

TARTU ÜLIKOOL

LOODUS- JA TEHNOLOOGIATEADUSKOND

Ökoloogia ja maateaduste instituut

Zoologia osakond

Katre Tomingas

**Troofilised kaskaadid imetajate kooslustes ning nende
rakendamine bioloogilise mitmekesisuse taastamiseks**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: PhD Harri Valdmann

Kaitsmisele lubatud

Juhendaja

allkiri, kuupäev

Tartu 2013

Sisukord

1	Sissejuhatus	2
2	Kiskjate mõjud saakloomadele	3
3	Troofiline kaskaad	4
4	Troofiliste interaktsioonide peamised hüpoteesid	7
4.1	EEH.....	7
4.2	MRH	8
5	Troofilise kaskaadi mõju taimestikule.....	11
6	Tippkiskjad bioloogilise mitmekesisuse taastajatena	13
6.1	Kas tippkiskjate kadumine on ikka ökosüsteemi muutuste põhjuseks?.....	14
6.1.1	Troofiline kaskaad kolme troofilise lüliga ökosüsteemis	14
6.1.2	Troofiline kaskaad nelja troofilise lüliga ökosüsteemis	15
6.2	Olulised aspektid tippkiskjatega ökosüsteemi taastamise puhul	16
7	Arutelu	18
8	Kokkuvõte	23
9	Summary.....	24
10	Tänuavaldus.....	25
11	Kasutatud kirjandus	26

1 Sissejuhatus

Troofilised interaktsioonid on ühed olulisemad interaktsioonid eluslooduses. Neil on eriline roll ökosüsteemi protsessides ning koosluste väljakujunemisel. Kui varem arvati, et ökosüsteemide protsessid on peamiselt mõjutatud *bottom-up* regulatsioonist, siis nüüdseks on ökoloogid leidnud, et ka *top-down* regulatsioon omab ökosüsteemile olulist mõju. Senini pole veel aga päris selge, kummal regulatsioonil on tugevam mõju ning kas need mõjud ka teineteist välistavad.

Top-down regulatsiooni poolt esile kutsutud protsessi nimetatakse troofiliseks kaskaadiks. Troofiline kaskaad on ökoloogiline nähtus, mille kutsub esile kiskja lisandumine ökosüsteemi või kiskja kadumine sellest, mis omakorda põhjustab muutusi saagi ja kiskjate populatsioonide arvukuses toiduahela kaudu. Sellised muutused võivad viia ulatuslike muutusteni ökosüsteemi struktuurides ja ka toitainete ringluses. Näiteks kolme troofilise tasemega toiduahelas kutsub karnivooride populatsiooni suurenemine esile herbivooride populatsiooni vähenemise ja primaarprodutsentide vohamise (Hairston *et al* 1960). Seega troofilises kaskaadis on olulisim roll kiskjatel. Viimase sajandiga on aga globaalselt paljud suured kiskjad ökosüsteemidest kadunud, mis on põhjustanud muutusi ökoloogilistes protsessides, looma- ja taimekooslustes ning antud ala kvaliteedis.

Käesolev töö keskendubki *top-down* ja *bottom-up* mõjude uurimisele ökosüsteemides. Aluseks on võetud peamiselt uurimused, mis käsitlevad ka Eestis elavat hunti (*Canis lupus*) ja rebast (*Vulpes vulpes*) ning meile vähem tuntud dingot (*Canis lupus dingo*).

On oluline mõista kiskjate poolt tekitatud troofilisi interaktsioone, sest need võivad olla võtmeks bioloogilise mitmekesisuse taastamisel. Tänapäeval on see üheks olulisemaks probleemiks— paljud liigid surevad välja või on väljasuremisohus. Tippkiskjate reintrodutseerimine ökosüsteemidesse, kust nad on kadunud, võib olla hea viis taastada bioloogilist mitmekesisust ja sealhulgas ka ökosüsteemi tervikuna.

Töö esimese poole eesmärgiks on käsitleda troofiliste interaktsioonide mõjusid ökosüsteemile, teises pooles aga vaadeldakse võimalusi kiskjate kasutamiseks bioloogilise mitmekesisuse taastamisel.

2 Kiskjate mõjud saakloomadele

Organismid juhivad elus ühe olulise reegli järgi: maksimeerida energia tarbimist ühiku kohta, minimeerides energiakulu toidu kättesaamiseks ja võimalust ise toiduks saada. Kiskjate jaoks on oluline saagi tabamise hind ja selle energeetiline väärtus. Seega on kiskjate poolt eelistatud suurem saakloom, sest ta on kõrge energiaväärtusega ning ta püüdmiseks kulub vähem energiat. Saakloomadele on oluline vältida kiskjat ning leida toitu, toiduotsingud on neile riskantsed. Seega kiskluse risk, mis on olulisim tegur mõistmaks saakloomade populatsiooni dünaamikat, kujuneb välja mitme faktori koosmõjul: individuaalne saakloomade fenotüüp (näiteks sugu, vanus, kehasuurus), saakloomade käitumine, individuaalne kiskja fenotüüp (näiteks lõugade suurus, jahtimise taktika), kiskja käitumine ja elukoha tingimused nii saakloomale kui ka kiskjale (näiteks tingimused varitseda saakloomade, saakloomade karja suurus).

Kiskluse risk erineb nii erinevate liikide kui ka isendite vahel. Isendid erinevad individuaalsete tunnuste põhjal, mistõttu on ka kiskluse risk erinev. Selline võrdsusetus võib tuleneda sugudevahelistest erinevustest, iseloomude erinevustest või elupaiga erinevustest. Näiteks täiskasvanud isased Thompsoni gasellid (*Gazella thomsonii*) kogevad suuremat kiskluse riski, sest gepardid (*Acinonyx jubatus*) ründavad eelistatult karja perifeerseid liikmeid, kes antud juhul ongi täiskasvanud isased (Pettorelli *et al.* 2011).

Kiskjad saab toitumise alusel jagada kaheks: spetsialistid ja generalistid. Generalistid toituvad erinevatest saakloomaliikidest, mis annab neile ökoloogilise puhvri juhaks, kui ressursid hakkavad lõppema. Spetsialistid toituvad peamiselt ühest saakloomaliigist ja vajavad spetsiifilisemaid keskkonnatingimusi (Kang, Wedekin 2012).

Ka kiskjate mõjud saakloomadele saab jagada kaheks: otsesed ja kaudsed. Kiskluse otsene mõju on saakloomade murdmine (Pettorelli *et al.* 2011). Murdmine on peamine mõju, mida kiskjad avaldavad saakloomade elulemusele ja populatsiooni dünaamikale (Brown *et al.* 1999). Murdmist saab hinnata murdmismäära järgi. Traditsioonilise kiskluse teooria alusel on peamiseks murdmismäära teguriks saakloomade populatsiooni asustustihedus. Skandinaavias ja Isle Royale'il läbiviidud uuringus selgus, et see pole nii (Sand *et al.* 2012). Mõlemal alal olid saakloomade populatsioonide asustustihedused sarnased, kuid *per capita* oli Skandinaavias põtrade murdmismäär huntide poolt kolm korda kõrgem kui Isle Royale'il. Tulemused näitasid, et 80% ulatuses olid murdmismäära erinevused põhjustatud erinevatest saakloom-kiskja suhetest. Skandinaavias on see suhe suurem, sest sealsed karjad on 35%

väiksemad (Skandinaavias keskmiselt 4 isendit karjas, Isle Royale'il 6 isendit) ning jahiterritooriumid suuremad. Ühtlasi on Skandinaavias hundid 20% suurema kehamassiga, mistõttu vajavad ka rohkem toitu (Sand *et al.* 2012).

Kaudsed mõjud põhinevad saakloomade hirmul kiskjate ees (Pettorelli *et al.* 2011). Kiskja olemasolu ökosüsteemis kutsus esile muutusi saaklooma liikumises ja käitumises. Tegemist on nõ hirmu maastikuga, kus saakloom teeb kõik, et vältida kiskja saagiks saamist (Elmhagen *et al.* 2010; Cupples *et al.* 2011; Iribarren, Kotler 2012; Mech 2012). Hirm kiskja ees kujundab saaklooma kiskjavastase käitumise, mis võib mõjutada saaklooma elukoha valikut, vähendada energia-tarbimist, suurendada energiakulu kiskja vältimiseks ning vähendada paaritumise ja paljunemise edukust (Pettorelli *et al.* 2011). Saakloomale võivad keskkonna iseärasused omada infot kiskluse riski kohta. Näiteks on uuritud Nuubia kaljukitse hirmu maastikku. Selgus, et nende kaljukitsede kiskluse risk suurenes, kui kitsed sattusid toiduotsingute käigus oma kodukaljust liiga kaugemale. Risk vähenes, kui läheduses oli mõni nõlv. Seega heterogeensel alal toitu otsides võib keskkonna varieerudes erineda ka kiskluse risk eri paikades (Iribarren, Kotler 2012).

3 Troofiline kaskaad

Kaskaad on kaudse mõju liik, kus lineaarsed otsese mõju ahelad kehtivad kolmele või enamale liigile või liikide grupile (Levi, Wilmers 2012). Troofilise kaskaadi puhul mõjutavad kiskjad herbivooride populatsioone ning seeläbi ka taimestikku (Hairston *et al.* 1960). Nagu kiskluse puhul, saab ka troofilise kaskaadi mõjud jagada otsesteks ja kaudseteks. Otsese mõju alla kuulub saakloomade murdmine kiskjate poolt. Kaudsed mõjud saab jagada kaheks: tiheduse vahendatud ja käitumuslik ehk tunnuse vahendatud kaskaad. Tiheduse vahendatud kaskaad on tingitud muutustest herbivooride populatsioonide asustustihedustes, mille on esile kutsunud kiskjad (Schmitz *et al.* 2004). Kui herbivoore on vähem, on ka surve taimestikule väiksem (Ripple, Beschta 2012). Samas on esinenud juhtumeid, kus kiskjad võivad vähendada herbivooride populatsioonide asustustihedusi, kuid herbivoorid kompenseerivad selle *per capita* taimede söömise suurendamisega, sest liigisisene konkurents taimedele väheneb. Tulemuseks on, et taimede tarbimine herbivooride poolt tervikuna ei muutu (Schmitz *et al.* 2000).

Käitumusliku ehk tunnuse vahendatud kaskaadi puhul on oluline saaklooma kiskjavastane käitumine. Saakloomad muudavad oma toiduotsingute strateegiat, et vähendada

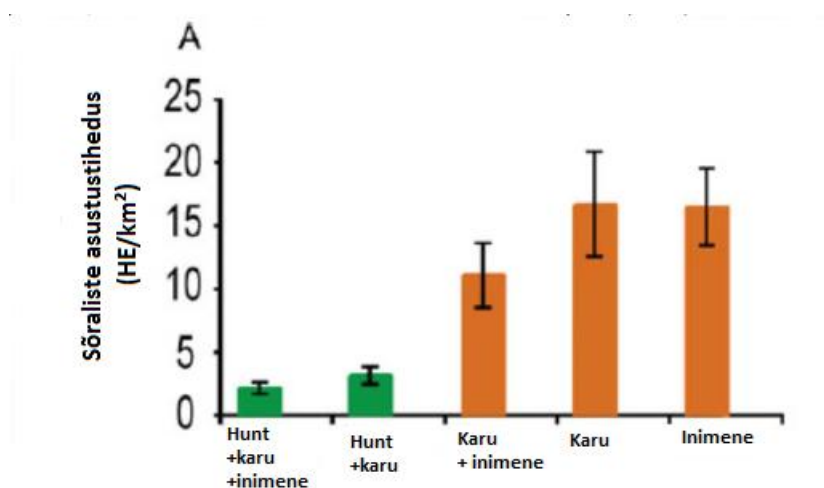
kiskluse riski. Tekib olukord, kus kiskja eksisteerimine ökosüsteemis kutsub saakloomas esile sellise käitumise, et ta eelistab kiskja vältimist toidu leidmisele (Brown *et al.* 1999). Sellisel juhul väheneb herbivooride mõju taimestikule ning kiskjate mõju on käitumuslik (Schmitz *et al.* 2004). Samas väga suure kiskluse riski korral võivad saakloomad avaldada taimestikule sama suurt survet kui tihedama populatsiooni korral. Nad hakkavad korruga rohkem ja kiiremini sööma ning seega mõju taimestikule jääb suhteliselt samaks. Sellisel juhul on tegu optimaalse toiduotsimisega (Ripple, Beschta 2008).

Troofilise kaskaadi korral on suur roll tippkiskjatel, kes mõjutavad ökoloogilisi süsteeme (Letnic *et al.* 2011). Nende kadumisel on ökosüsteemile ulatuslikud tagajärjed. Näiteks Yellowstone'i rahvuspargi lõunaosas toimusid suured ökoloogilised muutused pärast grislikaru (*Ursus arctos*) ja hundi (*Canis lupus*) lokaalset väljasuremist. Esiteks toimus põdra (*Alces alces*) demograafiline plahvatus. Sellele järgnes muutus jõeäärse taimestiku struktuuris ja tiheduses (peamiselt pajukooslustes, sest põder toitub nendest), mis omakorda viis neotroopiliste rändelindude vähenemisele pajukooslustes. Selgus, et põtrade populatsiooni asustustihedused olid viis korda kõrgemad aladel, kus puudusid hunt ja karu, võrreldes aladega, kus nende kisklust asendas inimene. Kiskluse puudumisel ületavad herbivooride populatsioonid keskkonna kandevõime, mistõttu on surve taimestikule suur. Antud juhul olid arvukate põdrapopulatsioonidega aladel pajud lühemad ning nende biomass oli väiksem. Ühtlasi ligi 50 % linnuliikide populatsioonide arvukused ning pesitsustihedused olid kahanenud aladel, kus oli palju põtru. Seega lisaks muutustele elupaigas toimusid muutused ka bioloogilises mitmekesisuses (Berger *et al.* 2001).

Üks kaskaadi eriliike on gildisisene kaskaad, kus kaks ressursidele konkureerivat liiki ühtlasi ka murravad üksteist (Kang, Wedekin 2012). Enamasti suurim või konkurentsivõimeline liik reguleerib keskmise kehasuurusega gildi liikme populatsiooni arvukust, vabastades nõnda väikseima kehasuurusega gildi liikme *top-down* kontrolli alt. Gildisisene kaskaad võib oluliselt mõjutada gildi struktuure ning troofilisi tasemeid, mis jäävad sellest üles- või allapoole. Üheks gildi näiteks on hunt-koiott-rebane. Minnesotas uuriti nende liikide arvukust 30 aasta jooksul kolmes tsoonis: mets, põld, üleminekuala. Leiti, et metsas, kus eksisteerivad hundid, suurenes rebaste arvukus ning koiott rebaste arvukust ei mõjutanud. Põllul, kus hunte ei eksisteerinud, kahanes koiotti mõjul rebaste arvukus oluliselt. Koiottide arvukus suurenes põllul, jäi muutumatuks üleminekualal ning kahanes oluliselt metsas. Tulemused näitavad, et konkurents on suurem nende gildi liikmete vahel, kelle kehasuurused

ja toitumine on sarnasemad. Seega, kui gildis on paarisarv interaktsioonis olevaid liike, väheneb väiksema konkurendi arvukus, paaritu arvuga liikide korral aga väikseim liik vabaneb *top-down* kontrolli alt. Need faktorid omavad mõju ka saakloomade kooslustele. Olgugi, et neil kolmel koerlasel toitumine mõnes osas kattub, suure saaklooma murdmisel on siiski efektiivsemad hundid. Seega hundi olemasolul ökosüsteemis suureneb suurte ja väikeste saakloomaliikide murdmismäär, hundi puudumisel on suurem murdmismäär aga keskmise kehasuurusega saakloomaliikidele (Levi, Wilmers 2012).

Gildi liikmete vahel võib toimuda ka koostöö, mis võib viia saakloomade populatsioonide asustustiheduse vähenemisele. Näiteks toimub selline koostöö karude ja huntide vahel. Karud on omnivoorid, seega võrreldes hundiga on nende mõjud saaklooma populatsioonidele sekundaarsed. Karud murravad tavaliselt vastsündinud hirvlasi (vähem kui kuu aega vanad isendid), vähendades nõnda hirvlaste iga-aastast juurdekasvu. Hundid aga varustavad karusid raibetega, toetades nõnda karude suuremat populatsiooni asustustihedust. See omakorda viib hirvlaste suurema murdmismäärani, mistõttu nende populatsiooni asustustihedus väheneb. Sarnane koostöö avastati Euroopas hundi ja ilvese (*Lynx lynx*) vahel. Metskitse (*Capreolus capreolus*) populatsiooni asustustihedused olid oluliselt madalamad aladel, kus eksisteerisid nii hunt kui ka ilves, võrreldes aladega, kus kumbki liik ei olnud esindatud (Ripple, Beschta 2012).



Joonis 1. Erinevate

kiskjagildide mõju sõraliste arvukusele. Karu ilma gildiliikmeta on kõige ebaefektiivsem sõraliste asustustiheduse (HE- hirve ekvivalent) reguleerija. Hundi ja karu gild on aga väga efektiivne (Ripple, Beschta 2012).

4 Troofiliste interaktsioonide peamised hüpoteesid

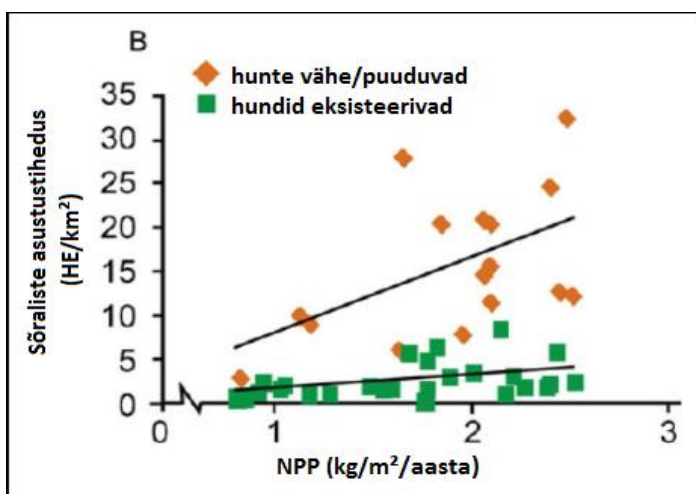
4.1 EEH

20. sajandil tutvustas Hairston Rohelise maailma hüpoteesi (GWH ehk Green World Hypothesis), mille sisuks oli, et kiskjad säilitavad globaalset taimset biomassi, piirates herbivooride populatsioonide asustustihedust. Ökosüsteemide eksploateerimise hüpotees (Ecosystem Exploitation Hypothesis) ehk EEH on Hairstoni roheline maailma hüpoteesi (GWH) edasiarendus, millele Fretwell lisas, et *top-down* regulatsiooni mõju suurus ja troofiliste tasemete arv on määratud ökosüsteemi produktiivsusega (Ripple, Beschta 2012). Madala produktiivsusega ökosüsteemid suudavad toetada vaid väikeseid herbivooride populatsioone ning taimede biomass on määratud toitainete kättesaadavusega (*bottom-up*). Keskmise produktiivsusega ökosüsteemid suudavad toetada herbivooride populatsioone, kiskjate omasid aga mitte. Seetõttu domineerib sellises süsteemis taim-herbivoor interaktsioon. Produktiivsetes ökosüsteemides suudavad taimed toetada nii herbivooride kui ka kiskjate populatsioone ning kiskjad hoiavad herbivooride populatsioonide arvukust piisavalt madalal, mistõttu surve taimsele biomassile on väike (Turkington 2009).

EEH selgitab troofilisi suhteid taimede, herbivooride ja kiskjate vahel suureneva netoprimaarproduktiooni gradiendiga. Antud teooria puhul kehtib seadus, et ebaproduktiivsetes ökosüsteemides suureneb netoprimaarproduktiooni suurenemise korral herbivooride biomass lineaarselt, produktiivses ökosüsteemis kiskjate olemasolul jääb aga konstantseks (Ripple, Beschta 2012). EEH puhul on oluline mitme troofilise tasemega toiduahel ökosüsteemis on (Elmhagen *et al.* 2010). Kolmelülilise toiduahela korral on taimed ja karnivoorid metsades ning teistes suhteliselt produktiivsetes ökosüsteemides limiteeritud ressursside poolt (*bottom-up* regulatsioon), herbivoorid aga kiskjate poolt (*top-down* regulatsioon). Seega tippkiskjate kadumisel ökosüsteemist on tõenäoline, et herbivooride arvukus kasvab plahvatuslikult ning sellest tulenevad ka ulatuslikud mõjud taimestikule (Ripple, Beschta 2012). Neljalülilise toiduahelaga ökosüsteemis toituvad sekundaarsed kiskjad primaarsetest kiskjatest. Selle tulemusena suureneb produktiivsusega sekundaarsete kiskjate ja herbivooride biomass, samas primaarsete kiskjate ja taimede biomass ei suurene (Elmhagen *et al.* 2010).

Põhja-Ameerika ja Euraasia metsabioomides korraldati 42 uuringut 50 aasta jooksul tõestamaks EEH-d. Hunt on peamine hirvlaste kiskja põhjapoolkeral, seda peamiselt hundi ulatusliku levi, karjas jahipidamise ja aastaringse aktiivsuse tõttu. Seega võrreldi uuritavatel

aladel just huntide ja hirvlaste populatsioonide. Leiti, et 42-st alast 16 alal, kus hunt ei eksisteerinud, oli oluliselt kõrgem (hirve ekvivalentides mõõdetuna kuus korda kõrgem) hirvlaste populatsiooni asustustihedus, kui aladel (42-st alast 26 alal), kus hunt eksisteeris. Nendest 16-st alast, kus hunt ei eksisteerinud, registreeriti 11 ala, kus oli hirvlaste poolt taimele põhjustatud tugevat mõju. Produktiivsuse suurenedes ja huntide puudumisel suurenes hirvlaste populatsioonide asustustihedus oluliselt rohkem kui huntide olemasolul. Ühtlasi olid hundi populatsioonide asustustihedused positiivses sõltuvuses produktiivsuse suurenemisega (Ripple, Beschta 2012).



Joonis 2. Tippkiskja mõjutab herbivooride asustustihedust. Huntidega asustatud aladel on sõraliste asustustihedus (HE-hirve ekvivalent) olenemata netoprimaarproduksioonist madalam (Ripple, Beschta 2012).

4.2 MRH

Tippkiskjad on ökosüsteemi seisukohalt olulised, sest kontrollivad väiksemate kiskjate populatsioonide arvukust ja seega vähendavad kisklust väiksematele saaklooma liikidele. Kui tippkiskjate populatsioonid vähenevad või surevad välja, siis eelnevalt alla surutud keskmise kehasuurusega kiskjate populatsioonide arvukused võivad hakata taas tõusma ning seda nimetatakse Keskmise kehasuurusega kiskja vallandumise hüpoteesiks (Mesopredator Release Hypothesis) ehk MRH-ks (Ritchie, Johnson 2009). Tippkiskjad on liigid, kes on koosluse toiduahela viimaseks lüliks. Enamasti on nad suure kehamassiga küllaltki spetsialiseerunud kiskjad. Keskmise kehasuurusega kiskjad on kiskjad, kes asuvad toiduahelas tippkiskjatest alumisel tasemel. Nad on suurema tõenäosusega mitmekülgsed generalistid, kes on võimelised ulatuma suurte populatsioonide asustustihedusteni ja omavad suurt mõju paljudele saaklooma liikidele. Need definitsioonid on suhtelised ja sõltuvad olulisel määral kontekstist. Näiteks mõnedes kooslustes peetakse koiotti tippkiskjaks, mõnedes aga keskmise

kehasuurusega kiskjaks, olenevalt sellest, kas ta eksisteerib koos suurema kehamassiga hundiga või mitte (Ritchie, Johnson 2009).

MRH võtab arvesse ka kiskluse kaudseid mõjusid. Mitme kiskjaga ökosüsteemi puhul on alumiste tasemete kiskjad tippkiskjatele justkui saakloomad, mistõttu on ka sellises süsteemis käitumuslik troofiline kaskaad. Tippkiskjad hirmutavad keskmise kehasuurusega kiskjaid, mistõttu võivad ka nemad eelistada pelgupaika tippkiskja eest toidule (hirmu maastik). Seetõttu ei reguleeri tippkiskjad keskmise kehasuurusega kiskjaid vaid murdmise kaudu, aga ka hirmu kaudu, mis mõjutab keskmise kehasuurusega kiskjate elupaigavalikut, paljunemisvõimet jne (Elmhagen *et al.* 2010). Hea näide sellest, kuidas tippkiskjad mõjutavad keskmise kehasuurusega kiskjate levikut ja arvukust on Aafrikas, kus vastamisi on hääänkoerad, lõvid ja tähnilised hääänid. Hääänkoerte ja tähniliste hääänide toitumine kattub oluliselt. Hääänid on levinud avatud aladel, mistõttu hääänkoertel ei ole mõistlik neilt saaki varastada, kuna neil pole kuskile hääänist kiskja eest peituda. Seega sellistel aladel ei saa hääänkoerad kasutada kleptoparasitismi ning on sunnitud suurendama jahipingutust 3,5 tunnilt päevas 12 tunnini päevas, mis on energeetiliselt väga kulukas. See ja faktor, et neid tapetakse hääänide ja lõvide poolt, hoiab hääänkoeri väikese populatsiooni arvukuse juures ka suure leviku korral (Ritchie, Johnson 2009).

MRH on hüpotees selgitamaks mõnede väikeste saakloomade arvukuse vähenemist tippkiskjate kadumise tagajärjel (Ritchie, Johnson 2009; Letnic *et al.* 2012). Seda on dokumenteeritud maailmas rohkem kui 60-s liikide koosluses Aafrika lõvidest ja hääänkoertest kuni mustaseljaliste kullide ja krabideni (Levi, Wilmers 2012). MRH põhjal võivad suured kiskjad vähendada keskmise kehasuurusega kiskjate arvukust mitmel viisil, näiteks murdmisega, konkurentsiga toidule ja varjupaigale ning hirmu vahendatud muutustega elupaiga kasutuses, liikumises ja aktiivsuses. Peamine kriteerium, mis peab saakloomal olema saamaks kasu suure kiskja olemasolust, on asjaolu, et saaklooma populatsioonisisene arvukuse suurenemine peab ületama *per capita* murdmismäära nii tippkiskjate kui ka keskmise kehasuurusega kiskjate poolt. Selline kriteerium täitub enamasti siis, kui saaklooma populatsioon on rohkem mõjutatud keskmise kehasuurusega kiskjate poolt ning tippkiskja limiteerib *per capita* murdmismäära läbi keskmise kehasuurusega kiskja murdmise. Kehtib ütlus „minu vaenlase vaenlane on minu sõber“ (Letnic *et al.* 2012). Näiteks Fennoskandias uuriti ilvese, rebase ja jänese omavahelisi interaktsioone. Mõlemad kiskjad toituvad jänestest, kuid mõnedel aladel leiti, et ilvese olemasoluga suurenes jänese arvukus ja vähenes rebase

arvukus. Ilmselt vabastas ilves jäneste populatsioonid rebase poolt põhjustatud *top-down* mõju alt. Samas jänes moodustas ilvese toitumisest 86%, mistõttu oleks kiskluse surve ikkagi suureks pidanud jääma. Lähemal vaatlusel selgus, et rebased olid ilvestest keskmiselt 40 korda arvukamad ning seetõttu ka efektiivsemad jänesekütid (Elmhagen *et al.* 2010).

Lisaks väikestele saakloomadele, on suured karnivoorid kasulikud ka raipesööjatele (Mech 2012). Mõnedel juhtudel ei murra tippkiskjad keskmise kehasuurusega kiskjaid ainult toidusaamise eesmärgil, vaid ka selleks, et neid konkurentsist kõrvaldada. Selline käitumine avastati ka Fennoskandias tehtud uuringute põhjal. Sealsed ilvesed murdsid rebaseid, kuid jätsid nad söömata. Ilmselt ei olnud tegu energeetiliste vajaduste rahuldamisega, vaid pigem konkurendi kõrvaldamisega. Selline käitumine toob aga kasu raipesööjatele, sest metsa jääb rohkem korjuseid, millest nad toituda saavad (Elmhagen *et al.* 2012). Mõnede teadlaste arvates võib see ka pehmeneda kliima soojenemise mõjusid raipesööjatele, kuna saaki on rohkem (Mech 2012).

MRH on saakloomade seisukohalt väga oluline hüpotees. Tippkiskjate puudumine võib viia võõrliikidest keskmise kehasuurusega kiskjate invasioonile, samuti kohalike keskmise kehasuurusega kiskjate populatsiooni järsule kasvule, ohustades nõnda juba niigi ohus liike. Äärmisel juhul võib keskmise kehasuurusega kiskjate vallandumine viia mõnede saakloomaliikide väljasuremiseni, eriti nende liikide, kes on tundlikud aeglase populatsioonikasvu tõttu või elavad keskmise kehasuurusega kiskja mõjuväljas (Ritchie, Johnson 2009).

Austraalias peetakse rebast (*Vulpes vulpes*) paljude ariidse kliimaga aladel elavate kohalike näriliste ja kukkurlooma liikide arvukuse vähenemise ja ka mõnede liikide väljasuremise peamiseks põhjuseks. Uuringute käigus leiti, et kohalik tippkiskja dingo (*Canis lupus dingo*) võib vähendada invasiivse keskmise kehasuurusega kiskja, rebase arvukust. Dingode ja rebaste toitumine kattub 85% ulatuses. Kiskjad, kes toituvad sarnastest saakloomadest, kohtuvad suurema tõenäosusega, sest jahivad sama saaki. Sellised kohtumised võivad esile kutsuda liikidevahelise agressiivsuse või ka konkurendi murdmise. Liikidevaheline murdmine toimub enamasti siis, kui kehasuurused on keskmiselt erinevad (tippkiskja on 2-5 korda suurem konkurendist). Sellisel juhul peab tippkiskja vastast piisavalt suureks, et olla konkurent, kuid piisavalt väikseks, et vastane murda minimaalse kahjuga. Dingod on rebastest 3,5 korda suuremad ning arvestades nende liikide toitumise kattuvust, toimub nende kahe liigi vahel ka agressiivseid kohtumisi. Uuringus kasutatud mitmete

dingode soolestikust leiti rebase jäänuseid, mis viitab sellele, et dingod toituvad rebastest. Seega võib väita, et dingod vähendavad rebaste arvukust läbi toidukonkurentsi, otsese murdmise ja muutes rebaste käitumist. Olgugi, et nende kahe kiskja toitumine kattus nii suures ulatuses, eelistavad dingod siiski suure ja keskmise kehasuurusega saakloomi, rebased aga väiksemaid. Teades, et dingod tõesti vähendavad rebaste arvukust, siis vastavalt MRH-le aitaksid dingod läbi selle väiksemate saakloomaliikide arvukusel suurened (Cupples *et al.* 2011).

Nagu EEH-s on ka MRH-s oluline ökosüsteemi produktiivsus (*bottom-up*) (Elmhagen, Rushton 2007). *Bottom-up* võib kahel viisil mõjutada kiskjate vaheliste interaktsioonide tugevust ja suunatust: toidu kättesaadavuse ja elukoha varieeruvuse kaudu (Ritchie, Johnson 2009). Rootsisis läbiviidud uuringus leiti, et tippkiskjate kadumise tagajärjel kiirenes rebaste populatsioonide arvukuse kasv produktiivsetel boreonemoraalsetel aladel. Samas madala produktiivsusega boreaalsetel ja alpiinsetel aladel oli MRH mõju tühine. Madal produktiivsus võib limiteerida keskmise kehasuurusega kiskjate arvukust isegi juhul, kui tippkiskjad puuduvad, sest ökosüsteem ei suuda toetada suuri keskmise kehasuurusega kiskja populatsioone (toitu on liiga vähe). (Elmhagen, Rushton 2007). On ka näiteid, kus kõrge produktiivsusega aladel tippkiskjad ei reguleeri keskmise kehasuurusega kiskjate arvukust. Näiteks leiti aladel, kus oli suur saakloomade arvukus, et huntide ja koiottide vahel ei olnud agressiivseid kohtumisi. See oli ilmselt toidu paljususest tingitud, mistõttu konkurents toidule oli tühine. Seega polnud tippkiskjatel ka põhjust keskmise kehasuurusega kiskjaid konkurentsist eemaldada.

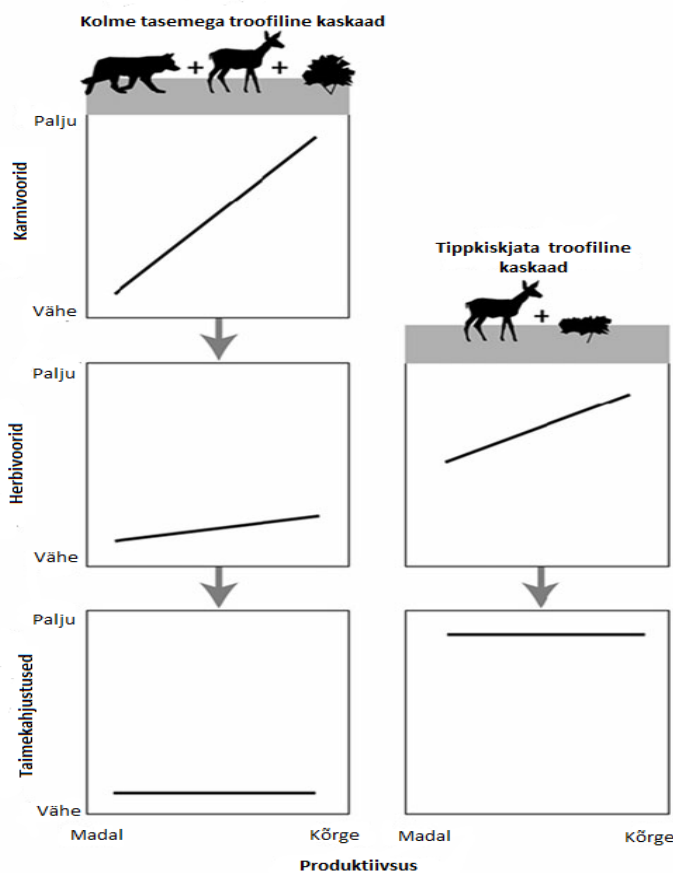
Kiskjatevahelisi interaktsioone mõjutavad ka elupaiga komplekssus ja struktuurid. Elupaiga struktuuride komplekssus võib vähendada negatiivseid interaktsioone kiskjate vahel, sest võimaldab keskmise kehasuurusega kiskjatel varjuda ning nõnda vältida tippkiskjaid. Mittekeerukad elupaigad võivad kokkupuuteohtu aga suurendada ja mõnedel juhtudel viia mesopredatori lokaalse väljasuremiseni (Ritchie, Johnson 2009).

5 Troofilise kaskaadi mõju taimestikule

Kui tippkiskja mõjutab läbi herbivooride populatsioonide regulatsiooni ka taimestikku, on tegemist troofilise kaskaadiga. Herbivoorid võivad mõjutada taimekoosluse struktuure, produktiivsust, ökosüsteemis eksisteerivate liikide koosluse ülesehitust ja üleüldist elukoha kvaliteeti (Ripple, Beschta 2004). Näiteks põhjapoolkeral peetakse puistute taimestiku

peamiseks muutuste põhjuseks just hirvlaste populatsioonide laienemist ja asustustiheduse suurenemist viimase 40 aasta jooksul.

Erinevad herbivooride liigid mõjutavad ökosüsteemi erinevalt. See sõltub nende kehasuurusest, seedimissüsteemist ning nende levikust ja elupaiga tingimustest. Suurema kehamassiga liigid, näiteks punahirv ja metskits toituvad suurtes kogustes madala-kvaliteedilisest toidust. Väiksema kehamassiga liigid nagu muntjakk toituvad väikestes kogustes kõrgekvaliteedilisest toidust nagu pungad ja noored võrsed. Paljude liikide puhul on ülekarjatamise tagajärjedena märgatud lindude, selgrootute ja väikeste imetajate arvukuse kahanemist. Väikeste imetajate kadumine on aga bioloogilise mitmekesisuse vähenemise indikaatoriks, sest nad on toiduks kärplastele, kes omakorda on toiduks suurematele kiskjatele (Bush *et al.* 2012). Seetõttu on kiskjatel kui herbivooride arvukuse ohjajatel ökosüsteemis oluline roll. Tippkiskjate kadumisel ökosüsteemist varieeruvad mõjud muutustest kiskjasaakloom suhetes kuni liikidevaheliste interaktsioonide kadumiseni, ühtlasi ökosüsteem lihtsustub ning võib degradeeruda (Ripple, Beschta 2004). Ainult taimestikule tähendab liigne surve seiskunud võrsete kasvu, alustaimestiku vähenemist ja muutusi pinnase horisontides (Bush *et al.* 2012).



Joonis 3. Tippkiskjate mõju taimestikule. Tippkiskjate olemasolul on väiksem herbivooride arvukus ning seega ka väiksem surve taimestikule (vähem taimkahjustusi). Tippkiskjate puudumisel on surve taimestikule oluliselt suurem herbivooride liiga suure arvukuse tõttu (Ripple, Beschta 2012)

Rahvuspargid loovad võimalusi teha katseid ning uurida tippkiskjate mõju taimestikule. Nõnda uuritigi viite USA lääneosas asuvat rahvusparki enne ja pärast tippkiskjate taasasundamist. Pärast tippkiskjate kadumist ökosüsteemist dokumenteeriti igas uuritud rahvuspargis ulatuslik heitlehiste puude juurdekasvu vähenemine. Näiteks Yellowstone'is ei kasvanud noored puittaimed liigse söömise tõttu enam pikemaks kui 100 cm (Beschta, Ripple 2101). Veidi üle kahekümne aasta pärast tippkiskjate kadumist vähenes puude juurdekasv 10%-le juurdekasvust, mis on vajalik, et need ökosüsteemid sarnasel kujul edasi eksisteeriks. Pärast 50 aastat oli see juurdekasv kõigest 1%. Selline trend ennustab nende puuliikide kadumist ökosüsteemist. Samuti muutuvad ökosüsteemi protsessid ning alaneb suksessioonitase. Pärast hundi (*Canis lupus*) taasasundamist hakkasid taastuma ka haava (*Populus tremuloides*), paju *Salix* spp. ja papli *Populus* spp. arvukused. Ühtlasi selgus uuringust, et tippkiskjad olid olulised kohalike taimekoosluste säilitajad nii mägismaal kui ka jõeäärsetel aladel, mis on olulised mitmetes ökosüsteemi protsessides (näiteks mullaareng, füüsiline elupaik jne) (Beschta, Ripple 2009).

Jõeäärsete alade taimestikul on suur roll. Nende intensiivsel tarbimisel herbivooride poolt suureneb pinnase erosioon. Yellowstone'i rahvuspargi põhjaosas asub Lamari jõgi. Pärast hundi kadumist sealsest ökosüsteemist on jõe voolusäng pidevalt laienenud, samuti on toimunud muutused jõe voolusängi lateraalses asetuses ning lammidelt ja terrassidelt on suudme suunas kandunud hulgaliselt alluuviumi, mistõttu on tekkinud suured taimestikuta uhtsetete alad. Lisaks elukoha kvaliteedi vähenemisele ja kaitsealuste liikide elupaikade kadumisele on vähenenud ka bioloogiline mitmekesisus (Beschta, Ripple 2012).

6 Tippkiskjad bioloogilise mitmekesisuse taastajatena

Tänapäeval olulise probleemi, liikide väljasuremise ja seega ka globaalse bioloogilise mitmekesisuse vähenemise peamiseks faktoriks peetakse tippkiskjate kadumist ökosüsteemidest (Letnic *et al.* 2012). Üha enam ökolooge arvab, et tippkiskjate abil saaks manipuleerida ökoloogiliste protsessidega, mis võiksid selle probleemi lahendada ja ühtlasi taastada ökosüsteeme (Letnic *et al.* 2011). Seega suurte karnivooride taasasundamisel on kaks olulist põhjust: liigirikkuse säilitamine ja ökoloogiliste protsesside taastamine (Berger 2007, Letnic *et al.* 2012).

6.1 Kas tippkiskjate kadumine on ikka ökosüsteemi muutuste põhjuseks?

6.1.1 Troofiline kaskaad kolme troofilise lüliga ökosüsteemis

Nagu juba eespool mainitud, siis on rahvuspargid heaks troofilise kaskaadi uurimise katseks (Beschta, Ripple 2009). Nõnda on seda uuritud ka Yosemite Rahvuspargis. Seal uuriti puuma (*Puma concolor*, mustsaba hirve (*Odocoileus hemionus*) ja kalifornia tamme (*Quercus kelloggii*) interaktsioone. 1920-ndatel avastati, et kalifornia tammede arvukus on mõnedel aladel vähenenud ning hakati uurima, mis võiks selle põhjuseks olla. Tammede aastarõngaste uurimisel leiti, et puude juurdekasv on oluliselt vähenenud ajavahemikus 1900-1920. aastatel. Samas ajavahemikus toimus ka puumade kadumine ning 1920. aastatel mustsaba hirve populatsioonide plahvatuslik kasv. Antud katses uuriti 18 ala (2921 puud), millele hirvedel oli ligipääs, ja 4 ala (481), millele hirved ligi ei pääsenud (refuugium). Leiti, et keskmine tammevõsude kõrgus ja tammede põlvnemine 1920. aastatest oli oluliselt madalam hirvedele ligipääsetavatel aladel, kui refuugiumites. Seega tammede juurdekasvu vähenemine võis olla põhjustatud suurenenud hirvede populatsiooni arvukusest, millega kaasnes suurem surve tammedele. Samas kuna tammed kasvavad aeglaselt, siis võisid suurenenud populatsioonid hoopis hävitada eelmise aastakümne tammede noori võsusid. Üldiselt näitavad tulemused, et pärast puuma kadumist suurenesid hirvede populatsioonid, mistõttu suurenes ka tammevõsude söömine hirvede poolt. Tegemist on klassikalise troofilise kaskaadiga, kus kiskluse vähenemine suurte karnivooride poolt põhjustab olulisi muutusi ökosüsteemis, sealhulgas suuremaid herbivooride asustustihedusi ning suhteliselt vähe noori söödavaid puuliike. Yosemite Valley's on kümneid liike, kelle ellujäämine oleneb tammetõrudest ning tammedest kui elupaiga pakkujatest. Seega tammede kadumine on sealse bioloogilise vähenemise indikaatoriks (Ripple, Beschta 2008).

Selleks, et ökosüsteeme tippkiskjate abil taastada, peab olema kindel, et tippkiskjate kadumine on muutusi ökosüsteemis põhjustanud. Seega tuleb uurida ka teisi võimalikke mõjusid, mis neid muutusi võisid indutseerida (Ripple, Beschta 2008; Mech 2012). Ka selles katses kaaluti teisi võimalikke põhjusi. Nende hulka kuulusid kliima fluktueerimine, tulekahjude vähesus ja okaspuude invasioon. Kliima fluktueerimine ei saanud olla põhjuseks, sest 200 aasta jooksul olid sademed üsna sarnaselt jaotunud. Ka ei saa selline muutus tuleneda tulekahjude vähesusest (tulekahjud eemaldavad konkureerivaid okaspuud, annavad võimaluse aoseksuaalsele paljunemisele ning tekitavad juurde vabu kohti, kus uued tammed saaksid kasvada), sest nii refuugiumites kui hirvedele kättesaadavatel aladel on sarnane tulekahjude

ajalugu ning refuugiumites toimus suurem juurdekasv. Ühtlasi korraldatakse 1970. aastast alates Yosemite orus rahvuspargi poolt tulekahjusid ning nendel aladel ei ole täheldatud suurenenud tamme juurdekasvu. Okaspuude konkurents võib olla põhjuseks, kuna orus on 20. sajandil oluliselt suurenenud okaspuude juurdekasv. Samas meie uurimuses ei olnud alasid, kus oleks toimunud suur okaspuude invasioon, ning okaspuid oli rohkem hoopis refuugiumites, kus tamme juurdekasv oli suurem. Seega ei saanud okaspuude invasioon olla tamme vähenemise põhjuseks (Ripple, Beschta 2008).

6.1.2 Troofiline kaskaad nelja troofilise lüliga ökosüsteemis

Suured maismaa kiskjad indutseerivad troofilisi kaskaade nii interaktsioonidega herbivooridega kui ka keskmise kehasuurusega kiskjatega. Tippkiskjate mõju keskmise kehasuurusega kiskjatele saaks kasutada suurtel aladel ning need võiksid vormida ökoloogilisi kooslusi ja tuua kasu saakloomadele (vähendavad keskmise kehasuurusega kiskjate kisklust) ning ühtlasi ka taastada bioloogilist mitmekesisust (Letnic *et al.* 2011).

Viimasel ajal on Austraalias toimunud paljude kohalike liikide väljasuremisi ning paljud liigid on väljasuremisohus. Nende probleemide põhjustajaks peetakse rebast (*Vulpes vulpes*), kes toodi Austraaliasse koloniaalvallutajatega Euroopast. Ökoloogid pakuvad bioloogilise mitmekesisuse säilitamise vahendiks Austraalia tippkiskjat dingot (*Dingo canis lupus*) (Letnic, Koch 2010; Letnic *et al.* 2012).

Dingo mõjusid Austraalia loomastikule on võimalik hästi uurida, sest Austraalia kaguosas on nn *dingo fence*. See on aed, mis takistab dingode läbipääsu Austraalia kaguosas (põhjuseks, et dingod ei murraks sealseid kariloomi) ning nendel aladel dingod puuduvad või leidub väga vähe. Uuringu tulemused näitavad, et punaste ja hallide kangurute ning rebaste arvukused suurenesid aladel, kus dingod puudusid. Samas jäneste ja *Notomys fuscus*'e arvukus nendel aladel vähenes. Metskasside ja liivahiirte puhul sellist sõltuvust aga ei täheldatud. See võis tuleneda sellest, et metskassid on nii dingo kui ka rebase kontrolli alla ning dingo puudumisel on rebane domineerivaks kiskjaks (kiskluse surve on endiselt suur). Teine arvamus on, et kassid sõltuvad ariidsetel aladel rohkem oma peamistest saakloomadest jänestest ja närilistest kui dingode poolt põhjustatud kiskluse survest. Liivahiirte puhul võib põhjuseks olla asjaolu, et nad satuvad dingode ja rebaste saagiks väga harva, sest nad on nii väikesed. Seega ei ole nende arvukused neist kiskjatest nii suures sõltuvuses.

Vaatluse alla võeti ka teisi aspekte, näiteks sademed (Letnic, Koch 2010; Letnic *et al.* 2012). Sademetehulk on suurem dingo aia sees, mistõttu arvati, et just seepärast on seal

suurem kangurute populatsiooni arvukus. Samas jänesed ja *Notomys fuscus* olid arvukamad just väljaspool aeda, kus oli vähem sademeid. Sellisel juhul oleksid sademed ka nende arvukust pidanud mõjutama.

Kokkuvõttes oli dingode olemasolu punaste kangurute arvukuste muutuse põhjuseks. Halli kanguru arvukuse muutused olid ilmselt põhjustatud kõrvalasuvatel aladel olevate kangurute migreerumisest (*dingo fence* takistas lääne ja põhja poole liikumist). Ühtlasi vähenes rebaste arvukus. Samas *N. fuscuse* ja jäneste puhul on selge, et dingode olemasolu vähendas kisklussurvet rebaste poolt ning vabastas toidukonkurentsist kangurute ja kariloomadega (Letnic, Koch 2010).

6.2 Olulised aspektid tippkiskjatega ökosüsteemi taastamise puhul

Eelnevate näidete puhul võib öelda, et tippkiskjate kadumine on olnud antud ökosüsteemides toimunud muutuste põhjustajaks. Seega oleks seal ka mõistlik ökosüsteemi taastamiseks kasutada tippkiskjaid. Viimase kahe sajandi jooksul on suured imetajatest karnivooride liigid globaalselt kannatanud elupaikade vähenemise ja fragmenteerumise all. Seda peamiselt inimtegevuse tõttu (Ripple, Beschta 2012). Globaalse bioloogilise mitmekesisuse vähenemine on eriti tuntav kõrgematel troofilistel tasemetel, kuna kiskjad on keskkonna muutustele tundlikumad kui alumistel tasemetel asuvad organismid (Schneider *et al.* 2013). Niisiis saab bioloogilist mitmekesisust taastada nii kiskjaliikide arvukuse taastamisega kui ka kiskjate abil taime- ja loomaliikide arvukuse taastamisega (Letnic *et al.* 2011). Selleks on aga vaja palju teadmisi. Kõige olulisem on teada kaitstava populatsiooni hetkelist seisu, mis hõlmab populatsioonisuurust, populatsiooni kasvu- või kahanemismäära, loomade paljunemise võimekust ja liigi toidu, kaitse ja vee aastaringseid tingimusi. (Bolen, Robinson 2003). Seejärel on oluline taastamise efektiivsus ehk tingimused, mille korral on kiskjate interaktsioonid ökoloogiliselt efektiivsed. Sellisel juhul on ilmselt olulisimaks teguriks kiskjate ja saakloomade asustustihedused. Nende tiheduste määramine on ääretult oluline ökoloogidele, kes plaanivad tippkiskjate interaktsioonide abil ökosüsteemi taastada. Sealjuures võib arvata, et sobiv tihedus on selline, mille korral kiskjad ohustavad kariloomi ja inimest (Letnic *et al.* 2011).

Kiskjate arvukuse taastamiseks on mõnedel aladel kasutatud nende ümberasustamist ja taasasundamist. Kuna need liigid on kaitstud muude mõjude eest, on oluline roll keskkonna kandevõimel. Aafrika savannides on kiskja-saakloom suhted tingitud sademetest ja primaarproduksioonist. Seal läbiviidud uuringutest selgus, et näiteks lõvi asustustihedus oli

sõltuv kõigi saakloomaliikide biomassist. Samas gepardi asustustihedus sõltus nende saakloomade biomassist, kes kaalusid 15-60 kg ning oli negatiivses seoses lõvi asustustihedusega. Iga suure Aafrika kiskja populatsiooni asustustihedus tulenes eelistatava saaklooma biomassist ja/või eelistatud kaaluklassi kuuluva saaklooma biomassist. Samuti on oluline ka konkurents. Näiteks hüäänkoerte asustustihedus ei olnud suurim alal, kus oli kõige suurem nende poolt eelistatud saakloomade biomass, sest antud aladel oli ühtlasi ka suur konkurents lõvidega. Kiskjaliikide taastamise näite saab tuua Floridast, kus toimub florida pantri (*Puma concolor coryi*) taasasundamine. Sealses programmis on keskendunud maastiku ja elupaiga parendamisele, kuid soovitud tulemust pole saavutatud. Seda ilmselt seetõttu, et suurte karnivooride puhul on elupaiga kvaliteet tingitud just saakloomade kättesaadavusest. Seega oleks parem Florida pantrit taastada hoopis keskkonna kandevõime suurendamisega ehk siis tagades kiskjale toidu kättesaadavuse (Hayward *et al.* 2007).

Ühes uuringus leiti, et kiskjate efektiivsus tuleneb ka saakloomade hirmu suurusest. Kui kiskja ei ole oma olemasoluga veel jõudnud saakloomadesse hirmu süstida, siis ei oska nad ka teda karta (näiteks juhul, kui kiskja on mingilt alalt juba mitukümmend aastat kadunud ning siis ta reintrodutseeritakse sellele alale). Kui saakloom on kiskja olemasolust teadlik, kuid ei tea täpselt kiskja asukohta, siis on neil algtaseme kartus. See oleneb saakloomade arvust, olukorrast, toitumismäärast ja kiskja karakteristikutest. Saaklooma kartuse tasemest oleneb, kui kättesaadav saakloom on. Selle uuringu teooria on, et kui on vähe kiskjaid, siis on saakloomi lihtsam tabada. Kui kiskjaid on palju, muutuvad saakloomad ettevaatlikumaks ning nende tabamine on palju raskem. Seega väikese populatsiooni arvukusega kiskjad rahuldavad väikese arvukusega saaklooma populatsiooniga. Näiteks 1997. aastal olid Yellowstone'is hirved kartlikumad ning varjulisema eluviisiga aladel, kus olid hundid, võrreldes aladega, kus juba 50 aastat hunte polnud näha (Brown *et al.* 1999).

7 Arutelu

Analüüsitud teadustöödele tuginedes selgus, et kiskjatel, kui *top-down* regulatsiooni mõju vahendajatel on ökosüsteemides oluline roll. Kiskjate interaktsioonide tugevus sõltub aga mitmetest faktoritest. Olulisel kohal on ökosüsteemi produktiivsus (Ripple, Beschta 2012). Madala produktiivsuse korral ei suuda ökosüsteem kiskjate populatsioone toetada ning herbivooride populatsioonide asustustihedused sõltuvad vaid *bottom-up* regulatsioonist. Kõrge produktiivsuse korral toetab ökosüsteem kiskjate populatsiooni ning herbivoore survestab *top-down* regulatsioon. Veel on oluline troofiliste tasemete arv ökosüsteemis (Elmhagen *et al.* 2010). Kui tegemist on kolmelülilise toiduahelaga, siis tippkiskjad reguleerivad herbivoore. Kui aga kiskjaid on rohkem, siis tippkiskjad reguleerivad nendest väiksema kehasuurusega kiskjaid ning väikesed saakloomad pääsevad surve alt (Ritchie, Johnson 2009).

Tippkiskjate olemasolu muudab ka *top-down* ja *bottom-up* regulatsioonide olemasolu ning tugevust (Elmhagen *et al.* 2010). Näiteks Fennoskandias leiti, et ilvese olemasolul reguleeris *top-down* mõju rebase populatsioonide arvukust, jänesed aga vabanesid rebase põhjustatud *top-down* kontrolli alt ning nende populatsioonide arvukust hakkas mõjutama hoopis *bottom-up* regulatsioon. Kui ilveseid oli vähe või nad olid ökosüsteemist kadunud, siis jäneseid mõjutas rebaste *top-down* kontroll ning rebaste populatsioonide arvukust mõjutas *bottom-up* regulatsioon.

Teades troofilise kaskaadi olulisust ja tugevust ökosüsteemides, saaks neid teadmisi kasutada ühe aina süveneva probleemi – bioloogilise mitmekesisuse taastamiseks. Selle probleemi hindamiseks ökosüsteemides on olemas indikaatorid. Näiteks on olulised indikaatorid väikesed imetajaliigid, kes on toiduks paljudele kiskjatele (Bush *et al.* 2012). Samuti on olulised indikaatorid taimed. Puud on eriti olulised, sest lisaks toidule, pakuvad nad ka paljudele loomadele elupaika (Ripple, Beschta 2008). Lisaks on veel väga olulisel kohal jõeäärne taimestik (Berger *et al.* 2001). Jõeäärse taimestiku degradeerumine on eriti oluline bioloogilise mitmekesisuse vähenemise indikaator. Lisaks sellele, et sealne taimestik on elupaigaks paljudele loomaliikidele, on jõed ka olulised toitainete transportijad, mida taimestik aitab siduda. Samuti kutsub sealse taimestiku vähenemine esile erosiooni, mis halvendab oluliselt ökosüsteemi kvaliteeti kandes mõnede aladele palju uhtseteid, milles taimestik ei kasva, või suurendades üleujutuse kahjustusi. Mõnedelt aladelt hoopis uhub pinnast, tekitades nõnda ka maalihkeid jms katastroofe.

Bioloogilise mitmekesisuse vähenemist on tähele pandud just aladel, kust tippkiskjad on kadunud. Seetõttu olekski üks bioloogilise mitmekesisuse taastamise viis kiskjate reintrodutseerimine. Et seda meetodit kasutada, peab aga olema täiesti kindel, et just kiskjate kadumine ökosüsteemist on põhjustanud bioloogilise mitmekesisuse vähenemist (Mech 2012).

Imetajate puhul on kiskjate mõju ehk pisut lihtsam seletada kui taimestiku puhul. Kuna kiskjad otseselt ei söö taimi, siis mõnede taimede hävimist ei osata kiskjate kadumisega siduda. Üheks suurimaks vastuväiteks troofilisele kaskaadile on kliima fluktuueerimine, eriti olulisel kohal on sademed (Letnic *et al.* 2012). Kui sademete vähesus langeb kokku perioodiga, mil tippkiskjad ökosüsteemist kadusid, on väga raske kindlalt väita, et just tippkiskjate kadumine põhjustas mingi taime biomassi olulise vähenemise antud ökosüsteemis. Kui aga sademed enne ja pärast tippkiskja kadumist on sarnaselt jaotunud, siis on tippkiskja kadumine kaalukas väide. Parasvöötme aladel on olulisimaks vastuväiteks troofilistele kaskaadidele talved. Väga karmi talve korral võib sõraliste populatsioonide arvukus kahaneda hoopis raskete tingimuste tõttu, mitte vaid kiskjate kiskluse surve tõttu (Mech 2012).

Väga raske on kõikide interaktsioonide ja protsesside mõjusid üksteisest eraldada, mistõttu ei saa täie kindlusega öelda, et just kiskjad on need, kes reguleerivad herbivooride populatsioone ning kujundavad ökosüsteeme. Seda võiks siiski arvata, sest viimase kahe sajandi jooksul on suured karnivoorid paljudelt aladelt kadunud ning just nendel aladel on märgatud bioloogilise mitmekesisuse vähenemist ning ökosüsteemide degradeerumist. Et kõik on omavahel seotud, siis ei pruugi kiskjad olla ainsaks põhjuseks, kuid kindlasti on nad oluline osa põhjusest.

Bioloogilise mitmekesisuse taastamise puhul kiskjatega tuleb enne teha põhjalikku uurimustööd taastatavas ökosüsteemis. Olulisel kohal on asustustiheduste määramine (Letnic *et al.* 2011). Tuleb selgeks teha, millise asustustiheduse korral suudavad kiskjad herbivooride populatsioone reguleerida. Varem arvati, et peamine murdmismäär tegur on saakloomade populatsiooni asustustihedus. Tegelikuses on hoopis olulisemad kiskja-saakloom suhted (Sand *et al.* 2012). See kujuneb aga välja väga mitmete faktorite toimel, näiteks kiskjate jahiterritoorium, karjade suurused, kiskjate kehasuurused jne. Seega on olulisel kohal kiskja käitumise ja kohastumuste uurimine.

Produktiivsus on troofilistes interaktsioonides oluline, mistõttu on see ka kiskjate reintrodutseerimisel oluline. Tõenäoliselt tasuks madala produktiivsusega aladele reintrodutseerida väike tippkiskjate populatsioon. Madala produktiivsuse korral reguleerib *bottom-up* kontroll herbivooride arvukust, samuti ka keskmise kehasuurusega kiskjate arvukust, kuna väikese saaklooma populatsiooni korral ei saagi keskmise kehasuurusega kiskja populatsioon dramaatiliselt suureneeda. Kõrge produktiivsuse korral on aga reintrodutseerimine keerulisem. Ühelt poolt on sellisel juhul suured herbivooride populatsioonid, mida kiskjad peavad reguleerima. Antud juhul võiks reintrodutseeritavate kiskjate arvukus olla keskmine. Kui bioloogilise mitmekesisuse vähenemise põhjuseks on aga keskmise kehasuurusega kiskjad, siis on oluline ka konkurents. Kõrge produktiivsuse korral võib tekkida olukord, kus saakloomi on nii palju, et tippkiskjate ja keskmise kehasuurusega kiskjate vahel ei ole konkurentsi, mistõttu tippkiskjad ei reguleeri keskmise kehasuurusega kiskjate arvukust. Seetõttu oleks mõistlik kasutada keskmisest suuremat tippkiskjate populatsiooni. Väikeste asustustiheduste puhul aga ei pruugi sellist olukorda tekkida, mistõttu liiga suure tippkiskjate populatsiooni taasasundamine võib ökosüsteemile kahju tuua. Ühtlasi avastati Fennoskandia uuringus, kus reintrodutseeriti ilvest, et ilvese populatsiooni kasvamisäär oli suurem aladel, kus oli suurem ilvese biomass (Elmhagen *et al.* 2010). Seega liiga suure tippkiskjate populatsiooni taasasundamisel võib nende suurenemismäär produktiivses ökosüsteemis kontrolli alt väljuda ning kahjustused ökosüsteemile võivad suureneeda. Ühtlasi peab siis hakkama tippkiskjaid ohjama.

Kiskjate reintrodutseerimisel aladele, kust nad on mitukümmend aastat kadunud olnud, tasuks arvestada asustustiheduse puhul seda, et alguses pole saakloomadel hirmu kiskjate ees välja kujunenud (Brown *et al.* 1999), mistõttu kiskjad tabavad saaki efektiivselt. Vältimaks saaklooma populatsioonide arvukuse langust kriitilisele tasemele, tuleb esialgu taasasundada väike kiskjate populatsioon. Mingi aja möödudes kujuneb aga saakloomadel kiskjavastane käitumine, mistõttu kiskjad saaki enam nii efektiivselt ei taba ja liiga väikese populatsiooni korral kaob kiskjate reguleeriv mõju saakloomade populatsioonidele.

Kiskjate taasasundamisel aladele, kus eksisteerivad mõned teised kiskjaliigid, tuleb samuti palju uurimustööd teha. Selle juures on ilmselt olulisim eelistatavate saaklooma populatsioonide asustustihedused, kuid tähtis on ka konkurents. Kui saakloomi on küllalt, aga konkurentsis jäädakse alla suurema kehamassiga kiskjale, siis ei pruugi bioloogilise mitmekesisuse taastamine samuti õnnestuda (Hayward *et al.* 2007).

Veel on oluline reintrodutseerimiseks valitud ala maastiku kompleksus (Ritchie, Johnson 2009). Eriti oluline on see keskmise kehasuurusega kiskjate ohjamisel. Avatud maastikul on tippkiskjatel lihtsam keskmise kehasuurusega kiskjaid tabada, ühtlasi on nende kokkupuuted tõenäolisemad, mistõttu on ka kaudsed mõjud efektiivsemad. Seega sellistel aladel oleksid tippkiskjad efektiivsemad keskmise kehasuurusega kiskjate reguleerijad kui tiheda metsaga või mägistel aladel.

Efektiivsemaks bioloogilise mitmekesisuse taastamiseks tasuks kaaluda ka terve gildi reintrodutseerimist. Näiteks kui herbivooride populatsioonid on juba ületamas keskkonna kandevõimet, peaksid kiskjad olema väga efektiivsed. Tulemustest selgus, et näiteks hunt ja karu või hunt ja ilves koos reguleerivad saakloomade asustustihedusi efektiivsemalt kui iga kiskja eraldi (Ripple, Beschta 2012). Siiski aga tasuks sellist varianti kaaluda ökosüsteemides, kus on suur keskkonna kandevõime, sest muidu ei suuda ökosüsteem toetada mitme suure kiskja populatsiooni.

Igas ökosüsteemis, kuhu kiskjaid taasasundatakse, tuleb eraldi uurimused läbi viia, sest kõik ökosüsteemid on erinevad. Kui mingi ökosüsteemi jaoks on välja arvatud sobilik kiskjate taasasundamise populatsiooni arvukus ning taastamine on edukalt läinud, ei tähenda see, et sama suure saakloomade populatsiooniga sellises suuruses kiskja populatsioon mõnes teises ökosüsteemis edukas oleks. Mõnedes süsteemides kütivad inimesed, mis võib tulemust väga palju mõjutada. Ka võivad saakloomad olla paremini välja kujunenud kiskjavastase käitumisega jne. Seega olenemata produktsioonitaseme või muude tingimuste sarnasusest, ei pruugi samad kriteeriumid viia bioloogilise mitmekesisuse taastamiseni ökosüsteemis.

Bioloogilise mitmekesisuse taastamisel on väga oluline populatsioonide fluktueerimine. Taasasundatud tippkiskjate mõjud ei ole ökosüsteemis koheselt nähtavad, vaid võivad selguda poole aasta pärast või veelgi hiljem. Looduslike meetmetega ökosüsteemide taastamine on aeganõudev protsess, mistõttu ei saada koheselt tulemusi. Seetõttu on vaja tunda ka kiskjate ja saakloomade populatsioonide mehhanisme ning nende ajalist varieeruvust. Seega esialgu oleks mõistlik taasasundada väiksemaid kiskjate populatsioone ning pidevalt jälgida muutusi ökosüsteemis. Vastavalt populatsioonide ja produktsiooni võnkumisele ajas saab ennustada, millal kiskjate mõjud peaksid ilmnema. Kui oodatud ajal pole reintrodutseerimine veel tulemusi andnud, võiks ökosüsteemi veel kiskjaid lisada. Liiga suurte kiskjapopulatsioonide reintrodutseerimine on ohtlik ning võib ökosüsteemi seisundit veelgi halvendada.

Kuna imetajatel on ökoloogiliste protsesside toimimises oluline roll, siis liigirikkuse taastamisega loome tingimused terve ökosüsteemi taastamiseks. Seega kiskjate abil bioloogilise mitmekesisuse taastamine oleks looduslik ja uudne võimalus degradeerunud ökosüsteemide taastamiseks. Et seda edukalt teha, peab omama taastatavast ökosüsteemist, reintrodutseeritavatest kiskjatest ja nende saakloomadest palju teadmisi. Kahjuks pole troofilisi kaskaade veel väga põhjalikult uuritud, mistõttu tuleks veelgi ulatuslikumalt uurida kiskja-saakloom suhteid. Eriti oluline on taasasundatava kiskja populatsiooni suuruse määramine. Selle selgitamiseks võiks mõnes rahvusparkis või muul inimesest puutumata alal katse läbi viia.

8 Kokkuvõte

Käsitletud materjalidest selgus, et troofilisel kaskaadil on ökoloogilistes protsessides oluline roll. Kiskjate ja saakloomade eri liikidel ja eri isenditel on erinevad mõjud ökosüsteemile. Kiskjad mõjutavad herbivooride populatsioone ning läbi herbivooride ka taimestikku. Karnivoorid reguleerivad herbivooride asustustihedust nii otseste kui ka kaudsete mõjudega. Otsene mõju, milleks on murdmine, on kõige tugevam. Oluline on ka kaudne mõju, mis kujuneb välja herbivooride kiskjavastase käitumisega. Kiskjate hulgas toimub samuti murdmine. Tegemist on gildisese kaskaadiga, kus suurema kehamassiga kiskja toitub väiksemast kiskjast, mistõttu väheneb kiskluse surve väiksematele saakloomadele. Gildisiseselt võib toimuda ka koostöö. Näiteks karu ja hunt on koos efektiivsemad herbivooride asustustiheduste reguleerijad kui eraldi.

Viimasel ajal on toimunud paljude liikide väljasuremine ning paljud liigid on väljasuremisohus. Selle põhjuseks peetakse tippkiskjate kadumist ökosüsteemidest. Tippkiskjatel on positiivsed mõjud nii väikestele imetajaliikidele, taimeliikidele kui ka raipesööjatele. Tippkiskjad reguleerivad keskmise kehasuurusega kiskjaid, mistõttu vabanevad kiskluse survest väiksemad saakloomaliigid. Ühtlasi väheneb tippkiskjate abil herbivooride surve taimestikule. Seega vähenevad taimekahjustused nii rohttaimedele kui ka puudele, mis on paljude liikide eluks ja eksisteerimiseks olulised. Üks võimalus bioloogilist mitmekesisust taastada oleks tippkiskjate reintrodutseerimine. Sellisel juhul taastaksime nii kiskjaliike kui ka saaklooma- ja taimeliike. Et taastamine oleks efektiivne ja ei kutsuks ökosüsteemis esile uusi häiringuid, on vaja põhjalikke teadmisi. Troofilise kaskaadi tugevus sõltub mitmest asjaolust: ökosüsteemi produktiivsusest, troofiliste tasemete arvust ökosüsteemis ning nii kiskjate kui ka herbivooride asustustihedustest. Kõiki neid aspekte tuleb kiskjate taasasundamisel silmas pidada. Kiskjate reintrodutseerimiseks on vajalik määrata, kui suur populatsioon antud alale asundatakse. Seda on väga raske määrata ning vältimaks veel raskemat ökosüsteemi kahjustumist tuleks esialgu reintrodutseerida väike kiskjate populatsioon.

9 Summary

Trophic cascades in mammalian communities and their implementation for biodiversity conservation

According to the available studies, trophic cascades are very important in ecological processes. Dissimilar predator and prey species and individuals have different impacts on ecosystems. Predators influence herbivore populations and vegetation. Carnivores regulate herbivore densities through direct and indirect impact. The most substantial is direct impact, which is killing. Indirect impact that emerges through herbivore anti-predator behavior is also important. Besides herbivores predators also kill each other. It is known as intraguild predation where larger competitors suppress smaller ones. That leads to reduced predation pressure on smaller prey species. Guild members can also co-operate and regulate herbivore densities more efficiently. For example a guild of bear and wolf is much more effective in regulating the density of herbivores than bear and wolf separately.

Number of species have become extinct or are in danger of extinction recently. It is thought to be the consequence of apex predator extirpation. Large carnivores have positive influence to small prey species, vegetation and scavengers. They regulate the density of mesopredators, which releases small prey from predation pressure. Apex predators also benefit vegetation by regulating herbivore densities. That means less damage for both woody browse species and herb species that are important resources of food and also provide habitat to animals. One way of conserving biodiversity is large carnivore reintroduction. That way we could restore both predators, prey and plant species. Profound research and knowledge are important when reintroducing large carnivores so that the reintroduction is effective and does not lead to new interferences. The strength of a trophic cascade depends on ecosystem productivity, the number of trophic levels in the ecosystem and the densities of both predator and prey species. Every aspect is important when reintroducing apex predators. To appoint the abundance of the reintroduced population is very difficult. To avoid more damage to the ecosystem at first the reintroduced population should be relatively small.

10 Tänuavaldus

Olen väga tänulik oma juhendajale, Harri Valdmannile, kes oli antud töö valmimisel mulle suureks abiks.

11 Kasutatud kirjandus

Berger, J. 2007. Carnivore repatriation and holarctic prey: narrowing the deficit in ecological effectiveness. *Conservation Biology* 21, 1105-1116.

Berger, J., Stacey, P. B., Bellis, L., Johnson, M. P. 2001. A mammalian predator-prey imbalance: grizzly bear and wolf extinction affect avian neotropical migrants. *Ecological Applications* 11, 947-960.

Beschta, R. L., Ripple, W. J. 2009. Large predators and trophic cascades in terrestrial ecosystems of the western United States. *Biological Conservation* 142, 2401-2414.

Beschta, R. L., Ripple, W. J. 2010. Recovering riparian plant communities with wolves in northern Yellowstone, U.S.A. *Restoration ecology* 18, 380-389.

Beschta, R. L., Ripple, W. J. 2012. The role of large predators in maintaining riparian plant communities and river morphology. *Geomorphology* 157-158, 88-98.

Bolen, E. G., Robinson, W. L. 2003. *Wildlife ecology and management*. Fifth edition. Prentice Hall/Pearson Education, 20-31.

Brown, J. S., Laundré, J. W., Gurung, M. 1999. The ecology of fear: optimal foraging, game theory and trophic interactions. *Journal of Mammalogy* 80, 385-399.

Bush, E. R., Buesching, C. D., Slade, E. M., Macdonald, D. W. 2012. Woodland recovery after suppression of deer: cascade effects for small mammals, wood mice (*Apodemus sylvaticus*) and bank voles (*Myodes glareolus*). *PLoS ONE* 7: e31404.
doi:10.1371/journal.pone.0031404

Cupples, J. B., Crowther, M. S., Story, G., Letnic, M. 2011. Dietary overlap and prey selectivity among sympatric carnivores: could dingoes suppress foxes through competition for prey? *Journal of Mammalogy* 93, 590-600.

Elmhagen, B., Ludwig, G., Rushton, S. P., Helle, P., Lindén, H. 2010. Top-predators, mesopredators and their prey: interference ecosystems along bioclimatic productivity gradients. *Journal of Animal Ecology* 79, 785-794.

- Elmhagen, B., Rushton, S. P. 2007.** Trophic control of mesopredators in terrestrial ecosystems: top-down or bottom-up? *Ecology Letters* 10, 197-206.
- Hairston, N. G., Smith, F. E., Slobodkin, L. B. 1960.** Community structure, Population Control and Competition. *The American Naturalist* 94, 421-425.
- Hayward, M. W., O'brien, J., Kerley, G. I. H. 2007.** Carrying capacity of large African predators: predictions and tests. *Biological Conservation* 139, 219-229.
- Iribarren, C., Kotler, B. P. 2012.** Foraging patterns of habitat use reveal landscape of fear of Nubian ibex *Capra nubiana*. *Wildlife Biology* 18, 194-201.
- Kang, Y., Wedekin, L. 2012.** Dynamics of an intraguild predation model with generalist or specialist predator. *Mathematical Biology* .
- Letnic, M., Greenville, A., Denny, E., Dickman, C. R., Tischler, M., Gordon, C., Koch, F. 2011.** Does a top predator suppress the abundance of an invasive mesopredator at a continental scale? *Global ecology and Biogeography* 20, 343-353.
- Letnic, M., Koch, F. 2010.** Are dingoes a trophic regulator in arid Australia? A comparison of mammal communities on either side of the dingo fence. *Austral Ecology* 35, 167-175.
- Letnic, M., Ritchie, E. G., Dickman, C. R. 2012.** Top predators as biodiversity regulators: the dingo *Canis lupus dingo* as a case study. *Biological Reviews* 87, 390-413.
- Levi, T., Wilmers, C. C. 2012.** Wolves-coyotes-foxes: a cascade among carnivores. *Ecology* 93, 921-929.
- Mech, L. D. 2012.** Is science in danger of sanctifying wolf? *Biological Conservation* 150, 143-149.
- Pettorelli, N., Coulson, T., Durant, S. M., Gaillard, J. M. 2011.** Predation, individual variability and vertebrate population dynamics. *Oecologia* 167, 305-314.
- Ripple, W. J., Beschta, R. L. 2004.** Wolves, elk, willows and trophic cascades in the upper Gallatin Range of Southwestern Montana, Usa. *Forest Ecology and Management* 200, 161-181.

- Ripple, W. J., Beschta, R. L. 2008.** Trophic cascades involving cougar, mule deer and black oaks in Yosemite National Park. *Biological Conservation* 141, 1249-1256.
- Ripple, W. J., Beschta, R. L. 2012.** Large predators limit herbivore densities in northern forest ecosystems. *Eur J Wildl Res* 58, 733-742.
- Ritchie, E. G., Johnson, C. N. 2009.** Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters* 12, 982-998.
- Sand, H., Vucetich, J. A., Zimmermann B., Wabakken, P., Wikenros, C., Pedersen, H. C., Peterson, R. O., Lberg, O. 2012.** Assessing the influence of prey-predator ratio, prey age structure and packs size on wolf kill rates. *Oikos* 121, 1452-1463.
- Schmitz, O. J, Hambäck, P. A, Beckermann, A. P. 2000.** Trophic cascades in Terrestrial Systems: A review of the Effects of carnivore removals on plants. *The American Naturalist* 155, 141-153.
- Schmitz, O. J., Krivan, V., Ovadia, O. 2004.** Trophic cascades: the primacy of trait-mediated indirect interactions. *Ecology Letters* 7, 153-163.
- Schneider, F. D, Brose, U., Woodward, G. 2013.** Beyond diversity: how nested predator effects control ecosystem functions. *Journal of Animal Ecology* 82, 64-71.
- Turkington, R. 2009.** Top-down and bottom-up forces in mammalian herbivore-vegetation systems: an essay review. *Botany* 87, 723-739.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Katre Tomingas

(autori nimi)

(sünnikuupäev: 31.12.1990)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose
TROOFILISED KASKAADID IMETAJATE KOOSLUSTES NING NENDE
RAKENDAMINE BIOLOOGILISE MITMEKESISUSE TAASTAMISEKS,

(lõputöö pealkiri)

mille juhendaja on Harri Valdmann.

(juhendaja nimi)

- 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, 23. mai 2013