

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
TERIOLOOGIA ÕPPETOOL

Mariel Luuk

HALLHÜLJESTE (*HALICHOERUS GRYPUS*)
SIGIMISPERIOODI KUJUNEMISEST JA SELLE
ÖKOLOOGILISEST TÄHENDUSEST

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Mart Jüssi
Kaasjuhendaja: Martin Silts

Tartu 2016

Hallhüljes (*Halichoerus grypus*) on Atlandi ookeani põhjaosa külmaes parasvöötme ja subarktilistes vetes leviv loom, kellel on evolutsiooniliselt välja kujunenud võime sigida jääs. Hallhüljel on kolm populatsiooni, mis levivad Atlandi ookeani põhjaosas ning Läänemeres ja kõikide puhul on sigimisperiod erinevalt ajastatud. Muutuvad keskkonnatingimused sunnivad hallhülgeid minema maismaale sigima, kus ei ole soodsad tingimused poegade üleskasvatamiseks. Antud töö eesmärk oli üldiste sigimisstrateegiate taustal välja selgitada, kuidas on sigimisperiod kujunenud ning mis seda mõjutavad. Selgus, et olulist rolli mängivad evolutsioonilised, ökoloogilised ning füsioloogilised tingimused. Kuid muutuvad keskkonnatingimused võivad hallhüljeste sigimismustreid ümber kujundada ning selle mõistmiseks on olulised põhjalikumad uurimised hallhüljeste sigimisbioloogia vallas.

The grey seal (*Halichoerus grypus*) inhabits cold temperate and sub-Arctic waters in the north of the Atlantic Ocean, where the grey seal has evolutionally evolved to breed on ice. The grey seal has three populations in the northern part of the Atlantic Ocean and in the Baltic sea. All the populations breed in different times. The changing environment has forced the grey seals to breed on mainland, where the conditions are not very favourable for the growing pups. The aim of the thesis was to explain, using general breeding strategies as a background, how the breeding period has formed and what affects it. It appeared that evolutionary, ecological and physical conditions play an important role in the development of the breeding period. However, the changing environment may change the breeding patterns and therefore it is crucial to furthermore study the field of the grey seal's breeding.

Sisukord

1. Sissejuhatus	4
2. Hallhülge (<i>Halichoerus grypus</i>) bioloogia	5
2.1 Välimus	5
2.2 Levik	5
2.2.1 Levik ja arvukus Läänemeres	6
2.3 Ränded	8
3. Hallhülge ohud	9
3.1 Küttimine	9
3.2 Kaaspüük ja kalandus	10
3.3 Saastatus	11
4. Sigimine	13
4.1 Imetajate sigimine	13
4.2 Mereimetajate sigimistrateegiad	14
4.3 Kõrvukhülglaste ja hülglaste sigimismustrite kujunemisest	16
4.4 Hallhülge sigimisbioloogia	17
4.4.1 Hallhüljeste sigimine Läänemeres	19
Arutelu	22
Kokkuvõte	25
Summary	26
Tänuavaldused	28
Kasutatud kirjandus	29

1. Sissejuhatus

Imetajate sigimine on keeruline ent elutähtis bioloogiline funktsioon, mille toimumiseks on olulised olemasolevad toiduressursid ning sotsiaalsed tingimused. Imetajad elavad sageli sellistes elupaikades, kus energeetilised väljakutsed varieeruvad hooajati (Bronson 1985). Enamik maismaa imetajaid on tulusigijad, sest nende poegade ellujäämine sõltub emasloomade võimadest toituda. Tulusigijad kasutavad olemasolevaid toiduressursse, et tagada samaaegu poegade jätkusuutliku arengu (Stephens *et al* 2009). Mereimetajatel, eelkõige hülgastel (*Phocidae*) on sigimise ja toitumise alad eraldatud ning seega on nende puhul valdavalt tegemist varusigijatega, kes imetamisel toetuvad enda rasvavarudele, et sellest jätkuvalt piisavalt piima tootmiseks (Stephens *et al* 2009).

Hallhüljes (*Halichoerus grypus*) asustab piirkondi, kus aastaegade vaheldumine kujundab loomade sigimiskäitumist. Olen oma töösse valinud hallhülje põhjusel, et tegu on Läänemeres kohaliku liigiga, kes on samas laialt levinud ka Atlandi ookeani põhjaosas. Nii laialdane levikuulatus on hallhüljel kujundanud erineva sigimisbioloogia tema levila eriosades.

Töö eesmärk on anda ülevaade hallhüljeste sigimisperioodi mõjutavatest teguritest üldiste sigimisstrateegiate taustal, et välja selgitada, kuidas sigimisperiood on kujunenud ja mis seda mõjutavad. Kuna algselt planeeritud eksperimentaalne töö jäi katki, arvestades hallhülje poegimisperioodi langemist kevad-talvele, siis keskendub käesolev töö ülevaatele valdkonna avaldatud artiklitest. Lisaks sigimisbioloogiale nii kitsamas kui laiemas ringis, käsitletakse veel lisaks hallhülje ülevaatlikku bioloogiat, mis puudutab liigi kirjeldust, levikut ja rändeid ning samuti leitakse seoseid hallhülje ohtude ja sigimisedukuse vahel.

2. Hallhülge (*Halichoerus grypus*) bioloogia

2.1 Liigi kirjeldus

Hallhüljestel esineb kahe soo vahel dimorfismi. Isased kasvavad märgatavalt suuremaks kui emased (Jefferson *et al* 2015). Isaste pea on suurem ning nende koon on pikem ja laiem ning pealt poolt kumer. Seevastu võib emaste koon olla pigem nõgus, lame või kergelt kumer (Jefferson *et al* 2015). Ninasõõrmed on hallhüljestel teineteisest laialt eraldatud ning praktiliselt paralleelsed omavahel. Altpoolt kokku koondudes moodustavad ninasõõrmed justkui W-tähe, erinevalt teistest hülge liikidest perekonnast *Phoca*, kelle ninasõõrmed koonduvad V-täheks (Jefferson *et al* 2015). Suure pea kohta on hallhüljestel väikesed silmad (Jefferson *et al* 2015). Pika koonu tõttu paiknevad silmad palju kaugemal ninast kui teistel hülglastel (Jefferson *et al* 2015). Esiloivad on hallhüljestel lühikesed ja laiad (Jefferson *et al* 2015). Karvastiku värvus ja muster on varieeruvad. Enamik hallhülgeid on hallika või pruunika tooniga ning selja pealt tumedamad ja kõhu poolt heledamad (Jefferson *et al* 2015). Keha tagumisel poolel on erineva suuruse ja kujuga tumedad laigud (Jefferson *et al* 2015). Vananedes isased muutuvad tumedamaks, omandades tumepruunist kuni musta värvusega karvastiku, kus esineb heledamaid laiike (Jefferson *et al* 2015). Punakat ja oranži värvitooni võib mõningatel isenditel esineda kaela piirkonnas, loivadel ja kõhu poolel. Karvastik muutub kahvatumaks ja heledamaks enne karvavahetusperioodi (Jefferson *et al* 2015).

Hallhülge kahe alamliigi vahel märgatavat erinevust pole, kui ainult seda, et Lääne-Atlandi asurkond on palju suurema kehaehitusega kui Ida-Atlandi asustavad hallhülged (Jefferson *et al* 2015). Põhja-Ameerika isased hallhülged on 2,5 m pikad ja kaaluvad 300–350 kg. Emaste pikkuseks on 2 m ning kaal jääb vahemikku 150–200 kg (Jefferson *et al* 2015). Seevastu Ida-Atlandi isased hallhülged on kehamõõtmetelt sarnased Põhja-Ameerika emaste hallhüljestega, kuid kaaluvad 233–310 kg. Emased on 1,8 m pikad ning kaaluvad 155 kg (Jefferson *et al* 2015). Läänemere hallhülged kasvavad keskmiselt 1,65–2,1 m pikkuseks. Emaste hallhüljeste kaal jääb vahemikku 100–180 kg ning isased kaaluvad üle 300 kg (Internet 1).

2.2 Levik

Hallhülged asustavad Atlandi ookeani põhjaosa külmi parasvöötmelisi ja subarktilisi alasid (Jefferson *et al* 2015). Eristatakse kahte alamliiki, millest üks elutseb Atlandi ookeanis ning

teine Läänemeres (Jefferson *et al* 2015). Geograafiliselt ja sigimisperioodi ajastuse poolest on hallhülge liik jagunenud kolmeks populatsiooniks: Lääne-Atlandi, Ida-Atlandi ning Läänemere hallhülged (Bonner 1979). Lääne-Atlandi hallhülged asustavad põhiliselt Põhja-Ameerikast kirde poole jäävat Sable'i saart ning St. Lawrence'i lahte Kanadas (Hammill & Gosselinn 1995). Viimastel kümnenditel on Lääne-Atlandi asurkond laiendanud enda alasid lõuna poole. Sigimiskolooniaid on leitud Assooride ja Portugali ümbrusest. Ida-Atlandi hallhülged levivad Islandi, Fääri saarte, Norra, Suurbritannia ja Iirimaa ümbruses. Läänemere hallhülged asustavad Läänemere põhja- ja keskosa, ulatudes vähesel määral Taani idaosani (Jefferson *et al* 2015). (Joonis 1). Praegusel ajal on Põhja-Atlandil ligi 400 000–500 000 hallhüljest ning see arv on kasvamas (Jefferson *et al* 2015). Seevastu kunagine 100 000-pealine Läänemere populatsioon on 2014. aasta seisuga kahanenud 32 000 isendini (Internet 2). Drastilise languse põhjuseks on peetud ülepüüki ning saasteainetest, eelkõige PCB ja DDT-st tingitud immuunsüsteemi nõrgenemist, mis viis sigimishäireteni emaste seas (Jefferson *et al* 2015).



Joonis 1. Hallhülge (*Halichoerus grypus*) levikukaart (Jefferson *et al* 2015)

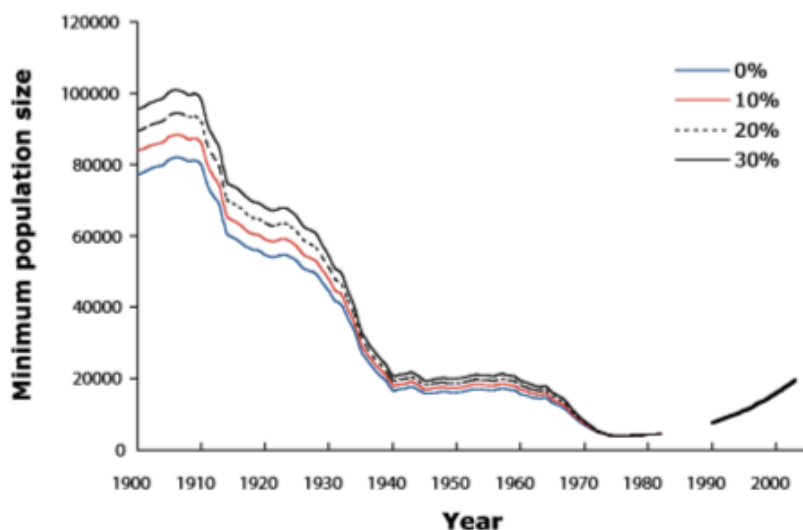
2.2.1 Levik ja arvukus Läänemeres

Tänapäeval esineb Läänemeres kolme liiki hülgeid: hallhüljes (*Halichoerus grypus*), viigerhüljes (*Pusa hispida*) ja randal (*Phoca vitulina*). Kolmest Läänemerd asustavast hülgeliigist on hallhüljes kõige ulatuslikuma levikualaga. Teda võib leida Botnia lahest, Ahvenamaa kaljulaidudelt, Soome lahe läänepoolsest osast, Gotlandi põhja- ja idapoolsetelt

aladelt, Eesti ja Läti rannikult, Gdanski lahest Läänemere lõunarannikul ning Taani idaosast (Hook & Johnels 1972, Jefferson *et al* 2015).

Hallhüljes oli üks esimestest hüljeliikidest, kes saabus Läänemerre (Schmoelcke 2008). Migreerumine toimus umbes 12 000 aastat tagasi pärast viimast jääaega, mil Läänemeri kandis nime Joldiameri (Schmoelcke 2008). Joldiameri sai alguse Balti jääpaisjärve veetaseme langemisest, mille lõpuks tekkis kitsas ühendus Atlandi ookeaniga, kustkaudu said sealsed veemetajad liikuda Balti vesikonda (Schmoelcke 2008). Enne viimase jääaja taandumist ulatus mandrijää serv La Manche'i väinani. Avatud vett leidis La Manche'i väina lõunaosas, Prantsusmaa ning Hispaania ümbruses ja Põhja-Aafrika lääneosas, kus hallhülged elasid kuni jääaja lõpuni, enne kui nad migreerusid Joldiamerri (Hook & Johnels 1972).

Viimase aastatuhande jooksul on hallhülje leviku ulatus nihkunud läänest põhja ja ida poole (Storå & Lõugas 2005). Hallhüljeste kadumine Taani vetest oli tingitud kampaaniast, mis propageeris hallhüljeste hävitamist. Viimased sigivad isendid kadusid Taani ümbrusest umbes 1900. aastal (Joensen *et al* 1976, Härkönen *et al* 2007). 20. sajandi alguses oli Läänemere keska ja idaosas 88 000–100 000 hallhüljest, kuid numbrid hakkasid drastiliselt kahanema küttimise ja keskkonnareostuse tõttu (Harding & Härkönen 1999). 1970. aastate lõpuks oli hallhüljeste arv kahanenud 3000 isendini (Harding & Härkönen 1999). (Joonis 2). 1988. aastal keelustati küttimine ning vormistati erinevad aktid hallhüljeste kaitseks (ICES 2005).



Joonis 2. Läänemere hallhüljeste arvukuse dünaamika 20. sajandil (Harding & Härkönen 1999).

Viimased aastakümned on näidanud olukorra paranemist ning alates 1994. aastast on populatsioonide arvukused hakanud tõusma (Karlsson & Helander 2005). Aastatel 2000–2004 viidi läbi loendused karvavahetus perioodil Eesti, Soome ja Rootsi vetes ning 5 aasta lõikes kasvas hallhüljeste populatsioon 9700 isendilt kuni 17 640 isendini (Hiby *et al* 2007).

2.3 Ränded

Hallhülged on väga liikuvad mereimetajad (Sjöberg 1999). Hallhülged veedavad märkimisväärse osa oma elust lesilates (McConnell *et al* 1999). Välja arvatud populatsioonid Põhja-Ameerikas ja Läänemeres, koonduvad hallhülged kokku sigimisperioodiks ning selle lõppedes lähevad lahku (McConnell *et al* 1999). Osa aastast veedavad hallhülged maismaal, eelkõige oma karvavahetusperioodil, mis Atlandi ookeanil jääb jaanuari ja märtsi vahele (McConnell *et al* 1999). Seevastu Läänemere hallhüljeste karvavahetusperiood kestab mai lõpust kuni juuni alguseni (Harding *et al* 2007). Lesilad on sageli loodete aladel, kuhu võib koguneda sadu hallhülgeid, aga kust võib leida ka üksikuid isendeid (McConnell *et al* 1999). Läänemeres loodeid ei esine ning oma lesilateks on hallhülged valinud madalad laiud, mis jäävad konstantselt veepiirist ülesse (Hook & Johnels 1972). Kuid tänu mootorpaatidele sagenenud ligipääsudele nendele laidudele on hallhülged olnud sunnitud valima lesilateks kauged skäärid ja laiud (Hook & Johnels 1972). Oma esimestel elukuudel võivad noored hallhülged rännata kaugemale oma sünnikohast (Coulson & Hickling 1964). Telemeetria uuringud on näidanud, et täiskasvanud hallhülged võivad korduvalt liikuda sadu kilomeetreid ühest lesilast teise (McConnell *et al* 1999). Aastatel 1991–1993 viidi läbi uuringud Põhja-Ingliismaal ja Šotimaal, et välja selgitada hallhüljeste liikumismustrid (McConnell *et al* 1999). Andmeid saadi 1461 hallhülge kohta kõikidel kuudel, välja arvatud veebruaris ja märtsis. Lõpptulemused näitasid, et 88% mereretkedest lõppesid hallhüljестel samas lesilas, kust rännakut alustati (McConnell *et al* 1999). Selliste rännakute sihtpunktiks oli sageli settelise merepõhjaga alad, mis on sobivaks elupaigaks tobijatele perekonnast *Ammodyrtes*. Nemad moodustavad olulise toiduallika hallhüljeste jaoks. See annab alust arvata, et sealsetele aladele suunatud rännakud olid seotud toitumisretkedega (McConnell *et al* 1999). Keskmiselt 43% uuritud hallhüljестest veetsid oma lesilaspaiigast 10 km raadiuses, kuigi toitumisalad ulatusid isegi kaugemale (McConnell *et al* 1999). Läänemeres eelistavad hallhülged hoiduda lesilate lähedusse, veetes 75% ajast 50 km raadiuses lesilatest (Sjöberg & Ball 2000).

3. Hallhülge ohud

3.1 Küttimine

Juba kiviajal (4000–2000 eKr) kütiti hoogsalt hallhülgeid üle kogu Euroopa ranniku (Härkönen *et al* 2007). Teadaolevalt kõige vanemad hallhülge subfossiili jäänused, mis leitud maismaalt, pärinevad Prantsusmaa praegustelt aladelt ning mille vanuseks peetakse 18 000–14 000 eKr (Capitan *et al* 1906). Hallhülge populatsioonid hakkasid kahanema piki Põhjamere rannikut 11. sajandil üleküttimise tõttu (Härkönen *et al* 2007). Viimased sigimiskolooniad kadusid Saksamaa ja Hollandi vaheliselt rannikualalt 16. sajandil (Härkönen *et al* 2007). Enne 1900. aastat kadusid sigimiskolooniad Taanist, Kattegat'i ja Skagerrak'i väinadest ning Läänemere lõunaosast hallhüljeste hävitamise kampaania tõttu. Alles 20. sajandi teisel poolel hakkasid sigimiskolooniad vaikselt tagasi tulema nendele aladele (Härkönen *et al* 2007) kuigi 20. sajandil isegi hoogustusid hallhülge tapmised valitsuste poolt läbi viidud kampaaniate tõttu (Jefferson *et al* 2015).

Läänemeres kütiti hallhülgeid sajandeid (Hook & Johnels 1972), kuid 20. sajandil alguse saanud tasustatud küttimised kahandasid ligi 100 000-pealise populatsiooni 20 000 isendini 1940. aastal, mil tasustatud küttimised lõppesid ära (Harding *et al* 2007). Sellele vaatamata jätkus Läänemere hallhüljeste populatsiooni kahanemine ning madalaim arvukus oli 1970. aastate keskpaigas, mil alles oli vaid 3000 isendit (Harding *et al* 2007).

Soome ja Rootsi valitsused andsid välja eriload hallhüljeste arvukuse piiramiseks põhjusel, et vähendada konkurentsi hallhüljeste ja kalatööstuste vahel, sest hallhüljeste suur arvukus vähendas kalavarusid (Hook & Johnels 1972). Läänemeres keelati hülgejaht 1972. aastal (Eklöf *et al* 2007), kuid 2013. aastast võib hallhülgeid püüda Rootsis, Soomes ja Eestis, kus küttimine on rangete regulatsioonide ja piirangute all (Internet 1). Eesti vetes algab hallhülge jahiperiood 15. aprillil, kui on lõppenud poegade imetamisperiood ning kestab 31. detsembrini (Internet 3).

Küttimise ajalugu näitab, et hallhülge asurkonnad suudavad kiiresti taastuda ka siis, kui nende populatsioon on eelnevalt alla surutud. Näiteks Suurbritannias kahanes hallhüljeste arvukus madala tasemeni 20. sajandi keskel, kuid pärast tasustatud küttimiste lõpetamist asusid hallhülged oma populatsiooni kiiresti taastama (Härkönen *et al* 2007).

3.2 Kaaspüük ja kalandus

Kalapüünised on ühed peamised ohufaktorid, mis põhjustavad hallhüljeste surma (Internet 4). Läänemere hallhüljeste arvukuse tõus pärast 1994. aastat (Karlsson & Helander 2005) on viinud järjekordse konfliktini hallhüljeste ja kalatööstuse vahel, kus hallhülged on lõhkunud kalavõrke, aga on saanud ise surma kaaspüügi tõttu (Lunneryd & Westerberg 1997). Hallhülge neli peamist toiduobjekti on räim (*Clupea harengus membras*), ahven (*Perca*), emakala (*Zoarces viviparus*) ning erinevad karpkalalised (*Cyprinidae*) (Internet 5). Kaaspüük on kõige sagedasem Läänemere Põhjalahe Rootsi-poolses osas, kus hallhülge asurkonna aastane juurdekasv on 12%, vastukaaluks Läänemere keskosa 5%-le (Lunneryd & Westerberg 1997). Kuni 80% ulatuses hukkusid alla 4-aastased noorloomad (Internet 4). Läänemere keskosas valmistavad hallhüljestele kõige enam ohtu nakkevõrgud (Lunneryd & Westerberg 1997). 2012. aastal viidi läbi uuring Eesti, Soome ja Rootsi vetes, selgitamaks välja hukkunud hallhüljeste arvu kaaspüügi tõttu (Vanhatalo *et al* 2014). Kalameeste käest saadud info alusel selgus, et aasta jooksul hukkus kalavõrkudes üle 2000 hallhülge (Vanhatalo *et al* 2014). Valdavalt hukkuvadki kaaspüügi tõttu alles emadest võõrdunud kutsikad ja noorloomad (Vanhatalo *et al* 2014). Hülged on kõige altimad sattumaks kalapüügi õnnetustesse esimestel elukuudel pärast sündi ning kõrgendatud risk hukkuda kaaspüügi tõttu valitseb veel kuni 8–10 elukuuni (Vanhatalo *et al* 2014).

Hallhüljeste kaaspüük ei ole ainult probleem Läänemeres. USA-le kuuluvate kalandusettevõtete NESG ja MACG andmetel jäid 2004. aastal erinevatesse kalapüünistesse kinni 566 hallhüljest. 89% kaaspüügist leidis aset talvisel perioodil ning 6% ja 5% vastavalt suvel ja sügisel (Belden *et al* 2006).

Intensiivistunud kalapüük mõjutab hallhülgeid ka kaudselt, vähendades kalavarusid. Toiduallika nappus võib vähendada hallhüljeste sigimisedukust (Internet 4). Emased, kellel on madalad energiavarud, ei pruugi oma poegadele võimaldada piisavas koguses piima (Iverson *et al* 1993). Selletõttu võib imetamine lõppeda enne normaalset aega ning noorloomadel pole

võõrutuseas korralikku rasvakihti naha all, et alustada iseseisvalt toitumist (Internet 4). Sageli sellised alakaalulised ja noorloomad hukuvad (Internet 4; Kauhala *et al* 2015).

3.3 Saastatus

Hallhüljes on peamiselt rannikul elutsev liik ning seetõttu puutub ta sageli kokku tööstuslike ja põllumajanduslike saasteainetega, mis akumulatsioonid toiduahelas (Jefferson *et al* 2015). Pärast hallhüljeste tasustatud küttimiste lõpetamist 1940.aastatel hallhüljeste populatsioon ei hakanud tõusma, vaid langes veelgi, kuni 1970. aastatel saavutas suurima madalpunkti, mil alles oli vaid 3000 isendit (Harding & Härkönen 1999). 1960. aastate lõpus avalikustas Jensen ja teised kaasautorid (1969), et Läänemeres on tõsine kloororgaaniliste ühendite – PCB ja DDT – reostus. Hook ja Johnels (1972) arvasid, et saastatus oli üks põhjustest, mis kahandas hallhüljeste arvukust. Saastatus põhjustas emastel hallhüljestel emaka kitsenemist ning sulgumist, mis viis tõsiste sigimishäireteni (Helle *et al* 1976). Lisaks võisid emakasse veel tekkida kasvajakud (Bergmann 1999).

Rohkem kui 20 aasta jooksul on kloororgaaniliste ühendite tase langenud hüljestes (Olsson *et al* 2000) ning sellega seoses on hüljeste tervislik seisund ja paljunemisvõime veidi paranenud (Bergmann 1999). Vaatamata sellele kardetakse endiselt kloororgaaniliste ühendite olemasolu merekeskkonnas (Aguilar *et al* 2002). Uuringud on välja toonud võimaluse, et need kemikaalid võivad suurendada kartsinogeenseid efekte isegi madalates doosides (Kalantzi *et al* 2004). DDT ühendite kasutus on küll vähenenud, kuid saasteainete jäägid on lendunud väikeste partiklitena atmosfääri (Aguilar 1984). Kuna paljud organokloriidid on lipofiilsete omadustega ja ei allu kergelt lagundamisele, on need ained ajapikku kogunenud hülglaste organismis pikkade toiduahelate kaudu ning akumulatsioonid suurtes kogustes (Sørmo *et al* 2005). Lisaks DDT-le ja PCB-le on Läänemere hüljestest veel avastatud teisigi püsivaid orgaanilisi saasteaineid nagu elavhõbe, plii, seleen ja kaadmium (Nyman *et al* 2003).

Klooritud süsivesinikud võivad imetajatel kanduda ka läbi emapiima järglastele (Addison & Brodie 1987). Mereimetajate puhul võib see protsess olla eriti kiire, sest hülglastel on lipiididest rikastunud piim (Lydersen & Kovacs 1999), mis toimib kui efektiivse püsivate orgaaniliste saasteainete transportijana ema organismist järglaste organismi (Addison & Brodie 1977, 1987). Imetamine aitab kaasa kloororgaaniliste ühendite transpordile mereimetajates,

arvestades asjaolu, et võõrutuseas hallhülgekutsika rasvavarudest 95% on tulnud emapiimast (Addison & Brodie 1987). Emasloom kaotab 30% DDT ja 15% PCB kogustest imetamisperioodi jooksul (Addison & Brodie 1977). 1984. ja 1985. aastal võeti proove emaslooma ning poja rasvakihist ja verest. Lisaks võeti emasloomalt veel proovid piimast (Addison & Brodie 1987). Tulemused näitasid, et kutsikate veres oli lipiidide ja kloororgaaniliste ühendite tase tunduvalt kõrgem kui nende emade veres (Addison & Brodie 1987). Emaste hüljeste rasvakihi, vere- ja piimaproove uurides selgus, et kloororgaaniliste ühendite transpordil rasvakihist verre ei esinenud olulisi selektiivbarjääre. Seevastu ühendite transpordil verest piima esines selektiivbarjääri, eriti PCB suhtes (Addison & Brodie 1987). Kloororgaaniliste ühendite transpordil kutsika vereringesse ei täheldatud selektiivbarjääri mingi konkreetse ühendi vastu (Addison & Brodie 1987).

Kloororgaanilised ühendid, eriti PCB võivad mõjutada negatiivselt A-vitamiini sünteesi (Zile 1992). A-vitamiin on rasvlahustuv vitamiin, mis on oluline sigimiseks, nägemiseks, immuunsuseks ja kasvamiseks (Debier & Larondelle 2005). A-vitamiin on väga tähtis vastündinud organismi esimestel eluetappidel ning see kandub emasloomalt järglasele tiinuse ning imetamise ajal (Debier & Larondelle 2005). Paljud uuringud on näidanud, et PCB ühendid takistavad hormoon türoksiini seondumist kandjavalkudele, mille tulemusel väljutatakse neerudest A-vitamiini looduslikud ja sünteetilised vormid, retinoidid. Lõpptulemusena väheneb A-vitamiini kontsentratsioon organismis (Berghe *et al* 2010). Ühtlasi võivad organokloriidid mõjutada türoidhormoonide funktsiooni ja homöostaasi (Sørmo *et al* 2005). Türoidhormoonid mängivad olulist rolli metaboolsetes protsessides, kudede kasvus ja diferentseerumises ning rakkude migratsioonis (Sørmo *et al* 2005). Kui need funktsioonid on häiritud, mõjutab see negatiivselt närvisüsteemi arengut. Probleem on eriti tõsine hülgekutsikatel, keda imetatakse ja kelleni kandub emapiima kaudu organokloriidseid ühendeid. Kuna hülgekutsikate närvisüsteem ja endokriinsed rajad on arengujärgus, siis nendele kujutavad organokloriidid ühendid kõige suuremat ohtu (Sørmo *et al* 2005).

4. Sigimine

4.1 Imetajate sigimine

Imetajate sigimine on suuresti seotud populatsiooni tiheduse, grupi suuruse ja seksuaalse dimorfismiga (Clutton-Brock & Harvey 1978). Toiduallikate jaotus ja kättesaadavus mõjutavad imetajate levikut ja populatsioonide tihedust, mis omakorda mängivad võtmerolli erinevate sigimissüsteemide kujunemises, mõjutades morfoloogilisi ja füsioloogilisi omadusi (Clutton-Brock & Harvey 1978). Suure kehamassiga imetajad või gruppides elavad imetajad omavad ulatuslikemaid territooriume, mis kujundab nende toitumist (Clutton-Brock & Harvey 1978). Karnivooridel (*Carnivora*) on eriti tugev vastastikune seos kehamassi suurenemisel territooriumi suurenemisega (Clutton-Brock & Harvey 1978).

Imetajate seas on laialt levinud polügüünia, kuid mitte polüandria, mis tähendab ühe suguküpse emase isendi paaritumist enam kui ühe suguküpse isasega (Clutton-Brock & Harvey 1978). Põhjus seisneb selles, et emastel oleks vähem eeliseid pääseda paarituma erinevate isastega kui isastel pääseda paarituma erinevate emastega (Clutton-Brock & Harvey 1978). Polügüünia toimub juhul, kui isased on suutelised ainuvalduses hoidma toiduressursse, mis meelitaks kohale emased või kui isased on võimelised kaitsma emaste gruppe. Üks kahest kaitsmisviisist osutub võimalikuks, kui isasel on piisavalt aega ja energiat, et seda panustada lõpuks paaritumise eesmärgil (Emlen & Oring 1977). Isane ei pruugi polügüünsusest alati kasu kaasa, sest järglase üleskasvatamiseks läheb vaja emahoolt ning vastavalt sellele on piiratud ligipääs nendele emastele, kellel on järglased (Clutton-Brock & Harvey 1978). Seevastu on polügüünia harv nähtus olukordades, kus toiduressursid on jaotatud hõredalt, mille järgi koonduvad ka emased vastavalt. Isased ei suuda enda kontrolli alla võtta rohkem kui ühe emase ja see viib monogaamse suhte tekkimiseni, kus isane sageli panustab järglase kasvatuse enamasti järglase jaoks mõeldud toiduressursside kaitsmise näol (Clutton-Brock & Harvey 1978). Nii primaatides (*Primates*) kui ka lindudes (*Aves*) (Black 1996) on täheldatud monogaamseid suhteid. Seal, kus toitumise on külluses, kuid need on järjekordselt jaotunud laiali, peab dominante isane leppima ka teiste isaste kohalolekuga (Clutton-Brock & Harvey 1978).

Kui emaste indlusperiood on väga suures ulatuses sünkroniseeritud ja kurameerimine teiste isastega kestab kaua, võib isase püüe võtta erinevad emased enda kontrolli alla osutada ebaefektiivseks (Clutton-Brock & Harvey 1978). Peaaegu kõik loivaliste (*Pinnipedia*) liigid on

tugevalt polügüünsed ning paarituvad ja sünnitavad maismaal, kus emased on üksteisele väga lähedastikku ja nende kaitsmine on lihtsam (Clutton-Brock & Harvey 1978). Paljud hülgased aga paarituvad vees ning nende puhul ei ole polügüünsus nii tugevalt kanda kinnitanud, sest veeterritoriume on keerulisem kaitsta (Clutton-Brock & Harvey 1978). Kui enamikel loivalistel on sigimisperiood kindlalt määratletud, siis sigimise sünkroonsus on eriti märkimisväärne jääl poegivatel isenditel (Clutton-Brock & Harvey 1978). Polügüünsetes suhetes olevatel loomadest on isased emastest suuremad kui monogaamsetes suhetes, kus mõlema soo puhul on kehasuurus üpris sarnane (Clutton-Brock & Harvey 1978).

4.2 Mereimetajate sigimistrateegiad

Paljude mereimetajate puhul sigimisega seotud tegevused märgivad rändemigratsiooni lõppu (Berta *et al* 2005). Kiusvaalaliste (*Mysticeti*) ja mõnede loivaliste jaoks toimuvad paaritumine ja järglase ilmaletoomine ühes ja samas kohas ning on kindlalt ajastatud (Berta *et al* 2005). Seevastu merisaarmatel (*Enhydra lutris*) (James & Johnson 1993) ja paljudel hammasvaalalistel (*Odontoceti*) (Barlow 1984) on sigimise ajastus rohkem laiali hajutatud. Sigimisorganid ja sellega seotud struktuurid on mereimetajatel omased teistele maismaaimetajatele (Berta *et al* 2005). Esinevad ainult mõned kohastumused vastavalt keskkonnale; näiteks loivalistel on testised ja nisad kaitstud maismaal veedetud perioodi jooksul (Berta *et al* 2005).

Indlusperiood varieerub erinevate mereimetajate gruppidel (Berta *et al* 2005). Hülglaste ja kõrvukhülglaste (*Otariidae*) innaaeg saab alguse vahetult pärast järglase ilmaletoomist. Hülglaste puhul varieerub aeg rohkem sünnituse ja innaaja vahel, kuid enamasti inneldakse vahetult pärast imetamisperioodi ja poegade võõrutamise lõppu (Berta *et al* 2005). Morsklastel (*Odobenidae*) on aastas rohkem kui üks innaaeg (Berta *et al* 2005). Vaalaliste (*Cetacea*) indlust ja paaritumisperioodi on raske paika panna ning selles vallas ei teata veel palju (Berta *et al* 2005).

Kõikide mereimetajate puhul on paaritumisel laialdaselt levinud polügüünne eluviis, kus üks isane võib ühe sigimisperioodi jooksul paarituda paljude erinevate emastega (Berta *et al* 2005). Lisaks võib mõningatel vaalalistel, hülglastel ja sireenlastel (*Sirenia*) esineda veel teistlaadi paaritumissüsteemi, kus seksuaalselt aktiivsed isased on seotud mingi aja indlevate emastega (Berta *et al* 2005). Mereimetajatel varieerub tiinuse kestvus enamasti 11 ja 17 kuu vahel

vastavalt kehasuurusele (Berta *et al* 2005). Loivalistel, merisaarmatel ja jääkarudel (*Ursus maritimus*) võib loote kinnitumine emakaseinale toimuda viivitusega, et järglase kandeaeg pikeneks (Sandell 1990). Selline strateegia paigutab järglase ilmaletoomise aega, mil sünnituse ja paaritumise vahele jääb lühike periood ning samuti tagab pikenenud kandeaeg selle, et järglane sünniks kliimaatiliselt sobival ajal, mis tagaks tema maksimaalse ellujäämise (Sandell 1990). Hallhüljестel võib blastotsüst oodata 3 kuni 4 kuud, enne kui see kinnitub emaka seinale (Berta *et al* 2005). Seevastu paljud vaalalised peavad lootearengut kiirendama, et järglase kandeaeg jääks ühe aasta sisse (Berta *et al* 2005).

Kõik loivalised toovad oma järglase ilmale enamasti maismaal (Berta *et al* 2005). Vaalalised ja sireenilised paarituvad ja sünnitavad eranditult vees (Berta *et al* 2005). Kõik mereimetajad, välja arvatud jääkarud, toovad aastas ühe järglase ilmale (Berta *et al* 2005). Imetamisperioodil on paljudele hülglastele ja kiudvaalalistele omane toitumisest hoidumine kogu imetamisperioodi vältel, mis varieerub neljast päevast viie nädalani (Berta *et al* 2005). Sageli on hülglaste puhul selline väide ülepakutud (Berta *et al* 2005). On teada, et imetamisperioodi vältel käivad toitumas sellised hülgeliigid nagu randal ja viigerhüljes (Lydersen 1995, Bowen *et al* 2001). Maismaaimetajate puhul on imetamisperioodi vältel toitumisest hoidumine harv nähtus (Berta *et al* 2005). Need mereimetajad, kelle järglase eest hoolitsemine on põimitud toitumisrännakutega, lahkuvad mingil perioodil oma järglaste juurest, et ise toituda (Berta *et al* 2006). Erinevalt maismaa imetajatest ei ole mereimetajad nii pikalt ära oma järglase juurest ning kõige pikem aeg toitumiseks on kaks nädalat mõningate kõrvukhülglaste puhul (Berta *et al* 2005). Kolmas viis oma järglase eest hoolitsemiseks on selline, kus ema imetab oma järglast vees ning käib ise aeg-ajalt toitumas. Selline strateegia on levinud hammasvaalaliste, sireenlaste ja morsklaste seas (Berta *et al* 2005). Kui emasloom läheb ise toituma, jäetakse järglane veepinnale mõne teise emaslooma või vanema noorlooma valvata. Kui järglane on piisavalt vana, enamasti 5 kuune, liitub ta ema ja ülejäänud karjaliikmetega, et toitumisrännakutele minna, kus noorloom omandab oskusi iseseisvaks toitumiseks (Berta *et al* 2005). Imetamisperiood kestab vastavalt sellele, millist tüüpi imetamist esineb ning sellega seoses võõrutavad emasloomad oma pojad erinevas elujärgus (Berta *et al* 2005). Imetamisperiood võib kesta alates neljast päevast põishüljeste (*Cystophora cristata*) puhul, lõpetades 1–3 aastaga hammasvaalaliste puhul (Berta *et al* 2005).

4.3 Kõrvukhülglaste ja hülglaste sigimismustritest ja selle kujunemisest

Loivaliste sigimist iseloomustab sotsiaalsus (Cassini 1999). Välja on toodud kolm põhjendust, kirjeldamaks loivaliste sotsiaalse struktuuri ja ühiskondliku eluviisi väljakujunemisele. Esimene on seotud kiskjate rünnaku vähenemisega karjalises eluviisis (Cassini 1999). Jääl sünnitavad isendid on rohkem laiali hajutatud, sest sealses keskkonnas on vähem kiskjaid (Cassini 1999). Maismaal seevastu leidub kiskjad nii maal kui õhus, kuid gruppide moodustamised aitavad vähendada kiskjate rünnakuid noorloomade vastu (Cassini 1999). Veel suuremaks ohuks noorloomadele maismaal on hoopis suur populatsioonitihedus, kus pojad eralduvad emadest ja hukuvad teiste karjaliikmete all (Cassini 1999). Karjalist eluviisi soosib suurem võimalus leida sobiv sigimiskasutaja (Cassini 1999). Emased valivad paaritumiseks isase, kelle geenid toovad järglasele kasu (Kirkpatrick & Ryan 1991). Viimasena aitab grupis olemine tõrjuda eemale ahistavaid isasloomi (Cassini 1999). Probleem on aktuaalne, eriti kõrvukhülglaste jaoks, kui pojad on alles sündinud, sest lähedalolev isane võib poja oma emast eraldada (Cassini 1999). Need liigid, kelle puhul toimub paaritumine vees, ei puutu nii palju kokku tülitavate isastega (Cassini 1999). Hülglaste emasloomad on võimelised ajaliselt eraldama järglaste eest hoolitsemise ja paaritumise ning seetõttu on nende pojad vähem ohustatud isaste poolt (Cassini 1999).

Kõrvukhülglaste sigimine maismaal võib olla seotud sellega, et koos karulastega (*Ursidae*), kes samuti sigivad maismaal, moodustatakse ühise monofüleetilise grupi kiskjaliste seltsis. Kuid hülglased pärinevad juba teisest grupist, kus nende eellased paaritusid vees (Wozencraft 1989). Mõlema sugukonna erinevale pärinemisele annab kinnitust ka fakt, et hülglastel on madalad metaboolsed kulutused ning nemad ei kuluta toidurünnakutel energiat nii palju kui seda teevad kõrvukhülglased, kes käivad toitumas ka järglaste imetamise perioodi aegu (Costa 1993). Kõrvukhülglaste emasloomad on tunduvalt väiksema kehamassiga kui hülglaste emasloomad ning seetõttu ei saa kõrvukhülglased toetuda täielikult enda rasvavarudele imetamisel, ilma et vahepeal käidaks ise toitumas (Costa 1993). Näiteks imetavad põhja-merikaru (*Callorhinus ursinus*) emasloomad tarbivad 80% rohkem toitu kui need emased, kel pole poegi ja kes ei imeta. Toidukogust on imetavatel emastel hädavajalik tõsta, et see kataks nii imetamise ja kui ka toidurünnaku kulud (Costa 1993). Pidev nõudlus uute energiavarude järele saab võimalikuks süvevee kerke piirkondades, kus toitaineid on külluses aasta otsa (Costa 1993). Seevastu hülglaste sigimismustreid on kujundanud laiali hajutatud toiduresursid, mis on lesilatest

kaugel. Võime võtta ette pikemaid toidurännakuid on saavutatud tänu sellele, et enda toitumist vähendatakse imetamisperioodil või üldse loobutakse sellest seni, kuni pojad on võõrutatud emadest (Costa 1993). Toitumisest hoidumine imetamisperioodi ajal on lühendanud paljude hülglaste imetamisperioodi ning see seab mingid piirid oma järglase panustamisesse (Costa 1993).

Paljude hülglaste võime sigida jääb on seotud sellega, et kunagi rändasid nende eellased toiduotsingul Atlandi ookeani Põhja- ja Lõuna-Ameerikat eraldava mere kaudu (Costa 1993). Seevastu kõrvukhülglased ei saanud tolleaegset mereteed läbida või nad ei olnud võimelised sigima vetes, kus toiduessursid olid hajutatud. Sellega seoses laienesid hülglaste toidualad, kes olid suutelised elama madala produktiivsusega vetes ning polnud enam tihedat konkurentsi kõrvukhülglastega (Costa 1993). Oma eellastelt saadud suur kehamass andis tõe lühikese imetamisperioodi kujunemisele (Costa 1991). See võimaldas kõrgematel laiuskraadidel sigida stabiilsetel jääväljadel (Costa 1993). Kui jää sigimine hoogustus ja oma alasid laiendati, lühenes hülglastel imetamisperiood veelgi (Costa 1993).

4.4 Hallhülge sigimisbioloogia

Sõltuvalt asukohast jääb hallhüljeste sigimisperiood septembri ja märtsi vahele (Bonner 1979). Kõige esimesena hakkavad sigima hallhülged Briti saarte ümbruses septembrist kuni detsembrini. Sinna perioodi lõppu jääb Norra ning Islandi asurkondade sigimisperiood. Sealt edasi algab jaanuarist Põhja-Ameerika hallhüljeste sigimisperiood, mis kestab veebruari lõpuni. Kõige viimasena sigivad Läänemere hallhülged, kelle puhul see periood jääb veebruari ja märtsi vahele (Bonner 1979; Jefferson *et al* 2015). Hallhülged võivad sigida nii maismaal kui ka jääs, mis on ainulaadne, sest loivaliste alamseltsist umbes pool sigivad ainult maismaal (Berta *et al* 2005). Nii maismaal kui ka jääs moodustavad emased hallhülged gruppe, kus nad on isaste hallhüljeste kontrolli all (Berta *et al* 2005). Kuid emased võivad paarituda ka juhuslike isastega, keda nad kohtavad teel merre või tagasi maismaale (Berta *et al* 2005). Siiski uuritakse hallhüljeste puhul veel endiselt sigimisega seotud sotsiaalseid struktuure, mis on üpris keerukad (Pomeroy *et al* 2000, Lidgard *et al* 2001). Ühes uuringus leiti näiteks, et emased hallhülged tõid mitmete aastate jooksul ilmale järglased, kes olid sigitatud ühe ja sama isase poolt ja kes polnud isegi dominantsed isased (Amos *et al* 1995). Uuring andis alust väitele, et sigivad hallhülged on võimelised järgnevatel aastatel üksteist ära tundma (Amos *et al* 1995).

Isased hallhülged saavad suguküpseks umbes samal ajal kui emased, aga sotsiaalne küpsus saabub alles 10. eluaastal (Bonner 1979). Emased hallhülged alustavad sigimist 4–5 aastast ning nad käituvad kui tulusigijatena, tuues igal aastal ilmale ühe poja (Bowen *et al* 2006). Pojad kaaluvad sündides 14,8–15,8 kg ning on 1 m pikad. Vastsündinud on kaetud kreemikas-valge lanugoga, mis asendub päriskarvaga umbes 2–4 nädala möödudes (Jefferson *et al* 2015). Poegi imetatakse 16 päeva ning selle aja jooksul ei käi emasloom toitumas. Naha all olev rasvakiht tagab piima tootmise ning jätkusuutliku metabolismi nii ema kui poja jaoks. Emased kaotavad imetamisperioodi jooksul 25%-50% oma kehamassist, kuid sellel on vastastikune seos poja kehamassi suurenemisega (Iverson *et al* 1993; Bowen *et al* 2006). Emased, kellel on madalad energiavarud, ei pruugi oma poegadele võimaldada piisavas koguses piima. Seevastu suurema kehamassiga emashüljestel on piimavarud piisavalt jätkusuutlikud, et see tagaks poegade kiire kasvu. Kiiresti kasvavatel poegadel koguneb korralik rasvakiht naha alla, mis valmistab neid paremini ette eluks pärast võõrutamist emade juurest (Iverson *et al* 1993). Imetamisperioodi lõppedes jätavad emad noorloomad maha ning nädala jooksul paaritatakse isastega rannikuvees (Bonner 1979; Bowen *et al* 2006). Emasloomadest võõrutatud pojad veedavad 2–4 nädalat kaldal, enne kui nad merele suunduvad (Jefferson *et al* 2015).

Hallhüljeste Lääne-Atlandi asurkond on jaotunud kaheks grupiks (Hammill & Gosselin 1995). Üks grupp pesitseb Saint Lawrence'i lahes, Kanadas ja teine asustab mandrist umbes 160 km kaugusel olevat Sable'i saare ümbrust (Hammill & Gosselin 1995). Kuigi mõlema grupi hallhülged puutuvad üksteisega kokku aasta otsa, siis sigimisperioodil on gruppide segunemise tase madal (Hammill & Gosselin 1995). Jää moodustumine algab detsembri keskel ning Saint Lawrence'i lahes poegib enamus hallhülgeid triivjääl, mis moodustub lõplikult jaanuari alguseks, mil hallhülged saavad oma pojad ilmale tuua (Hammill *et al* 1998). Detsembri lõpus algab sünnitus neil hüljestel, kes toovad oma pojad ilmale lahes leiduvatel väikestel saartel või Sable'i saarel (Hammill *et al* 1998). Siiski võib Lääne-Atlandi asurkonna sigimisperiood pikeneda, kus vastsündinuid on märgatud isegi veel veebruari alguses, kuid kõige rohkem sündi esineb jaanuari lõpus (Hammill *et al* 1998).

Briti saarte ümbruses elavad hallhülged toovad kõige varem ilmale oma pojad (Coulson & Hickling 1964). Kõige esimesed kutsikad sünnivad augusti lõpus Wales'i külje all oleval Ramsey saarel. Valdav enamus Ida-Atlandi hallhülgeid koloniseerib Briti saarte idakallast ning saare põhja osas olevatel Farne'i saartel sünnivad esimesed kutsikad oktoobri lõpus ning

poegimine kestab kuni hilis-detsembrini välja. Poegimisperioodi kõrghetk jääb novembri algusesse (Coulson & Hickling 1964). Pojad sünnivad eranditult maismaal, jäädes üsnagi merekalda lähedale ning seal veedetakse kokku keskmiselt 32 päeva, enne kui suundutakse merre (Coulson & Hickling 1964).

4.4.1 Hallhüljeste sigimine Läänemeres

Läänemere hallhülge sigimisperiood jääb veebrari ja märtsi vahele (Bonner 1979). Sigimine toimub jääl või maismaal, sõltuvalt jääkatteoludest. Kui jääkatteolud on piisavalt head, leidub sigimiseks sobivat triivjääd Läänemere avaosa põhjaosas, ulatudes kitsa ribana ka Ölandi saareni ning Eesti ja Läti idarannikuni (Jüssi *et al* 2008). Sigimiseks kasutatakse sellist triivjääd, mis jääb eemale tugevamatest lainetest. Jääkihi paksus peaks olema suur ning jääväli piisavalt lai, et see peaks vastu kogu aja, mil emashüljes on oma pojaga koos (Hook & Johnels 1972). Kolmas kriteerium triivjää valikul on see, et jäävälja läheduses oleks avatud vett. Erinevalt viigerhülgest ei ole hallhüljes võimeline jäässe õhuauku tekitama (Hook & Johnels 1972). Nii hallhülge kui viigerhülge pojad sünnivad märtsis. Vaid randal (*Phoca vitulina*) sigib juunis ning sünnitab ainult maismaal (Hook & Johnels 1972). Kuna täpne sigimisaeg sõltub Läänemere hallhülgel jättekatteoludest, ei ole neil sigimispaik ja -aeg igal aastal sama. Seetõttu on ka teadlastel keeruline paika panna täpne aeg, millal Läänemere hallhülged erinevatel aastatel oma pojad ilmale toovad. Samuti on raskendatud hallhüljeste poegade loendus, sest jääl poegivale loomale on keeruline ligi pääseda (Hook & Johnels 1972).

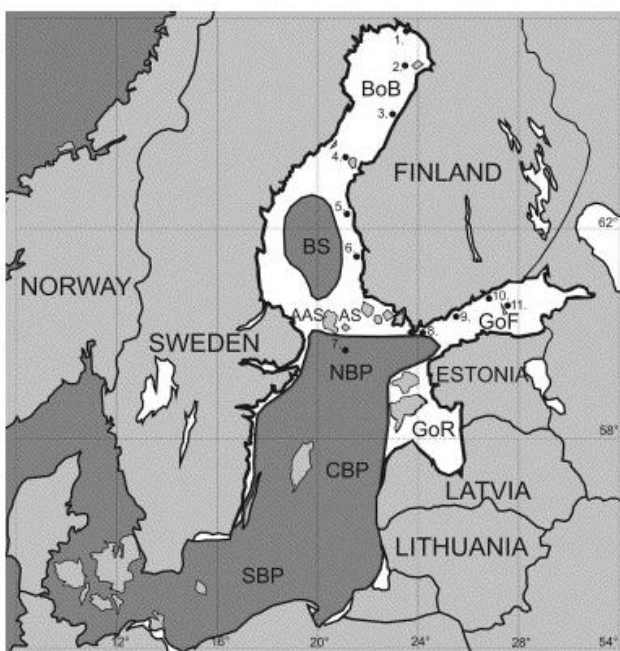
Kehvad jääolud võivad üldse hülgeid sundida edasi lükkama poegade ilmaletoomist. Näiteks 1969. aastal viidi läbi vaatlused Saint Lawrence'i lahes, et uurida kehvade jääolude mõjusid sünnitavatele gröönihüljestele (*Pagophilus groenlandicus*), kes toovad oma pojad ilmale jääl (Hook & Johnels 1972). Loendati kokku 50 000 kutsikat, vastukaaluks 150 000 järglastele eelnevatel aastatel. Samas ei olnud mingeid tõendeid selle kohta, et jää puuduse tõttu oleksid pojad ära uppunud. Oletati, et tiined emased liikusid Labradori poolsaare rannikule ning tõid pojad ilmale jäävälja servaalal. Seega tavapärane poegimisaeg lükkus edasi 10 päeva võrra (Hook & Johnels 1972).

Hallhülgepoegade ellujäämus sõltub sellest, millistes tingimustes neid üles kasvatatakse (Hook & Johnels 1972). Aastatel 1990–2001 viidi Läänemeres läbi uurimus selgitamiseks emaste hallhüljeste kohasust läbi poegade ellujäämuse ja suremuse tingimustes, kus pojad toodi ilmale

jääl või maismaal (Jüssi *et al* 2008). Läänemeri paikneb kontinentaalse ja merelise kliima siirdealal, mistõttu mere jääkatte tekkimine on igal aastal varieeruv (Meier *et al* 2004). Ajaloo andmetel on pehmeid talvi esinenud juhuslikult aastatel 1720–2000. Kuid 1990.–2001. aastal, mil viidi läbi uurimus, valitsesid peamiselt pehmed talved (Meier *et al* 2004, Jüssi *et al* 2008). Põhilised maismaa sigimiskolooniad paiknevad Saaremaa lõunarannikust 7 km kaugusel oleval Allirahul ning Saaremaa läänerannikul asuval Innarahul (Jüssi *et al* 2008). Lisaks leidub ulatuslikke maismaa sigimiskolooniaid veel Stockholmi lääne ümbruses Rootsis ja Saaristomere lõunapoolses osas (Jüssi 1999). Eesti rannikult uuritud hallhülgepoegade põhjal ilmnes, et need pojad, kes sündisid jääl, olid võõrutuseas kaalult raskemad (48.3 ± 8.1 kg) kui need, kes sündisid maismaal (37.4 ± 7.8 kg). Maismaal oli hallhülgepoegade suremus korrelatsioonis populatsioonitihedusega. Kümne aasta jooksul uuritud 2952 pojast 622 olid surnud (21.1 %) ning jääl sündinud 614 pojast alla kümme (1,5 %) olid surnud (Jüssi *et al* 2008). Peamine põhjus, miks maismaal valitseb hallhülgepoegade seas nii suur suremus, on see, et maismaa on palju avatum viirustele ja mikroobidele. Seevastu jääl valitsevad madalamad temperatuurid ei lase seal mikroobidel levida, pinnas on vähem saastatum ning seega on jää üsna steriilne keskkond (Baker 1984, Baker & Baker 1988). Innarahul ja Allirahul surnud hallhülgepoegade puhul võis täheldada põletikus silmi, traumaatilisi vigastusi pea ja kaela piirkonnas ning põletikulisi haavu tagumistel loivadel (Jüssi *et al* 2008). Viroloogiliste testide põhjal 1992. ja 1993. aastal leiti, et hallhülgepoegade seas levisid herpesviirus ja morbilliviirus (Jüssi *et al* 2008). Kuigi viirused polnud otseselt surmavad, põhjustasid need poegadel immuunsüsteemi nõrgenemist (Jüssi *et al* 2008). Lisaks esines paljudel surnud poegadel alakaalu. Näiteks 1997. aastal surid 90% hallhülgepoegadest oma esimese elunädala jooksul (Jüssi *et al* 2008). Ühtlasi esineb maismaal kisklust oluliselt rohkem kui jääl. Sellest annab aimu ka fakt, et jääväljadel näeb rohkem platsentaid kui maismaal, kus arvukalt esinevad kajakad (*Larus*) söövad platsentad kiiresti ära (Jüssi *et al* 2008). Kogu sigimisperioodi jooksul on sage ka merikotkaste (*Haliaetus albicilla*) kohalolek. Mida suurem poegade kontsentratsioon, seda tõenäolisem on kokkupõrge hallhüljeste ja suurte lindude vahel (Jüssi *et al* 2008). Sarnased põhjused poegade suremuseks leidub ka Ida- ja Lääne-Atlandil, kuid viimases esineb veel poegadel surmapõhjuseid, mis on tingitud ebastabiilsetest jääoludest (Baker & Baker 1988; Hammill *et al* 1998).

Uurimused on näidanud, et kahanevad jääväljad talvisel perioodil on seotud Läänemere hallhülgepoegade suremuse suurenemisega. Kui jääkatteolud pole piisavalt stabiilsed, on

emashülged sunnitud minema maismaale sigima, kus suremise risk on poegadel märgatavalt suur. Lähitulevikus pole oodata Läänemere talviste olude paranemist, sest Arktikas sulavad jätkuvalt ulatuslikud jääväljad ning see viib olukorrani, kus jääga seotud mereimetajad on sunnitud liikuma põhja poole (Humphries *et al* 2004, Meier *et al* 2004). Läänemere puhul on tegu sisemerega ning siin pole hallhülgel palju võimalusi põhja poole liikumiseks (Jüssi *et al* 2008). Aastatel 1971–2000 kattis jää Läänemerd keskmiselt 157 000 km² ulatuses ning Läänemere kogupindala on 422 000 km² (Granskog *et al* 2006). (Joonis 3).



Joonis 3. Läänemere jääkatvus (valge) aastatel 1999–2000 (Granskog *et al* 2006).

Mudelarvutuste põhjal on välja pakutud stsenaarium, kus suurtest jääväljadest jäävad alles eraldatud killud, mis koonduvad rohkem Läänemere põhjaossa (Meier *et al* 2004). Osaliselt jääb ja osaliselt maismaal sigivatele loomadele tähendaks see muutumist täielikult maismaal sigivateks loomadeks (Jüssi *et al* 2008).

Arutelu

Otsides maailmast sobivat liiki, mille põhjal uurida sigimisaja kujunemist, leian, et hallhüljes on selleks väga sobiv liik, sest hallhüljel on piiratud levikualad Atlandi ookeanil ja Läänemeres, kuid mõlema piirkonna kolooniatel erineb sigimisperiood 6 kuu võrra (Coulson 1981). Kui hülglased alles Atlandi ookeani asustama hakkasid, oli neil oma eellastelt kaasa saadud suur kehamass. See võimaldas hallhüljel laiendada oma alasid rohkem külmemattesse vetesse Põhja-Atlandi ookeanis. Juba niigi lühike imetamisperiood võimaldas hallhüljestel proovida poegade ilmaletoomist triivjääl. Selle taktika hoogustumisel lühenes imetamisperiood veel enam. Lühike imetamisperiood kirjeldab oluliselt hülglaste sigimisstrateegiaid (Costa 1993).

Toiduressursside kättesaadavus on kujundanud mereimetajate seas laialt levinud sigimiskäitumise vormi – varusugimise. Kuna enamik hülglasi sigib kõval pinnal (maismaal või jääl) ja nende toitumisalad on laiali hajutatud, siis nende puhul on varusugimine tugevalt välja arenenud (Costa 1991). Hõredalt jaotunud toitumisalad võivad olla eelduseks, miks hülglased ei käi imetamisperioodi ajal ise toitumas. Hallhülje näitel kaotab ta imetamise jooksul peaaegu pool oma kehamassist, mille arvelt kasvab järglase kehamass (Iverson *et al* 1993; Bowen *et al* 2006). Kuna imetamine on energiakulukas protsess, eriti kui emasloom ei käi ise toitumas vahepeal, ei kesta hülglaste imetamisperiood väga kaua. Konkreetselt hallhüljestel on selle kestuseks natuke üle kahe nädala (Bowen *et al* 2006). Samas koos hallhüljega Läänemerd asustavad randali ja viigerhülge puhul on teada, et nemad käivad imetamisperioodi vahepeal ise toitumas (Lydersen 1995; Bowen *et al* 2001). Kuna randal sigib juunis, ja kes on rohkem koondunud Läänemere lõunaossa (Hook & Johnels 1972), siis nende puhul võib eeldada, et juunis on meri rohkem toidukülluses kui talvel ja randal ei pea võtma ette pikki toidurännakuid, et saada ise söönuks.

On veel märkimisväärne, et paljudel mereimetajatel, sealhulgas ka hallhüljestel, toimub tiinus viivitusega ja blastotsüstil kulub kuni 4 kuud, enne kui ta kinnitub emaka seinale ja seal saab hakata loode arenema (Berta *et al* 2005). On arvatud, et selline strateegia on vajalik paigutamaks järglase sünni kliimaatiliselt sobivasse aega (Berta *et al* 2005). Läänemere hallhüljes sigib veebruarist kuni märtsini (Bonner 1979), mis pole näiliselt kõige soodsam aeg poegade üleskasvatamiseks, sest emasloomad on energiavarud juba sügiseks kätte saanud ja nad võiksid sigimist alustada juba siis nagu seda teevad Ida-Atlandi hallhülged. Samas on

hallhüljes strateegialt jäälsünnitaja liik ning seetõttu on paigutunud poegade ilmaletoomine aega, mil merel peaks olema moodustunud triivjää. Miks see nii on?

Jüssi *et al* (2008) on oma vaatlusuuringute käigus näidanud, et maismaal valitseb poegade seas suurem suremus kui jääl, sest maismaal levivad viirused ja mikroobid ning ühtlasi esineb seal ka kisklust. Ida-Atlandi hallhüljeste poegadel esineb sarnaseid surmapõhjuseid nagu Läänemeres, kuid Ida-Atlandil poegivad hallhülged ainult maismaal. Leitud artiklite põhjal ei tulnud välja, kui kaua on hallhülged sealkandis maismaal juba siginud. Ida-Atlandil alustavad mõned hallhülged sigimist juba augusti lõpus ja selle kõrghetk on novembri alguses (Coulson & Hickling 1964), mis kliimaatiliselt on soodsaim aeg poegade ilmaletoomiseks ja sellele on vahetult eelnenud suvine periood, mille jooksul on hallhülged jõudnud rasvavarusid täiendada. Võib eeldada, et sigimine sügisesel perioodil on Ida-Atlandi hallhüljeste viis kompenseerida poegade kadu. Lääne-Atlandi hallhülged sarnanevad Läänemere hallhüljestele selle poolest, et Lääne-Atlandil sigitakse samuti kas jääl või maismaal (Hammill *et al* 1998). Seal pole probleem niivõrd jää puudumises, vaid ebastabiilses jääkätkes, mis võib põhjustada poegade surma. Sellisel korral lähevad emased sageli Sable'i saarele, mis on üks põhilisi sigimiskolooniaid Lääne-Atlandil (Hammill *et al* 1998).

Samas ei ole maale poegimine hallhüljestele otseselt evolutsiooniliseks takistuseks. Seda võib pidada ka soodsaks sigimisstrateegiaks. Seda näitab maal sigivate Ida-Atlandi hallhüljeste populatsiooni kiire taastumine peale ajaloolist madalseisu 20. sajandi keskel (Härkönen 2007). Siiski näitavad võrdlevad uuringud, et võrreldes jääle poegimisega on maale poegimine ebasoodsam (Jüssi *et al* 2008). Optimaalsed sigimistingimused esinevad jääl, aga väga lühikese aja jooksul kevadtalvel, sõltuvalt merejää kestusest.

Uueks ohuks on saanud ümbritseva keskkonna muutumine ning Läänemeres on probleem eriti aktuaalne, sest viimased talved on olnud pehmed ja niisked ning see pole lasknud moodustuda merel jääd. Ennustuste kohaselt võib tulevikus jää moodustuda ainult Põhjalahte (Meier *et al* 2004). Juhul, kui need ennustused teostuvad, siis jäävad valdavalt Läänemere keskosas levivad hallhülged jääkattest ilma. Jääkattega kaovad ära optimaalsed sigimistingimused. Raske on ette ennustada, kuidas võib ümber kujuneda hallhüljeste sigimisperiood, sest hetkel kättesaadavate teadusartiklite põhjal ei ole võimalik teha lõplikku järeldust sigimisperioodi ajastusest. Olemasolevad andmed näitavad, et kliimaolud kujundavad sigimisperioodi, kuid endiselt on palju puudulikku infot, mis puudutab just hallhülge enda füsioloogilisi omadusi sigimisperioodi

kujunemisel. Ei ole välistatud, et kaob praegu esinev sigimisbarjäär Ida-Atlandi hallhüljestega ja täna tunnustatud alamliigid võivad ühte sulada.

Tänapäeval ei seisa hallhüljes silmitsi nii suures mahus selliste ohtudega, nagu seda oli 20. sajandil, kui üleküttimisest ja saastatusest tingitud tervisehädad kahandasid populatsioone, Läänemere puhul isegi kriitilise 3000 isendi piirini (Harding *et al* 2007). Ometigi hakkavad need ohud võimenduma, kui jää ära kaob ja hallhüljeste üldine sigimisedukus langeb. Maismaal sündinud pojad on nõrgemad ja mürkidest nõrgestatud immunsüsteemi tõttu rohkem altid levivate viiruste vastuvõtmiseks. Uuringud on näidanud, et nõrgestatud loomade suremus kalapüünistes on suurem (Kauhala *et al* 2015).

Keskkonnamuutused ei leia aset ainult Läänemeres, vaid ka Atlandi ookeanis ja see mõjutab ka teisi elusorganisme nagu erinevaid kalaliike, kellest hallhüljes võib sõltuda. Nagu eespool mainitud, saab hallhüljes Atlandi ookeani toiduotsingutel ning kui toiduressurssid on ümber jagunemas, peab hallhüljes sellega kohanema.

Seetõttu vajaks see teema rohkem uurimist ja välivaatluste korraldamist, et mõista lähemalt hallhüljeste sigimist ja selle põhjal teha tulevikuennustusi muutuvast keskkonnast. Metoodilised lähenemised selle probleemi uurimiseks on maailmas ja Läänemeres olnud kasutusel, kuid mahult ja keerukuselt on tegu eksperimentaalse uuringuga, mis ei ole bakalaureusetöö mahu ja võimalustega saavutatav.

Kokkuvõte

Hallhüljes (*Halichoerus grypus*) on Atlandi ookeani põhjaosa subarktilistes ja külmades parasvöötme vetes leviv loom. Tema võime sigida jääl tuli kaasa oma eellastelt, kui Atlandi ookeani asustades oli suur kehamass eelduseks liikuda põhja poole ja lühike imetamisperiood võimaldas triivjääl poegida. Hallhülged on varusigijad, kel toitumisalad ei kattu sigimispaikadega ning seetõttu toituvad nad sigimisperioodi eelselt, et sigimisajaks kogunenud rasvakiht aitaks neil võimaldada piisavas koguses piima oma vastsündinud poegadele. Tänapäeval on teada kolm populatsiooni (Ida-Atlandil, Lääne-Atlandil, ja Läänemeres), kus sigitakse erinevatel aegadel, mis on tingitud suuresti kliimaoludest. Ainult Läänemeres ja Lääne-Atlandil saavad hallhülged oma pojad tuua ilmale triivjääl, mistõttu on nende sigimisperiood ajastatud talveperioodi. Ida-Atlandi hallhülged sünnivad eranditult maismaal ning nemad alustavad sigimist juba hilissuvel ja varasügisel.

Läbi aegade on hallhüljes silmitsi seisnud ohtudega nagu küttimine ja saasteained, mis on populatsioone tugevalt kahandanud, eriti 20. sajandi teisel poolel. Tänapäevaks on need ohud vaibunud ja tagaplaanile jäänud, kuid keskkonnamuutustega sagegenud jääkatte kahanemised on taaskord vanad ohud esile tõstnud. Kuna maal sündinud pojad on nõrgemad kui jääl sündinud, siis on nad vastuvõtlikumad viirustele ning nende puhul on suurem risk hukkuda kalapüünistes.

Töö eesmärk oli uurida, kuidas hallhüljeste sigimisperiood on kujunenud ning mis seda mõjutavad. On teada, et hallhüljes jõudis praegustele aladele toiduotsingu käigus ja paks rasvakiht võimaldas vastu pidada külmadele temperatuuridele. Sealt võib eeldada, miks on hallhülge kolmel populatsioonil, kes asustavad erinevaid paiku, kujunenud erinevad sigimisajad. Ühine nimetaja hallhüljeste kõikide populatsioonide puhul oli varusigimine ning viivitusega järglase kandeaeg. Kuid muutuv keskkond on juba näidanud, et hallhülged peavad valima ebasoodsama variandi sigimiseks, kui puuduvad optimaalsed tingimused, mis Läänemere näitel on maismaal sigimine jääkatte puudumisel. Kliimaolude edasisel halvenemisel on hallhüljes sunnitud oma sigimismustreid ümber kujundama, kuid selleks, et seda mõista, vajab hallhüljeste sigimine põhjalikumat edasist uurimist.

Summary

The formation of the grey seal's (*Halichoerus grypus*) breeding period and its ecological meaning

The grey seal inhabits sub-Arctic and cold temperate waters in the north of the Atlantic ocean. Its capability to breed on ice was inherited by its predecessors when colonizing the Atlantic Ocean. The large body size of the grey seal was a potential reason for moving northward and the short lactation period enabled to breed on pack-ice. The grey seals are capital breeders whose foraging areas do not coincide with breeding areas. Therefore the grey seals forage prior to breeding season so that by the time they have a thick blubber which helps the mothers to produce enough milk for their pups. Today there are known three populations (the eastern Atlantic, the western Atlantic and the Baltic Sea population), where all of the three breed in different times due to climate conditions. Only in the Baltic Sea and in the western part of the Atlantic Ocean the grey seals can breed on pack-ice, for what reason their breeding season is in winter. The grey seal population in the eastern part of the Atlantic Ocean breed without exception on mainland.

Throughout different times the grey seals have faced several dangers like hunting and pollutants which decreased the numbers of the populations to a low level, especially in the second half of the 20th century. Today the threats do not pose so great danger but because of the climate changes which have led to shrinking icefields, the recent dangers have become more apparent. The grey seal pups who are born on land, are weaker and therefore more vulnerable to viruses and weak pups are more prone to end up in fish traps.

The aim of this thesis was to examine how the breeding period of the grey seals has formed and what are the factors that affect it. It is known that the grey seal arrived to its today's areas while foraging and the thick blubber enabled to withstand cold temperatures. That might let us assume why the three populations of the grey seal that inhabit different places have different times for breeding. What is common for all of the three populations is that grey seals are capital breeders and they have extended gestation period. But the changing environment has showed that the grey seals have to choose less favourable options for breeding when the current conditions are not good. In the case of the Baltic grey seals they have to breed on mainland, when there has no ice formed at the sea. If the environment continues to change, it might rearrange the breeding

patterns of the grey seal. But in order to understand it thoroughly it is necessary to furthermore examine the breeding of the grey seals.

Tänuavaldused

Olen tänulik oma juhendajatele Mart Jüssile ning Martin Siltsile, kes olid abiks minu bakalaureusetöö valmimisel. Soovin veel tänada oma sugulast, eesti filoloogi Maria Tuulikut, kes andis asjalikku nõu keelelistes küsimustes ja abistas lausete vormistusega. Viimaks avaldan tänu oma perele ja lähedastele sõpradele, kes olid mulle kogu tööprotsessi vältel toeks.

Kasutatud kirjandus

- Addison, R. F., & Brodie, P. F. (1977).** Organochlorine residues in maternal blubber, milk, and pup blubber from grey seals (*Halichoerus grypus*) from Sable Island, Nova Scotia. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 34(7), 937-941.
- Addison, R. F., & Brodie, P. F. (1987).** Transfer of organochlorine residues from blubber through the circulatory system to milk in the lactating grey seal *Halichoerus grypus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44(4), 782-786.
- Aguilar, A. (1984).** Relationship of DDE/ Σ DDT in marine mammals to the chronology of DDT input into the ecosystem. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 41(6), 840-844.
- Aguilar, A., Borrell, A., & Reijnders, P. J. H. (2002).** Geographical and temporal variation in levels of organochlorine contaminants in marine mammals. *Marine Environmental Research*, 53(5), 425-452.
- Amos, B., Twiss, S., Pomeroy, P., & Anderson, S. (1995).** Evidence for mate fidelity in the gray seal. *Science*, 268(5219), 1897.
- Baker, J. R. (1984).** Mortality and morbidity in grey seal pups (*Halichoerus grypus*). Studies on its causes, effects of environment, the nature and sources of infectious agents and the immunological status of pups. *Journal of Zoology*, 203(1), 23-48.
- Baker, J. R. & Baker, R. (1988).** Effects of environment on grey seal (*Halichoerus grypus*) pup mortality. Studies on the Isle of May. *Journal of Zoology*, 216(3), 529-537.
- Barlow, J. (1984).** Reproductive seasonality in pelagic dolphins (*Stenella* spp.): implications for measuring rates. *Reports of the International Whaling Commission, Special*, (6), 191-198.
- Belden, D. L., Orphanides, C. D., Rossman, M. C., & Palka, D. L. (2006).** Estimates of cetacean and seal bycatch in the 2004 Northeast sink gillnet and Mid-Atlantic coastal gillnet fisheries.
- Berghe, M. V., Mat, A., Arriola, A., Polain, S., Stekke, V., Thomé, J. P., ... & Debier, C. (2010).** Relationships between vitamin A and PCBs in grey seal mothers and pups during lactation. *Environmental Pollution*, 158(5), 1570-1575.
- Bergmann, A. (1999).** Health condition of the Baltic grey seal (*Halichoerus grypus*) during two decades. *Apmis*, 107(1-6), 270-282.
- Berta, A., Sumich, J. L., & Kovacs, K. M. (2005).** *Marine mammals: evolutionary biology*. Academic Press. p. 364–405.
- Black, J. M. (Ed.). (1996).** *Partnerships in Birds: The Study of Monogamy: The Study of*

Monogamy. Oxford University Press, UK.

Bonner, W. N. (1971). "An aged Grey seal (*Halichoerus grypus*)." *Journal of Zoology* 164.2 : 261-262.

Bonner W. N. (1979). Grey seal. *Mammals in the Seas: Report*, 2, 90.

Bowen, W. D., Iverson, S. J., Boness, D. J., & Oftedal, O. T. (2001). Foraging effort, food intake and lactation performance depend on maternal mass in a small phocid seal. *Functional Ecology*, 15(3), 325-334.

Bowen, W. D., Iverson, S. J., McMillan, J. I., & Boness, D. J. (2006). Reproductive performance in grey seals: age-related improvement and senescence in a capital breeder. *Journal of Animal Ecology*, 75(6), 1340-1351.

Bronson, F. H. (1985). Mammalian reproduction: an ecological perspective. *Biology of reproduction*, 32(1), 1-26.

Cassini, M. H. (1999). The evolution of reproductive systems in pinnipeds. *Behavioral Ecology*, 10(5), 612-616.

Clutton-Brock, T. H., & Harvey, P. H. (1978). Mammals, resources and reproductive strategies. *Nature*, 273(5659), 191-195.

Costa, D. P. (1991). Reproductive and foraging energetics of high latitude penguins, albatrosses and pinnipeds: implications for life history patterns. *American Zoologist*, 31(1), 111-130.

Costa, D. P. (1993). The relationship between reproductive and foraging energetics and the evolution of the Pinnipedia. In *Symp Zool Soc Lond* (Vol. 66, pp. 293-314).

Coulson, J. C., & Hickling, G. (1964). The breeding biology of the grey seal, *Halichoerus grypus* (Fab.), on the Farne Islands, Northumberland. *The Journal of Animal Ecology* (1964): 485-512.

Coulson, J. C. (1981). A study of the factors influencing the timing of breeding in the grey seal *Halichoerus grypus*. *Journal of Zoology*, 194(4), 553-571.

Debier, C., & Larondelle, Y. (2005). Vitamins A and E: metabolism, roles and transfer to offspring. *British Journal of Nutrition*, 93(02), 153-174.

Granskog, M., Kaartokallio, H., Kuosa, H., Thomas, D. N., & Vainio, J. (2006). Sea ice in the Baltic Sea—a review. *Estuarine, coastal and shelf science*, 70(1), 145-160.

Hammill, M. O., & Gosselin, J. F. (1995). Grey seal (*Halichoerus grypus*) from the Northwest

Atlantic: female reproductive rates, age at first birth, and age of maturity in males. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52(12), 2757-2761.

Hammill, M. O., Stenson, G. B., Myers, R. A., & Stobo, W. T. (1998). Pup production and population trends of the grey seal (*Halichoerus grypus*) in the Gulf of St. Lawrence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(2), 423-430.

Harding, K. C. & Härkönen, T. J. (1999). Development in the Baltic grey seal (*Halichoerus grypus*) and ringed seal (*Phoca hispida*) populations during the 20th century. *Ambio*, 619-627.

Harding, K. C., Härkönen, T., Helander, B., & Karlsson, O. (2007). Status of Baltic grey seals: Population assessment and extinction risk. *NAMMCO Scientific Publications*, 6, 33-56.

Helle, E., Olsson, M., & Jensen, S. (1976). PCB levels correlated with pathological changes in seal uteri. *Ambio*, 261-262.

Hiby, L., Lundberg, T., Karlsson, O., Watkins, J., Jüssi, M., Jüssi, I., & Helander, B. (2007). Estimates of the size of the Baltic grey seal population based on photo-identification data. *NAMMCO Scientific Publications*, 6, 163-175.

Hook, O., & Johnels, A. G. (1972). The breeding and distribution of the grey seal (*Halichoerus grypus* Fab.) in the Baltic Sea, with observations on other seals of the area. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 37-58.

Humphries, M. M., Umbanhowar, J., & McCann, K. S. (2004). Bioenergetic prediction of climate change impacts on northern mammals. *Integrative and Comparative Biology*, 44(2), 152-162.

Härkönen, T., Brasseur, S., Teilmann, J., Vincent, C., Dietz, R., Abt, K., & Reijnders, P. (2007). Status of grey seals along mainland Europe from the Southwestern Baltic to France. *NAMMCO Scientific Publications*, 6, 57-68.

ICES. (2005). Report of the Working Group on Marine Mammal Ecology (WGMME), 9–12 May 2005, Savonlinna, Finland. ACE: 05.

Iverson, S. J., Bowen, W. D., Boness, D. J., & Oftedal, O. T. (1993). The effect of maternal size and milk energy output on pup growth in grey seals (*Halichoerus grypus*). *Physiological Zoology*, 61-88.

Jameson, R. J., & Johnson, A. M. (1993). Reproductive characteristics of female sea otters. *Marine Mammal Science*, 9(2), 156-167.

Jefferson A. T., Webber A. M., & Pitman, L. R. (2015). *Marine Mammals of the World: A Comprehensive Guide to Their Identification*. Second Edition. United Kingdom, Elsevier. p. 492–496.

- Jensen, S., Johnels, A. G., Olsson, M., & Otterlind, G. (1969).** DDT and PCB in marine animals from Swedish waters. *Nature*, 224, 247-250.
- Joensen, A. H., Søndergaard, N.-O., & Hansen, E.B. (1976).** Occurrence of seals and seal hunting in Denmark. *Danish Review of Game Biology*, 10, 2–20
- Jüssi, M. (1999).** Breeding habitat preference and reproduction success of Baltic grey seal (*Halichoerus grypus*) (Doctoral dissertation, Master Thesis, University of Tartu, Institute of Zoology and Hydrobiology, Estonia).
- Jüssi, M., Härkönen, T., Helle, E., & Jüssi, I. (2008).** Decreasing ice coverage will reduce the breeding success of Baltic grey seal (*Halichoerus grypus*) females. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 37(2), 80-85.
- Kalantzi, O. I., Hewitt, R., Ford, K. J., Cooper, L., Alcock, R. E., Thomas, G. O., ... & Martin, F. L. (2004).** Low dose induction of micronuclei by lindane. *Carcinogenesis*, 25(4), 613-622.
- Karlsson, O., & Helander, B. (2005).** Development of the Swedish Baltic grey seal stock 1990–2004. In *Symposium on Biology and Management of Seals in the Baltic Sea* (Vol. 346, p. 21). Riista- ja Kalatalouden Tutkimuslaitos.
- Kauhala, K., Kurkilahti, M., Ahola, M. P., Herrero, A., Karlsson, O., Kunnasranta, M., ... & Vetemaa, M. (2015).** Age, sex and body condition of Baltic grey seals: Are problem seals a random sample of the population?. In *Annales Zoologici Fennici* (Vol. 52, No. 1-2, pp. 103-114). Finnish Zoological and Botanical Publishing.
- Kirkpatrick, M., & Ryan, M. J. (1991).** The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature*, 350(6313), 33-38.
- Lidgard, D. C., Boness, D. J., & Bowen, W. D. (2001).** A novel mobile approach to investigating mating tactics in male grey seals (*Halichoerus grypus*). *Journal of Zoology*, 255(3), 313-320.
- Lunneryd, S. G., & Westerberg, H. (1997).** By-catch of, and gear damages by, grey seal (*Halichoerus grypus*) in Swedish waters.
- Lydersen, C. (1995).** Energetics of pregnancy, lactation and neonatal development in ringed seals (*Phoca hispida*). *Developments in marine biology*, 4, 319-327.
- Lydersen, C., & Kovacs, K. M. (1999).** Behaviour and energetics of ice-breeding, North Atlantic phocid seals during the lactation period. *Marine ecology. Progress series*, 187, 265-281.

- McConnell, B.J., Fedak, M.A., Lovell, P., & Hammond P.S. (1999).** Movements and foraging areas of grey seals in the North Sea. *Journal of Applied Ecology*, 36: 573–590
- Meier, H. E. M., Döscher, R., & Halkka, A. (2004).** Simulated distributions of Baltic Sea-ice in warming climate and consequences for the winter habitat of the Baltic ringed seal. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 33(4), 249-256.
- Nyman, M., Bergknut, M., Fant, M. L., Raunio, H., Jestoi, M., Bengs, C., ... & Tysklind, M. (2003).** Contaminant exposure and effects in Baltic ringed and grey seals as assessed by biomarkers. *Marine Environmental Research*, 55(1), 73-99.
- Olsson, M., Bignert, A., Eckh ell, J., & Jonsson, P. (2000).** Comparison of temporal trends (1940s-1990s) of DDT and PCB in Baltic sediment and biota in relation to eutrophication. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 29(4), 195-201.
- Pomeroy, P. P., Twiss, S. D., & Redman, P. (2000).** Philopatry, site fidelity and local kin associations within grey seal breeding colonies. *Ethology*, 106(10), 899-919.
- Sandell, M. (1990).** The evolution of seasonal delayed implantation. *Quarterly Review of Biology*, 23-42.
- Schmoelcke, U. (2008).** Holocene environmental changes and the seal (Phocidae) fauna of the Baltic Sea: coming, going and staying. *Mammal Review*, 38(4), 231-246.
- Sj oberg, M., & Ball, J. P. (2000).** Grey seal, *Halichoerus grypus*, habitat selection around haulout sites in the Baltic Sea: bathymetry or central-place foraging?. *Canadian Journal of Zoology*, 78(9), 1661-1667.
- Stephens, P. A., Boyd, I. L., McNamara, J. M., & Houston, A. I. (2009).** Capital breeding and income breeding: their meaning, measurement, and worth. *Ecology*, 90(8), 2057-2067.
- S ormo, E. G., Jussi, I., Jussi, M., Braathen, M., Skaare, J. U., & Jenssen, B. M. (2005).** Thyroid hormone status in gray seal (*Halichoerus grypus*) pups from the Baltic Sea and the Atlantic Ocean in relation to organochlorine pollutants. *Environmental toxicology and chemistry*, 24(3), 610-616.
- Zile, M. H. (1992).** Vitamin A homeostasis endangered by environmental pollutants. *Experimental Biology and Medicine*, 201(2), 141-153.
- Vanhatalo, J., Vetemaa, M., Herrero, A., Aho, T., & Tiilikainen, R. (2014).** By-catch of grey seals (*Halichoerus grypus*) in Baltic fisheries—A Bayesian analysis of interview survey. *PloS one*, 9(11), e113836.

Wozencraft, W. C. (1989). The phylogeny of the recent Carnivora. In *Carnivore behavior, ecology, and evolution* (pp. 495-535). Springer US.

Internetiallikad

Internet 1: HELCOM 2013.

<http://helcom.fi/Red%20List%20Species%20Information%20Sheet/HELCOM%20Red%20List%20Halichoerus%20grypus.pdf>

Internet 2: HELCOM 2015.

<http://www.helcom.fi/Core%20Indicators/Population%20trends%20and%20abundance%20of%20seals-HELCOM%20core%20indicator%20report%202015-extended%20version.pdf#search=grey%20seal>

Internet 3: <http://www.keskkonnaamet.ee/teenused/jahindus-4/hulgejaht/>

Internet 4: Tegevuskava hallhüljeste kaitse korraldamiseks Eestis.

http://www.keskkonnaamet.ee/hange/kkk-hankematerjalid/Liikide%20tegevuskavad/Kinnitatud%20tegevuskavad/Hallhuljes_2001-2005.pdf

Internet 5: The ecological role of Baltic grey seals: dietary patterns and prey consumption.

http://www.ecosealproject.eu/SiteFiles/seal_diet_LundstromKakela.pdf

Kaudsed kirjandusallikad

Capitan, L., Breuil, H., & Bourrinet, P. (1906). *L'abri Mège: une station magdalénienne à Teyjat (Dordogne)*. (L'abri Mège. A Magdalenian level at Teyjat (Dordogne)). F. Alcan.

Eklöf, E., Roos, A., Karlsson, O., Kuklik, I., & Dietz, R. (2007). Movements and kernel home ranges of captive bred and rehabilitated juvenile grey seals (*Halichoerus grypus*) released in the Baltic Sea. In *Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals*.

Emlen, S. T., & Oring, L. W. (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197(4300), 215-223.

Sjöberg, M. (1999). *Behaviour and movements of the Baltic grey seal: implications for conservation and management*.

Storå, J., & Lõugas, L. (2005). Human exploitation and history of seals in the Baltic during the Late Holocene. In *The Exploitation and Cultural Importance of Sea Mammals* (ed. G.G. Monks), pp. 95–106. Proceedings of the 9th Conference of the International Council of Archaeozoology, Durham, August 2002. Oxbow Books, Oxford

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Mariel Luuk,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

„Hallhüljeste (*Halichoerus grypus*) sigimisperioodi kujunemisest ja selle ökoloogilisest tähendusest“,

mille juhendajad on Mart Jüssi ja Martin Silts,

1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **19.05.2016**