

# Levittäytymispäätöksiin vaikuttavat tekijät

Jenni Tolvanen

LuK-tutkielma

Biologian tutkinto-ohjelma

Oulun yliopisto

Tammikuu 2022

## Sisällysluettelo

|  |    |
|--|----|
| 1. Tiivistelmä .....                                     | 2  |
| 2. Johdanto.....   | 3  |
| 3. Ympäristötekijät .....                                | 5  |
| 3.1. Elollisen ympäristön vaikutus .....                 | 5  |
| 3.1.1. Eliöyhteisö .....                                 | 5  |
| 3.1.2. Lajitoverit.....                                  | 6  |
| 3.1.3. Sukulaiset.....                                   | 7  |
| 3.2. Maisemarakenne .....                                | 9  |
| 3.2.1. Elinympäristölaikun laatu ja koko.....            | 9  |
| 3.2.2. Maiseman konnektiivisuus ja pysyvyys .....        | 10 |
| 4. Yksilön sisäiset tekijät.....                         | 11 |
| 4.1. Perimä .....  | 11 |
| 4.2. Yksilönkehityksen aikainen ympäristö.....           | 13 |
| 4.3. Tieto .....   | 14 |
| 4.4. Levittäytymis- ja käyttäytymissyndroomat.....       | 15 |
| 5. Levittäytymispäätökset suuremmassa kontekstissa ..... | 16 |
| 5.1. Seuraukset yksilötasolla.....                       | 16 |
| 5.2. Seuraukset populaatiotasolla .....                  | 17 |
| 5.3. Levittäytymispäätökset suojelubiologiassa .....     | 18 |
| 5.4. Yhteenveto.....                                     | 19 |
| Lähdeluettelo.....                                       | 20 |

## 1. Tiivistelmä

Levittäytyminen on yksi ekologian ja genetiikan tärkeimmistä mekanismeista, jolla on vaikutuksia aina eliöyhteisötasolta yksittäisten alleelien liikkumiseen paikallispopulaatioiden välillä. Levittäytymisellä tarkoitetaan sitä, että eliöyksilö siirtyy uuteen paikkaan lisääntymään. Levittäytymistä tutkitaan nykyään käyttäytymisenä, koska tarkoituksellinen siirtyminen paikasta toiseen edellyttää päätöksentekoa. Levittäytymispäätöksen syntyminen näin ollen tarkoittaa, että sen taustalla on oltava erilaisia tekijöitä, jotka ovat päätöksen syntymiseen vaikuttaneet. Tässä työssä tavoitteeni on selvittää, millaisia tekijöitä levittäytymispäätöksen taustalla voi olla.

Levittäytymispäätöksiin vaikuttavat niin ympäristötekijät kuin yksilön sisäiset tekijät. Ympäristötekijöiden osalta levittäytymispäätöksissä on kyse huonoista olosuhteista lähtemisestä ja parempiin olosuhteisiin pyrkimisestä. Yksilön sisäiset tekijät puolestaan määrittävät, millaiset olosuhteet ovat kyseiselle yksilölle optimaalisimmat. Ympäristötekijöiden kohdalla puhutaan niin maisemarakenteen, eliöyhteisön, lajitoverien kuin sukulaisten vaikutuksista paikallisiin ja uuden alueen olosuhteisiin. Yksilön sisäisistä tekijöistä tärkeimpiä ovat puolestaan perimä ja kehitysympäristö ja näiden pohjalta syntyvät yksilölliset ominaisuuskokoelmat eli syndroomat, jotka voivat ohjata yksilön elämää levittäytymistä laajemminkin osa-alueilla.

Levittäytymispäätösten seuraukset ovat kauaskantoisia, koska ne johtavat sekä yksilöiden että niiden perimän siirtymiseen paikallispopulaatioiden välillä. Täten ne voivat vaikuttaa alueen populaatiodynamiikkaan ja aiheuttaa näin sekä uusien paikallispopulaatioiden syntymisiä että paikallisia sukupuuttoja. Perimäaineksen siirtyminen puolestaan vaikuttaa sopeutumiseen vallitseviin olosuhteisiin ja voi siten aiheuttaa sekä paikallispopulaatioiden samankaltaistumista että eriytymistä, jopa lajiutumiseen saakka. Levittäytymispäätösten syiden tunteminen antaa työkaluja mm. suojelubiologiaan sekä elinympäristöjen pirstaloitumisen, ilmastonmuutoksen ja tulokaslajien kanssa toimimiseen.

## 2. Johdanto

Mikä yhdistää kaikkia lajeja? Mitä yhteistä on kaikilla yksilöillä? Vastauksia lienee monia, mutta yksi niistä on levittäytyminen. Kaikkien lajien elinkierto on kuuluu vaihe, jossa on mahdollisuus liikkua, ja kaikki yksilöt joutuvat tässä vaiheessa päättämään, liikkua vai eikö (Danchin ym., 2008). Kasveilla tämä vaihe on usein lyhyt, kun siemen tai siitepöly liikkuu tuulen tai eläimen mukana uuteen paikkaan. Monilla kasvinsyöjillä vaihe voi puolestaan kestää läpi elämän, kun ne liikkuvat ravinnon perässä aina uusille alueille. (Danchin ym., 2008) Myös sinä ja minä joudumme jossain vaiheessa tekemään, ellemme ole jo tehneet, päätöksen lähteä lapsuuden perheestä ja aloittaa oma elämä itsenäisinä yksilöinä. Levittäytymisen ansiosta ihminen on, kuten muukin elämä, levittäytynyt kaikkialle maailmaan.

Levittäytymisellä eli dispersaalilla tarkoitetaan mitä tahansa yksilöiden tai sukusolujen liikettä, joka mahdollistaa geenivirran eli alleelien siirtymisen paikallispopulaatioiden välillä. (Edelaar & Bolnick, 2012; Ronce, 2007) Täten kaikki liikkuminen ei ole levittäytymistä, sillä se ei aina aiheuta geenivirtaa. Alleelien siirtyminen paikallispopulaatioiden välillä edellyttää, että yksilö tai sukusolu uuteen paikkaan saavuttuaan lisääntyy siellä. Tästä syystä esim. petojen pakeneminen, suojan etsiminen tai ravinnon perässä liikkuminen eivät ole levittäytymistä, ellei yksilö jostain syystä päädy lisääntymään niiden aikana (Danchin ym., 2008).

Levittäytymistä voi tapahtua yhden tai useamman kerran yksilön elinaikana lajista riippuen, tai ei kertaakaan. Ensimmäistä levittäytymiskertaa kutsutaan natalidispersaaliksi (engl. natal dispersal), ja sen aikana yksilö levittäytyy synnyinpaikastaan uuteen paikkaan, jossa se lisääntyy ensimmäisen kerran (Danchin ym., 2008; Matthysen, 2012). Natalidispersaalin jälkeen yksilö voi levittäytyä edelleen siirtymällä aina uuteen paikkaan lisääntymiskertojen välillä, jolloin puhutaan lisääntymisdispersaalista (engl. breeding dispersal) (Danchin ym., 2008; Matthysen, 2012). Synnyin- ja lisääntymispaikka voivat tarkoittaa lajista riippuen hyvin erilaisia asioita (Matthysen, 2012). Joillakin lajeilla paikka on selkeä, kuten pesä, jossa poikaset kasvavat sukukypsiksi saakka. Toisilla lajeilla poikaset liikkuvat emon mukana tämän reviirillä tai laajemmalla alueella, tai ne varttuvat jonkin sosiaalisen ryhmän jäsenenä. Tällaisilla lajeilla synnyin- tai lisääntymispaikalla voidaan tarkoittaa esim. reviiriä, laumaa tai habitaattilaikkua eli kyseiselle lajille sopivan elinympäristön laikkua (Matthysen, 2012). Yksilö voi myös päättää jäädä lisääntymään paikkaan, jossa on syntynyt, jolloin levittäytymistä ei tapahdu lainkaan

(Weatherhead & Forbes, 1994). Tästä päätöksestä käytetään nimitystä synnyinpaikkauskollisuus (engl. natal philopatry).

Levittäytyminen jaetaan usein kolmeen vaiheeseen (Danchin ym., 2008), ja se voi olla laadultaan passiivista tai aktiivista (Matthysen, 2012). Ensimmäinen vaihe on nykyiseltä alueelta lähteminen eli emigraatio. Toinen vaihe on alueiden välinen liikkuminen, jolloin yksilö etsii sopivinta aluetta ja lopulta valitsee jonkin niistä. Kolmas vaihe on asettuminen uudelle alueelle eli immigraatio. Passiivisella levittäytymisellä tarkoitetaan, että yksilö ei voi vaikuttaa liikkeeseensä (Matthysen, 2012). Tällöin liike riippuu esim. tuulesta, merivirroista tai muista eliöistä, jolloin levittäytymisen lopputulos on sattumaa. Aktiivisessa levittäytymisessä puolestaan yksilö voi ohjata liikettensä ja siten pitkälti määrätä levittäytymisensä lopputuloksen.

Levittäytyminen mielletään yleensä käyttäytymiseksi, sillä se koostuu sarjasta erilaisia päätöksiä, joita tehdään kunkin levittäytymisen vaiheen aikana (Danchin ym., 2008). Päätösten taustalla on yksilön tarpeiden täyttäminen: jos yksilöllä ei tietyssä paikassa ole riittävästi kaikkia tarvittavia resursseja, päätös levittäytyä voi syntyä (Danchin ym., 2008). Tässä työssä tarkastelen, millaisia syitä levittäytymispäätösten taustalla voi olla. Ensin esittelen yksilön elinympäristön vaikutusta levittäytymispäätöksiin, ja tämän jälkeen käyn läpi, miten yksilön sisäiset tekijät näkyvät levittäytymispäätöksissä. Lopuksi pohdin levittäytymispäätöksiä laajemmassa kontekstissa. Valitsin levittäytymisen työni aiheeksi, koska olen kiinnostunut populaatioekologiasta ja suojelubiologiasta ja halusin perehtyä levittäytymiseen niitä yhdistävänä tekijänä.

### 3. Ympäristötekijät

Elinympäristö vaikuttaa levittäytymispäätöksiin, sillä ympäristön laatu vaihtelee sekä alueittain että ajan kuluessa (Danchin ym., 2008). Tällöin ne yksilöt, jotka pystyvät siirtymään parhaille alueille, voivat hyödyntää parhaiten elinympäristön tarjoamia resursseja ja niiden kelpoisuus kohoaa. Koska luonnonvalinta suosii niitä yksilöitä, joilla on korkein kelpoisuus, syntyy valintapainetta, joka ohjaa levittäytymisen evoluutiota (Danchin ym., 2008).

Ympäristötekijät vaikuttavat levittäytymispäätöksiin kaikissa levittäytymisen vaiheissa. Päätöksiin vaikuttavat tekijät voivat kuitenkin muuttua levittäytymisen aikana (Bowler & Benton, 2005). Esimerkiksi on todennäköistä, että ennen levittäytymistä yksilöllä on enemmän tietoa alkuperäisestä habitaattilaikustaan kuin muista laikuista. Tästä syystä emigraatiopäätös voikin pohjautua useampiin elinympäristön ominaisuuksiin kuin immigraatiopäätös (Bowler & Benton, 2005). Liikkumisvaiheen aikana päätöksiä tehdään useita peräkkäin, kun yksilöt keräävät tietoa potentiaalisista habitaattilaikuista ja päättävät joko asettua tai jatkaa etsintää (Danchin ym., 2008).

Ympäristötekijöiden vaikutukset voidaan jakaa elollisen ympäristön tekijöihin ja maisemarakenteen tekijöihin. Todellisuudessa molemmat tekijät kuitenkin vaikuttavat toisiinsa ja levittäytymispäätöksen taustalla voikin näin olla erilaisia yhdysvaikutuksia. Esimerkiksi usein toistuvat häiriöt voivat hidastaa populaation kasvua ja näin vähentää yksilöiden tarvetta emigroitua ylitiheältä habitaattilaikulta (Ronce, 2007). Elollisen ympäristön vaikutukset puolestaan voidaan jakaa edelleen eliöyhteisön, lajitoverien ja sukulaisten vaikutuksiin.

#### 3.1. Elollisen ympäristön vaikutus

##### 3.1.1. Eliöyhteisö

Eliöyhteisötason tekijöillä tarkoitetaan lajienvälisiä vuorovaikutuksia. Ne vaikuttavat levittäytymispäätöksiin, sillä ne vaikuttavat habitaattilaikun laatuun ja voivat näin saada aikaan esim. levittäytymistä pois huonommista laikuista (Matthysen, 2012).

Eliöyhteisö voi vaikuttaa levittäytymispäätöksiin monin tavoin. Esimerkiksi petojen tai loisten läsnäolo, bioottisten resurssien saatavuus tai toisten lajien aiheuttama fyysinen häiriö voivat vaikuttaa laikun laatuun ja siten levittäytymispäätöksiin (Matthysen, 2012). Petojen ja loisten suuri määrä vaikuttaa levittäytymispäätöksiin yleensä karkottavana tekijänä (Danchin ym.,

2008; Matthysen, 2012). Petojen läsnäololla voi kuitenkin olla myös houkuttava vaikutus, jos kyseessä on yhteisen vihollisen välttely (Danchin ym., 2008). Pesimällä lähemmäksi pedon kanssa saaliseläimet voivat varoittaa petoa yhteisestä pedosta tai peto suojella saaliseläimiään puolustautumalla yhteistä petoa vastaan. Bioottisten resurssien saatavuudella tarkoitetaan puolestaan esimerkiksi määrällisesti ja laadullisesti riittävän ravinnon, pesäpaikkojen ja - materiaalien saatavuutta (Danchin ym., 2008). Onnistunut lisääntyminen voi esimerkiksi edellyttää jotain ravintoainetta, jota saa vain tietystä ravintolähteestä. Tällöin kyseistä lähdeä on oltava saatavilla valitulla habitaattilaikulla (Danchin ym., 2008).

### 3.1.2. Lajitoverit

Lajitovereilla tarkoitetaan saman lajin yksilöiden vaikutuksia levittäytymispäätöksiin eli lajin sisäisiä vuorovaikutussuhteita. Lajitoverien läsnäolosta voi olla sekä hyötyä että haittaa: lajitoverit aiheuttavat lajinsisäistä kilpailua, mutta toisaalta ne tarjoavat mahdollisuuksia tiedon keräämiseen, pariutumiseen ja yhteistyöhön esim. ravinnon hankinnassa (Danchin ym., 2008).

Lajinsisäinen kilpailu johtuu siitä, että saman lajin yksilöt käyttävät samoja resursseja, jolloin samalla habitaattilaikulla elävät yksilöt joutuvat kilpailutilanteeseen. Useiden tutkimusten mukaan korkea kilpailun määrä voi lisätä levittäytymistä (Matthysen, 2012), sillä kilpailu voi vähentää yksilön kelpoisuutta (Danchin ym., 2008). Useimmilla lajeilla lajinsisäisen kilpailun määrä riippuu suoraan lajitoverien määrästä eli populaation tiheydestä: mitä enemmän lajitovereita on tietyllä habitaattilaikulla, sitä kovempaa kilpailu todennäköisesti on (Danchin ym., 2008). Poikkeuksiakin toki on: esim. virtavesien pohjaeläimistöön kuuluvilla suodattajilla tiheys ei juurikaan vaikuta ravinnon saatavuuteen, sillä ne suodattavat ravinnokseen planktonia virtaavasta vedestä (Danchin ym., 2008). Jos tiheys kuitenkin vaikuttaa lajinsisäisen kilpailun määrään, yksilöt voivat tiheästi asutun laikun sijaan valita laikun, jolla on vähemmän resursseja, mutta vastaavasti vähemmän kilpailua (Danchin ym., 2008).

Lajitoverien läsnäolossa voi toki olla myös hyvät puolensa. Lajitoverit voivat jakaa tietoa keskenään joko tietoisesti, esimerkiksi varoittamalla pedoista, tai tiedostamattaan (Danchin ym., 2008). Korkea lajitoverien määrä jollakin laikulla esimerkiksi kertoo levittäytyjälle, että kyseinen laikku on suosittu ja että siellä on todennäköisesti runsaasti resursseja. Kilpailun suhteesta resurssien määrään puolestaan kertoo lajitoverien lisääntymismenestys: kun suhde on optimaalinen, kilpailua ei ole liikaa ja resursseja on riittävästi kaikille. Ylitiheässä

populaatiossa heikoimmat kilpailijat kärsivät resurssipulasta, mikä näkyy jälkikasvun määrässä ja selviytyvyydessä. Lajitoverien läsnäolo mahdollistaa lajista riippuen myös yhteistyön esim. ravinnon hankinnassa tai petoja vastaan puolustautumisessa (Danchin ym., 2008). Vaikka laji ei olisikaan sosiaalinen, riittävän korkea lajitoverien määrä on kuitenkin edellytys lisääntymiselle, sillä yksilön on vähintään löydettävä pariutumiskumppani (Danchin ym., 2008). Esimerkiksi etelänsuosirreillä (*Calidris alpina schinzii*) on pienempi todennäköisyys löytää kumppani pienillä laikuilla (Pakanen ym., 2017). Tällä lajilla myös emigraatio on vastaavasti suurempaa pieniltä laikuilta, joskin mahdollisia syitä tälle voi olla useita (Pakanen ym., 2017). Lajitoverit voivat myös itsessään toimia houkuttavana tekijänä levittäytyjille, vaikkei niiden läsnäolosta olisikaan suoranaisia hyötyjä (Matthysen, 2012).

Joissakin yhteyksissä paitsi lajitoverien määrä, myös niiden laatu voi vaikuttaa levittäytymispäätöksiin (Edelaar & Bolnick, 2012). Esimerkiksi tilanteissa, joissa pedot etsivät saalista saaliin tavallisimman ilmiäsun perusteella, yksilö voi hyötyä levittäytymisestä habitaattilaikkuun, jossa lajitoverien ilmiäsu poikkeaa sen omasta ilmiäsusta. Toisaalta ilmiäsujen samankaltaisuus voi esimerkiksi lisätä yhteistyömahdollisuuksia, jolloin samankaltaisten lajitoverien läsnäolosta on pikemminkin hyötyä.

### 3.1.3. Sukulaiset

Paitsi saman lajin yksilöiden, myös geneettisten sukulaisten läsnäololla on vaikutuksia levittäytymispäätöksiin. Sukulaisten läsnäolo vaikuttaa kelpoisuuteen siten, että se voi aiheuttaa sukulaiskilpailua tai lisätä sukusiitosriskiä (Danchin ym., 2008). Tästä syystä vanhemmat voivat kannustaa jälkikasvuun levittäytymään liikkumalla jälkikasvun kanssa näiden poikasaikana, tai käyttäytymällä aggressiivisesti tai luovuttamalla reviirinsä jälkikasvun aikuistuesssa (Matthysen, 2012). Toisaalta kelpoisuutta voivat lisätä erilaiset sosiaalisuuden muodot, kuten aitososiaalisuus esim. pistiäisyhdyskunnissa tai lähisukulaisten auttaminen lisääntymisessä (Danchin ym., 2008).

Sukulaiskilpailu voi vaikuttaa levittäytymispäätöksiin, sillä se paitsi lisää kilpailua resursseista, kuten lajinsisäinen kilpailu, se myös heikentää kelpoisuutta epäsuorasti, kun kilpailu kohdistuu samoja geenejä kantavaa sukulaista vastaan (Danchin ym., 2008). Koska monilla lajeilla sukulaiskilpailun riski pienenee, kun yksilön syntymäalueen ja sen valitseman elinalueen välinen välimatka kasvaa, levittäytyminen voi olla hyvä strategia sukulaiskilpailun välttämiseksi (Danchin ym., 2008).



Sukusiitosriski vaikuttaa myös ymmärrettävästi levittäytymiseen, sillä sukusiitosrasite pienentää yksilöiden kelpoisuutta (Bowler & Benton, 2005). Samoin kuin sukulaiskilpailun yhteydessä, myös sukusiitoksen välttämiseksi levittäytyminen voi olla toimiva strategia (Bowler & Benton, 2005). Empiirisessä tutkimuksessa sukusiitoksen välttäminen ei kuitenkaan ole tavallisesti osoittautunut levittäytymisen syyksi tai sen lisäksi levittäytymistä ohjaavat myös muut tekijät (Danchin ym., 2008). Teoreettisen tutkimuksen nojalla tiedetään, että pelkkä sukusiitoksen välttäminen saa aikaan vain toisen sukupuolen levittäytymistä toisen jäädessä aina syntymäalueelleen. Koska tällaiset tilanteet ovat luonnossa harvinaisia, on epätodennäköistä, että sukusiitoksen välttäminen olisi ainoa syy erilaisten levittäytymisstrategioiden kehittymisen taustalla.

Toisaalta sukusiitosriskin yhteydessä on otettava huomioon myös toinen ääripää eli ulkosiitosriski, joka yhtä lailla voi vaikuttaa levittäytymispäätöksiin ja ennen kaikkea levittäytymismatkan pituuteen (Weatherhead & Forbes, 1994). Ulkosiitoksen välttämällä eli optimaalisella sukusiitoksella tarkoitetaan sitä, että suositaan lisääntymistä riittävän samanlaisten yksilöiden kanssa, jotta ei rikota vallitseviin olosuhteisiin syntyneitä sopeutumia. Levittäytymismatka ei tällöin saa olla liian suuri, koska muuten riski toisenlaisiin olosuhteisiin sopeutuneen yksilön kanssa pariutumiseen kasvaa (Danchin ym., 2008; Weatherhead & Forbes, 1994). Optimaalista sukusiitosta on tämän takia ehdotettu syyksi synnyinpaikkauskollisuudelle. Esimerkiksi Weatherhead ja Forbes (1994) pitivät ulkosiitoksen välttämistä vaihtoehdohypoteesina varpuslintujen synnyinpaikkauskollisuudelle. Tutkimuksessa kuitenkin osoittautui, että synnyinpaikkauskollisuuden evoluution taustalla on pikemminkin levittäytymiseen liittyvien kustannusten minimointi kuin ulkosiitoksen välttäminen (Weatherhead & Forbes, 1994).

Sukulaisten läsnäololla voi olla myös kelpoisuutta lisääviä vaikutuksia. Kuten ei-sukulaisten välillä, myös sukulaisten välillä voi tehdä yhteistyötä esimerkiksi ravinnon hankinnan suhteen (Bowler & Benton, 2005). Sukulaisten välisessä yhteistyössä on kuitenkin se lisäetu, että yksilö lisää samalla epäsuoraa kelpoisuuttaan, koska sukulainen kantaa osittain samoja geneejiä kuin yksilö itse (Danchin ym., 2008). Se, onko sukulaisten läsnäolo levittäytymiseen kannustava vai sitä vähentävä tekijä, vaikuttaisi riippuvan pitkälti levittäytymiskustannuksista: jos kustannukset ovat suuret, levittäytyminen käy kannattamattomaksi, jolloin yhteistyö sukulaisten kanssa kompensoi sukulaiskilpailun tuomia haittoja (Bowler & Benton, 2005).

Tarkasteltaessa sukulaisten läsnäolon vaikutuksia levittäytymispäätöksiin on lisäksi otettava huomioon se, tunnistavatko kyseisen lajin yksilöt lähisukulaisensa vai eivät (Bowler & Benton, 2005). Jos sukulaisia ei tunnisteta, yksilön on mahdotonta arvioida sukulaisten määrää ympärillään ja sen myötä sukusiitosriskiä tai sukulaiskilpailun määrää. Tällaisissa tilanteissa on mahdollista kehittyä niin kutsuttu kiinteä levittäytymisstrategia (engl. fixed dispersal strategy), jossa levittäytyminen ei riipu sukulaisten määrästä syntymäaikalla, vaan tietty osa populaatiosta levittäytyy ja osa jää synnyinalueelleen (Bowler & Benton, 2005). Toisaalta sukulaisten väliset vuorovaikutukset itsessään lisäävät todennäköisyyttä sukulaisten tunnistamisen kehittymiselle, sillä se mahdollistaa esim. sukusiitoksen välttämisen ilman liikkumisen tuomia kustannuksia (Danchin ym., 2008).

### 3.2. Maisemarakenne

Elollisen ympäristön lisäksi levittäytymispäätöksiin vaikuttavat myös eloton ympäristö ja maisemarakenne. Eloton ympäristö muodostaa fyysisen perustan, jonka päälle elollinen ympäristö rakentuu (Danchin ym., 2008). Maisemarakenne puolestaan kuvaa sitä, miten elottoman ympäristön osatekijät muuntelevat maisemassa: muuntelun ansiosta muodostuu erilaisia habitaattilaikkuja eli tietyille lajeille sopivia elinympäristöalueita. Maisemarakenteen osalta levittäytymispäätöksiin vaikuttavat laikkujen laatu, koko ja maiseman konnektiivisuus sekä maiseman muuntelu ajan myötä (Bowler & Benton, 2005).

#### 3.2.1. Elinympäristölaikun laatu ja koko

Habitaatin laadulla tarkoitetaan sitä, kuinka hyvin kyseinen alue sopii kyseiselle lajille: mitä korkeampi laatu, sitä enemmän laikku nostaa kyseisen alueen yksilöiden kelpoisuutta ja sitä kannattavampaa yksilöiden on sinne levittäytyä (Danchin ym., 2008). Laikun laatuun vaikuttavat tekijät ovat erilaisia elottoman ympäristön ominaisuuksia sekä niiden pohjalta muovautuvan elollisen ympäristön ominaisuuksia (Danchin ym., 2008). Elottomassa ympäristössä laikun laatuun vaikuttavat esim. sääolosuhteet ja maaperä kuivan maan ympäristöissä tai suolapitoisuus meriympäristössä. Elollisessa ympäristössä laikun laatuun puolestaan vaikuttavat ne eliöt, jotka pärjäävät kyseisissä elottoman ympäristön muodostamissa olosuhteissa ja jotka siten muodostavat alueen elollisen ympäristön: tällöin puhutaan esim. ravinnon, petojen, kilpailevien lajien, loisten tai pesämateriaalien määrästä ja laadusta sekä lajitoverien ja sukulaisten vaikutuksista resurssien saatavuuteen (Danchin ym., 2008).

Paitsi laikun laadun, myös sen koon tiedetään vaikuttavan levittäytymispäätöksiin (Bowler & Benton, 2005). Yleisesti tunnettu korrelaatio on, että pienestä laikusta levittäytytään enemmän kuin suuresta ja että suureen laikkuun levittäytytään enemmän kuin pieneen laikkuun (Bowler & Benton, 2005). On kuitenkin epäselvää, vaikuttaako levittäytymispäätöksiin laikun koko itsessään vai jokin laikun koon kanssa korreloiva tekijä. Tällainen tekijä voi olla esim. elinympäristön kantokyky laikulla, paikallispopulaation koko tai tiheys tai puolisoloiden saatavuus (Pakanen ym., 2017). Pienen laikun suuremman emigraation syyksi on myös arveltu pienen laikun suurta reuna-alueen määrää suhteessa sisäalueen määrään: tällöin yksilöt kohtaavat laikun reunan useammin, minkä on ajateltu lisäävän niiden halua levittäytyä (Bowler & Benton, 2005). Hypoteesi ei kuitenkaan ole saanut ehdotonta tukea manipulatiivisissa tutkimuksissa, joten emigraatiopäätöksen taustalla saattaa olla esim. jokin edellä mainituista korreloivista tekijöistä. Suuren laikun suuremman immigraation syy voi puolestaan olla myös puhdas sattuma, sillä liikkumisvaiheen aikana yksilöiden on yksinkertaisesti todennäköisempää kohdata suurempi laikku kuin pienempi laikku (Bowler & Benton, 2005).

### 3.2.2. Maiseman konnektiivisuus ja pysyvyys

Maiseman konnektiivisuus eli yhteneväisyys kuvaa sitä, kuinka helppoa yksilöiden on liikkua maiseman habitaattilaikkujen välillä (Baguette & van Dyck, 2007). Siksi se vaikuttaa myös levittäytymiseen: mitä yhteneväisempi maisema on, sitä vähemmän kustannuksia levittäytyminen aiheuttaa, ja toisinpäin. Konnektiivisuutta kuvataan usein yksinkertaisilla mittareilla, kuten laikkujen välimatkalla tai mahdollisten leviämisesteiden määrällä (Baguette & van Dyck, 2007). Toisaalta myös laikkujen välisen elinympäristön voi katsoa vaikuttavan maiseman konnektiivisuuteen, sillä levittäytymisen tiedetään olevan yleisempää, kun laikkujen välinen elinympäristö ei rajoita liikkumista liiaksi (Bowler & Benton, 2005).

Levittäytymispäätöksiin maiseman konnektiivisuus vaikuttaa kaikissa levittäytymisen vaiheissa (Baguette & van Dyck, 2007). Emigraatiopäätökseen maiseman konnektiivisuus vaikuttaa sen mukaan, kuinka paljon tietoa maiseman konnektiivisuudesta on saatavilla (Bowler & Benton, 2005). Jos tietoa on vähän tai yksilöllä ei ole kykyä sen hankkimiseksi, levittäytymismatkaa tai liikkumisen vaikeutta ei voi arvioida etukäteen eikä siten myöskään levittäytymisestä mahdollisesti koituvia kustannuksia (Bowler & Benton, 2005). Tästä syystä hyvin pirstaloituneilla alueilla elävät yksilöt voivat päättää jäädä synnyinseudulle

sukusiitosriskin ja sukulaiskilpailun uhallakin, koska uuden laikun etsimiseen voi kulua liikaa resursseja (Pakanen ym., 2017). Liikkumisvaiheen aikana maiseman konnektiivisuus vaikuttaa liikkeen suuntaan ja nopeuteen (Baguette & van Dyck, 2007). Jos laikut ovat erillään toisistaan tai liikkumisesta koituu kustannuksia, paras strategia on liikkua nopeammin ja suoraviivaisemmin kohti uusia laikkuja. Immigraatiopäätökseen maiseman konnektiivisuus vaikuttaa uusien laikkujen löytymisen kautta: jos maisema on hyvin pirstaloitunut tai laikut eristyneitä, niiden löytämiseen kuluu enemmän aikaa ja levittäytymisen kustannukset kasvavat (Bowler & Benton, 2005). Tällöin immigraatiopäätöstä tehdessä yksilölle ei välttämättä ole mahdollista valita sopivinta laikkua, vaan se joutuu tyytymään siihen, mitä sattuu löytämään.

Maiseman rakenteen lisäksi levittäytymispäätöksiin voi vaikuttaa maiseman muuttuminen ajan kuluessa eli elinympäristön pysyvyys. Esimerkiksi vuodenaajat (Danchin ym., 2008) ja ekologinen sukkessio sekä populaatiodynamiikka (Ronce, 2007) voivat aiheuttaa laikkujen laadun muuttumista ajan myötä, mikä luo valintapainetta levittäytymisen kehittymiselle (Danchin ym., 2008; Ronce, 2007). Yksilötasolla levittäytymispäätöksiin vaikuttaa tässä tapauksessa se, kuinka hyvin muutos on ennustettavissa: jos olosuhteet muuttuvat satunnaisesti, yksilön ei ole mahdollista ottaa niitä huomioon etukäteen lähtöpäätöstä tehdessään tai uutta laikkua valitessaan (Danchin ym., 2008). Toisaalta, jos tulevasta muutoksesta on olemassa merkkejä etukäteen, niiden hyödyntäminen levittäytymispäätöstä tehdessä on kiistaton valintaetu (Ronce, 2007).

## 4. Yksilön sisäiset tekijät

Elinympäristön lisäksi levittäytymispäätöksiin vaikuttavat erilaiset yksilöön liittyvät tekijät. Tiedetään, että levittäytymispäätöksissä on olemassa yksilöllisiä eroja, ja että levittäytyvät yksilöt eroavat synnyinpaikkauskollisista niin morfologisilta ominaisuuksiltaan kuin käyttäytymiseltäänkin (Danchin ym., 2008). Tässä osiossa käsittelen niitä tekijöitä, jotka aiheuttavat yksilöllisiä eroja levittäytymispäätöksissä.

### 4.1. Perimä

Levittäytymispäätöksissä ilmenevät erot yksilöiden välillä johtuvat pohjimmiltaan eroista niiden perimässä. Vaikka yksilöiden päätöksiä ohjaavatkin pitkälti ympäristöön liittyvät tekijät, on levittäytymisen oltava myös ainakin osittain perinnöllistä, koska muuten se ei olisi voinut

kehittyä alun perinkään (Saastamoinen ym., 2018). Jos levittäytymisellä ei olisi lainkaan geneettistä pohjaa, parhaatkaan strategiat eivät voisi siirtyä seuraaville sukupolville eikä nykyisiä tunnettuja levittäytymisstrategioita olisi voinut kehittyä. Käytännössä levittäytymisen perinnöllisyys näkyy siten, että esimerkiksi levittäytymisalttius tai uuden habitaattilaikun valinta voi olla osittain periytyvää (Doligez ym., 2009; Saastamoinen ym., 2018). Näissä tilanteissa yksilön perimä näkyy ikään kuin taustana tai kontekstina: perimä määrittää yksilön herkkyyden eri ympäristötekijöille, joiden pohjalta päätös levittäytymisestä syntyy (Danchin ym., 2008).

Levittäytymisen perinnöllisyyden tutkimus on kuitenkin vielä lapsenkengissään, sillä levittäytyminen on prosessina monimutkainen ja sen tarkkaa geneettistä rakennetta ei ole empiirisesti tutkittu vasta kuin muutamia vuosia (Saastamoinen ym., 2018). Teoreettisessa tutkimuksessa puolestaan on jo alettu ottaa huomioon levittäytymisen erilaisia mahdollisia geneettisiä rakenteita. Kuitenkin ylivoimaisesti tavallisin levittäytymisen perinnöllisyyden mittari on heritabiliteetti eli periytyvyys, joka kuvaa, kuinka suuri osa jonkin ominaisuuden muuntelusta on perinnöllistä (Saastamoinen ym., 2018). Tällä muuttujalla mitattuna levittäytymisen perinnöllisyyden on todettu eri eliöillä vaihtelevan täydellisen periytyvyyden ja täydellisen periytymättömyyden välillä. Tämän perustella voitaneen todeta, että levittäytymispäätösten perinnöllinen osuus vaihtelee eri eliöryhmien välillä ja että useimmilla eliöillä levittäytymiseen vaikuttaa moni muukin tekijä kuin pelkästään yksilön perimä (Saastamoinen ym., 2018).

Toisaalta myös muut perinnölliset ominaisuudet voivat vaikuttaa levittäytymispäätöksiin, vaikeivat ne olisikaan suoranaisia levittäytymisominaisuuksia (Danchin ym., 2008). Esimerkiksi liikkumiskyky ja kognitiiviset ominaisuudet eivät liity pelkästään levittäytymiseen, mutta niillä on oleellinen vaikutus sen onnistumiseen. Levittäytymiseen vaikuttavia toissijaisia tekijöitä on runsaasti: esimerkiksi yksilön koko, persoonallisuus tai sukupuoli voivat olla osittain tai kokonaan perimästä riippuvaisia, ja ne vaikuttavat joko suoraan tai välillisesti levittäytymiseenkin (Saastamoinen ym., 2018; Trochet ym., 2016). Näistä tekijöistä sukupuolen vaikutus levittäytymistodennäköisyyteen tunnetaan parhaiten linnuilla ja nisäkkäillä (Trochet ym., 2016). Naaraat ja koiraat voivat reagoida eri tavoin eri ympäristötekijöihin, kuten populaatiotiheyteen tai -kokoon tai elinympäristön laatuun (Matthysen, 2012). Lisäksi sukupuoli vaikuttaa tavallisesti siten, että nisäkkäillä koiraat

levittäytyvät enemmän kuin naaraat, ja linnuilla naaraat levittäytyvät enemmän kuin koiraat (Trochet ym., 2016). Syitä näille eroavaisuuksille on ehdotettu lukuisia, mutta ainakin pariutumisjärjestelmän, jälkikasvun hoitamisen, sukupuolidimorfismin eli sukupuolten välisten ilmiuserojen ja territoriaalisuuden eli reviirin puolustamisen tiedetään vaikuttavan niiden kehittymiseen (Trochet ym., 2016).

#### 4.2. Yksilönkehityksen aikainen ympäristö

Geneettisen taustan lisäksi myös yksilönkehityksen aikaiset olosuhteet vaikuttavat levittäytymispäätöksiin (Danchin ym., 2008). Esimerkiksi eräällä hämähäkkilajilla (*Pardosa monticola*) nuoruusiän lämpötilaolosuhteet määrittävät, valitseeko se pidemmän vai lyhyemmän matkan levittäytymisstrategian (Clobert ym., 2009). Yksilönkehityksen aikainen ympäristö vaikuttaa samoin kuin perinnölliset tekijät, eli se muokkaa yksilön herkkyyttä eri ympäristötekijöille. Siten se eroaa varsinaisista ympäristövaikutuksista, joita käsittelemme edellä.

Yksilönkehityksen aikainen ympäristö vaikuttaa kehittyvään yksilöön pääasiassa äidin hormonitoiminnan kautta, jolloin puhutaan maternaalisista vaikutuksista (engl. maternal effects) (Danchin ym., 2008). Esimerkiksi emon stressihormonien ja testosteronin määrä vaikuttaa jälkikasvun levittäytymisalttiuteen (Cote ym., 2010). Mekanismin on todettu voivan auttaa jälkikasvua tekemään oikeita päätöksiä levittäytymisen aikana. Esimerkiksi sisiliskoilla (*Zootoca vivipara*) emon korkeampi stressihormonipitoisuus lisää poikasten synnyinpaikkauskollisuutta (Danchin ym., 2008). Stressaantuneella äidillä on kohonnut riski kuolla ennen seuraavaa lisääntymiskertaa, jolloin äidin ja poikasten välinen kilpailu äidin reviirillä lakkaa. Siksi yksilönkehityksen aikainen korkea stressihormonitaso vähentää poikasten levittäytymisalttiutta (Danchin ym., 2008). Mekanismi voi toisaalta parantaa pikemminkin vanhempien kelpoisuutta eikä jälkikasvun, sillä vanhemmille optimaalinen levittäytymisstrategia ei välttämättä ole optimaalinen jälkikasvun kannalta (Matthysen, 2012). Maternaaliset vaikutukset voivat esim. ohjata jälkikasvua levittäytymään, jotta kilpailu vanhempien ja jälkikasvun välillä vähenisi. Mekanismi ei myöskään välttämättä liity lainkaan sopivimman levittäytymisstrategian valitsemiseen. Esimerkiksi harmaakuvemyyrällä (*Myodes rufocanus*) koirasvoittoisiin poikueisiin syntyneet naaraat levittäytyvät korkeamman testosteronitason ansiosta enemmän kuin naarasvoittoisiin poikueisiin syntyneet naaraat (Danchin ym., 2008).

### 4.3. Tieto

Kolmas yksilöllisiä levittäytymiseroja aiheuttava tekijä on saatavilla olevan tiedon hyödyntäminen. Yksilöiden välillä on eroja tiedonkeruukyvyissä ja -tavoissa sekä siinä, kuinka paljon aikaa tiedon keruuseen käytetään (Cote & Clobert, 2013; Danchin ym., 2008). Sopivan levittäytymisstrategian valinta edellyttää, että yksilöillä on kyky kerätä tietoa ympäristöstään ja tehdä tiedon pohjalta päätös parhaasta strategiasta (Clobert ym., 2009). Yksilön kykyyn kerätä tietoa vaikuttavat hyvin perustavanlaatuisetkin asiat, kuten yksilön liikkumiskyky ja liikkumisesta aiheutuvat kustannukset (Danchin ym., 2008).

Tiedonkeruutapojen väliset erot näkyvät usein siinä, minkä tyyppistä tietoa yksilöt levittäytymispäätöstään varten hyödyntävät (Clobert ym., 2009). Tieto voidaan jakaa kahteen päätyyppiin: ei-sosiaaliseen ja sosiaaliseen tietoon.

Ei-sosiaalista tietoa on kaikki elottomasta ympäristöstä peräisin oleva tieto sekä muilta lajeilta saatu tieto (Danchin ym., 2008). Esimerkiksi maamerkit, saaliseläinten tuoksu tai pedon jätökset toimivat ei-sosiaalisen tiedon lähteinä. Sosiaalista tietoa on puolestaan lajitovereilta saatu tieto (Danchin ym., 2008). Sitä on esimerkiksi lajitoverien läsnäolo, kunto, käyttäytyminen tai lisääntymismenestys. Jo pelkkä lajitoverin läsnäolo jollakin alueella voi kertoa yksilölle, että alue on kyseiselle lajille sopiva, tai lajitoverin tuoksu turvapaikassa kertoo, että paikka on turvallinen (Clobert ym., 2009; Danchin ym., 2008). Lajitoverin kunto ja käyttäytyminen puolestaan voivat sisältää hienovaraisempaa tietoa (Cote & Clobert, 2013). Esimerkiksi sisiliskoilla tiheissä populaatioissa kasvaneet yksilöt ovat aktiivisempia ja aggressiivisempia kuin vähemmän tiheissä populaatioissa kasvaneet. Koska sisiliskot tunnistavat muilta laikuilta tulleet immigrantit, ne voivat immigrantin käyttäytymisen perusteella arvioida, onko sen syntymäaikalla ollut paljon vai vähän lajitovereita. Tämä tieto voi edelleen vaikuttaa levittäytymispäätöksiin (Cote & Clobert, 2013). Lajitoverien lisääntymismenestys on puolestaan kenties paras mittari laikun laadun arvioimiseen (Danchin ym., 2008). Kun lajitovereilla on paljon hyväkuntoisia poikasia, yksilö voi päätellä, että laikulla on runsaasti resursseja ja että kilpailu niistä on maltillista. Jos kilpailu olisi kovaa, poikasten määrä ja laatu voisivat kärsiä siitä.

Vaikka kaikki nämä tietotyypit voivat sisältää oleellista tietoa levittäytymispäätösten tekemiseksi, yksilöiden välillä on usein eroa siinä, mitä tietotyyppisiä ne käyttävät ja missä suhteissa. Käytettyihin tietotyyppisiin vaikuttavat niin niiden saatavuus, ajankohtaisuus kuin

se, millainen tieto on yksilön perimän ja ilmiön kannalta sille oleellisinta (Clobert ym., 2009; Cote & Clobert, 2013; Danchin ym., 2008).

#### 4.4. Levittäytymis- ja käyttäytymissyndroomat

Kuten edellä esitin, yksilön perimä sekä sen kehitys- ja kasvu ympäristö luovat taustan yksilöllisille eroille levittäytymispäätöksissä. Nämä erot näkyvät jo osaltaan siinä, millaista tietoa ja kuinka paljon yksilö levittäytymispäätöstään varten hankkii. Kun lopulta tullaan levittäytymisvaiheeseen, erot levittäytyjien ja synnyinpaikkauskollisten välillä käyvät ilmeisiksi. Tällaisia eroja tunnetaan aina yksisoluisilta nisäkkäisiin ja ne voivat olla morfologisia, fysiologisia ja käyttäytymiseen ja elinkiertoon liittyviä (Clobert ym., 2009). Esimerkiksi talitiaisella (*Parus major*) levittäytyjät tutkivat ympäristöään enemmän kuin synnyinpaikkauskolliset (Korsten ym., 2013), kuten myös eräällä oravalajilla (*Urocitellus beldingi*), jolla levittäytyjät lisäksi liikkuvat enemmän sekä ovat rohkeampia kuin synnyinpaikkauskolliset (Clobert ym., 2009).

Levittäytyjillä on siis useilla lajeilla koko joukko erilaisia levittäytymistä helpottavia sopeutumia. Näiden sopeutumien yksilöllisestä kokoelmasta käytetään nimitystä ”levittäytymissyndrooma” (engl. dispersal syndrome), joka kuvaa yksilön niiden ominaisuuksien joukkoa, jotka lisäävät levittäytymisen onnistumistodennäköisyyttä (Cote & Clobert, 2013). Koska nämä ominaisuudet voivat olla sekä pysyviä että väliaikaisia, käytetään lisäksi termiä ”käyttäytymissyndrooma” (engl. behavioural syndrome), joka kuvaa yksilön pysyviä käyttäytymisominaisuuksia eli persoonallisuutta tai temperamenttia (Cote & Clobert, 2013). Levittäytymis- ja käyttäytymissyndroomat vaikuttavat levittäytymispäätöksiin, sillä ne määrittävät osaltaan yksilön käyttäytymistä ja näkyvät näin myös päätöksissä (Cote & Clobert, 2013).

Eri persoonallisuusominaisuudet vaikuttavat levittäytymispäätöksiin eri tavoin. Ensimmäinen päätöksiin vaikuttava persoonallisuustekijä on aktiivisuus. Se vaikuttaa yleensä siten, että aktiivisesti ja rohkeasti ympäristöään tutkivat yksilöt levittäytyvät enemmän (Cote ym., 2010). Tämä pitää paikkansa esimerkiksi talitiaisella (Korsten ym., 2013). Toinen päätöksiin vaikuttava tekijä on aggressiivisuus, joka puolestaan voi vaikuttaa sekä levittäytymistä lisäävästi että vähentävästi (Cote ym., 2010). Joillakin lajeilla, kuten kotihiirellä (*Mus musculus musculus*), seeprakotiloahvenella (*Neolamprologus multifasciatus*) ja eräällä sirkkalajilla (*Gryllus texensis*) levittäytymisalttius on suurempi vähemmän aggressiivisilla yksilöillä, kun



taas eräällä peltomyyrälajilla (*Microtus pennsylvanicus*) ja reesusmakakilla (*Macaca mulatta*) aggressiiviset yksilöt levittäytyvät useammin ja aikaisemmin. Kolmas päätöksiin vaikuttava tekijä on seurallisuus, jonka vaikutus riippuu paikallisesta populaatiotiheydestä (Cote ym., 2010). Esimerkiksi suomalaisilla tehdyn tutkimuksen mukaan kouluiän alussa seuralliset yksilöt muuttavat myöhemmin todennäköisemmin kaupunkiin, toisin kuin vähemmän seuralliset, joilla on suurempi todennäköisyys muuttaa kaupungeista pois. Samantyyppinen ilmiö on löydetty myös sisiliskoilta, josta kerron seuraavassa kappaleessa tarkemmin.

Levittäytymis- ja käyttäytymissyndroomat näkyvät osaltaan ilmiössä, josta käytetään nimitystä ”habitat matching”. Sillä tarkoitetaan tilannetta, jossa yksilö pyrkii asettumaan sellaiseen laikkuun, johon sen ominaisuudet sopivat parhaiten eli jossa sillä on korkein kelpoisuus (Danchin ym., 2008; Edelaar & Bolnick, 2012). Esimerkiksi sisiliskoilla yksilön käyttäytymissyndrooma määrittää, millainen laikku on sille optimaalinen (Cote ym., 2010). Sisiliskoilla yksilöiden välillä on eroja seurallisuudessa eli siinä, kuinka hyvin ne sietävät lajitoverien läsnäoloa. Seurallinen yksilö sietää lajitoverien läsnäoloa hyvin: se voi esim. pärjätä hyvin kilpailussa tai olla taitava hyödyntämään lajitoverien tarjoamaa sosiaalista tietoa. Tällöin se voi päättää levittäytyä harvemmin asutulta laikulta tiheämpään laikkuun, jossa sen kelpoisuus on korkeampi. Vastaavasti ei-seurallinen yksilö ei juuri siedä lajitoverien läsnäoloa. Se ei ehkä pärjää kilpailussa niiden kanssa eikä osaa hyödyntää sosiaalista tietoa niin hyvin kuin muusta ympäristöstä hankkimaansa tietoa. Niinpä se voi päättää levittäytyä tiheästä laikusta harvemmin asuttuun laikkuun tai jopa kokonaan tyhjään laikkuun, jonne sen ominaisuudet soveltuvat paremmin.

## 5. Levittäytymispäätökset suuremmassa kontekstissa

Vaikka levittäytymispäätökset ovatkin yksittäisten eliöiden yksittäisiä valintoja, niillä on merkittäviä seurauksia paitsi yksilölle itselleen, myös koko populaatiolle ja eliöyhteisölle (Ronce, 2007). Tästä syystä levittäytyminen vaikuttaa myös erilaisiin käytännön sovelluksiin, kuten suojelubiologiaan. Tässä osiossa pohdin levittäytymispäätösten seurauksia yksilötasolta suurempiin kokonaisuuksiin.

### 5.1. Seuraukset yksilötasolla

Yksilön elämään levittäytymispäätökset voivat vaikuttaa merkittävästi (Ronce, 2007). Levittäytymisestä voi olla merkittäviä haittoja: yksilö voi päätyä epäsuotuisaan

elinympäristöön epähuomiossa tai olosuhteiden pakosta, sillä voi olla vaikeuksia sopeutua uusien lajitoverien läsnäoloon tai se voi jopa menehtyä, jos se kohtaa uusissa ympäristöissä enemmän petoja. Toisessa vaakakupissa puolestaan on se tosiasia, että yksilön on mahdollista päätyä juuri sille sopivimpaan elinympäristöön, missä eläminen ja lisääntyminen on suotuisinta.

## 5.2. Seuraukset populaatiotasolla

Populaatiotasolla levittäytymispäätökset voivat saada aikaan monenlaisia ilmiöitä niin populaatiodynamiikassa kuin paikallispopulaatioiden evoluutiossa (Danchin ym., 2008). Populaatiodynamiikkaan levittäytymispäätökset vaikuttavat yksilöiden liikkeen kautta: levittäytyjien liike paikallispopulaatioiden välillä vaikuttaa niin populaation säätelyyn kuin selviytyvyyteenkin. Vaikutus säätelyyn voi näkyä esim. populaatiokoon vaihtelussa ja asuttujen laikkujen lukumäärässä. Pienen populaatiokoon aikana vain parhaimmat laikut ovat asuttuja, jolloin populaatiokoko lähtee helposti kasvuun. Kun populaatiokoko on riittävän suuri, yksilöt alkavat levittäytyä myös huonommille laikuille, joissa lisääntyminen ei onnistu yhtä hyvin ja populaatiokoko alkaa laskea. Tämän seurauksena vain parhaimmat laikut säilyvät asuttuina ja sykli voi alkaa alusta. Paikallispopulaatioiden selviytyvyyteen levittäytymispäätökset vaikuttavat yleensä siten, että mitä enemmän eri paikallispopulaatioita on, sitä epätodennäköisempää on, että sukupuutto kohtaisi niitä kaikkia yhtä aikaa. Näin levittäytyminen uusille laikuille voi siis parantaa populaation selviytymistodennäköisyyttä (Danchin ym., 2008).

Paikallispopulaatioiden evoluutioon levittäytymispäätökset vaikuttavat geenivirran kautta: kun yksilöt siirtyvät uuteen paikkaan lisääntymään, ne levittävät samalla genejään kyseiselle alueelle (Edelaar & Bolnick, 2012). Etenkin eristyneille populaatioille riittävä geenivirta voi olla eilinehto, sillä se vähentää sukusiitoksen ja geneettisen satunnaisajautumisen riskiä (Rönkä ym., 2021). Geenivirran vaikutukset riippuvat pitkälti siitä, onko geenivirta satunnaista vai ei-satunnaista (Edelaar & Bolnick, 2012). Satunnaista geenivirta on silloin, kun kaikki populaation genotyytit levittäytyvät yhtä todennäköisesti. Ei-satunnaista geenivirta on puolestaan silloin, kun jotkin genotyytit levittäytyvät todennäköisemmin kuin toiset. Perinteisesti geenivirta on ajateltu satunnaiseksi ilmiöksi, mutta kuten aiemmin esittelin, levittäytymisalttius voi olla osittain perinnöllistä, jolloin geenivirtakaan ei voi olla täysin satunnaista (Edelaar & Bolnick, 2012).

Populaatiotason seurauksia tutkittaessa on tärkeä tietää, onko geenivirta satunnaista vai ei-satunnaista, sillä niiden vaikutukset ovat pitkälti päinvastaisia (Edelaar & Bolnick, 2012). Esimerkiksi satunnainen geenivirta tasoittaa paikallispopulaatioiden välisiä geneettisiä eroja ja näin vähentää niiden sopeutuneisuutta paikallisiin olosuhteisiin ja heikentää kokonaiskelpoisuutta. Ei-satunnainen geenivirta puolestaan voi saada huonojen laikkujen yksilöt levittäytymään paremmille laikuille, jolloin kokonaiskelpoisuus nousee ja paikallispopulaatioiden väliset erot kasvavat. Tämä voi näkyä lopulta jopa lajiutumisenä: ei-satunnainen geenivirta voi saada esim. tietynlaista elinympäristöä suosivat yksilöt asettumaan samoille alueille, jolloin ne eivät niin todennäköisesti lisäänty toisenlaista elinympäristöä suosivien yksilöiden kanssa, vaikkei niillä olisikaan mitään estettä liikkua ja lisääntyä toistensa alueella. Tällainen tietynlaisten yksilöiden kerääntyminen tietyille alueille voi johtaa populaatioiden geneettiseen eriytymiseen ja lopulta jopa lajiutumiseen (Edelaar & Bolnick, 2012).

### 5.3. Levittäytymispäätökset suojelubiologiassa

Koska levittäytymispäätökset vaikuttavat koko populaation tulevaisuuteen, niillä on tärkeä rooli erilaisissa soveltavissa tieteissä, kuten suojelubiologiassa. Uhanalaisten lajien suojelemiseksi on esimerkiksi tärkeää ylläpitää riittävää geenivirtaa, jotta paikallispopulaatiot eivät alkaisi kärsiä sukusiitosrasitteesta (Edelaar & Bolnick, 2012). Tähän voidaan vaikuttaa esim. lisäämällä eristyneiden laikkujen välistä levittäytymistä luomalla suojelualueita laikkujen välille (Pakanen ym., 2017). Suojelutoimissa on kuitenkin otettava huomioon sekä lajikohtaiset ominaisuudet että lajin yksilöiden väliset erot. Lajitasolla suojelutoimiin vaikuttavat esim. lajin liikkuvuuteen vaikuttavat tekijät, kuten levittäytymiskyky tai taipumus synnyinpaikkauskollisuuteen (Rönkä ym., 2021). Esimerkiksi etelänsuosirille on kannattavampaa luoda useita pieniä elinympäristöjä yhdistämään entisiä elinalueita yksittäisten suurten elinympäristöjen sijaan, sillä laji on hyvin synnyinpaikkauskollinen ja kärsii sen vuoksi sukusiitosrasitteesta (Pakanen ym., 2017). Yksilöiden väliset erot puolestaan kannattaa ottaa huomioon esim. istutettaessa jotain lajia uudestaan sen aiemmille esiintymisalueille (Cote ym., 2010). Tällöin istutettavien yksilöiden kannattaa olla sellaisia, että ne jäävät mielellään vapautusalueelle. Tämä voidaan saavuttaa esimerkiksi kasvattamalla ne ympäristössä, joka on mahdollisimman samankaltainen kuin tuleva elinympäristö (Edelaar & Bolnick, 2012), tai valikoimalla mahdollisuuksien mukaan persoonaltaan sellaisia yksilöitä,

jotka eivät ole niin alttiita levittäytymään ja jotka pärjäävät matalassa populaatiotiheydessä (Cote ym., 2010).

Suojelubiologiassa on lisäksi otettava huomioon tulokaslajien eli uusille alueille levittäytyvien lajien leviäminen, sillä ne voivat syrjäyttää alkuperäisiä lajeja, ja niiden levittäytymistä koskevat samat lainalaisuudet kuin muutakin levittäytymistä (Cote ym., 2010). Esimerkiksi läntisessä Pohjois-Amerikassa rastaslintuihin kuuluva purppurasinikka (*Sialia mexicana*) on voimakkaalla levittäytymisellään valloittanut lähilajinsa vuorisinikan (*Sialia currucoides*) elinalueita. Purppurasinikalla uusille alueille levittäytyvät yksilöt ovat yleensä aggressiivisimpia, jolloin alkuperäiset vuorisinikat eivät pärjää kilpailussa ja tulokaslajin levinneisyysalue kasvaa. Toisaalta tällaisten levittäytymistä edesauttavien persoonallisuuspiirteiden tunteminen voi olla eduksi uhanalaisten metapopulaatioiden elvyttämisessä, jos halutaan lisätä uusien habitaattilaikkujen käyttöönottoa tai vahvistaa olemassa olevia paikallispopulaatioita (Cote ym., 2010).

#### 5.4. Yhteenveto

Koska levittäytymispäätösten seuraukset ulottuvat niin laajalle, niiden rooli on yhä tärkeämpi nykyisessä muuttuvassa maailmassa ilmastonmuutoksen, elinympäristöjen pirstaloitumisen ja lajien levinneisyysalueiden muuttumisen myötä (Cote ym., 2010; Ronce, 2007). Levittäytyminen vaikuttaa lajien mahdollisuuteen päätyä otollisiin olosuhteisiin, ja se toisaalta antaa työkaluja uhanalaisten lajien elvyttämiseksi (Cote ym., 2010). Koska elinympäristöjen muuttuminen vaikuttaa väistämättä kaikkien lajien tulevaisuuteen, on levittäytymispäätösten syiden yhä parempi tuntemus yksi seurausten ennustamisen tärkeimmistä kulmakivistä (Bowler & Benton, 2005).

## Lähdeluettelo

- Baguette, M., & van Dyck, H. 2007. Landscape connectivity and animal behavior: Functional grain as a key determinant for dispersal. - *Landscape Ecology* Vol.22 (8): 1117-1129.
- Bowler, D. E., & Benton, T. G. 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: Relating individual behaviour to spatial dynamics. - *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* Vol.80 (2): 205-225.
- Clobert, J., le Galliard, J. F., Cote, J., Meylan, S., & Massot, M. 2009. Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. - *Ecology Letters* Vol.12 (3): 197-209.
- Cote, J., & Clobert, J. 2013. Dispersal syndromes in the common lizard: personality traits, information use, and context-dependent dispersal decisions. - Teoksessa: Clobert, J., Baguette, M., Benton, T. G. (toim.), *Dispersal Ecology and Evolution*: 3-18. OUP Oxford.
- Cote, J., Clobert, J., Brodin, T., Fogarty, S., & Sih, A. 2010. Personality-dependent dispersal: Characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. - *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* Vol.365 (1560): 4065-4076.
- Danchin, E., Giraldeau, L.-A., & Cézilly, F. 2008: *Behavioural ecology* - Oxford University Press, Oxford.
- Doligez, B., Gustafsson, L., & Pärt, T. 2009. "Heritability" of dispersal propensity in a patchy population. - *Proceedings of the Royal Society. B, Biological Sciences* Vol.276 (1668): 2829-2836.
- Edelaar, P., & Bolnick, D. I. 2012. Non-random gene flow: An underappreciated force in evolution and ecology. - *Trends in Ecology and Evolution* Vol.27 (12): 659-665.
- Korsten, P., van Overveld, T., Adriaansen, F., & Matthysen, E. 2013. Genetic integration of local dispersal and exploratory behaviour in a wild bird. - *Nature Communications* Vol.4 (1): 2362-2362.
- Matthysen, E. 2012: Multicausality of dispersal: a review. - Teoksessa: Clobert, J., Baguette, M., Benton, T. G. (toim.), *Dispersal Ecology and Evolution*: 3-18. OUP Oxford.

- Pakanen, V.-M., Koivula, K., Flodin, L.-Å., Grissot, A., Hagstedt, R., Larsson, M., Pauliny, A., Rönkä, N., & Blomqvist, D. 2017. Between-patch natal dispersal declines with increasing natal patch size and distance to other patches in the endangered Southern Dunlin *Calidris alpina schinzii*. - *Ibis* Vol.159 (3): 611-622.
- Ronce, O. 2007. How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. - *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* Vol.38 (1): 231-253.
- Rönkä, N., Pakanen, V.-M., Pauliny, A., Thomson, R. L., Nuotio, K., Pehlak, H., Thorup, O., Lehtikoinen, P., Rönkä, A., Blomqvist, D., Koivula, K., & Kvist, L. 2021. Genetic differentiation in an endangered and strongly philopatric, migrant shorebird. - *BMC Ecology and Evolution* Vol.21 (1): 125-125.
- Saastamoinen, M., Bocedi, G., Cote, J., Legrand, D., Guillaume, F., Wheat, C. W., Fronhofer, E. A., Garcia, C., Henry, R., Husby, A., Baguette, M., Bonte, D., Coulon, A., Kokko, H., Matthysen, E., Niitepõld, K., Nonaka, E., Stevens, V. M., Travis, J. M. J., ... del Mar Delgado, M. 2018. Genetics of dispersal. - *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* Vol.93 (1): 574-599.
- Trochet, A., Courtois, E. A., Stevens, V. M., Baguette, M., Chaine, A., Schmeller, D. S., & Clobert, J. 2016. Evolution of sex-biased dispersal. - *The Quarterly Review of Biology* Vol.91 (3): 297-320.
- Weatherhead, P. J., & Forbes, M. R. L. 1994. Natal philopatry in passerine birds: Genetic or ecological influences? - *Behavioral Ecology* Vol.5 (4): 426-433.