

Tiaispopulaatioiden rakenne tutkimuskohteena: rengastusta ja molekyyligenetiikkaa

Markku Orell, Laura Kvist ja Jaakko Lumme

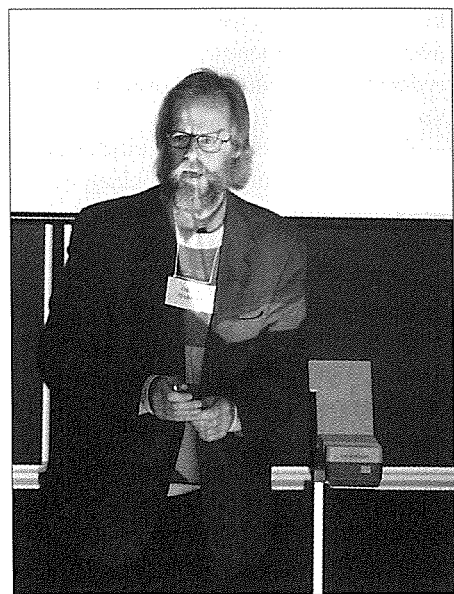
Yhtenäisissä populaatioissa, joissa yksilöt risteytyvät vapaasti, erilaistuneiden osapopulaatioiden muodostuminen estyy. Populaation geneettinen yhtenäisyys säilyy, jos muutamia yksilöitä sukupolvesta pääsee siirtämään perimäänsä osapopulaatiosta toiseen (= geenivirta). Populaatioiden erilaistumista, paikallisten sopeumien evoluutiota, auttaa riittävän voimakas luonnonvalinta, joka kumoaa muista populaatioista tulevan geenivirran tasoittavat vaikutukset. Lajin levittäytymistapa määrää, miten nopeasti uudet geenit leviävät koko populaatioon. Levittäytymisen eli dispersaalien aiheuttamaa geenivirtaa osapopulaatioiden välillä rajoittavat myös osien välinen etäisyys tai muut esteet. Osapopulaatioiden eristyminen eli geenivirran katkeaminen saattaa johtaa paikallisesti myös geneettisen muuntelun vähenemiseen. Geneettinen evoluutio on yleensä hidasta ja vähittäistä, mutta sattuman seurauksena populaatioiden geneettisen rakenteen muuttuminen voi olla nopeaa etenkin pienissä populaatioissa.

Populaatioiden pysyvyys saattaa vaihdella levinneisyysalueiden eri osissa. Levinneisyysalueen keskiosissa laji yleensä elää optimiympäristössä. Reunaosissa tällaisia ympäristöjä ei välttämättä ole, vaan lajin yksilöt joutuvat siellä selviytymään huonommissa biotoopeissa. Pohjoisessa reunapopulaatiot joutuvat lisäksi kohtaamaan epäennustettavan ilmastoinen aiheuttamat haasteet. Tällaisissa oloissa populaatioiden vuotuinen jälkeläistuotanto ja yksilöiden elossa säilyminen on epäennustettavaa ja se voi vaihdella voimakkaasti. Tästä seuraa, että reunapopulaatioiden kannanvaihtelut ovat suurempia kuin keskeispopulaatioiden. Reunapopulaatioiden pysyvyys saattaa olla riippuvaista muualta tulevasta täyden-

nyksestä. Näin on etenkin silloin, jos populaation oma jälkeläistuotanto ei riitä korvaamaan vuotuista kuolevuutta. Tällöin on kyse ns. nielupopulaatiosta, joka tarvitsee säilyäkseen lähdepopulaatiosta tulevaa täydennystä (Pulliam 1988). Keskeispopulaatioiden yksilöiden levittäytymisen seurauksena reunapopulaatio säilyy ja näyttää vakaalta. Tällainen muuttoon perustuva reunapopulaatio voi kuitenkin olla geneettisesti köyhempi kuin keskeispopulaatio, jonka geneeistä reunapopulaatioissa voi olla edustettuna aina vain pieni osa.

Lintujen populaatiotutkimuksissa on dispersaalialueita ja geenivirran voimakkuutta perinteisesti tutkittu rajatulla tutkimusalueella rengastettujen yksilöiden takaisinpyynnin ja tutkimusalueen ulkopuolelta saatavien löytöjen avulla. Menetelmän rajoitteena on yleensä kuitenkin tutkimusalueiden pieni koko verrattuna lintujen dispersaalietäisyyksiin. Pelkästään tutkimuspopulaatioiden sisäistä dispersaalialuetta tarkastelemalla päädytään epärealistisen lyhyisiin matkoihin (Barrowclough 1980). Dispersaalitutkimuksissa tutkittavasta populaatiosta muualle siirtyneistä yksilöistä on vaikea saada riittävästi aineistoa ja tällaisiin rengaslöytöihin liittyy myös epävarmuutta ja satunnaisvirhettä. Aina ei yksittäisen löytötiedon perusteella esimerkiksi voi tietää, onko merkitty yksilö pystynyt lisääntymään uudella alueella, eli onko se osaltaan vaikuttanut geneettisen tiedon siirtymiseen populaatioiden välillä.

Paikkalintupopulaatioiden välisestä geenivirrasta vastaavat pääosin nuoret, edelliskesän poikaset, jotka ennen aloilleen asettumistaan voivat siirtyä pitkiä matkoja. Paikoilleen asettuneet ja pesineet yksilöt eivät yleensä vaihda pesimäaluetta seuraavana vuonna. Tämän mallin tyyppiedustajia ovat esimerkiksi hömötiainen (*Parus mon-*



tanus) ja lapintiaainen (*P. cinctus*) (Ekman 1979, Orell ym. 1999a, b).

Tutkittaessa lintujen levittäytymistä ja geenivirtaa voidaan merkintä-takaisinpyyntimenetelmän rinnalla ja tukena hyödyntää nopeasti kehittyviä molekyyligenetiikkaa menetelmiä. Pienestä kudospappaleesta tai veritipasta saadaan riittävästi DNA:tta, josta voidaan tutkia merkkigeenin rakennetta. Geenien emäsjärjestyksen (sekvenssin) perusteella voidaan tehdä johtopäätöksiä yksilöiden alkuperästä, geenivirran voimakkuudesta ja populaatioiden, alalajien ja lajien välisistä eroista.

Populaatioiden välisen geenivirran tutkimisessa ja reunapopulaatioiden problematiikan ymmärtämisessä *Parus*-suvun lajit ovat mielenkiintoinen ryhmä, koska esimerkiksi Fennoskandian pohjoisosissa tavataan sekä alueen vanhoja alkuperäislajeja (hömötiainen ja lapintiaainen) että tulokkaita (talitiaainen, *P. major* ja sinitiaainen, *P. caeruleus*). Polveutumisen perusteella tali- ja sinitiaainen ovat läheistä sukua toisilleen, keskenään lähisukuiset hömö- ja lapintia-

nen ovat taas kauempana tästä lajiparista (Kvist ym. 1996). Hömö- ja lapintiaainen sekä toisaalta tali- ja sinitiaainen poikkeavat toisistaan elinpaikkavaatimuksiltaan. Sinitiaainen kuuluu eurooppalaiseen faunatyyppiin, talitiaisen ja hömötiaisen levinneisyys on palearktinen. Siperialaista faunatyyppejä edustava lapintiaainen on selvimmän vanhojen havumetsien laji. Hömötiaainen suosii havupuuvaltaisia metsiä, mutta tali- ja sinitiaainen ovat tyypillisiä lehti- ja sekametsien lajeja, jotka historiallisena aikana ovat leviittäytyneet pohjoiseen (esim. Haftorn 1957, Cramp & Perrins 1993, Väisänen ym. 1998, Eeva ym. 2000). Talitiaainen on valloittanut Lapin vasta viime vuosikymmeninä ja sinitiaisen ekspansio pohjoiseen jatkuu voimakkaana edelleen. Lähtökohdat näiden lajien menestymiselle pohjoisen epäennustettavissa oloissa ovat siten erilaiset.

Tarkastelemme tässä kirjoituksessa hömö-, tali- ja sinitiaisen populaatorakennetta ekologisten ja geneettisten menetelmien avulla. Pohdimme erityisesti pohjoisten reunapopulaatioiden pysyvyyttä poikastuotantoon ja aikuisten lintujen elossaäilyvyystietoihin perustuen. Euroopan mittakaavassa tarkastelemme tali- ja sinitiaspopulaatioiden geneettistä rakennetta ja populaatioiden välistä geenivirtaa mitokondriaalisen DNA:n ns. kontrollialueen muunteluun perustuen. Molekyyli-geeniikan menetelmiin perustuen esitämme uusimman käsityksen lajien evolutiivisesta historiasta Euroopassa viime jääkauden jälkeen.

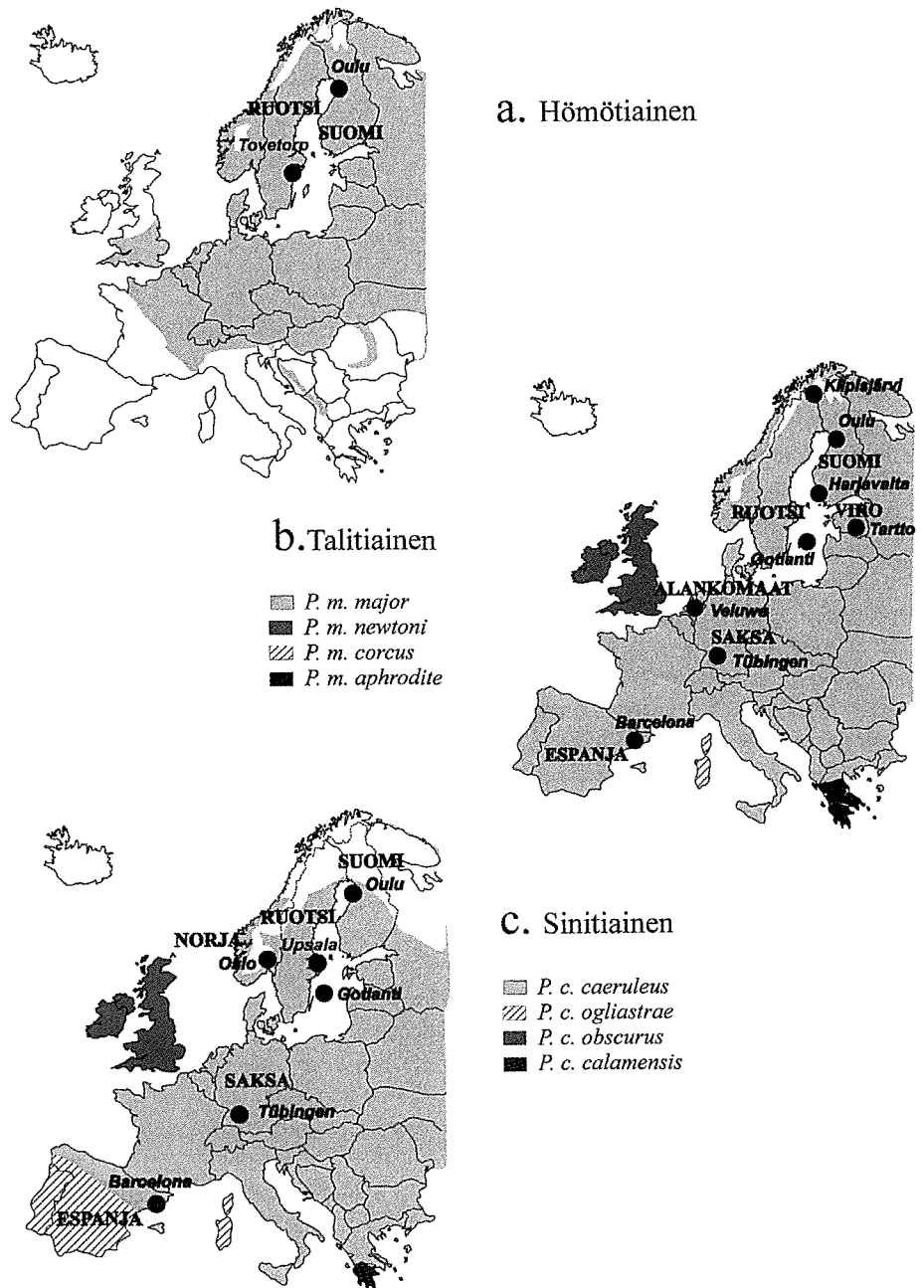
Aineisto ja menetelmät

Kirjoituksemme ekologinen osa perustuu pääosin Oulussa kerättyihin tali- ja hömötiaisaineistoihin (esim. Orell & Ojanen 1983a, b, c, d, Orell ym. 1999a). Olemme vuodesta 1969 tutkineet Oulussa värirenkain merkittyjen talitiaisten ekologiaa ja vastaavasti hömötiaisen ekologiaa vuodesta 1975 lähtien. Käytössämme oli parhaimmillaan 1970-luvulla 15 eri pönttöaluetta, joiden yhteinen pinta-ala oli 388 ha. Hömötiaistutkimuksemme on tehty yhdellä tutkimusalueella, joka on ajan myötä laajentunut ollen nykyään noin 24 km². Rutiinimenetelmin olemme vuosittain keränneet tietoja mm. tiaisten pesinnän ajoittumisesta, pesyekoosta, uusinta- ja kakkospesyeiden määrästä ja poikastuotannosta. Kaikki pesäpoikaset on rengastettu ja emot on pyritty pyydystämään pesiltä ainakin silloin, jos ne

ovat olleet merkittäviä tai niillä ei ole ollut värirenkaita. Etenkin hömötiaiset on suuren osaksi merkitty värirenkain jo edellisen talven aikana. Tällöin pesivien tai pesimättömien emojen yksilöllinen tunnistaminen on onnistunut kiikarin avulla (Orell ym. 1994). Vertailuaineistoja lisääntymismenestyksestä on talitiaisen pohjoisemmista reunapopulaatioista olemassa Kilpisjärveltä (Järvinen 1983) ja Kevolta (esim. Veistola 1997). Kuitenkin vain Oulun aineistoa voidaan kunnolla käyttää populaation pysyvyyden arvioimisessa, koska Lapista ei ole tietoja emojen ja pesästä lähteneiden poikasten elossaäilymisestä. Hömöti-

aisesta ei ole vertailuaineistoja pohjoisilta alueilta ja kattavat sinitiaistutkimukset puuttuvat alueelta kokonaan.

Olemme tutkineet populaatioiden väli-geenivirran määrää epäsuorin menetelmien mitokondrion DNA:n ns. kontrollialueen muuntelua käyttäen. Mitokondrio on solun energiatuotosta vastaava soluelin, organelli, jolla on oma pieni rengasmainen DNA-molekyylinsä (mtDNA). MtDNA:n kontrollialue sisältää sekä konservatiivisia eli vähän muuntelevia, että hypermuuntelevia DNA-jaksoja. Kontrollialueen emäsjärjestyksessä on jo yksilöidenkin välisiä eroja. Näitä eroja voidaan käyttää hyväksi



Kuva 1. Tutkitut tiaispopulaatiot ja lajien levinneisyysalueet Euroopassa.

Fig. 1. The locations of the populations sampled and the distribution range of (a) the Willow Tit, (b) Great Tit and (c) Blue Tit in Europe.

tutkittaessa yksilöiden muodostamien populaatioiden erilaistumista ja geenivirtaa. Tässä tarkoituksessa olemme keränneet hömö-, tali- ja sinitiaisesta populaationäynteitä Fennoskandiasta ja Manner-Euroopasta (kuva 1).

Tuman ja mitokondrion DNA eristettiin verinäytteistä ja sulkien kynissä olevista soluista sekä pelkkää mitokondrion DNA:ta lintujen munien alkiolevyistä. Lintupopulaatioiden geneettisen rakenteen tutkimiseksi monistettiin polymeerasiketjureaktiolla (PCR) mitokondrio-DNA:n kontrollialue. Tämän PCR-tuotteen emäsjärjestys selvitettiin käyttämällä ns. suorasekvenssointia, jossa PCR-tuote puhdistetaan agarosigeeliltä elektroforeesin jälkeen ja sekvensoidaan. Eri yksilöistä, populaatioista ja lajeista saaduista DNA-sekvensseistä (haplotyypeistä) laskettiin geneettisiä etäisyyksiä ja rakennettiin sukupuita, arvioitiin populaatioiden sisäisen muuntelun määrää ja verrattiin sitä populaatioiden välisen muuntelun määrään. Niinikään mallinnettiin geenivirtaa populaatioiden välillä ja populaatioiden historiassa tapahtuneita muutoksia.

Tiaisten pohjoiset reunapopulaatiot

Laajaan, kirjallisuudesta keräämänsä aineiston avulla Sanz (1998) osoitti, että talitiaisen pesyekoko vaihtelee maantieteellisesti pohjois-etelä-suunnassa. Suurimmat pesyeet munitaan 55–60 °N välisellä alueella. Suomalaiset tutkimukset eivät täysin tue tätä tulosta, vaikka pohjoisimmassa Lapissa talitiaisen keskimääräinen munamäärä on pienempi (Kevo: 8,7 muna, 69 °N, Veistola 1997; Kilpisjärvi: 9,1 muna, 69 °N, Järvinen 1983) kuin Oulussa (9,9 muna, 65 °N, Orell & Ojanen 1983d) tai Lounais-Suomessa (9,2 muna 60–61 °N, Veistola 1997).

Populaation pysyvyyden kannalta poikastuotanto on tärkeämpi parametri kuin munamäärä. Pesästä lentoon lähtevien talitiaispoikasten määrä vähenee pohjoiseen siirryttäessä (Orell & Ojanen 1983b, Sanz 1998). Jo Oulun korkeudella poikastuotto on huono, keskimäärin 6,1 poikasta pesivää paria kohti kesässä (ensimmäisten, uusinta- ja kakkospesyeiden tuotto yhteen laskien). Suuri vaihtelu eri biotoopeilla olevilla pönttöalueilla (4,9–7,0) ja vuosien välillä korostavat ympäristön epäennustettavuutta (Orell & Ojanen 1983b). Kevon talitiais onnistuvat lisääntymisessä vielä huonommin. Veistola ym. (1995) totesivat ensimmäisten pesyeiden tuottavan



Hömötiainen ei yleensä vaihda pesimäaluetta. © Hannu Eskonen
The Willow Tit.

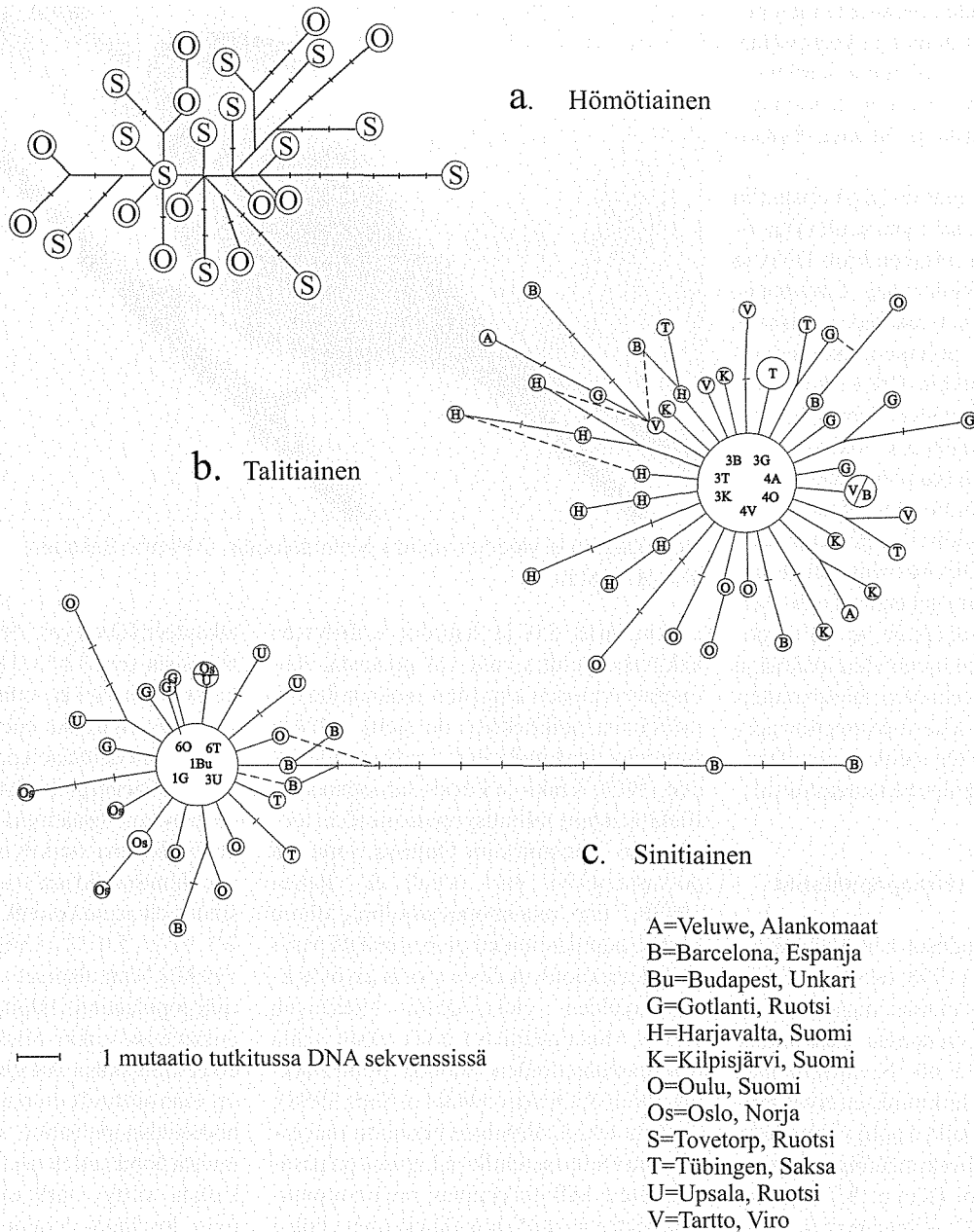
keskimäärin 5,0 ja harvoin esiintyvien kakkospesyeiden vain 1,8 poikasta. Kilpisjärven pienen aineiston mukaan keskimääräinen poikuekoko on siellä selvästi suurempi, keskimäärin 8,1 poikasta (Järvinen 1983). Keski- ja Länsi-Euroopan sekä Etelä-Ruotsin talitiaispopulaatioiden tuotanto on parempi kuin Oulussa, jopa 9,8 poikasta/pesivä pari (Orell & Ojanen 1983b). Ero reunapopulaatioihin johtuu keskeispopulaatioiden pienemmästä pesäpoikasten kuolevuudesta ja osin myös kakkospesyeiden yleisyydestä (Verboven 1998). Munamääräerot eivät yksin selitä reunapopulaatioiden huonoa poikastuottoa (Orell & Ojanen 1983b, d, Sanz 1998). Tärkein tekijä talitiaisen huonoon menestykseen Oulun seudulla ja Lapissa on pesäpoikasten nälkiintyminen ravinnonpuutteen sekä epäedullisten sääjaksojen vuoksi (Orell & Ojanen 1983b, Eeva ym. 2000).

Pohjoisessa hömö- ja talitiaisen lisääntymismenestyksessä on selvä ero. Oulun seudulla luonnonkoloissa pesivien hömötiaisten pesintä onnistuu hyvin. Pesissä, joista vähintään yksi poikanen kasvoi lentokykyiseksi, 89 % munista tuotti poikasia, kun vastaava arvo talitiaisella oli vain 55 % (Orell & Ojanen 1983b, c). Hömötiaisen poikastuotto Oulussa v. 1975–1981 oli 5,4 poikasta paria kohti (Orell & Ojanen 1983c). Myös hömötiaisen parikohtainen poikastuotto vaihtelee vuosittain (1,9–6,5 poikasta). Hömötiaisten pesät ovat alttiita käpytikän aiheuttamille tuhoille. Saalistuspaine vaihtelee vuosittain aiheuttaen lisävaihtelua vuotuisiin poikastuotantovaroihin.

Keskimäärin 63 % Oulun seudun hömötiaisemoista säilyy elossa seuraavaan pesin-

täkauteen (Orell ym. 1994) ja vastaavasti talitiaisista vain 42 % (Orell 1989). Voidaan karkeasti arvioida, että oman tuotantonsa varassa säilyminen edellyttää, että lentoon lähteneistä talitiaisen poikasista tulisi 17 % ja hömötiaisen poikasista 14 % säilyä elossa seuraavaan lisääntymiskauteen. Oulussa pesäpoikasina merkityistä tali- ja hömötiaisista kontrolloidaan seuraavana kevään pesinnän alkaessa kuitenkin keskimäärin vain 4,5 % ja 5,0 % (Orell 1989, Orell ym. 1999a). Näin alhaiset säilyvyysarvot eivät riitä populaation ylläpitoon. Avoimessa populaatiossa kaikki elossa olevat jälkeläiset eivät kuitenkaan jää synnyinpopulaatioon, vaan siirtyvät muualle. Oulunkin tali- ja hömötiaispopulaatiot saavat täydennystä muista populaatioista ja vastaavasti osa poikasista siirtyy tutkijoiden tavoittamattomiin. Jos lähtö- ja tulomuutto ovat tasapainossa, populaatiosta muualle pesimään siirtyvien nuorten lintujen osuus korvautuu muualta tulevilla ensipesijöillä. Muualta tulleiden emojen osuus pesivistä hömö- ja talitiaisista on Oulussa 69 % ja 80 % (Orell 1989, Orell ym. 1999a).

Geenien siirtymisen kannalta on oleellista, että tulomuuttajat ovat geneettisesti tehokkaita eli ne tuottavat tutkimuspopulaatioon pesimään jääviä jälkeläisiä (Orell ym. 1999a). Oulussa etenkin talitiaisella muualta pesivään populaatioon tulleiden osuus on suuri, suurempi kuin monissa länsieurooppalaisissa mannerpopulaatioissa (n. 50 %; Kluyver 1951, van Balen 1980, McCleery & Globert 1990) tai saaripopulaatioissa (20 %; Verhulst & van Eck 1996). Ero pohjoisten ja eteläisten populaatioiden välillä ei ole yksiselitteinen. Voi olla, että pohjoisissa populaatioissa tiaisilla on jostakin syystä suu-



Kuva 2. Tiaispopulaatioiden geneettinen rakenne parsimoniaverkkoina kuvattuna. Kirjaimet edustavat eri yksilöiden haplotyyppijä, jotka on kytketty läheisimpiin sukulaisiinsa (symbolin koko on suhteessa yksilöiden lukumäärään).

Fig. 2. Minimum spanning networks of (a) the Willow Tit, (b) Great Tit and (c) Blue Tit mitochondrial control region sequences. Circles represent different haplotypes (the size of the symbol is proportional to sample size) that have been connected to their closest relatives.

rempi taipumus levittäytymiseen. On myös mahdollista, että Keski- ja Länsi-Euroopassa levittäytymistä rajoittaa sopivien pesimäbiotooppien vähyys ja biotooppien pirstoutuneisuus (Weatherhead & Forbes 1994). Talitiaisen kohdalla todennäköisimpänä selityksenä pidämme sitä, että pohjoisissa populaatioissa lähtömuuttajien määrä on tulomuuttajien määrää pienempi. Näin ollen siellä populaatioiden pysyvyys olisi ainakin osaksi tai jopa kokonaan keskeispopulaatioiden tuotannon varassa. Talitiaisen huono jälkeläistuotanto etenkin Lapissa ja myös Oulun seudulla huomioon ottaen on mahdollista, että nämä reunapopulaatiot

ovat nielupopulaatioita (ks. myös Veistola ym. 1995).

Oulun tutkimuspopulaatiosta saatujen tulosten perusteella näyttää siltä, että hömötiaisen tuotanto riittäisi korvaamaan vuotuisen kuolevuuden eli lähtömuutto ja tulomuutto olisivat tasapainossa. Päteekö tämä koko Suomen hömötiaispopulaatioon, on vaikea kysymys. Linjalaskentojen perusteella hömötiaisen pesivä kanta on taantunut 60 % koko maassa 1940–50-luvulta 1980-luvulle (Väisänen ym. 1998). Viime aikojen tiedot Etelä-Suomesta osoittavat lajin harvinaistuneen siellä nopeasti. Taantuman syynä pidetään metsien

rakenteen muuttumista lajille epäedulliseksi mm. lahopökkelöiden vähenemisen vuoksi. Oulussa hömötiaisen pesimätiheydessä v. 1975–1999 ei kuitenkaan ole havaittavissa normaalin vuosivaihtelun lisäksi mitään suuntausta. Näyttää siltä, että eri osissa maata olot hömötiaisen pysyvän kannan säilymiselle ovat erilaiset. On tosin mahdollista, että Oulun hömötiaispopulaatio elää lajin kannalta optimiympäristössä, missä on riittävästi lahopökkelöitä (Orell & Ojanen 1983c). Kuitenkin on huomattava, että Oulunkin tutkimusalueella metsien rakenne tutkimuskauden aikana on muuttunut aukkohakkuiden viedessä

alaa reheviltä korvilta ja kuusikoilta. Parempien ennusteiden saamiseksi Suomen hömötiaispopulaation elinkyvystä olisi välttämätöntä saada tuloksia Oulun lisäksi muualta maasta. Vertailuaineistojen saaminen on kuitenkin erittäin vaikeaa ja työlästä, koska olisi tutkittava luonnonkoiloissa pesiviä populaatioita.

Etenkin tali- ja sinitiaisen menestymisen pohjoisessa on myös talvehtimiskysymys. Ilman ihmistä ja talviruokintaa lajien kannat olisivat varmasti nykyistä alhaisemmat (mm. Orell 1989). Hakeutuminen asutuksen piiriin ja muutto talvehtimaan etelämmäksi on ilmeisesti ainoa mahdollisuus Kilpisjärvellä pesivien talitiaisten hengissä säilymiselle (Järvinen 1984). Hömötiainen, kuten muutkin havumetsien tiaiset, selviytyvät pohjoisen talvesta tekemiensä ravintovarastojen turvin (Hafton 1956).

Kuinka kauaksi Oulussa rengastetut poikaset levittäytyvät? Niiden yksilöiden perusteella, jotka jäivät pesimään tutkimusalueelle, koiras- ja naarashömötiaisten siirtymä ensimmäiseen pesäpaikkansa oli keskimäärin 1200 m, enimmillään 4,5 km (Orell ym. 1999a). Nämä ovat ehdottomia minimiarvoja, sillä alueen ulkopuolelle muuttavien hömötiaisten siirtymistä ei ole juurikaan tietoa. Rengastustoimiston löytöaineiston perusteella kaksi Oulussa rengastettua hömötiaisuusruokaista siirtyi yli 10 km ensimmäisenä syksynään. Näistä pitkämatkalainen tavattiin rengastusvuoden syksyllä Ruukissa 62 km etelään syntymäpaikastaan. Rengastustoimiston löytöaineistojen perusteella muualla Suomessa pesäpoikasina rengastettujen hömötiaisten yli 10 km siirtymiä tunnetaan 17 kpl. Pisin näistä siirtymistä oli 436 km, suuntaa pohjoinen. Myös lintuasemilla syksyisin vaeltavina rengastetuista hömötiaisista saadut löydöt osoittavat, että linnut voivat vaeltaa useita satoja kilometrejä muuton painottumatta mihinkään tiettyyn ilman-suuntaan (Saurola 1989, Aalto ym. 1995). Rengastustietojen perusteella on mahdollista arvioida, kuinka kaukaa tulomuuttajat Oulun populaatioon tulevat. Todennäköisesti kaukaisimmat tulevat ehkä satojen kilometrien päästä.

Tiaispopulaatioiden geneettinen rakenne, jääkauden jälkeinen historia ja nykyinen geenivirta

Hömötiainen

Oulusta ja Tukholman läheltä kerätyissä populaatioinäytteissä yhdenkään tutkitun

hömötiaisen mtDNA:n kontrollialue ei ollut keskenään samanlainen. Tämä osoittaa korkeaa haplotyyppidiversiteettiä eli haplotyyppien monimuotoisuutta. Toisaalta muuntelu näiden haplotyyppien välillä DNA-tasolla oli kohtalaisen vähäistä eli nukleotididiversiteetti oli pieni. Oulun ja Tukholman hömötiaiset eivät muodosta neet erilaistuneita populaatioita, vaan ne näyttivät kuuluvan samaan yhtenäiseen suureen populaatioon. Tämä näkyy haplotyyppien sukulaissuhteita kuvaavassa parsimoniaverkossa (kuva 2), jossa oululaiset ja tukholmalaiset haplotyyppit sijoituvat toistensa lomaan, eivätkä muodosta erillisiä kasaumia. Tästä seuraa myös se johtopäätös, että geenivirta Oulun ja Tukholman välillä ei ole estynyt, koska populaatiot eivät ole päässeet erilaistumaan ainakaan mtDNA:n suhteen (Kvist ym. 1998). Hömötiainen joskus pitkätkin dispersaalimatkat sekä Oulun tutkimuspopulaation korkea tulomuuttajien osuus tukevat myös havaintoa suuresta geenivirrasta.

Tulostemme perusteella voimme laskea hömötiaisnaaraiden ns. tehokkaan populaatiokoon, mikä tarkoittaa sitä ideaalista populaatiokokoa, joka pystyy ylläpitämään samanlaisia geneettisiä ominaisuuksia kuin todellinen populaatio (Wright 1931). Tehokkaan populaatiokoon arviointa huomioidaan yksilöiden ja populaatioiden välinen geneettinen muuntelu, mutaationopeus ja geenivirta (Kimura & Ohta 1971). Yleensä tehokas populaatiokokoo on paljon pienempi kuin todellinen populaatiokokoo (esim. Frankham 1995). Hömötiisnaaraiden tehokas populaatiokokoo oli kuitenkin hyvin suuri; 115 000 naaraasta (Kvist ym. 1998).

Tutkimustuloksiamme voi käyttää myös valottamaan hömötiaisen evolutiivista historiaa, koska siitä jää merkkejä mtDNA:n muunteluun (esim. Avise 1994). MtDNA:n erilaistumisnopeuden (n. 2 % miljoonassa vuodessa) ja haplotyyppien keskinäisten sukulaissuhteiden perusteella voidaan arvioida, että kaikkien näiden nykyisten haplotyyppien yhteinen esiäiti eli noin 260 000 vuotta sitten, jo ennen myöhäispleistoseenian jääkausia. Jääkaudet eivät ole pystyneet dramaattisesti pienentämään hömötiaispopulaatioita, koska merkkejä populaation joutumisesta ”pullonkaulaan” ei näy (Kvist ym. 1998). Ehkäpä hömötiainen on viettänyt jääkauden idempänä, jossa mannerjää ei ole ajanut populaatioita yhtä kauas etelään kuin Euroopassa (esim. Svendsen ym. 1999).

Talitiainen

Jokaisesta tutkitusta eurooppalaisesta talitiaispopulaatioista Harjavallan populaatiota lukuun ottamatta löydettiin yhteinen ja yleinen haplotyyppi, jonka osuus kaikista näytteistä oli noin kolmannes. Muut haplotyyppit poikkesivat tästä päätyypistä vain hieman. Parsimoniaverkosta (kuva 2) nähdään, että myöskään talitiaisella ei geneettisesti erilaistuneita populaatioita ole, vaikka yleiskuva onkin aivan erilainen kuin hömötiaisella (Kvist ym. 1999a).

Populaatioiden yhteisen haplotyyppin runsaudesta ja muidenkin haplotyyppien vähäisistä eroista yhteiseen haplotyyppiin johtuen tehokas populaatiokokoo talitiaisnaarailla on vain noin 47 000 yksilöä. Samoin arvio ajasta, jolloin haplotyyppien yhteinen esiäiti eli, johtaa vain noin 94 000 vuoden taakse. Tämä aika sopii yhteen viimeisimmän jääkauden alkamisen kanssa, joka ilmeisesti on vaikuttanut talitiaisen historiaan paljon voimakkaammin kuin hömötiaisen. Tuloksemme osoittavat, että talitiaiset ovat joutuneet populaatiopullonkaulaan jääkaudella, jolloin niiden määrä on vähentynyt huomattavasti. Todennäköisesti meidän eurooppalainen alalajimme (*P. m. major*) on selviytynyt jääkauden yli Balkanilla (Kvist ym. 1999a), jossa olosuhteet olivat jääkauden aikanakin sille sopivat (Bennet ym. 1991). Lehtimetsien tiaisille sopivia turvapaikkoja (refugioita) on ollut myös Italiassa ja Iberian niemimaalla. Jos talitiainen olisi levinnyt pohjoiseen sekä Balkanin että Iberian refugioista, pitäisi sen mtDNA:sta löytyä kaksi erilaistunutta linjaa. Italian talitiaisten alkuperästä meillä ei ole tietoa näytteiden puuttumisen vuoksi. Jään sulaessa talitiainen on sitten vallannut elintilaa sitä mukaa kuin mahdollista ja levittäytynyt yli Euroopan (kuva 3). Ekologiset tulokset viittavat vahvasti siihen, että pohjoisten populaatioiden olemassaolo on riippuvainen etelästä saapuvista tulomuuttajista. Tämän ajatuksen kanssa ei ole ristiriidassa tulos, että mtDNA:n kontrollialueen yleisin haplotyyppi löytyy myös pohjoisimmasta tutkimastamme populaatiosta Kilpisjärveltä.

Geneettisten tutkimusten perusteella ei ole aina helppoa ja yksinkertaista erottaa historiallisen geenivirran vaikutusta nykyisestä geenivirrasta (Bohonak 1999). Vaikka talitiaisen kohdalla suuri osa populaatorakenteesta selittyikin jääkaudella ja sen jälkeisillä tapahtumilla, on erittäin todennäköistä, että myös nykyinen geenivirta on niin suurta, että populaatiot eivät ole

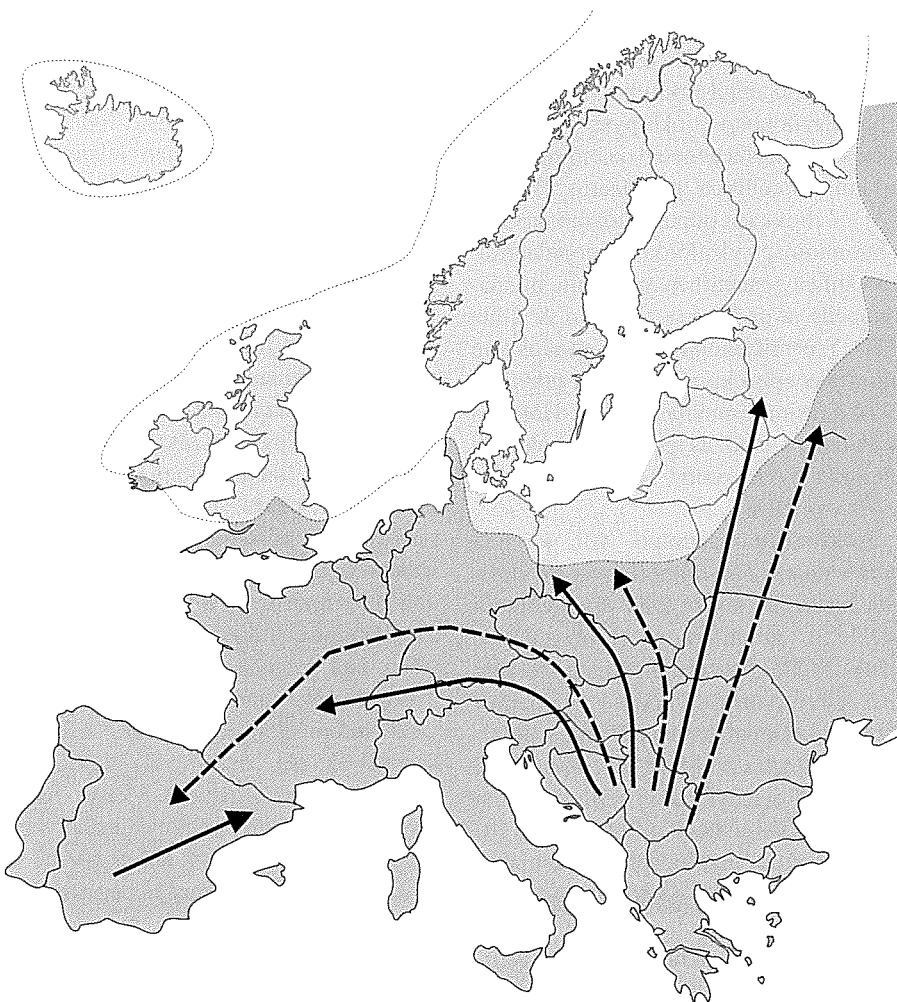
päässeet erilaistumaan tutkimamme merkkiominaisuuden suhteen. Silti on myös mahdollista, että populaatioiden erilaistumista on tapahtumassa, mutta se vain ei ole vielä ehtinyt jättää jälkeään mtDNA:han.

Sinitiaainen

Sinitiaisesta löytämämme haplotyyppit jatkautuivat kahteen erilliseen äitilinjaan (kuva 2). Suurin osa haplotyypeistä kuului ns. pohjoiseen linjaan (= alalaji *P. c. caeruleus*), mutta lisäksi löysimme eteläisimmästä tutkimuspopulaatiosta Barcelonasta yksilöitä, joiden haplotyyppit selvästi erosivat pohjoisesta linjasta. Tämän eteläisen linjan haplotyyppit edustanevat Iberian niemimaan alalajia *P. c. ogliastreae* (Kvist ym. 1999b).

Parsimoniaverkossa pohjoisten haplotyyppien keskinäinen rakenne muistuttaa suuresti talitiaisen populaatiogeneettistä rakennetta, samoin esimerkiksi pohjoisesta

linjasta arvioitu naaraiden tehokas populaatiokoko (49 000 yksilöä). Molemmista linjoista laskettu ikä niiden omaan esiäitiin sopii yhteen viimeisimmän jääkauden kanssa (pohjoinen 96 000 vuotta ja eteläinen 150 000 vuotta). Toisaalta nämä linjat ovat eronneet toisistaan jo noin 650 000 vuotta sitten, keskipleistoseenijajalla. Pohjoisen linjan historia lieneekin hyvin samankaltainen eurooppalaisen talitiaisen historian kanssa. Todennäköisesti tämä alalaji on jopa viettänyt jääkauden samoilla seuduilla Balkanilla kuin talitiaainenkin (Kvist ym. 1999b). Eteläinen linja sen sijaan on ollut eristyksissä Iberian niemimaalla, jossa Balkanin (ja Italian) lisäksi on jääkauden aikana sijainnut oma refugiaansa (Bennet ym. 1991). Jääkauden jälkeen sinitiaainen on levinnyt sekä Balkanilta että Iberian niemimaalta, mutta Pyreneitten vuoristo on hidastanut molempien alalajien leviämistä sen yli, tosin jonkin verran ”vuotoa” molemmin puolin on tapahtunut (kuva 3).



Kuva 3. Sinitiaisen (yhtenäinen viiva) ja talitiaisen (katkoviiva) oletetut jääkauden jälkeiset leviämissuunnat Euroopassa. Vaaleanharmaalla rasterilla on kuvattu mannerjään alue laajimmillaan viimeisen jääkauden aikana (Svendsen ym. 1999).

Fig. 3. Hypothesised expansion routes of the Blue Tit (continuous line) and Great Tit (broken line) in Europe after the last glaciation. The light grey area represents the maximum of the continental ice sheet during the last glaciation (Svendsen et al. 1999).

Yhteenveto

Pohjoisissa reunapopulaatioissa tali- ja hömötiainen poikkeavat toisistaan keskeisten tunnuslukujen suhteen. Pesintäkausien välillä hömötiäisemöjen elossa säilymistodennäköisyys on korkea verrattuna talitiaiseen. Samoin erot jälkeläistuotannossa osoittavat, että toisin kuin talitiaainen, hömötiainen on hyvin sopeutunut vallitseviin ympäristöoloihin. Ainakin lisääntymismenestyksen perusteella pohjoiset hömötiäiskannat ovat vakaita. Metsien rakenteen muuttuminen enenevästi talousmetsien suuntaan voi tietysti muuttaa tilanteen toiseksi muistuttamaan esim. lapintiaisen kannankehitystä. Talitiaispopulaatioiden pysyminen pohjoisessa ja erityisesti Lapissa on mahdollista etelästä tulevan täydennyksen varassa, ts. geenivirta kulkee kohti reunapopulaatiota. Tällaisen etelästä tulevan täydennyksen vaikutus näkyy konkreettisesti sinitiaisen voimakkaana levittäytymisenä Pohjois-Suomessa. Geneettiset analyysimme tukevat ajatusta, että hömö-, tali- ja sinitiaisella populaatioidenvälinen geenivirta on voimakasta suurella maantieteellisellä alueella. Tuloksistamme näkyy kuitenkin selvä ero toisaalta hömötiäisen ja toisaalta sini- ja talitiaisen populaatioiden geneettisen rakenteen välillä. Populaatorakenteen eroihin vaikuttanee suuresti lajien erilainen kohtalo jääkaudella. Tali- ja sinitiaainen ovat jääneet ”loukkuihin” jääkauteisiin refugioihin Välimeren rannikolle, jolloin niiden populaatiokoko on pienentynyt, kun taas hömötiäisen populaatiokoko on pysynyt suurena. Ehkäpä hömötiainen on viettänyt jääkauden idempänä, jossa jääpeite ei ole ulottunut yhtä kauas etelään kuin Euroopassa. Lisäksi geenivirta nykyäänkin on todennäköisesti suurta, sekoittaen hömötiäisen mitokondriohaplotyyppit keskenään ja aiheuttaen sen, että tali- ja sinitiaisen yleistä haplotyyppiä löytyy lähes kaikista populaatioista, riippumatta niiden maantieteellisesti kaukaisestakin sijainnista verrattuna jääkauteisiin refugioihin.

Kiitokset

Seppo Rytkönen ja Tapio Solonen lukivat käsikirjoituksen ja tekivät siihen arvokkaita huomautuksia. Suomen Akatemia, Oulun yliopiston biologian laitos ja Thule instituutti, Emil Aaltosen säätiö sekä Suomen Kulttuurirahasto ovat rahoittaneet Oulussa tehtyjä tiaistutkimuksia, joihin tämän kirjoituksen tulokset perustuvat. Laa-

ja joukko kollegoita Euroopassa ja Pohjois-Amerikassa on antanut korvaamatonta apuaan DNA-näytteiden keräämisessä.

Summary: Population structure of *Parus* species: ringing and molecular genetics

Based mainly on results of long-term population studies we discuss in this paper the status and structure of populations of three common parids, the Willow Tit (*Parus montanus*), the Great Tit (*P. major*) and the Blue Tit (*P. caeruleus*), in northern parts of their distribution ranges. In addition, we address the issue of the colonisation history of the species in the northern parts of their ranges. In northern Fennoscandia the great tit and the blue tit are newcomers, whereas the willow tit is a typical representative of northern coniferous forests.

Survival of breeding birds between successive years is higher in the willow tit than in the great tit. Similarly differences in reproductive success suggest that willow tits are better adapted than great tits to the harsh and unpredictable conditions of the North. Demographic data from a thoroughly studied population in Oulu seem to confirm that willow tit populations are stable in northern areas. Pronounced dispersal of juvenile individuals is a feature of northern populations. Possible changes in forest structure and age composition in the future may adversely affect the populations of species such as the willow tit, which needs decaying stumps for nesting. It seems probable that for the maintenance of northern great tit populations the surplus coming from southern areas is necessary, i.e. the gene flow is towards the North. A more pronounced example of such a southern influx is apparent in the recent northward invasion of the blue tit.

Results of our genetic analyses are in line with the above view. Results of sequencing mitochondrial DNA from two willow tit populations from Fennoscandia (Oulu and Stockholm) shows that the individuals were intermingled in the minimum spanning network. All haplotypes were unique and the nucleotide diversity was relatively high. The results suggest that the historical effective population size in the willow tit has been large and not contracted by the last ice age. Current gene flow must also be extensive. This is in line with the ecological results. In contrast, one major haplotype, representing approximately one third of all the haplotypes, was found in almost every great tit population in Europe. The nucleotide diversity was clearly lower than in the willow tit. No population structuring was evident and the populations showed distinctive signs of a recent population expansion. The patterns of genetic variation probably reflect a population bottleneck during the ice age, and a recolonisation of the European continent thereafter, presumably from a refuge situated in the Balkans. Two maternal lineages were found in the blue tit. The southern lineage was restricted to the Iberian Peninsula whereas the northern lineage was detected from all the populations. The minimum spanning network and genetic variability in the northern lineage was similar to that of the great tit, suggesting a similar colonisation history. The southern lineage, however may have survived the ice age in a different refugium in the Iberian Peninsula and was not as successful as the northern lineage in colonising available regions when the ice retreated. Both the blue tit and the great tit have continued to expand their distribution northwards during this century and gene flow plays an important role in homogenising the populations.

Kirjallisuus

- Aalto, P., Ader, A., Baumanis, J., Busse, B., Latja, A., Leivits, A., Miettinen, J., Ojanen, M., Pakkala, H., Tynjälä, M. & Vilbaste, E. 1997: Autumn migration of the willow tit (*Parus montanus*). – Ring 17:5–11.
- Avisé, J. C. 1994: Molecular markers, natural history and evolution. – Chapman & Hall, New York.
- van Balen, J. H. 1980: Population fluctuation of the Great Tit and feeding conditions in winter. – Ardea 68:143–164.
- Barrowclough, G. F. 1980: Gene flow, effective population sizes, and genetic variance components in birds. – Evolution 34:789–798.
- Bennet, K. D., Tzedakis, P. C. & Willis, K. J. 1991: Quaternary refugia of North European trees. – J. Biogeogr. 18: 103–115.
- Bohonak, A. J. 1999: Dispersal, gene flow and population structure. – Q. Rev. Biol. 74:21–45.
- Cramp, S. & Perrins, C. M. 1993: The Birds of the Western Palearctic. Vol. VII. – Oxford University Press, London.
- Eeva, T., Veistola, S. & Lehtikoinen, E. 1999: Timing of breeding in subarctic passerines in relation to food availability. – Canad. J. Zool. (painossa).
- Ekman, J. 1979: Coherence, composition and territories of winter social groups of the willow tit *Parus montanus* and the crested tit *P. cristatus*. – Ornis Scand 10:56–68.
- Frankham, R. 1995: Effective population size/adult population size ratios in wildlife: A review. – Genet. Res. 66: 95–107.
- Haftorn, S. 1956: Contribution of the food biology of tits especially about storing of surplus food. Part 4. A comparative analysis of *Parus atricapillus* L., *P. cristatus* L. and *P. ater* L. – Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skr. 1956 Nr. 4:1–54.
- Haftorn, S. 1957: Kjøttmeisas (*Parus m. major* L.) innvandring og nåvaerende utbredelse i Nord-Norge. – Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Forh. 30:14–21.
- Järvinen, A. 1983: Breeding strategies of hole-nesting passerines in northern Lapland. – Ann. Zool. Fennici 20:129–149.
- Kimura, M. & Ohta, T. 1971: Theoretical aspects of population genetics. – Princeton University Press, Princeton, N. J.
- Kluyver, H. N. 1951: The population ecology of the Great Tit *Parus major* L. – Ardea 39:1–135.
- Kvist, L., Ruokonen, M., Orell, M. & Lumme, J. 1996: Evolutionary patterns and phylogeny of tits and chickadees (genus *Parus*) based on the sequence of the mitochondrial cytochrome b gene. – Ornis Fennica 73:145–156.
- Kvist, L., Ruokonen, M., Lumme, J., & Orell, M. 1998: Mitochondrial control region polymorphism reveal high amounts of gene flow between Fennoscandian willow tits (*Parus montanus borealis*). – Hereditas 128:133–143.
- Kvist, L., Ruokonen, M., Lumme, J. & Orell, M. 1999a: The colonisation history and present day colonisation structure of the European great tit (*Parus major major*). – Hereditas 82:495–502.
- Kvist, L., Ruokonen, M., Lumme, J. & Orell, M. 1999b: Different population structures in northern and southern populations of the European blue tit (*Parus caeruleus*). – J. Evol. Biol. 12: 798–805.
- McCleery, R. H. & Clobert, J. 1990: Differences in recruitment of young by immigrant and resident great tits in Wytham wood. – Teoksessa: J. Blondel, A. Gosler, J.-L. Lebreton & R. McCleery (toim.), Population biology of passerine birds. An integrated approach. NATO ASI Ser., Ser. G: Ecological Studies Vol 24: 423–440.
- Orell, M. 1989: Population fluctuations and survival of Great Tits *Parus major* dependent on food supplied by man in winter. – Ibis 131: 112–127.
- Orell, M., Lahti, K., Koivula, K., Rytönen, S. & Welling, P. 1999a: Immigration and gene flow in northern willow tits *Parus montanus*. – J. Evol. Biol. 12: 283–295.
- Orell, M., Lahti, K. & Matero, J. 1999b: High survival rate and site fidelity in the Siberian Tit *Parus cinctus*, a focal species of the taiga. – Ibis 141:460–468.
- Orell, M. & Ojanen, M. 1983a: Timing and length of the breeding season of the Great Tit *Parus major* and the Willow Tit *P. montanus* near Oulu, northern Finland. – Ardea 71:183–198.
- Orell, M. & Ojanen, M. 1983b: Breeding success and population dynamics in a northern great tit *Parus major* population. – Ann. Zool. Fennici 20:77–98.
- Orell, M. & Ojanen, M. 1983c: Breeding biology and population dynamics of the willow tit *Parus montanus*. – Ann. Zool. Fennici 20:90–114.
- Orell, M. & Ojanen, M. 1983d: Effect of habitat, date of laying and density on clutch size of the Great Tit *Parus major* in northern Finland. – Holart. Ecol. 6:413–423.
- Orell, M., Rytönen, S. & Koivula, K. 1994: Causes of divorce in the monogamous willow tit *Parus montanus* and consequences for reproductive success. – Anim. Behav. 48: 1143–1154.
- Pulliam, H. R. 1988: Sources, sinks, and population regulation. – Amer. Nat. 132:652–661.
- Sanz, J. J. 1998: Effects of geographic location and habitat on breeding parameters of great tits. – Auk 115:1034–1051.
- Saurola, P., 1981: Rengaslöytöjä vaeltavista hömötiäisistä. – Lintumies 16:106–110.
- Svendsen, J. I., Astakhov, V. I., Bolshiyakov, D. Y., Demidov, I., Dowdeswell, J. A., Gataullin, V., Hjort, C., Hubberten, H. W., Larsen, E., Mangerud, J., Melles, M., Möller, P., Saarnisto, M. & Siegert, M. J. 1999: Maximum extent of the Eurasian ice sheets in the Barents and Kara Sea region during the Weichselian. – Boreas 28: 234–242.
- Weatherhead, P. J. & Forbes, M. R. L. 1994: Natal philopatry in passerine birds: genetic or ecological influences? – Behav. Ecol. Sociobiol. 5:426–433.
- Wright, S. 1931: Evolution in Mendelian populations. – Genetics 16: 97–159.
- Veistola, S. 1997: The effects of food and weather conditions on the breeding of hole-nesting passerines in the north. – Acta Univ. Turkuensis, Ser A II. Tom. 94. Biologia-Geographica-Geologica.
- Veistola, S., Lehtikoinen, E. & Iso-Iivari, L. 1995: Breeding biology of the great tit *Parus major* in a marginal population in northernmost Finland. – Ardea 83:419–420.
- Verboven, N. 1998: Multiple breeding in a seasonal environment. – Ph.D. thesis, Univ. of Utrecht.
- Verhulst, S. & van Eck, H. M. 1996: Gene flow and immigration rate in an island population of great tits. – J. Evol. Biol. 9:771–782.
- Väisänen, R. A., Lammi, E. & Koskimies, P. 1998: Muuttuva pesimälinnusto. – Otava, Helsinki.

Kirjoittajien osoite / Authors' address

Biologian laitos
PL 3000
90014 Oulun yliopisto

Saapunut / Received 14.1.2000