., Pietiäinen, H., Polo, V., Porkert, J., Potti, J., Pöysä, H., Printemps, T., Prop, J., Quillfeldt, P., Ramos, J. A., Ravussin, P.-A., Rosenfield, R. N., Roulin, A., Rubenstein, D. R., Samusenko, I. E., Saunders, D. A., Schaub, M., Senar, J. C., Sergio, F., Solonen, T., Solovyeva, D. V., Stępniewski, J., Thompson, P. M., Tobolka, M., Török, J., van de Pol, M., Vermooij, L., Visser, M. E., Westneat, D. F., Wheelwright, N. T., Wiącek, J., Wiebe, K. L., Wood, A. G., Wuczyński, A., Wysocki, D., Zárybnická, M., Margalida, A. & Halupka, K. 2023: The effect of climate change on avian offspring production: A global meta-analysis. – *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 120: 19, e2208389120
- Heino, J., Virkkala, R. & Toivonen, H. 2009: Climate change and freshwater biodiversity: Detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. – *Biological Reviews* 84: 39–54.
- Hewitt, B. A., Lopez, L. S., Gaibisels, K. M., Murdoch, A., Higgins, S. N., Magnuson, J. J., Paterson, A. M., Rusak, J. A., Yao, H. & Sharma, S. 2018: Historical trends, drivers and future projections of ice phenology in small north temperate lakes in the Laurentian Great Lakes Region. – *Water* 10: 70.
- Hildén, O. 1964: Ecology of duck populations in the island group of Vaiaasaaret, Gulf of Bothnia. – *Annales Zoologici Fennici* 1: 153–279.
- Holopainen, S., Väänänen, V.-M. & Fox, A. 2021: Alien predators pose a high risk for duck nests in Northern Europe – an artificial nest experiment. – *Biological Invasions* 23: 3795–3807.
- Huntley, B., Collingham, Y. C., Green, R. E., Hilton, G. M., Rahbek, C. & Willis, S. G. 2006: Potential impacts of climatic change upon geographical distributions of birds. – *Ibis* 148: 8–28.
- Huntley, B., Green, R. E., Collingham, Y. C. & Willis, S. G. 2007: A climatic atlas of European breeding birds. – *Durham University, The Royal Society for the Protection of Birds & Lynx Edicions, Barcelona.*
- Härkönen, L. H., Jukarainen, A., Sammalkorpi, I., Ruuhijärvi, J., Mikkola-Roos, M., Kontkanen, H., Kontiokorpi, J., Lehikoinen, A., Laakso, I., Väänänen, V.-M., Timonen, S. & Pessa, J. 2023: Rehevoityneet lintuvedet tarvitsevat kunnostustoimenpiteiden yhdistelmiä ja pitkäjänteistä työtä (Summary: Combinations of restoration measures and long-term effort are needed for eutrophied waterfowl lakes). – *Linnut-vuosikirja* 2022: 140–147.
- Korhonen, J. 1996: Long-term changes in lake ice cover in Finland. – *Nordic Hydrology* 37: 347–363.
- Koskimies, P. & Väisänen, R. A. (toim./eds) 1991: Monitoring bird populations. A manual of methods applied in Finland. – *Zoological Museum, Finnish Museum of Natural History.*
- Kritzberg, E. S., Hasselquist, E. M., Škerlep, M., Löfgren, S., Olsson, O., Stadmark, J., Valinia, S., Hansson, L.-A. & Laudon, H. 2020: Browning of freshwaters: consequences to ecosystem services, underlying drivers, and potential mitigation measures. – *Ambio* 49: 375–390.
- Kubelka, V., Šálek, M., Tomkovich, P., Végvári, Z., Freckleton, R. P. and Székely, T. 2018: Global pattern of nest predation is disrupted by climate change in shorebirds. – *Science* 362: 680–683.
- La Sorte, F. A. & Jetz, W. 2012: Tracking of climatic niche boundaries under recent climate change. – *Journal of Animal Ecology* 81: 914–925.
- Lehikoinen, A., Rintala, J., Lammi, E. & Pöysä, H. 2016: Habitat-specific population trajectories in boreal waterbirds: Alarming trends and bioindicators for wetlands. – *Animal Conservation* 19: 88–95.
- Lehikoinen, A., Jukarainen, A., Mikkola-Roos, M., Below, A., Lehtiniemi, T., Pessa, J., Rajasärkkä, A., Rintala, J., Rusanen, P., Sirkiä, P., Tiainen, J. & Valkama, J. 2019: *Linnut* (Summary: Birds). – *Teoksessa/In: Hyvärinen,*

- E. Juslén, A., Kempainen, E., Uddström, A. & Liukko, U.-M. (toim./eds.), Suomen lajien uhanalaisuus: Punainen kirja 2019, pp. 560–570. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus, Helsinki.
- Lopez, L. S., Hewitt, B. A. & Sharma, S. 2019: Reaching a breaking point: How is climate change influencing the timing of ice breakup in lakes across the northern hemisphere? – *Limnology and Oceanography* 64: 2621–2631.
- Messmer, D. J., Alisauskas, R. T., Pöysä, H., Runko, P. & Clark, R. G. 2021: Plasticity in timing of avian breeding in response to spring temperature differs between early and late nesting species. – *Scientific Reports* 11: 5410
- Milonoff, M., Pöysä, H. & Runko, P. 1998: Factors affecting clutch size and duckling survival in the common goldeneye *Bucephala clangula*. – *Wildlife Biology* 4: 73–80.
- Moss, B., Kosten, S., Meerhoff, M., Battarbee, R. W., Jeppesen, E., Mazzeo, N., Havens, K., Lacerot, G., Liu, Z., De Meester, L., Paerl, H. & Scheffer, M. 2011: Allied attack: climate change and eutrophication. – *Inland Waters* 1: 101–105.
- Mönkkönen, M., Helle, P. & Soppela, K. 1990: Numerical and behavioral responses of migrant passerines to experimental manipulation of resident tits (*Parus* spp) – Heterospecific attraction in Northern breeding bird communities. – *Oecologia* 85: 218–225.
- Mönkkönen, M., Härdling, R., Forsman, J. T. & Tuomi, J. 1999: Evolution of heterospecific attraction: using other species as cues in habitat selection. – *Evolutionary Ecology* 13: 91–104.
- Nummi, P., Väänänen, V.-M., Pekkarinen, A.-J., Eronen, V., Mikkola-Roos, M., Nurmi, J., Rautiainen, A. & Rusanen, P. 2019: Alien predation in wetlands – Raccoon dog and waterbird breeding success. – *Baltic Forestry* 25: 228–237.
- Oja, H. & Pöysä, H. 2005: Kevään ajoittumisen vaikutus sinisorsan ja telkän pesimäaikatauluun ja poikasten lentokykyyn metsästyskauden alkaessa (Summary: The effect of spring chronology on the timing of breeding and on the occurrence of unfledged birds at the beginning of the hunting season in mallard and common goldeneye populations). – *Suomen Riista* 51: 7–15.
- Parejo, D. 2016: Informational mismatches: a neglected threat of climate change to interspecific interactions. – *Frontiers in Ecology and Evolution* 4: 31.
- Parmesan, C. & Yohe, G. 2003: A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. – *Nature* 421: 37–42.
- Patterson, R. T. & Swindles, G. T. 2015: Influence of ocean-atmospheric oscillations on lake ice phenology in eastern North America. – *Climate Dynamics* 45: 2293–2308.
- Peeters, F., Straile, D., Lorke, A. & Livingstone, D. M. 2007: Earlier onset of spring phytoplankton bloom in lakes of temperate zone in a warmer climate. – *Global Change Biology* 13: 1898–1909.
- Piha, M., Lindén, A., Lehtikoinen, A. & Rajala, T. 2023: Vesilintuseurannan tulokset 2023. – Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 81/2023. Luonnonvarakeskus (in Finnish).
- Pöysä, H. 1996: Population estimates and the timing of waterfowl censuses. – *Ornis Fennica* 73: 60–68.
- Pöysä, H. 2019: Tracking ice phenology by migratory waterbirds: settling phenology and breeding success of species with divergent population trends. – *Journal of Avian Biology* 2019: e02327.
- Pöysä, H. 2022: Local variation in the timing and advancement of lake ice breakup and impacts on settling dynamics in a migratory waterbird. – *Science of The Total Environment* 811: 151397.
- Pöysä, H. 2023: Impacts of climate-driven changes in habitat phenology on dynamics of niche overlaps and spatial associations in a boreal waterbird community. – *Oikos* 2023: e09696.
- Pöysä, H., Rintala, J., Lehtikoinen, A. & Väisänen, R. A. 2013: The importance of hunting pressure, habitat preference and life history for population trends of breeding waterbirds in Finland. – *European Journal of Wildlife Research* 59: 245–256.
- Pöysä, H., Lehtikoinen, A. & Rintala, J. 2016a: Vesilintukantojen pitkäaikaismuutokset: ihmistoiminnan suorat ja epäsuorat vaikutukset (Summary: Long-term changes in breeding waterbird populations in Finland: direct and indirect human impacts). – *Suomen Riista* 62: 33–42.
- Pöysä, H., Rintala, J., Johnson, D. H., Kauppinen, J., Lammi, E., Nudds, T. D. & Väänänen, V.-M. 2016b: Environmental variability and population dynamics: do European and North American ducks play by the same rules? – *Ecology and Evolution* 6: 7004–7014.
- Pöysä, H., Holopainen, S., Elmberg, J., Gunnarsson, G., Nummi, P. & Sjöberg, K. 2019: Changes in species richness and composition of boreal waterbird communities: a comparison between two time periods 25 years apart. – *Scientific Reports* 9: 1725.
- Pöysä, H. & Linkola, P. 2021: Extending temporal baseline increases understanding of biodiversity change in European boreal waterbird communities. – *Biological Conservation* 257: 109139.
- Pöysä, H. & Paasivaara, A. 2021: Shifts in fine-scale distribution and breeding success of boreal waterbirds along gradients in ice-out timing and habitat structure. – *Freshwater Biology* 66: 2038–2050.
- Pöysä, H., Lammi, E., Pöysä, S. & Väänänen, V.-M. 2023: When good turns to bad and alien predators appear: The dynamics of biodiversity change in boreal waterbird communities. – *Global Ecology and Conservation* 48: e02727.
- Reif, J. 2013: Long-term trends in bird populations: A review of patterns and potential drivers in North America and Europe. – *Acta Ornithologica* 48: 1–16.
- Sammalkorpi, I., Mikkola-Roos, M., Lammi, E. & Aalto, T. 2014: Ravintoketjukkunnostus lintuvesien hoidossa. – *Linnut-vuosikirja* 2014: 154–163.
- Sammalkorpi, I., Mikkola-Roos, M., Pöysä, H. & Rask, M. 2017: Miksi suojelu ei auta lintuvesillä? (Why conservation measures fall in wetlands?). – *Linnut-vuosikirja* 2016: 112–121.
- Sharma, S., Magnuson, J. J., Batt, R. D., Winslow, L. A., Korhonen, J. & Aono, Y. 2016: Direct observations of ice seasonality reveal changes in climate over the past 320–570 years. – *Scientific Reports* 6: 25061.
- Shuvo, A., O'Reilly, C. M., Blaggrave, K., Ewins, C., Filazzola, A., Gray, D., Mahdian, O., Moslenko, L., Quinlan, R. & Sharma, S. 2021: Total phosphorus and climate are equally important predictors of water quality in lakes. – *Aquatic Sciences* 83: 16.

- Tiainen, J., Mikkola-Roos, M., Below, A., Jukarainen, A., Lehtikoinen, A., Lehtiniemi, T., Pessa, J., Rajasärkkä, A., Rintala, J., Sirkkiä, P. & Valkama, J. 2016: Suomen lintujen uhanalaisuus 2015 (Summary: The 2015 Red List of Finnish Bird Species). – Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus, Helsinki.
- Väisänen, R. A. 1974: Timing of waterfowl breeding on the Krunnit Islands, Gulf of Bothnia. – *Ornis Fennica* 51: 61–84.
- Winder, M. & Schindler, D. E. 2004: Climatic effects on the phenology of lake processes. – *Global Change Biology* 10: 1844–1856.
- Woolway, R. I., Kraemer, B. M., Lenters, J. D., Merchant, C.J., O'Reilly, C. M. & Sharma, S. 2020: Global lake responses to climate change. – *Nature Reviews Earth & Environment* 1: 388–403.

Hyväksytty/Accepted 10.11.2023

Hannu Pöysä
Ympäristö- ja Biotieteiden laitos, Itä-Suomen yliopisto
Department of Environmental and Biological Sciences, University of Eastern Finland
Yliopistokatu 7, FI-80101 Joensuu, Finland
E-mail: hannu.poysa@uef.fi

ja

Luonnonvarakeskus
Natural Resources Institute Finland
Yliopistokatu 6, FI-80100 Joensuu, Finland