

TARTU ÜLIKOOL

LOODUS- JA TÄPPISTEADUSTE VALDKOND

ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT

LOOMAÖKOLOOGIA ÕPPETOOL

Olivia Parkman

**LINNASTUMISE MÕJU PUNAORAVATE (*SCIURUS VULGARIS*)
KÄITUMISELE, ELUKÄIGULE JA TERVISELE**

Bakalaureusetöö

12 EAP

Juhendajad: Tuul Sepp ja Jeffrey Malherbe Carbillet

TARTU 2025

Infoleht

Mõnele liigile võivad linnaelupaigad pakkuda varjupaika, suuremat toiduvalikut ja kaitset kiskjate eest. Samas võib linnas elamine olla metsloomadele ohuks, kuna linnakeskkond tähendab suuremat kokkupuudet inimestega, elupaikade killustumist ja geneetilise mitmekesisuse kahanemist. Punaoravad (*Sciurus vulgaris*) elavad peamiselt metsades, kuid nad on nüüdseks levinud ka linnakeskkonda, näiteks parkidesse ja eramute aedadesse. Kuigi liigi üldine seisund on stabiilne, seisavad punaoravad silmitsi tõsiste väljakutsetega, nagu elukohtade vähenemine ja konkurents invasiivsete halloravatega (*Sciurus carolinensis*). Linnakeskkond pakub küll rohkelt ressursse, kuid võib olla punaoravatele ka ohtlik. Suurenev inimtegevus ja sellega kaasnev elupaikade killustumine süvendavad neid probleeme veelgi. Käesoleva bakalaureusetöö eesmärk on anda ülevaade punaoravate ökoloogiast ning käitumisest linna- ja looduslikus keskkonnas, et hinnata nende kohanemisvõimet, tuvastada peamised ohud punaoravate ellujäämisele Eesti linnades ning pakkuda välja linnakeskkonna haldusmeetmeid nende populatsioonide toetamiseks.

Märksõnad: linnastumine, punaorav, käitumine, väikeimetaja, liigikaitse

Some species may find urban habitats to offer shelter, a greater variety of food, and protection from predators. However, city life can also pose risks to wildlife, as urban environments involve increased human interaction, habitat fragmentation, and a loss of genetic diversity. Red squirrels (*Sciurus vulgaris*) primarily inhabit forests but have also spread into urban environments such as parks and residential gardens. Although the overall status of the species is stable, red squirrels face significant challenges, including habitat loss and competition with invasive grey squirrels (*Sciurus carolinensis*). While urban environments provide abundant resources, they can also be dangerous for red squirrels. Increasing human activity and the resulting habitat fragmentation further exacerbate these issues. The aim of this bachelor's thesis is to provide an overview of red squirrel ecology and behavior in both urban and natural environments, in order to assess their adaptability, identify the main threats to their survival in Estonian cities, and propose urban management measures to support their populations.

Keywords: urbanization, Eurasian red squirrel, behaviour, small mammal, conservation

Sisukord

Sissejuhatus.....	6
Materjal ja meetodid.....	9
1. Linnastumine ja käitumine.....	10
1.1. Sigimiskäitumine.....	10
1.2. Pesitsemine.....	11
1.3. Kodupiirkond, sünnijärgne jaotumine ja liikumismustrid.....	11
1.4. Toidu otsimine ja varumine.....	14
1.5. Valvelolek ja muud rõõvloomade vältimise käitumisviisid.....	15
2. Linnaoravate tervis ja elukäik.....	17
2.1. Eluiga ja sigimisvõime.....	17
2.2. Muutused toitumises.....	18
2.3. Parasiidid ja haigused.....	20
3. Hallorav (<i>Sciurus carolinensis</i>) ning hall- ja punaorava vaheline konkurents.....	22
4. Oravate vigastused linnakeskkonnas.....	24
4.1. Kirjanduslikud uurimistulemused.....	24
4.2. Eesti andmed.....	25
5. Punaoravate jaoks paremate linnade kujundamine.....	29
6. Arutelu.....	33
Kokkuvõte.....	37
Summary.....	39
Tänuavaldus.....	41
Kasutatud kirjandus.....	42

Sissejuhatus

Linnastumine on loodusmaastike asendumine inimeste ehitatud hoonete ja tänavatega, mis omakorda moodustavad linnu (Grimm *et al.*, 2008). Selle mõjul väheneb paljude liikide arvukus gradiendina linnadele lähenedes, kõige madalama liigirikkusega linnasüdamel. Linnastumise peamiseks tagajärjeks on elupaikade killustatus (McKinney, 2002). Elupaikade killustumine on selle jaotumine väikesteks ühendamata osadeks, mis raskendab paljude liikide elu, kes ei ole evolutsioneerunud taolises elukeskkonnas (Cheptou *et al.*, 2017; Delin & Andrén, 1999). Seda seetõttu, et loomadele ei piisa allesjäänud ruumist, et leida sobiv pesitsuspaik, leida endale ja oma järglastele piisavalt toitu või peituda kiskjate eest (Fischer & Lindenmayer, 2007).

Elupaikade killustatus mõjutab negatiivselt ka geneetilist varieeruvust populatsioonides. Erinevate populatsioonide vaheliste tõkete tõttu väheneb geenivool. See omakorda vähendab geneetilist mitmekesisust ning viib ajapikku sugulusristumise ehk inbriidinguni (Gaines *et al.*, 1997). Madala geneetilise mitmekesisusega populatsioonid on tavapärasest palju vastuvõtlikumad erinevatele haigustekitajatele, mis suurendab populatsiooni väljasuremise riski (Frankham, 2005).

Linnakeskkonnas olev õhu-, müra-, valgus- ja keemiline saaste tekitab loomadele stressi (Steiner & Huettmann, 2023). Stressil on omakorda negatiivsed tagajärjed metsloomade tervisele ja kohasusele (Schoenle *et al.*, 2021). Lisaks ohustavad linnaloomi kodukassid (*Felis catus*), kes röövlomadena püüavad ja tapavad suures koguses metsloomi, ning linnaliiklus, mis põhjustab paljude isendite hukkumist auto rataste all (Baker *et al.*, 2005; Riley *et al.*, 2014).

Linnastumise negatiivne mõju avaldub ka punaoravale (*Sciurus vulgaris*) (Rézouki *et al.*, 2014). Kuigi Rahvusvahelise Looduskaitseliidu (International Union for Conservation of Nature, IUCN) andmetel on punaorava populatsioon ülemaailmselt soodsas seisundis, on liigi arvukus langemas ning seisab linnakeskkonna tõttu siiski silmitsi mitmete ohtudega, nagu elupaikade kadu ning elupaikade killustumine (Delin & Andrén, 1999; Gazzard, 2023; IUCN SSC Small Mammal Specialist Group, 2023). Euroopas, peamiselt Suurbritannias ja Itaalias ähvardab punaorava käekäiku Põhja-Ameerikast pärit invasiivne liik – hallorav (*Sciurus carolinensis*), kes konkureerib punaoravaga elupaikade ja ressursside pärast (Wauters *et al.*, 2002a).

Taksonoomiliselt kuulub punaorav imetajate (*Mammalia*) klassi, näriliste (*Rodentia*) seltsi, sugukonda oravased (*Sciuridae*) ja perekonda orav (*Sciurus*) (IUCN, 2025). Ta on levinud üle

Euraasia, elutsedes kuuse-, männi-, sega- ja harvem lehtmetsades (Brooker Klugh, 1927; Kenward *et al.*, 1998; IUCN SSC Small Mammal Specialist Group, 2023). Eelistades vaheldusrikkaid elupaiku, sobivad liigile hästi ka poollooduslikud elukohad nagu kalmistud, koduaiad ning pargid (Jokimäki *et al.*, 2017).

Punaorav on generalistlik liik, kelle menüüsse kuulub peamiselt taimne toit nagu seemned, pähklid, pungad, võrsed ja seemed, kuid toidulaua on ka loomne toit, nagu näiteks linnunad (Krauze-Gryz & Gryz, 2015). Liigi oodatav eluiga looduses kuuekuusena on kolm kuni seitse aastat (Tittensor 1975, viidatud Lurz *et al.*, 2005 kaudu). Pesakondade suurus ja arv aasta lõikes sõltub keskkonningimustest ning ressursside kättesaadavusest. Suguküpsel isendil võib olla aastas kuni kaks pesakonda – kevadel ja suvel, pesakonna suurus on üks kuni üksteist poega (Wauters & Dhondt, 1995).

Lisaks linnastumisele mõjutab looduslikke liike nii otseselt kui ka kaudselt inimtegevuse tagajärjel muutuv kliima — aina tõusev temperatuur ja sademete hulga muutus (Sattar *et al.*, 2021). Kliimamuutuste tagajärjeks olevad ekstreemsed ilmaolud ja kõrged temperatuurid mõjutavad otseselt liigirikkuse ja populatsioonide kahanemist ja samas võivad tekitada soodsaid võimalusi hoopis invasiivsetele liikidele (Surasinghe, 2011; Maxwell *et al.*, 2019). Kliima soojenemine sunnib liike rändama aina külmemate alade suunas, varem poegima ning võib vähendada ka sigimisedukust (Schneider & Root, 2013; Ramalho *et al.*, 2023).

Kliima järjepidev soojenemine soodustab haiguste ulatuslikumat ja sagedasemat levikut (Price *et al.*, 2019). Kuigi loomad on aastatuhandeid kohastunud ennustatavate muutustega, mis toimuvad regulaarselt, nagu öö ja päev, on neil olnud liiga vähe aega etteennustamatute muutustega (inimtekkelised häiringud) kohastumiseks, mille sagedus aina tõuseb (Kronfeld-Schor *et al.*, 2013; Sergio *et al.*, 2018).

Käesolevas töös kasutatakse liiginimena "punaorav", kuigi eestikeelses kirjanduses esineb sageli ka nimetus "harilik orav", sest tegu on Eesti ainsa oravaliigiga. Valiku põhjuseks on selgus ja eristatavus, arvestades, et tekstis käsitletakse ka halloravat.

Käesoleva töö eesmärgiks on:

1. Mõista käitumusliku paindlikkuse rolli oravate kohanemisvõimes linnakeskkonnaga.

2. Määratleda linnades elavate punaoravate peamised ohud. Selleks kasutatakse nii punaorava kui ka teiste oravaliikide kohta tehtud uuringuid, aga ka Eesti Metsloomaühingu andmeid, et tuvastada asukohad, mis kujutavad Tallinnas oravatele erilist ohtu.

3. Teha ettepanekuid linnamaastiku kujundamise ja hooldamise meetmete kohta, mis toetavad punaorava käekäiku ning aitavad tal tulevikus vastu seista hallorava võimalikule invasioonile Eestis.

Materjal ja meetodid

Enne töö kirjutama hakkamist otsisin esmalt materjale EBSCO Discovery-st, kuid töö edenedes jõudsin järeldusele, et artiklite otsimine Google Scholarist on mitmeid kordi tulemuslikum. Näiteks sisestades märksõnade komplekti “sciurus vulgaris” OR “red squirrel” AND “urban*”, pakkus EBSCO Discovery 2860 vastet, samas kui Google Scholar leidis sama otsingu peale lausa 10 900 tulemust. Sellest tulenevalt sai Google Scholar mu peamiseks allikaks, kust leidsin suure osa materjalidest. Küll aga sain tänu EBSCO Discovery-le ligipääsu nii mõnelegi artiklile, milleni ma läbi Google Scholar-i ei pääsenud.

Lisaks Google Scholar-ile kasutasin tööks vajalikke materjale otsimiseks ka teisi tunnustatud veebipõhiseid andmebaaset nagu ResearchGate, ScienceDirect, JSTOR, Wiley Online Library. Eelnimetatutest andmebaasidest otsisin allikaid järgnevate märksõnade abil: “red squirrel*”, “sciurus vulgaris”, “squirrel*”, “reproductivity”, “ecology”, “range”, “habitat”, “distribution”, “wildlife”, “urban*”, “diet”, “behavior”, “feeding”, “extreme weather”, “impacts”, “range”, “shift”, “diseases”, “ectoparasites”, “ticks”, “parasites”, “mating”, “supplemental feeding”, “traffic”, “hoarding”, “activity”, “adaptive”, “gray squirrel*”, “conservation”.

Olulise osa tööks vajalikke materjale leidsin ka juba olemasolevate artiklite viidete kaudu. Viidete sirvimine osutus eriti kasulikuks meetodiks, võimaldades jõuda hinnatud ja teemakohaste teaduslike allikateni, mida otsingutulemused esialgu ei kajastanud või ise ei osanud otsida.

Kuna töö on valminud koostöös Eesti Metsloomaühinguga, sain ühingult vajaminevaid andmeid oravatega seotud väljakutsete kohta. Andmed olid algselt erinevates Messengeri gruppides, kust ma need kokku kogusin ning ühte arvutustabelisse erinevate kategooriate alusel kandsin. Teavet oli orava leiukoha, vigastuse, harvem soo ja massi kohta. Kuna oravate täpse leiukoha info oli tihtipeale puudulik, kirjutasin väljakutse teinud kontaktile, saades enamasti täpsema asukoha.

Eesti Metsloomaühingule tehtud väljakutsed kaardistasin QGIS-i kaardirakenduse abil. Samuti kaardistasin elurikkuse andmebaasi PlutoF ja loodusuuringu ettevõtte ReWild kogutud andmed punaoravate kohta.

ChatGPT-4 (OpenAI) abi kasutasin enda loodud teksti toimetamisel, inspiratsiooni saamiseks, mõningatest allikatest kokkuvõtete tegemisel ning infolehe ja kokkuvõtte tõlkimisel.

1. Linnastumine ja käitumine

1.1. Sigimiskäitumine

Punaoravad saavad suguküpseks üheksa kuni kümne kuu vanuselt (Gurnell 1987, viidatud Lurz *et al.*, 2005 kaudu). Liigi sigimiskäitumine koosneb “paaritumiseelsest käitumisest” (ingl *the pre-chase*), “paaritumisjooksust” (ingl *the mating-chase*), kopulatsioonist ning kopulatsioonijärgsest käitumisest (Gurnell 1987, viidatud Wauters *et al.*, 1990 kaudu). Paaritumiseelne käitumine algab 5-18 päeva enne emase innaaega, mil emased oravad märgistavad puuoksi uriini ning vaginaalsete sekreetidega, et isased saaksid neid nuusutamas käia ja hinnata emaste valmisolekut paaritumiseks (Lee, 2001). Isased oravad kontrollivad emaste valmisolekut tihedamini territooriumite suurema kattuvuse korral (Gurnell 1987, viidatud Wauters *et al.*, 1990 kaudu). Sigimiskäitumine algab samal ajal nii linnakeskkonnas kui ka looduslikus elupaigas, kuid linnakeskkonnas kestab sügiseti sigimisperiood kauem ning paaritumisaktiivsus on suurem (Beliniak *et al.*, 2022).

Paaritumisjooks algab, kui emane jõuab innaaega ning sellest võtab looduslikus keskkonnas osa keskmiselt kolm kuni viis isast – madalat isaste arvu võib seletada sellega, et isased punaoravad ei lahku oma koduterritooriumilt lootuses leida innas emaseid (Wauters *et al.*, 1990; Lee, 2001). Isaste, kes emast oravat taga ajavad, seas esineb ka domineeriv isane, kes on teiste isastega võrreldes agressiivsem, kaalukam, suuremate munandite ja territooriumiga ning kes püüab pidevalt teisi isaseid tagaetava emase juurest ära peletada (Lee, 2001).

Dominantne isane kopuleerub emase oravaga mitmeid kordi ja ajab ka teisi isaseid emase juurest minema. Tema äraoleku ajal võib juhtuda, et ka teistele isastele avaneb võimalus emasega paarituda (Wauters *et al.*, 1990; Lee, 2001). Peale paaritumist kaitseb ta emast oravat teiste isaste poolt tehtavate lähenemiskatsete eest (Lee, 2001). Oraval on aastas kuni kaks pesakonda – kevadel ja suvel. Pesakonna suurus on üks kuni üksteist poega (Gurnell 1987, viidatud Lurz *et al.*, 2005 kaudu). Pojad lahkuvad esmakordselt pesast umbkaudu 40-päevaseks, millele järgneb kaks nädalat hiljem võõrutusperiood (Humphries & Boutin, 2000).

1.2. Pesitsemine

Punaoravad ehitavad endale kerakujulisi pesi, mille läbimõõt on umbkaudu 30 cm, ning need ehitatakse kiskluse vältimiseks enamasti 8-16 meetri kõrgusele (Borkenhagen, 2000). Pesade välimistes kihtides on oksad, lehed ja okkad, sisemus aga on vooderdatud pehme sambla, lehtede, kõrte ja muu taimse materjaliga. Lisaks nendele okstesse ehitatud pesadele kasutavad punaoravad pesadena ka puuõõnsusi (Tittensor 1970, viidatud Lurz *et al.*, 2005 kaudu). Pesasid kasutatakse öösiti magamiseks, päeval puhkamiseks, poegimiseks ning halva ilma ja kiskjate eest varjumiseks (Wauters & Dhont, 1990; Hackett & Pagels, 2003). Üks orav võib kasutada nelja kuni kuut pesa, mida jagatakse ka teiste tuttavate oravatega (Wauters & Dhont, 1990). Nii metsa- kui ka linnakeskkonnas eelistavad oravad ehitada pesi okaspuudele, kuna need pakuvad paremat kaitset kiskjate ja ilmaolude eest (Hämäläinen *et al.*, 2018; Stirkè, 2019).

Metsas eelistavad oravad pesade ehitamiseks harilikku kuuske (*Picea abies*) ja harilikku mäнди (*Pinus sylvestris*), sest vanemad (vähemalt 25aastased) okaspuud pakuvad ka toiduallikat, näiteks käbisid. Metsas teevad oravad pesa puutüve lähedale, oksakaenlasse, pesaava suunaga kagu-, lõuna-, edela- või lääne poole, ainult väga vähesed pesaavaused on põhja või ida poole. Pesaava asetus muudab pesad tuulekindlamaks (Fornasari *et al.*, 1997; Stirkè, 2019; Gurnell *et al.*, 2009).

Linnakeskkonnas elavad punaoravad ehitavad võimaluse korral oma pesad kuuskedesse ja mändidesse, kuid kuna linnades leidub tavaliselt rohkem lehtpuid, peavad oravad leppima ka arukase (*Betula pendula*), hariliku jalaka (*Ulmus glabra*), hariliku vahtra (*Acer platanoides*), pärna (*Tilia*) perekonna esindajatega ning teiste linnades leiduvate lehtpuudega. Lisaks pesitsevad nad inimese poolt paigaldatud pesakastides ning mõned oravad ehitavad pesa ka ehitiste peale. Ka linnas on pesaavaused sarnaselt metsaoravate pesadega suunatud lõunasse ja kagusse ning pesad paiknevad enamasti puutüve lähedal oksakaenlas (Hämäläinen *et al.*, 2018; Stirkè, 2019).

1.3. Kodupiirkond, sünnijärgne jaotumine ja liikumismustrid

Loomade territooriumi (ala, kus loomad elavad ja perioodiliselt liiguvad) suurus ja kattuvus on seotud linnastumise astmega – mida suurem on linnastumine, seda väiksem on oravate kodupiirkond ja seda suurem on alade kattuvus (Šálek *et al.*, 2015; Thomas *et al.*, 2018). Seda

mõjutav faktor võib olla linnades oravatele aastaringelt inimeste poolt pakutav stabiilselt kättesaadav lisatoit (Lowry *et al.*, 2013; Takahata *et al.*, 2023). Suuri territooriume piirab ka looduse killustatus – rohealad on väiksemad, teede üleminekud on loomadele ohtlikud ja energiakulukad (McKinney, 2002; Thomas *et al.*, 2018; Fingland *et al.*, 2022).

Paljud imetajad, sealhulgas punaoravad, valivad oma territooriumi peale esmast lahkumist oma sünnipaiga juurest (ingl *natal dispersal*) (Wolff, 1994; Hämäläinen *et al.*, 2018). See on oluline eluetapp, sest uus kodupiirkond mõjutab loomade kohasust ehk sigimisvõimekust, toidukättesaadavust ja ellujäämist (Bowler & Benton, 2005). Kodupiirkonna suurus linnades on keskmiselt 3,5 ha, metsades 4,48 ha (Thomas *et al.*, 2018; Wauters & Dhondt, 1992). Oravad valivad mitme potentsiaalse ala vahel, külastades neid korduvalt enne otsuse langetamist – mida kaugemal on uus potentsiaalne kodupiirkond algsest, seda vähem seda külastatakse. Vastupidiselt maapiirkonnas elavatele oravatele valivad linnakeskkonnas elavad oravad uuteks kodupiirkondadeks alad, mis ei ole nende algsest pesast kuigi kaugel, võimaldades kodupiirkonna valimisel potentsiaalseid kodupiirkondasid rohkem külastada kui nende liigikaaslased looduslikel aladel (Hämäläinen *et al.*, 2020). Linnakeskkonnas, kus elupaiku ümbritseb tihedalt teedevõrgustik, on elupaikade otsingul noortel oravatel risk liikluses surra, kuna nad ületavad uue kodupaiga otsinguil sõiduteid (Fey *et al.*, 2016).

On leitud, et üldiselt valivad punaoravad linnakeskkonnas endale elupaigaks alad, kus on ümbruses palju puid, kuid noored loomad valivad uue kodupiirkonna sageli väiksema puude tiheduse ja suurema ehitiste osakaaluga kohtadesse – see näitab, et punaoravad on võimelised kasutama linnastumisega kaasnevat uusi elukohti (Hämäläinen *et al.*, 2018). Samuti on leitud, et oravad maapiirkondades eelistavad elada asulatele lähemal (Hämäläinen *et al.*, 2020). Need valikud võivad kajastuda selles, et viimastel aastatel on täheldatud, et oravapopulatsioonide arvukused tõusevad inimasulate ja linnade juures ning kahanevad looduslikel aladel (Jokimäki *et al.*, 2017; Turkia *et al.*, 2018).

Linnades inimeste poolt pakutav lisatoit ei mõjuta mitte ainult oravate elukeskkonna valikut vaid ka liikumismustreid. Lisatoidu aastaringne kättesaadavus muudab linnaoravad vähem aktiivseteks kui nende liigikaaslased looduslikel aladel, kuna toiduotsingutele kulutatakse vähem aega (Thomas *et al.*, 2018). Seevastu võib ka linnakeskkonnas oravate aktiivsus tõusta sealsest vähenenud kiskluse riski arvelt, sest paljud punaoravate looduslikud kiskjad väldivad linnastunud kohti. Halloravate näitel võib olla kõrgeenenud aktiivsus vajalik linnakeskkonnas leiduva suure

populatsioonitiheduse tõttu – linnades on kõrgem liigisisene konkurents toidule (Parker *et al.*, 2014; Uchida *et al.*, 2019). Lisaks sellele on leitud, et oravate kodupiirkonnad hõlmavad linnakeskkonnas alasid, kus aastaringselt on looduslikult kättesaadav toit, kuid samas nihutavad oravad oma kodupiirkonna tuumikalad lähemale aladele, kus leidub inimeste poolt pakutatavat lisatoitu ajal, kui see on garanteeritud, samas kui looduslikku toitu on külluses (Reher *et al.*, 2016).

Loomade liikumismustreid võib mõjutada ka inimeste kohalolu. Iirimaal Fota saarel asuvas looduspargis tehtud uuringus leiti, et punaoravad väldivad pargis inimestele ligipääsetavaid alasid. Oravaid leidub pargis palju, kuid nad liikusid avalikele aladele alles siis, kui park inimestele suletud oli. Täheledatai, et aegadel, millal oli park avatud, olid oravad oluliselt aktiivsemad aladel, kuhu inimestel ligipääsu polnud. Sellele vaatamata ei leitud olulist seost väljaheites sisalduva kortisooli (stressihormooni) ja külastajate arvu vahel (Haigh *et al.*, 2017).

Punaorav on päevase aktiivsusega loom, kelle aktiivsuse algus sõltub päikesetõusust ning on aasta jooksul väga varieeruv (Wauters & Dhondt, 1987; Lurz *et al.*, 2005). Nende aktiivsusperiood varieerub ka olenevalt elupaigast, esinevad erinevused linna- ja maapiirkondade vahel (Beliniak *et al.*, 2022). Maapiirkondades on talviti lehtmetsades peamiselt üks aktiivsuse tipphetk, mis on hilishommikuti, kuid okasmetsades on kaks aktiivsuse kõrgpunkti. Suvekuudel esineb oravatel kaks aktiivsusfaasi: esimene on 2–4 tundi peale päikesetõusu ja teine on 2–4 tundi enne loojangut ning päeva kuumimal ajal ehk keskpäeval ollakse passiivsed (Wauters *et al.*, 1992; Lurz *et al.*, 2005). Kevadel ja sügisel on oravate aktiivsus sageli kõrgeim hämariku ajal (Wauters *et al.*, 1992). Linnakeskkonnas aga erineb punaorava suvine aktiivsuse muster maapiirkonnas olevast – keskpäevast puhkuseperioodi ei ole linnakeskkonnas täheldatud. Talvel on linnaparkides (uuringus okaspuudega park) oravate aktiivsuse muster ühe aktiivsuse kõrgpunktiga: päikesetõusust keskpäevani. Kevadel ja sügisel on oravad aktiivsed päikesetõusu ja keskpäeva vahel (Beliniak *et al.*, 2022).

Taolist liikumismustrite erinemist maa- ja linnapiirkondade vahel saab selgitada inimtegevuse mõjuga. Linnaparkides, kus inimesed pakuvad loomadele lisatoitu, kohandavad punaoravad oma aktiivsust vastavalt inimeste külastusaegadele, võimaldades neil vähendada toidu otsimisele kulutatud aega. Sellest tulenevalt koonduvad parkides elavate oravate tegevused pigem päevastesse tundidesse, eriti hommiku ja keskpäeva vahele, samal ajal kui metsas elavad oravad järgivad hämarikust sõltuvat aktiivsusmustrit (Beliniak *et al.*, 2022).

1.4. Toidu otsimine ja varumine

Toidu otsimist peetakse punaoravate kõige domineerivamaks tegevuseks, mille ajaline maht püsib aasta jooksul suhteliselt stabiilsena. Looduslikus keskkonnas võtab puuvõras toiduotsing 63-91% kogu aktiivselt veedetud ajast, olles suurema osakaaluga sügis- ja talvekuudel (Tonkin, 1983; Wauters & Dhondt, 1987). Linnaparkides on aga täheldatud, et oravate aktiivse aja valdavaks tegevuseks on inimestega interakteerumine, millest omakorda moodustab 60% inimestele lähenemine ja neilt toidu võtmine (Krauze-Gryz *et al.*, 2021). Linnakeskkonnas, kus on saadaval ka inimeste poolt pakutav lisatoit, kulutavad oravad toiduotsingutele puuvõras vähem aega, veetes rohkem aega maapinnal toitu otsides – toiduotsingud puuvõras võtavad vaid 50-53% nende ajast, suurenenud maapinnal veedetud aeg suurendab liiklusõnnetuste ja koduloomade kiskluse riski (Shuttleworth, 2001). Samuti väheneb oravate üldine toidu otsimisele kulutatud aeg keskkonnas, kus inimese poolt pakutav lisatoit on kättesaadaval (Thomas *et al.*, 2018).

Inimeste käest lisatoidu võtmine näitab, et see on linnakeskkonnas elavate oravatele oluline toiduallikas (Jokimäki *et al.*, 2017). See nõuab muidugi julgust, mida linnaloomadel, ka oravatel, on rohkem kui nende liigikaaslastel looduslikes tingimustes (Møller, 2012; Uchida *et al.*, 2016). See julgus näib olevalt tekkinud korduvast kokkupuutest stiimulitega, mis oravaid ei tapa (ülevaade McCleery, 2009a). Taoliste stiimulitega kokkupuude viib inimestega harjumiseni ning võimaldab oravatel toitu varuda ilma et peaks kulutama energiat põgenemisele, kui see vajalik ei ole (Sol *et al.*, 2013).

Toitu hakkavad oravad varuma hilissuvel ning selle haripunkt on peamiselt septembris ja oktoobris (Wauters & Dhondt, 1987). See on loomade kohastumisstrateegia, et kindlustada toimetulek ka toidu kättesaadavuse kahanedes, punaoravate puhul eriti talvel ning ka varakevadel (Smith & Reichman, 1984; Shuttleworth, 2000). Lisaks toiduvaeste perioodide ületamisele mõjutab toidu varumine ka otseselt loomade ellujäämist ja sigimisedukust, tõstes üldist kohasust (Vander Wall, 1990).

Toidu varumise strateegiaid on oravatel kaks: “*larder-hoarding*” ehk varumine, kus loom loob mõned suured peidikud, mida ta sageli kaitseb, ning punaoravate seas levinum “*scatter-hoarding*” ehk varumine, kus loom loob mitu peidikut, luues toiduvarudele eraldi

peidikud (Wauters *et al.*, 1995). “*Scatter-hoarding*” tulemusel loodud toidupeidikuid on nende rohkuse tõttu praktiliselt võimatu valvata ning seetõttu on need kaitseta nii liigikaaslaste kui ka teiste loomade eest (Rice-Oxley, 2008). Varutud toidust maetakse maha männi- ja kuusekäbid, tammetõrud, pöögi- ja sarapuupähklid ning kastanid (Wauters & Casale, 1996; Shuttleworth, 2000). Kuna käbid maetakse niiske maapinna alla, jäävad need õhule suletuks ning nende söögikõlblikuse aeg pikeneb (Wauters & Dhondt, 1987). Puuvõrasse, okste vahele peidetakse puuviljad, seemed ja luud (Wauters & Casale, 1996).

On leitud, et lisatoidu kättesaadavusel varuvad punaoravad kordades rohkem toitu (Shuttleworth, 2000). Kui lisatoiduta keskkonnas on täheldatud, et oravad peidavad aastas kokku 2300-2800 toidueset, siis inimese poolt pakutava lisatoiduga aladel on peidetud toiduobjektide arv kordades suurem – 7060-12280 toidueset (Wauters & Casale, 1996; Shuttleworth, 2000). Taoline võimendatud toiduvarumine on võimalik, sest lisa söötmise puhul on oravate toitumisvajadused rahuldatud ning nad saavad kulutada selle võrra rohkem aega ja energiat toidu varumiseks (Brzeziński & Zalewski, 2023). Lissöötmine mõjutab ka peidikute jaotumist, kuna toidukülluse puhul kalduvad oravad peitma toitu söödakohtade lähedale, mis muudab nende peidikud haavatavamaks varguste suhtes, eriti konkureerivate liikide, näiteks halloravate poolt (Shuttleworth, 2000; Rong *et al.*, 2013). Kui toidu kättesaadavus on madalam, varuvad punaoravad toitu leiukohast kaugemal ning peidikutihedus on madalam (Rong *et al.*, 2013).

1.5. Valvelolek ja muud röövloomade vältimise käitumisviisid

Linnakeskkonnas, kus loomade looduslikke kiskjaid on vähem, väheneb ka nende üldine valvsus. On täheldatud, et suurenenud julgus ja uudishimu on linnakeskkonnas elavate loomade kõige sagedamini kirjeldatud käitumismuutused. Need muutused tulenevad nii väiksemast kisklusest kui ka harjumisest inimesega (Lowry *et al.*, 2013; Shannon *et al.*, 2014; Uchida *et al.*, 2016). Täheldatud käitumismuutused on adaptiivsed ehk see on käitumine, mis aitab antul juhul kohaneda linnakeskkonnas, parandades potentsiaalselt ellujäämist. (Carrete *et al.*, 2016; Ritzel & Gallo, 2020). Võrreldes maapiirkondadega, on linnakeskkonnas elavatel oravatel lühem valveloleku kaugus (ingl *alert distance*), põgenemise alguskaugus (ingl *flight initiation distance*) ja vertikaalne põgenemiskaugus (ingl *vertical escape distance*). Näiteks on punaoravate põgenemise alguskaugus maapiirkondades lausa kaks kuni kolm korda pikem kui

linnakeskkonnas (Uchida *et al.*, 2016; Uchida *et al.*, 2017; Uchida *et al.*, 2019). See aga ei pruugi kehtida väiksemates linnades, kus oravate looduslikud kiskjad endiselt esinevad.

Valveloleku kaugus, ehk vahemaa, millel loom potentsiaalse ohu suhtes esmakordselt valveloleku käitumist demonstreerib, näitab looma valvsust. Põgenemise alguskaugus ja vertikaalne põgenemiskaugus, ehk kõrgus, millel loom lõpetab puu tipu poole ronimise, kui potentsiaalne oht on jõudnud puu alla, näitavad riski hindamise oskust (Uchida *et al.*, 2017). Seega võib põgenemise alguskaugusi ja vertikaalse põgenemiskauguse vähenemine linnakeskkonnas tuleneda sellest, et linnaoravad oskavad paremini riske hinnata. Olles harjunud inimeste kohaloluga, teavad nad, et inimene ei kujuta endast ohtu (Uchida *et al.*, 2016). Seetõttu põgenevad oravad alles siis, kui inimene on vahetus kauguses, jättes asjatult reageerimata, et vältida energiakulu (Sol *et al.*, 2013; Uchida *et al.*, 2016).

Lisaks esineb maapiirkondades elavatel punaoravatel põgenemise alguskauguses ka hooajalisi kõikumisi – see on sügiseti väiksem kui teistel aastaagadel, ilmselt kuna oravad keskenduvad sügiseti toidurohkust ära kasutades selle matmisele, et toiduvaene talv üle elada (Vander Wall, 1990; Uchida *et al.*, 2016). Linnakeskkonnas jääb põgenemise alguskaugus hooajaliselt samaks. See viitab, et stabiilsed ressursid – näiteks pidev lisaõõtmine – võivad linnas vähendada hooajalist käitumise varieeruvust (Uchida *et al.*, 2016).

Inimestega harjunud punaoravatel on linnakeskkonnas kõrgem sigimisedukus ja madalam suremus võrreldes oravatega, kes inimestega harjunud ei ole. See on osaliselt seletatav sellega, et nad julgevad suurema tõenäosusega vastu võtta inimeste pakutavat lisatoitu, mis parandab nende toimetulekut linnakeskkonnas (Wauters *et al.*, 1997). Samas võib linnaloomadele omane suurem julgus neid haavatavamaks muuta – näiteks võivad nad kergemini sattuda liiklusõnnetustesse või sattuda kodukasside saagiks. See risk suureneb eelkõige siis kui julgus tuleneb vähenenud valvsusest (Geffroy *et al.*, 2015; Uchida *et al.*, 2019). Kui aga julgus põhineb paremal võimel linnakeskkonnas riske hinnata, siis ei pruugi see nende hukku põhjustada (Uchida *et al.*, 2019).

2. Linnaoravate tervis ja elukäik

2.1. Eluiga ja sigimisvõime

Imetajate jaoks on oma järglaste imetamine kõige energiakulukam periood (Millar, 1978). Seetõttu on just emasloomade jaoks suur kehamass väga oluline. Kõrge kehamass võimaldab hoiustada suuremat energiavaru, mis imetamise ajal eriti tähtsaks osutub. Emaste punaoravate sigimisedukus sõltub otseselt kehamassist – inkluseks on vaja saavutada kindel kehamass (u 300g). Mida suurem on nende kehamass, seda kauem nad elavad, saavad suurema tõenäosusega järeltulijaid, rohkem pesakondi ja ka rohkem järglasi pesakonna kohta (Wauters & Dhondt, 1989a; Beliniak *et al.*, 2022).

On leitud, et nii punaoravatel kui ka oravlaste (*Sciuridae*) sugukonda kuuluval ida-vöötoraval (*Tamias striatus*) on linnakeskkonnas elavatel emastel isenditel kehamass suurem kui metsas elavatel liigikaaslastel. Selle põhjuseks on linnades kättesaadav lisatoit, mis võimaldab säilitada aastaringselt kõrgemat kehamassi kui sigimiseks vajalik. Suurem kehamass võib tõsta linnaoravate sigimisedukust – nad jõuavad varem innaaega, alustavad kevadel varem sigimist ning neil on pikem sigimisperiood, mis võimaldab mitut pesakonda aastas (Wauters *et al.*, 2001; Lyons *et al.*, 2017; Takahata *et al.*, 2023). Seevastu isaste puhul selliseid erinevusi ei ilmne. Selle põhjuseks võib olla isastevaheline konkurents, mis on eriti tugev linnades, kus toit on koondunud väiksematele aladele (Takahata *et al.*, 2023).

Ühtlasi on ka uuringuid, mis viitavad vastupidisele trendile. Näiteks täheldati Varssavis, et parkides elavatel punaoravatel oli kehamass hoopis madalam kui metsas elavatel isenditel. Samas oli parkides rohkem seksuaalselt aktiivseid emaseid (Beliniak *et al.*, 2022; Wist *et al.*, 2022). Sarnane muster ilmnes ka Põhja-Ameerikas elava rebasorava (*Sciurus niger*) puhul – pargikeskkonnas olid oravad aastaringselt sigimisaktiivsemad ning nende järglaste suremus madalam kui looduslikes elupaikades (McCleery, 2009b). Madalam kehamass võib olla tingitud suuremast populatsioonitihedusest ja konkurentsist või asjaolust, et tänu hõlpsale lisatoidu kättesaadavusele ning soojematele linnatalvedele ei ole vajadust rasvavarude kogumiseks (Beliniak *et al.*, 2022).

Kõrgem kehamass pakub oravatele paremat kaitset parasiitide, röövlomade ja külma vastu (Wauters & Dhondt, 1989a). Linnakeskkonnas püsib emaste punaoravate kehamass stabiilsena aastaringselt erinevalt metsas elavatest isenditest (Wauters & Dhondt, 1989b; Turner *et al.*,

2017), mis võib seletada nende talvist arvukuse tõusu linnades. Samuti on täheldatud, et punaoravate üldarvukus kasvab koos inimtihedusega (Jokimäki *et al.*, 2017).

2.2. Muutused toitumises

Suur toidu kättesaadavus on üks põhjuseid, miks punaoravad linnadesse elama asuvad (Beliniak *et al.*, 2022). Loomad võivad toetuda inimeste poolt pakutavale, aasta läbi kättesaadavale lisatoidule, kui looduslik toit pole kättesaadav (Bosch & Lurz 2012, viidatud Fingland *et al.*, 2022 kaudu). Lisatoidu stabiilne kättesaadavus ja kaloririkkus teeb inimasulad oravatele ligitõmbavaks (Takahata *et al.*, 2023). Linnas elavate oravate toidulaud erineb märkimisväärselt metsas elavate liigikaaslaste omast, sest neile on kättesaadav inimeste pakutav lisatoit, mis pehmenab looduslike toiduallikate hooajalist kõikumist (Shochat *et al.*, 2006; Beliniak *et al.*, 2022).

Toidu kättesaadavus mõjutab oravate liikumismustreid. Üks Varssavis tehtud uuring näitas, et parkides elavad oravad on vähem arglikud ja julgevad inimestele läheneda, mis suurendab nende võimalust inimeste käest toitu saada (Krauze-Gryz *et al.*, 2021). Saksamaal, Hamburgis tehtud uuring näitas aga, et oravate liikumismustrid linnakeskkonnas on otseselt mõjutatud inimeste tegevusest. Sügise lähenedes liiguvad oravad inimasulatele lähemale, kuna seal on suurem tõenäosus toitu leida. Liikumismustrite muutus tõendab, et punaoravatele on lisatoitmine oluline tegur (Reher *et al.*, 2016).

Inimesed annavad oravatele sageli erinevaid pähkleid ja seemneid, mis moodustavad olulise osa linnas elavate oravate toidulauast (Krauze-Gryz *et al.*, 2021; Takahata *et al.*, 2023). Lisaks otseselt inimestelt saadud toidule kasutavad punaoravad võimalust tarbida toitu lindude toidumajadest, kuhu on pandud nt päevalilleseemneid ja rasvapalle (Reher *et al.*, 2016). Pideva lisatoidu kättesaadavuse tõttu on linnas elavate punaoravate toitumine aastaajaliselt vähem varieeruv kui metsas (Takahata *et al.*, 2023).

Linnaoravate toidulauast moodustavad pähklid suurema osakaalu kui metsaoravatel. Ühes Jaapanis läbiviidud uuringus, milles võrreldi linna- ja metsaalal elavate punaoravate kevadist ning sügist toitumist, leiti, et kõige tarbitum toit mõlema oravapopulatsiooni poolt nii sügisel kui ka kevadel olid seemned, milleks loeti ka pähklid, moodustades linnaoravate toidust umbkaudu

70% (Takahata *et al.*, 2023). Kõrget pähklite osakaalu toidust linnaoravate seas tõdes ka üks Poolas läbiviidud uuring, moodustades lausa 87% tarbitud toidust, millest 66% oli otse inimeste käest saadud. Seevastu moodustasid pähklid vaid 3% metsas elavate punaoravate menüüst (Krauze-Gryz *et al.*, 2021).

Erinevused loodusliku ja linnakeskkonna toidulaua vahel võivad sõltuda aastaajast. Sügisel ei erinenud Jaapanis tehtud uuringus kahe orava populatsiooni (linna- ja metsapopulatsiooni) seemnete ning pähklite tarbimise hulk, kuid kevadel tarbisid linnaoravad seemneid rohkem. Kevadel oli taimeosade nagu võrsete, pungade, õite, lehtede, viljade ning sambla osakaal suurem metsoravatel, kuid vastupidine tulemus saadi kevadisel vaatlusel. Metsas elavad oravad sõid linnaoravatest üldiselt rohkem loomset toitu (putukad ning loomade luud) ning seeni. Inimasustuse läheduses elavad oravad tarbisid lisaks toite, mis ei oleks looduses neile kättesaadavad (Takahata *et al.*, 2023).

Linnakeskeskkonnas elavate punaoravate energiatarbimine on suurem kui oravatel, kes elavad metsas. See erinevus tuleb suhkru arvelt, kuna valgu ja rasva tarbimises populatsioonidevahelisi erinevusi ei ole leitud. Näiteks on inimeste poolt tihti pakutavad maapähklid väga kõrge rasvasisaldusega ning seetõttu oravate poolt ka kõrgelt ihaldatud (Wist *et al.*, 2022). Taoline toitumine võib aga pikas perspektiivis tekitada loomadele terviseprobleeme nagu näiteks kaltsiumipuudust (Shuttleworth 1997, viidatud Thomas *et al.*, 2018 kaudu). Lisatoidu tarbimisest tekkinud puudusi aitavad kompenseerida looduses kättesaadavad toiduallikad (Thomas *et al.*, 2018).

Linnaoravatel on metsas elavate punaoravatega võrreldes suurem paindlikus tarbitava toidu osas. Nad on rohkem valmis sööma toitu, mis ei ole neil loomupäraselt toidulaual ja on tavapärasest suhkrurikkamad. See kohastumus võimaldab neil elada linnakeskkonnas, kus punaoravatele looduslikust toidust on nappus, kuid inimeste poolt pakutavat lisasööki on külluses (Wist *et al.*, 2022).

2.3. Parasiidid ja haigused

Lisasöötmise tagajärjel on linnades punaoravate populatsioonitihedus palju kõrgem kui looduslikel aladel – linnaoravate territooriumid on väiksemad ja suurema kattuvusega. On leitud, et maapiirkondades on populatsioonitihedus 4 oravat 10 km kohta, kodupiirkond on 6,7 ha ning kodupiirkondade kattuvus on 37,6% Minimum Convex Polygon ehk MCP meetodi järgi (Jokimäki *et al.*, 2017; Thomas *et al.*, 2018). MCP meetod on loomade kodupiirkonna mõõtmiseks kasutatav tehnik, mis määratleb ala, mis sisaldab kõiki looma märgistatud liikumispunkte (Thomas *et al.*, 2018). Linnakeskkonnas on populatsioonitihedus 4,24 oravat 10 km kohta, kodupiirkond on 3,5 ha ning kodupiirkondade kattuvus on koguni 84,2% (MCP meetodil) (Jokimäki *et al.*, 2017; Thomas *et al.*, 2018). Suur populatsioonitihedus ja sellest tulenev kõrge kokkupuudete arv linnas elavate oravate vahel suurendab paratamatult tõenäosust nakatuda haigustesse ja parasiitidesse ning võib tõsta loomade stressi. Stressis loom on omakorda vastuvõtlikum haigustekitajatele (Wist *et al.*, 2022; Bradley & Altizer, 2007). Lisaks sellele koonduvad inimeste pakutavad ressursid ning seeläbi ka loomad kindlatesse kohtadesse ning see omakorda suurendab haiguste edasikandumise tõenäosust (Werner & Nunn, 2020; Takahata *et al.*, 2023).

Punaoravatel, kes peavad oma areaali jagama invasiivse halloravaga (*Sciurus carolinensis*), on suur oht nakatuda “oravarõugetesse” (ingl *squirrel poxvirus, SQPV*), mille vastu halloravad ise on immuused (Tompkins *et al.*, 2002; Bradley & Altizer, 2007). Haigus jõudis Euroopase just hallorava tõttu, kuid levib peamiselt punaoravate vahel (Chantrey *et al.*, 2014). Punaoravatele on see haigus aga surmav, põhjustades enne looma surma nahakahjustusi, haavandeid ja kärnasid (Tompkins *et al.*, 2002). Tõenäosust nakatuda suurendab oravate suur tihedus linnaparkides, kus mõlema liigi oravad elutsevad kerge toidukättesaadavuse tõttu (Bradley & Altizer, 2007; Beliniak *et al.*, 2022).

Suur kokkupuude kahe oravaliigi vahel linnades suurendab tõenäosust nii sissetoodud kui ka kohalike parasiitide esinemises punaoraval (Romeo *et al.*, 2013; Romeo *et al.*, 2015; Beliniak *et al.*, 2022). Põhja-Ameerikast pärit ümarussi *Strongyloides robustus* esinemisest Euroopas teatati esmakordselt 2014. aastal Itaalias (Romeo *et al.*, 2014). *Strongyloides robustus* esinemissagedus punaoravatel oli 61% aladel, kus hall- ja punaorav elasid koos, kuid aladel, kus liigid omavahel kokku ei puutunud, leiti ümarussi esinemist vaid 5% punaoravatest. Parasiidi ülekande põhjuseks võib olla oravate poolt samade pesade kasutamine (Romeo *et al.*, 2015). Sellega nakatunud

punaoravate käitumine muutub ning kohasus langeb kahanenud ellujäämuse tõttu (Santicchia *et al.*, 2020), kuid kehamassis ega sigimisvõimes muutusi ei ole teada. Kohaliku ümarussi *Trypanoxyuris sciuri* esinemissagedus punaoravate seas suurenes hallorava kohalolekul 20%, tõustes 70%-lt 90%-ni. *T. sciuri* esinemissageduse tõusu võib seletada punaorava suurenenud vastuvõtlikkusega, mis võib olla põhjustunud suurenenud stressist ja toidukonkurentsist (Romeo *et al.*, 2015).

Punaorav on võsapuugi (*Ixodes ricinus*) vastsetele oluline toiduallikas (Sormunen *et al.*, 2023). Kevadeti võib niidetud ja hooldatud parkides esineda vähem puuke kui looduslikematel aladel, kuid muudel aastaegadel aladevaheline erinevus kaob (Kowalec *et al.*, 2017; Dwużnik-Szarek *et al.*, 2024). Ka puukide poolt kantavaid haigustekitajaid nagu *Rickettsia* spp. ja puukborrelioosi põhjustav *Borrelia burgdorferi* s.l. esineb linnaoravatel vähem kui linna lähedal metsas elavatel (Dwużnik-Szarek *et al.*, 2024). Nende patogeenide mõju oravate tervisele pole veel teada (Luu *et al.*, 2021).

3. Hallorav (*Sciurus carolinensis*) ning hall- ja punaorava vaheline konkurents

Hallorav on Põhja-Ameerikast pärit liik, keda leidub peamiselt USA idaosa ja Kanada kaguosa metsaaladel (Koprowski, 1994). Esimesed neli halloravat viidi 1876. aastal Inglismaale, kus nad vabastati Henbury pargis, Cheshire'is. Inglismaale viidi halloravad nende uudsuse ja eksootilisuse tõttu ning soovist parke ning valdusi ilustada (Middleton, 1931). Peale halloravate esmaviimist Inglismaale on viidud liigi esindajaid järgnevatel aastakümnetel korduvalt ka teistesse riikidesse, sh Iirimaa, Itaaliasse ja ka mujale Suurbritanniasse, kus nad ka tänaseni elavad (ülevaade Wauters *et al.*, 2023). Nende sündmuste tõttu on tänaseks IUCN nimetanud hallorava 100 kõige ohtlikuma invasiivse võõrliigi hulka (Lowe *et al.*, 2004; Wauters *et al.*, 2023).

Hall- ja punaorava niši kattuvus on ulatuslik, lausa 77% (Bryce *et al.*, 2002). Aladel, kus mõlemad orava liigid elavad, konkureerivad halloravad punaoravaga ressursside pärast ning nakatavad neid parasiitidega (*Strongyloides robustus*) ja oravarõugetega, mille vastu halloravad ise immuunsed on (Tompkins *et al.*, 2002; Wauters *et al.*, 2002a; Bradley & Altizer, 2007; Romeo *et al.*, 2013; Romeo *et al.*, 2015). Hallorav jääb konkurentsisis peale ning seetõttu langeb punaorava arvukus aladel, kuhu hallorav elama läheb (Bertolino *et al.*, 2014; Wauters *et al.*, 2023). Lisaks mõjutab invasiivsete halloravate kohalolek negatiivselt ka ökosüsteeme ja metsandust, kuna nad tõmbavad lehtpuudelt, peamiselt pöögilt, puumahla kättesaamiseks või territooriumi märgistamiseks koort maha (ingl *debarking*) (Bertolino & Genovesi, 2003; Mountford, 2006). Kahjustuste tulemusel kannatavad kõige enam Lääne- ja Kesk-Euroopas levinud pöögid – nende arvukus väheneb, kahjustunud puude kasv on aeglustunud ning väärarengutega, selle tulemusel muutub metsade liigiline koosseis (Mountford, 2006; IUCN, 2018).

Halloravad on punaoravatest mõõdult suuremad ning kehamassilt umbkaudu kaks korda raskemad, mille tulemusel on neil ka suuremad rasvavarud, mis omakorda tõstab halloravate üldist vastupanuvõimet ja ellujäämist. Talviti veedavad punaoravad halloravatest rohkem aega toiduotsingul, samas kui halloravad hoiavad selle arvelt energiat kokku (Kenward & Tonkin, 2011). Ka toitumises on halloravatel eelis – nad taluvad tanniine, mida leidub ohtrasti nt tammetõrudes, punaoravatest palju paremini. See annab neile liigivahelises konkurentsisis lehtpuumetsades suurema eelise, kuna nad saavad toetuda täielikult tammetõrudele, kui teisi

toiduallikaid napib. Lisaks hakkavad halloravad sarapuupähkleid punaoravatest varem sööma, seega jääb seda olulist toiduallikat punaoravatele vähem (Kenward & Holm, 1993).

Konkurentsi süvendab veelgi asjaolu, et halloravad varastavad punaoravate peidukohtadest nende toiduvarusid. See käitumine on eriti levinud, kui ressursse on vähe saadaval, vähendades punaoravate toidu tarbimist ning kehamassi, mis mõjutab otseselt ka nende sigimisvõimet (Wauters *et al.*, 2002b). Langus punaoravate sigimisvõimes peegeldub väiksemast protsendist punaoravatest, kes saavad aastas rohkem kui ühe pesakonna – kui halloravat ei esine, teiskordselt poegib umbkaudu 50% sigimiseas punaoravatest, hallorava esinemisel, on see vaid 20%. See soodustab halloravate suuremat levikut ja punaoravate arvukuse vähenemist (Wauters *et al.*, 2002b; Gurnell *et al.*, 2004).

Halloravad on pärit Põhja-Ameerika lehtmetsadest ning seetõttu on nad eriti edukad linnakeskkonnas, kus esineb tavaliselt rohkem lehtpuid (Kenward & Holm, 1993; Koprowski, 1994; Hämäläinen *et al.*, 2018; Wauters *et al.*, 2023). Võrreldes punaoravatega on nad ka inimeste suhtes vähem ettevaatlikud ehk halloravate põgenemise alguskaugus on linnades punaoravate omast kordades väiksem, mis annab neile eelise linnades pakutava lisatoidu hankimisel (Wauters *et al.*, 1997; Engelhardt & Weladji, 2011; Uchida *et al.*, 2019). Lisaks on halloravaid tihti nähtud prügikastidest pärit toidujääke söömas, mis veelgi tõstab nende kohasust inimasulates (Rimbach *et al.*, 2023; Wist *et al.*, 2022). Punaoravad seevastu on harjunud toitu otsima pigem puuvõrast ning prügikastide sisu toiduallikana kasutavad seetõttu ilmselt harvemini kui halloravad (Rimbach *et al.*, 2023; van der Merwe *et al.*, 2005).

Aladel, kus esineb nii puna- kui ka halloravaid, on punaoravatel kõrgem stressitase (suurem glükokortikosteroididide metaboliitide kontsentratsioon väljaheidetes) kui aladel, kus halloravaid ei esine. Samuti langeb punaoravate stressitase, kui halloravad nende elukeskkonnast eemaldatakse (Santicchia *et al.*, 2018; Sapolsky *et al.*, 2000). Seega halloravate kohalolek põhjustab punaoravatele otseselt kroonilist stressi, mis mõjutab negatiivselt punaoravate kehasuurust, immuunsüsteemi toimimist ja sigimisvõimekust, mis viivad punaoravate arvukuse languseni (Santicchia *et al.*, 2018; Sapolsky *et al.*, 2000).

4. Oravate vigastused linnakeskkonnas

4.1. Kirjanduslikud uurimistulemused

Kuigi linnaelupaigad pakuvad punaoravatele ohtralt ressursse, kaasnevad selle keskkonnaga ka mitmed ohud, millest märkimisväärsed on liiklusõnnetused ning koduloomadest kiskjate, nagu kasside ja koerte ohvriks sattumine (Beliniak *et al.*, 2022; Blackett *et al.*, 2018; Shuttleworth, 2001). Üheks põhjuseks võib pidada suurenenud aega, mis linnaoravad maapinnal veedavad. Kui looduses veedavad oravad 63-91% oma aktiivsest ajast puuvõras toitu otsimas, siis inimtekkelises keskkonnas on puuvõras veedetud aeg aktiivsest ajast vaid 50–53%. Maapinnal inimeste poolt pakutavat lisatoitu otsides veedetud aeg suurendab liiklusõnnetuste ja koduloomade kiskluse riski (Shuttleworth, 2001).

Uuringute kohaselt tõuseb märgatavalt punaoravatele saatuslike liiklusõnnetuste arv sügiseti – lausa üle poole liiklusõnnetuste (54%). Suurt õnnetuste arvu võib selgitada oravapopulatsiooni suur sügisene tihedus ja talviste toiduvarude kogumise tulemusena suvega võrreldes 10% võrra suurenenud maapinnal veedetud aja maht. Ka oravapopulatsioonide suuruse haripunkt on sügiseti, kui noored oravad hajuvad laiali oma sünnikohast. Lisaks on täheldatud, et talviti hukuvad liiklusõnnetustes suurema tõenäosusega isased punaoravad – arvatavasti ületavad nad talviti emastest rohkem teid eesmärgiga endale paariline leida (Shuttleworth, 2001).

Mitmed uuringud on leidnud, et ligikaudu pooled linnaläheduses elavatest oravatest surevad liiklusõnnetuste tõttu (LaRose *et al.*, 2010; Shuttleworth *et al.*, 2015; Blackett *et al.*, 2018). See võib aga olla ülehinnatud seetõttu, et sõiduteele jäänud loomade säilmed on tõenäoliselt teistest paremini märgatavad ja mistõttu ka suurema tõenäosusega üles märgitud. Samas võib olla liiklusõnnetustes hukkunud oravate arvu ka alahinnatud. Liikluses viga saanud oravad võivad jõuda teelt kõrvalisemale alale ning seal surra, jäädes märkamata. Samuti on teedele jäänud säilmed kergelt kättesaadavad röövlomadele, kes võivad need eemaldada enne, kui tekib võimalus neid üles märkida (Shuttleworth, 2001).

Inimasulate lähistel sureb täheldatav osa punaoravaid ka kiskluse tagajärjel ning paljud neist jäävad koduloomade peamiselt vabalt ringi liikuvate kasside ohvriks. Nimelt näitas Jersey saarel läbiviidud uuring, et koduloomad põhjustasid 91.7% punaoravate kisklussurmades. Nendest oravatest oli omakorda 70.8% surnud kasside ja 20.8% koerte tõttu (Blackett *et al.*, 2018).

Kasside poolt kujutatavat ohtu linnaoravatele on tõdenud ka Fey *et al.* (2016) ning Jokimäki *et al.* (2017).

4.2. Eesti andmed

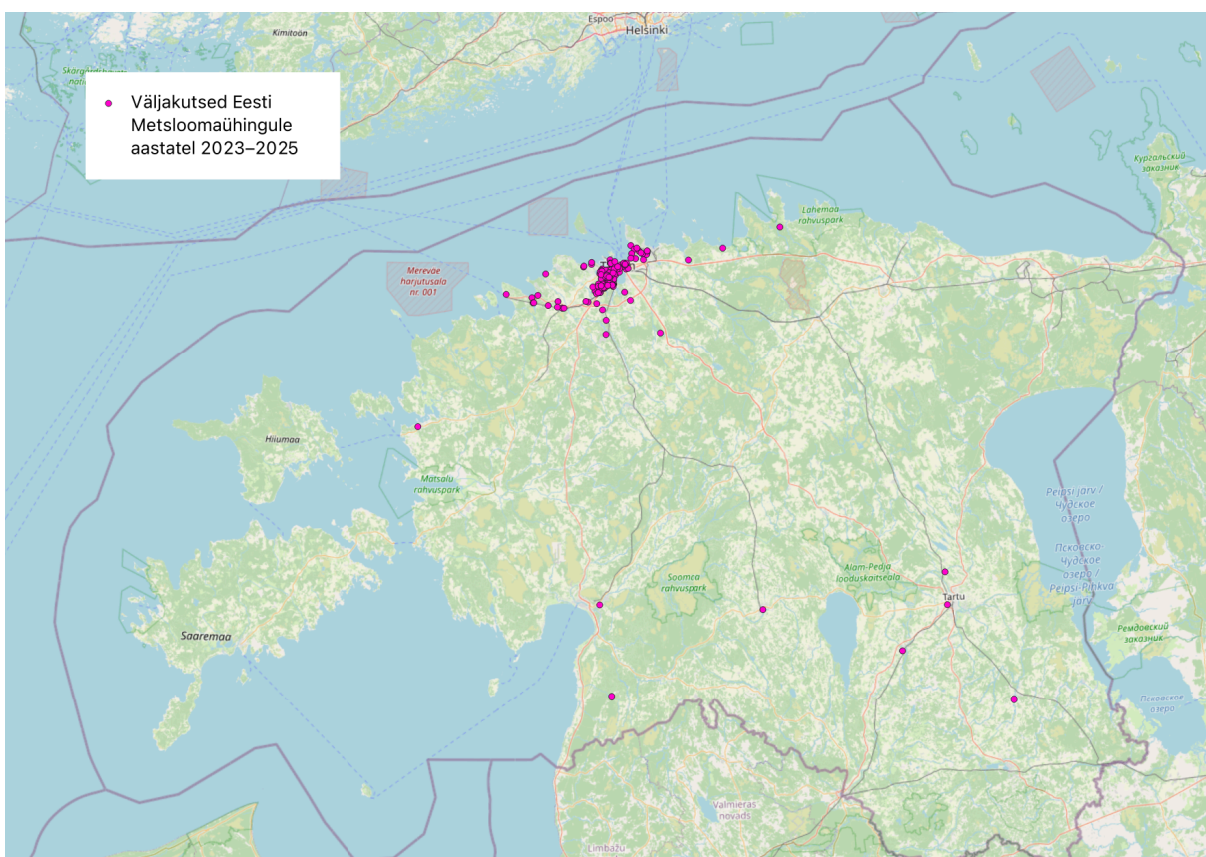
QGIS-i rakenduse abil on kaardistatud Eestis märgatud punaoravate asukohad. Kasutatud on andmeid eElurikkuse, loodusuuringute ettevõtte ReWildi ja Eesti Metsloomäühingu andmebaasidest. Eesti Metsloomäühingu andmetest on kaardile kantud 2023., 2024. ja käesoleva ehk 2025. aasta 24. maini tehtud väljakutsed. Selle aja jooksul tehti kogutud andmete järgi Eesti Metsloomäühingule 435 väljakutset.

2024. ja 2023. aasta järgi tehti suurem osa väljakutseid kevad- ja suvekuudel (tabel 1). Kõige rohkem teateid tehti mai (31,69% teadetest) ja juunikuus (17,44%) ning kõige vähem talvekuudel. Suurem osa väljakutsetest olid oravapogadega seotud, mis on kooskõlas oravate pesitsusperioodiga – kevadel ja suvel sünnivad pojad.

Tabel 1. 2024. ja 2023. aastal Eesti Metsloomäühingule oravate kohta tehtud teadete kuuline jaotus

Kuu	Osakaal kõikidest teadetest (%)
Jaanuar	1,16
Veebruar	1,45
Märts	1,45
Aprill	12,5
Mai	31,69
Juuni	17,44
Juuli	16,28
August	5,81
September	7,27
Oktoober	3,78
November	0,87

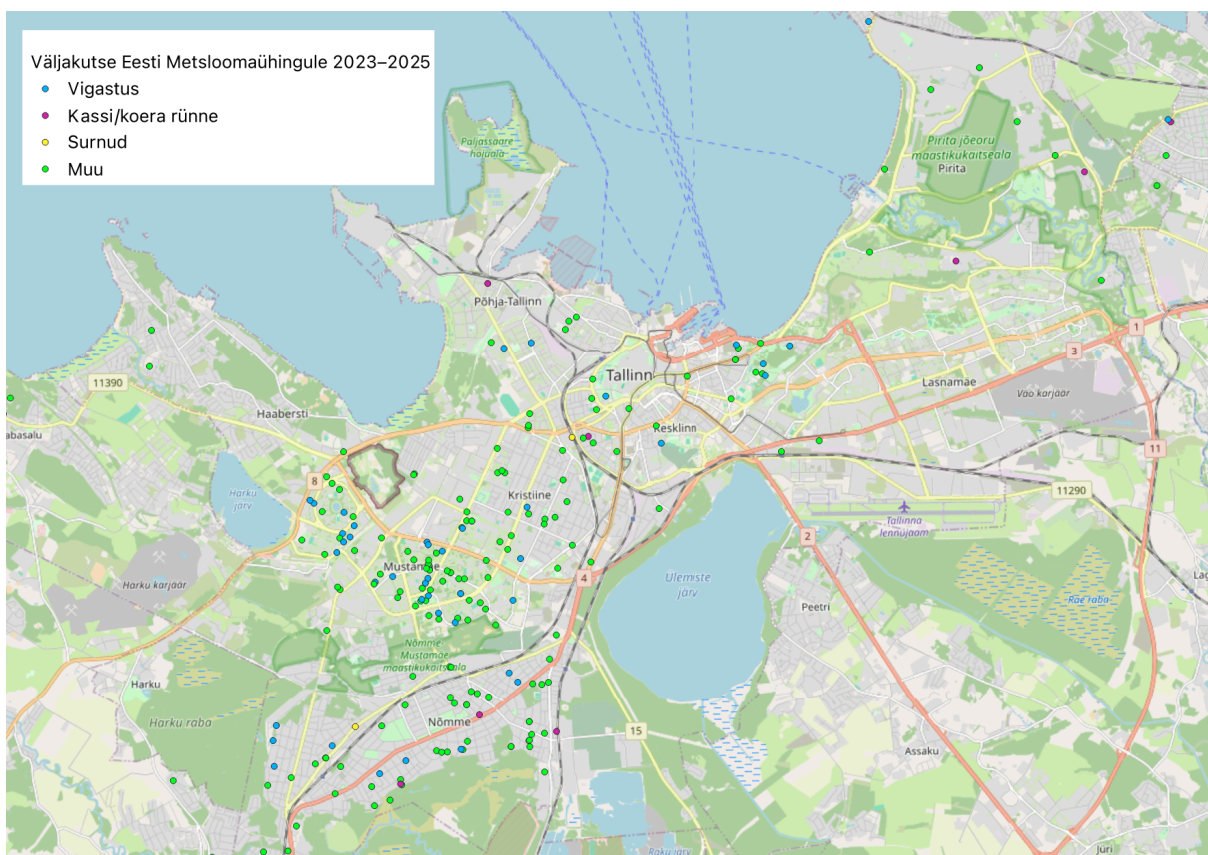
Eesti Metsloomaühingule tehtud teadaanded kontsentreerusid väga tugevalt Tallinnas (joonis 1) ning seetõttu on töös käsitletud sedapuhku ka antud analüüsis vaid Tallinnat. Kokku on kaardistatud 252 Eesti Metsloomaühingule tehtud väljakutset. Paraku jäi suur osa kaardistamata täpsete aadresside puudumise tõttu.



Joonis 1. Eesti Metsloomaühingule tehtud väljakutsed oravate kohta aastatel 2023–2025

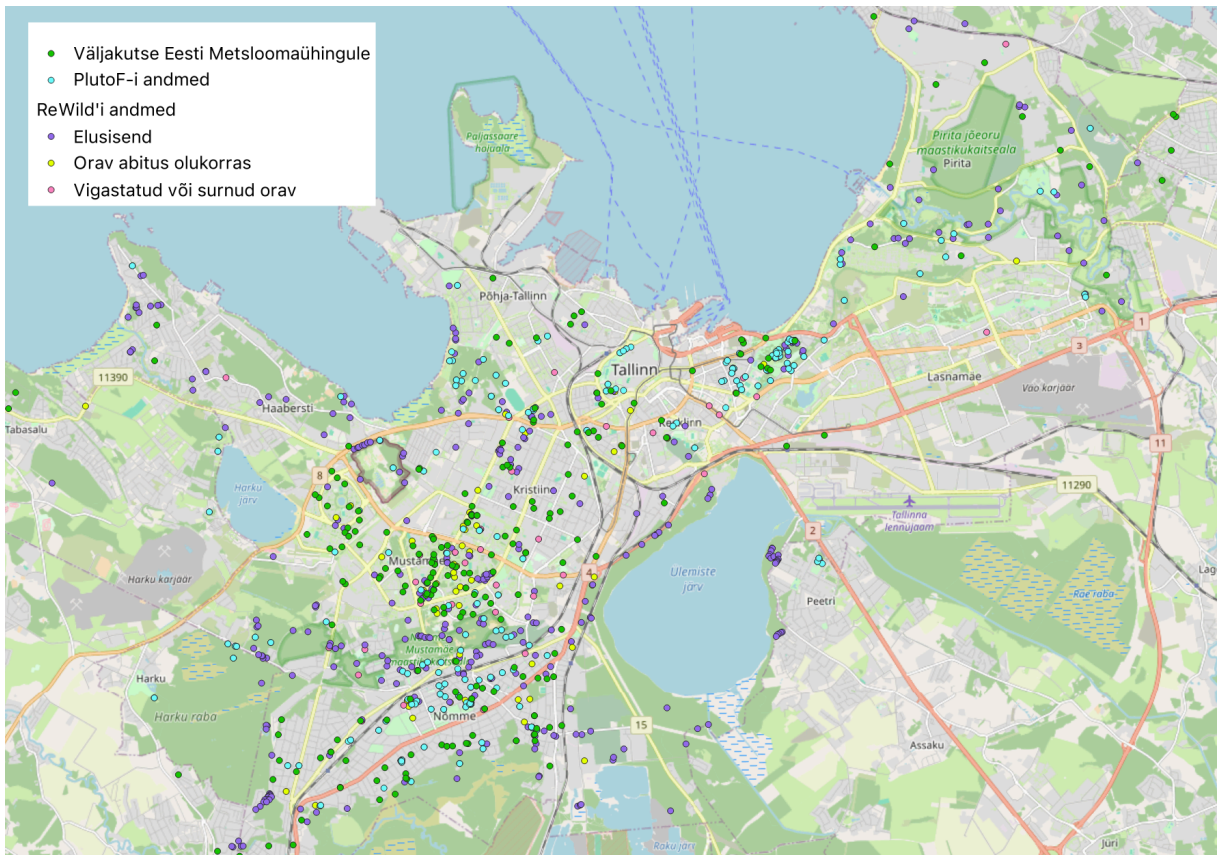
Jooniselt 2 tuleb välja, et suurimateks ohukohtadeks Tallinnas on tiheasustusega linnapiirkonnad nagu Mustamäe, Kristiine, Õismäe ja Nõmme, kuid see võib peegeldada pigem tallinlaste suuremat teadlikkust Eesti Metsloomaühingust ja teatamisaktiivsust juhtumitest kui tegelikku ohtude kontsentratsiooni. Eriti tuleb esile vigastuste rohkus linnas mitte looduslikel servaaladel, mis viitab, et metsasemad piirkonnad on oravate jaoks ohutumad. Vigastatud oravate koondumine Mustamäel ja Õismäel näitab, et need on oravatele

ohtlikud piirkonnad, ilmselt liikluserohkuse ja väheste rohealade tõttu. Kodukasside rünnakud esinevad inimasulate lähedal, kus nad ka üldjuhul elavad.



Joonis 2. Eesti Metsloomaaühingule tehtud oravatega seotud väljakutsed Tallinnas ja selle ümbruses aastatel 2023–2025

Ka Eesti Metsloomaaühingu andmete kõrvutamisel PlutoF-i ja ReWildi andmetega (joonis 3) paistab silma Mustamäe ohukohana punaoravatele, kuid on näha, et ka kesklinnas on õnnetusjuhtumeid palju. Pirita linnaosa on oravatele andmete põhjal turvalisem, kuna õnnetusjuhtumeid on piirkonnas vaid üksikud. Pirital on võrreldes probleemaladega rohkem ja suuremad rohealad ning võrdlemisi väiksem autoliiklus.



Joonis 3. Punaoravate asukohad Tallinnas Eesti Metsloomaühingu, PlutoF-i ja ReWildi andmetel

5. Punaoravate jaoks paremate linnade kujundamine

Inimese loodud alad linnakeskkonnas – nagu pargid, hoovid ja rohealad – on kahaneva arvukusega punaoravale oluliseks elupaigaks (Jokimäki *et al.*, 2017). Kuna punaorav on harjunud inimeste läheduses elama, oskab ta linnakeskkonnas hästi hakkama saada ja seal leiduvaid võimalusi ära kasutada. Samas saab inimene anda endapoolse panuse, et toetada punaorava heaolu ka tulevikus – eriti juhul, kui piirkonda peaks ilmuma invasiivne võõrliik hallorav, kes ohustab punaorava levikut (Fingland *et al.*, 2022; Wauters *et al.*, 2023).

Üks peamisi punaoravate arvukuse vähenemist mõjutavaid tegureid on liigile sobilike elupaikade kadu. Samuti mõjutab punaoravaid võimalike elupaikade killustatus, seega tuleb säilitada ning parandada olemasolevaid elupaiku ning luua sidusust elupaikade vahel (Mortelliti *et al.*, 2011). Just elupaikade kadu on peamine liigi arvukuse vähenemise põhjus, seega peaks liigikaitse seisukohalt eelkõige keskenduma elupaikade säilitamisele (Fahrig, 1997).

Linnakeskkonnas leiduvate rohealade kvaliteet peegeldub otseselt punaoravate edukuses ja arvukuses, tõstes emaste oravate sigimisvõimekust ning oravapoegade ellujäämist (Wauters *et al.*, 1997). Punaoravatele väärtuslik roheala sisaldab liigile olulist taimekooslust, milles kindlasti esinevad kuused, männid, eeldatavasti ka sarapuud, mis on neile oluliseks toiduallikaks ja/või pesapuudeks. Pesapuudeks sobivad enim vanad puud, mis kannavad hulgaliselt saaki ning milles leidub õõnsusi, kus pesitseda ja varjuda (Stirkè, 2019; Jokimäki *et al.*, 2017; Gurnell *et al.*, 2009). Seega tuleb säilitada juba olemasolevaid puid ja vajadusel uusi istutada, et oravate elukeskkond paraneks veelgi. Pesitsemisvõimaluste suuremahulisemaks parandamiseks võib linnakeskkonnadesse paigaldada ka spetsiaalselt oravatele mõeldud pesakaste (Stirkè, 2019; Fingland *et al.*, 2022).

Looduslike toiduallikate külluse tagamine toetab oravate populatsioone linnades, kuid lisaõogi kättesaadavus muudab linnakeskkonna oravatele veel kvaliteetsemaks elupaigaks (Reher *et al.*, 2016; Vieira *et al.*, 2015). Oravate lisaõõtmine on viis, kuidas neid toetada linnakeskkonnas, kus neile looduslike toiduallikaid vähem leidub (Bosch & Lurz 2012, viidatud Fingland *et al.*, 2022 kaudu). LISAÕÖK peab olema kvaliteetne, sest kui oravad liigselt ebakvaliteetsele lisaõõtmisele toetuvad, võib neil tekkida kindlatest ainetest puudujääke, mis viib pikas perspektiivis terviseprobleemideni (Shuttleworth, 1997, viidatud

Thomas *et al.*, 2018 kaudu; Wist *et al.*, 2022). Lisaks võib lisatoitmine, mis koondab ressursid ning seeläbi ka loomad kindlatesse kohtadesse, suurendada haiguse edasikandumise tõenäosust (Werner & Nunn, 2020; Takahata *et al.*, 2023). Haiguste levikut toitmiskohtades võib vähendada näiteks söögikohtade regulaarse puhastamise ja hajusalt paigutamise abil (Schaper *et al.*, 2021). Seega tuleks harida avalikkust ohutute söötmisviiside osas, et vältida haiguste levikut ja toitumisvaegusi (Wist *et al.*, 2022; Fingland *et al.*, 2022; Moyers *et al.*, 2018).

Linnakeskkonnas sagedate liiklusõnnetuste vältimiseks peaks kohtadesse, kus oravad sageli teid ületavad, püstitama liiklusmärke, mis juhiksid autojuhtide tähelepanu võimalusele, et teele võib sattuda orav (joonis 4). Lisaks võib paigutada ohtlikumatesse kohtadesse, puuvõrade ühendamiseks köitest valmistatud oravasilla nagu näha joonisel 5, mille abil oravad saaksid ohutult sõiduteid ületada ka siis kui puuvõrad on okstelt okstele hüppamiseks üksteisest liiga kaugel. Kohtades, kuhu sillad on paigutatud, ei ole enam oravaid maapinnalt sõiduteid ületamas nähtud, vaid kasutades paigaldatud sildasid (Yanagawa, 2005). Eestis on esimesed sammud liiklusohlike olukordade ennetamiseks juba astunud – näiteks on oravasild paigaldatud Nõmmele Kadaka puiestee äärde ning Tartus Toomemäele paigaldati liiklusmärk, mis juhhib tähelepanu oravate võimalikule kohalolule.



Joonis 4. Liiklusmärk, mis juhhib tähelepanu sõiduteed ületavatele oravatele Toomemäel Tartus. Foto: Tuul Sepp, 2025.



Joonis 5. Oravate jaoks ehitatud köitest sild Inglismaal. Allikas: BBC News 2021.

2024. aastal algatas Jeffrey Carbillet Eestis esimese teadusliku uuringu, mille eesmärk on välja selgitada, kuidas linna- ja maaelupaigad mõjutavad punaoravate tervist. Pilootuuringus uuritakse oravate stressitaset, toitumusseisundit ja kokkupuudet saasteainetega. Tegemist on olulise sammuga, sest seni ei ole Eestis oravate tervist teaduslikult uuritud ega neid märgistatud – puudub teadmine, millised elutingimused sobivad neile siinses keskkonnas kõige paremini. Tegu on ühtlasi Eesti esimese oravate märgistamisprogrammiga. Märgistamise abil saab eristada juba varem püütud isendeid ja välistada korduvpüügist tulenevaid moonutusi andmetes. Samuti saab tänu looma märgistamisele koguda andmeid individuaaltasemel ka aja möödudes. Kui uuringus selgub, milliseid terviseriske linnakeskkond kaasa toob, saab nende alusel luua jälgimis- ja kaitseprogrammi, mis aitab parandada oravate heaolu linnas. Saadud teadmised aitavad tugevdada ka punaorava vastupanuvõimet juhaks, kui Eestisse peaks jõudma konkureeriv võõrliik hallorav.

Halloravate populatsiooni ohjeldamist võib aidata prügikastide muutmine metsloomadele kättesaamatuks. Halloravad kasutavad linnakeskkonnas toidu leidmiseks sageli prügikaste, punaoravad teevad seda palju harvemini (Rimbach *et al.*, 2023; van der Merwe *et al.*, 2005). Iirimaal ja Šotimaal on halloravate arvukus langenud taastuva metsnugise (*Martes martes*) populatsiooni tõttu (Sheehy *et al.*, 2013). Põhja-Iirimaal läbi viidud uuringus selgus, et pärast

metsnugise levikut kasvas punaorava esinemissagedus aastatel 2015–2020 27%-lt 38%-ni ning metsnugise oma 27%-lt 53%-ni. Samal ajal langes hallorava levik 23%-lt 11%-ni. Seda trendi võib selgitada asjaolu, et punaoravad ja metsnugised on evolutsiooni käigus kohastunud koos eksisteerima, mistõttu punaorav oskab metsnugise eest paremini hoiduda, hallorav aga mitte (Twining *et al.*, 2022). Metsnugise kasutamine hallorava populatsiooni ohjamiseks toob ilmselget kasu, kuid tuleb arvestada, et ta on ka punaorava looduslik kiskja ning võib neid ka püüda – eriti olukorras, kus hallorava populatsioon on juba oluliselt vähenenud. Seetõttu tuleks metsnugise kasutamist hallorava tõrjemeetmena rakendada ettevaatlikult.

6. Arutelu

Käesoleva töö eesmärk oli varasemate uuringute põhjal hinnata punaoravate kohanemisvõimet linnakeskkonnas (tabel 2), selgitada peamised ohud linnastumisel ning pakkuda välja võimalusi, kuidas muuta linnaruum oravasõbralikumaks (joonis 6). Praktilise osana kaardistati Eesti Metsloomaühingule tehtud väljakutsed, et tuvastada ohutegureid Tallinna kontekstis.

Tabel 2. Punaoravate ökoloogilised ja käitumuslikud erinevused linna- ja maakeskkonnas (autori koostatud lähtuvalt ülal esitatud kirjanduse ülevaatele).

	Maakeskkond	Linnakeskkond
Sigimine	Lühem sigimisperiood, väiksem paaritumisaktiivsus, madalam sigimisedukus	Pikem sigimisperiood, suurem paaritumisaktiivsus, kõrgem sigimisedukus tänu lisatoidu kättesaadavusele
Pesitsemine	Eelistavad okaspuid, harvem pesitsevad lehtpuudel	Okaspuude vähesuse tõttu pesitsevad rohkem lehtpuudel, pesakastides, ka ehitistel
Kodupiirkond	Keskmiselt 4,48 ha, väiksema kattuvusega	Keskmiselt 3,5 ha, suure kattuvusega
Territooriumi valik	Noored valivad uue kodupiirkonna sünnipaigale kaugemal, valiku langetamisel külastavad potentsiaalset kodupiirkonda harva	Noored valivad uue kodupiirkonna sünnipaigale lähedal, valiku langetamisel külastavad potentsiaalset kodupiirkonda tihti
Liikumismustrid	Suviti keskpäeval puhkusperiood	Suvine keskpäeva puhkusperiood puudub
Toiduotsing	Puuvõras suurema osa ajast, inimkontakt puudub	Rohkem maapinnal, inimesed käest toidu võtmine
Toidu varumine	Varuvad vähem, peidavad leiukohtast kaugemale	Varuvad kordades rohkem, peidavad leiukohtadele lähemale
Valvsus	Pikem põgenemiskaugus, suurem valvsus	Lühem põgenemiskaugus, väiksem valvelolek
Kehamass	Emased üldjuhul kergemad, kehamass varieerub hooajaliselt	Emased üldjuhul raskemad, kehamass stabiilsem aastaringselt

Toitumine	Pähklid vaid 3%, rohkem loomset ja seeni	Pähklid 70–87% dieedist, rohkem suhkrut
Parasiidid ja haigused	Väiksem risk	Suurem risk, rohkemate kontaktide ja suurema territooriumite kattuvuse tõttu
Vigastused	Looduslik kisklus	Liiklusõnnetuste suurem osakaal, kassirünnakud



Joonis 6. Linnakeskkonnas punaoravate elukäiku mõjutavad probleemid ja võimalikud lahendused. Oranžil taustal on kujutatud linnakeskkonna stressorid ja probleemid, mis mõjutavad punaorava heaolu ning mida on käesolevas töös käsitletud. Rohelisel taustal on esitatud vastavad lahendused, mille rakendamine aitaks oravate toimetulekut linnas parandada. Jooned ühendavad punaoravate elukäiku mõjutavaid probleeme ja võimalike lahendustega. Foto: Katariina Kuusaru 2025.

Ehkki punaoravat on Euroopa linnakeskkonnas üpris palju uuritud, leidub siiani olulisi teadmislünki. Näiteks on linnaeluga seotud lisatoitmise mõju kohta vastuolulisi tulemusi: osades uuringutes on leitud, et linnakeskkonnas on oravatel suurem kehamass, teistes aga väiksem (Wauters *et al.*, 2001; Lyons *et al.*, 2017; Beliniak *et al.*, 2022; Wist *et al.*, 2022;

Takahata *et al.*, 2023). Sellised erinevused viitavad sellele, et linnakeskkonna mõju füsioloogiale sõltub mitmest tegurist – toidukättesaadavusest, -kvaliteedist ning populatsioonitihedusest. Üldistuste tegemine on keeruline ning vajalikud on täpsemad uuringud, mis võimaldaksid selgitada, millistel tingimustel linnakeskkond punaoravate kehamassi ja sigimisedukust soodustab või pärsib.

Toitumise osas on teada, et linnaoravad varuvad lisatoidu tõttu kordades rohkem toitu (Shuttleworth, 2000), kuid teadmata on, kui suur osa varutud toidust ka tegelikult ära tarbitakse. Samuti vajab uurimist, kas linnakeskkonna suurema röövlusriski tõttu muudavad oravad teadlikult oma varumiskäitumist.

Punaorava pesitsemiskäitumise osas on leitud, et liik eelistab pesitsemiseks okaspuid, mis täidavad ka toiduallika rolli ning pakuvad kaitset kiskluse eest (Hämäläinen *et al.*, 2018; Stirké, 2019; Gurnell *et al.*, 2009). Linnakeskkonnas, kus okaspuid on vähem, kasutavad oravad pesadeks lehtpuid, pesakaste ja isegi hooneid (Hämäläinen *et al.*, 2018; Stirké, 2019). Siiski puuduvad andmed selle kohta, kuidas sellised alternatiivsed pesapaigad mõjutavad poegade ellujäämist ja kisklusriski.

Hallorava kohalolu on punaorava säilimise seisukohast üks kriitilisemaid faktoreid aladel, kus hallorav on invasiivne (Bertolino *et al.*, 2014; Wauters *et al.*, 2023). Seni ei ole selgelt teada, kas hallorava invasioon levib esmajärjekorras linna- või metsakeskkonda ning millised metsa- ja linnaruumid on kõige haavatavamad. Täpsemad levikumustrid võimaldaksid ennetustööd paremini planeerida. Lisaks koos halloravaga levinud nematood *Strongyloides robustus* on teadaolevalt punaoravale ülekanduv, kuid on vaja täiendavaid uuringuid, kuidas parasiit mõjutab punaoravate kehamassi ja sigimisedukust.

Töö praktiline osa tõi välja ka meetoodilisi piiranguid. Eesti Metsloomaühingule laekunud teated pärinevad peamiselt Tallinnast. See võib viidata mitte niivõrd suuremale probleemide sagedusele, vaid pigem sellele, et tallinlased on teadlikumad ja aktiivsemad juhtumitest teatamisel. Seega võivad mõnede linnaosade või teiste linnade “turvalisena” paistvad andmed olla info puudumise mitte tegeliku ohutuse tulemus. See seab piiranguid andmete üldistatavusele ja näitab vajadust teadlikkuse suurendamiseks ka väljaspool Tallinna. Lisaks puudus suurel osal väljakutsetest juhtunu täpne aadress, mis pärssis võimalust antud

väljakutseid kaardistada. Andmete puudus võib jätta varjatuks ohukohad ning see võib omakorda piirata ennetusmeetmete tõhusat planeerimist ja rakendamist.

Vaatamata neile kitsaskohtadele on Eestis tehtud olulisi esimesi samme oravasõbralikuma linnaruumi kujundamiseks. Näiteks on Nõmmel rajatud oravasild ning paigaldatud liiklusmärgid oravate liiklemisele tähelepanu juhtimiseks. Lisaks tegutseb Eesti Metsloomauhing aktiivselt peamiselt linnades vigastada saanud metsloomade, sh oravate ravi ja vabastamisega. 2024. aastal avati lisaks Tallinnas, Paides, Raplamaal, Pärnumaal ja Saaremaal asuvatele väliaedikutele töö autori kaasabil ka Tartu linna esimene orava väliaedik, mis võimaldab oravaid pärast paranemist ka Tartus taas loodusesse lasta.

Töö autor on Tartu linnale edastanud soovitusel oravatele sobivate puu- ja põõsaliikide istutamiseks linnaruumi Tartu Roheringi (urbanLIFECircles) projekti raames. Samuti alustati 2024. aastal Eestis esimese teadusliku uuringuga, mis käsitleb linna- ja maaelupaiga mõju punaoravate tervisele. Selle käigus märgistatakse oravaid, paigaldatakse liiklusmärke ja rajatakse pesakaste, mis aitavad luua linnas paremaid pesitsustingimusi ja võimaldavad pikaajalist seiret.

Kokkuvõte

Punaorav on Euroopas laialt levinud väikeimetaja, kes on traditsiooniliselt elanud metsades. Kuna tegu on liigiga, kellele sobib mosaiikne maastik, on teda üha enam hakatud kohtama linnaaladel, eriti poollooduslikel aladel nagu kalmistud, koduaiad ja pargid. Linnakeskkond pakub punaoravale rohkelt ressursse, kuid sellega kaasnevad mitmed ohutegurid, nagu elupaikade kadu ja killustumine, haiguste leviku suurenemine ning tihedam kontakt inimesega, mis toob sageli kaasa rünnakuid lemmikloomade poolt ja autoõnnetusi. Lisaks võib Eestis tulevikus ohuks kujuneda Euroopasse sissetoodud invasiivne hallorav, kes on Suurbritannias ja Itaalias hakanud punaoravaga ressursside pärast konkureerima.

Käesoleva töö eesmärgiks oli anda ülevaade punaorava käitumisest, tervisest ja ökoloogiast linnakeskkonnas võrreldes maapiirkondadega. Eesti Metsloomaühingu andmete põhjal selgitati välja peamised ohutegurid Eesti kontekstis ning kaardistati Tallinna riskipiirkonnad, et neid saaks arvesse võtta linnaruumi kavandamisel ja parandada elutingimusi. Tuginedes teaduskirjandusele käsitleti linnastumise mõju oravate sigimiskäitumisele, toitumisele, liikumismustritele ja ellujäämisele. Samuti anti ülevaade praktilistest lahendustest, mida saaks rakendada punaoravate kaitse tõhustamiseks Eestis.

Eesti Metsloomaühingu andmete kaardistamine näitas, millised piirkonnad Tallinna linnakeskkonnas kujutavad punaoravatele suurimat ohtu. Surnud ja vigastatud isendite leiuasukohtade analüüs tõi esile probleemsed piirkonnad: tiheda liiklusega teede ääred ning alad, kus rohealade ühendatus on nõrk. Kohalikud andmed kinnitasid teaduskirjanduses kirjeldatud ohte – linnakeskkond kujutab punaoravale märkimisväärset ohtu ning olukorra parandamiseks on vaja rakendada sihipäraseid meetmeid. Seireandmete kasutamist linnaplaneerimises saab pidada oluliseks vahendiks liigi elutingimuste parandamisel.

Punaorav on käitumuslikult hästi kohastunud linnakeskkonnaga, kasutades seal kättesaadavaid ressursse ning levides suhteliselt edukalt. Siiski viitavad nii teadusartiklid kui ka Eesti Metsloomaühingu andmed vajadusele säilitada ja laiendada linnade rohealasid, kuna elupaikade kadu on liigi püsijäämisele kõige ohtlikum. Punaorava toetamiseks tuleb kujundada linnamaastikku viisil, mis vähendab elupaikade isoleeritust – näiteks sidudes rohealad omavahel rohekoridoride abil, rajades ohutud ülekäigurajad (nt oravasillad), piirates kodukasside liikumist ning säilitades mitmekesise taimestiku, mis toetab orava toitumis- ja pesitsemisvajadusi. Need

meetmed aitaksid lisaks punaoravale ka teisi linnalooduse liike ning tõstaksid linnade üldist ökoloogilist kvaliteeti.

Summary

The red squirrel is a small mammal widely distributed across Europe and traditionally inhabits forests. As a species well-adapted to mosaic landscapes, it is increasingly found in urban areas, especially in semi-natural habitats such as cemeteries, home gardens, and parks. Although the urban environment offers abundant resources, it also presents several threats to red squirrels, including habitat loss and fragmentation, increased disease transmission, and closer contact with humans, which often results in attacks by pets and road accidents. Additionally, the invasive grey squirrel introduced to Europe may pose a future threat in Estonia, as it has already begun to compete with red squirrels for resources in the UK and Italy.

The aim of this study was to provide an overview of the red squirrel's behavior, health, and ecology in urban environments compared to rural areas. Based on data from the Estonian Wildlife Center, the main threats in the Estonian context were identified, and risk areas in Tallinn were mapped to inform urban planning and improve habitat conditions. Scientific literature was used to examine the impact of urbanization on squirrel reproduction, diet, movement patterns, and survival. Practical solutions to enhance red squirrel conservation in Estonia were also reviewed.

Mapping data from the Estonian Wildlife Center highlighted areas in Tallinn's urban environment that pose the greatest threats to red squirrels. Analysis of locations where dead or injured individuals were found revealed problematic zones: roads with heavy traffic and areas with weak green space connectivity. Local data confirmed threats described in the literature — urban environments pose a significant risk to red squirrels, and targeted measures are needed to improve the situation. The use of monitoring data in urban planning can be seen as an important tool for improving the species' living conditions.

The red squirrel has behaviorally adapted well to urban environments by using available resources and spreading relatively successfully. However, both scientific articles and data from the Estonian Wildlife Center highlight the need to preserve and expand urban green spaces, as habitat loss is the most serious threat to the species' survival. Supporting red squirrels requires designing urban landscapes in ways that reduce habitat isolation—for example, connecting green areas through green corridors, building safe crossings (such as squirrel bridges), restricting domestic cat movement, and maintaining diverse vegetation to support the squirrel's feeding and

nesting needs. These measures would also benefit other urban wildlife species and enhance the overall ecological quality of cities.

Tänuavaldus

Kõige suurem tänu minu juhendajatele Tuul Sepp ja Jeffrey Carbillet, kes alati kaasa mõtlesid, kiireid lahendusi pakkusid, kerkinud küsimustele põhjalikult vastasid ja toetasid mind igal sammul – nende abiga oli tööprotsess sujuv ja valutu. Suur tänu ka Katrin Idlale, kes tööprotsessile enda panuse andis. Tänan ka Mihkli ja Miiat, kelle innukus mind töö kirjutamisel inspireeris ja kes olid alati valmis aitama.

Kasutatud kirjandus

- Baker, P., Bentley, A., Ansell, R. J., & Harris, S. (2005, 12). Impact of predation by domestic cats *Felis catus* in an urban area. *Mammal Review*, 35(3-4), 302 - 312.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2005.00071.x>
- Beliniak, A., Gryz, J., Klich, D., Jasińska, K., & Krauze-Gryz, D. (2022). Body Condition and Breeding of Urban Red Squirrels: Comparison of Two Populations Affected by Different Levels of Urbanization. *Animals*, 12(23). <https://doi.org/10.3390/ani12233246>
- Beliniak, A., Krauze-Gryz, D., Jasińska, K., Jankowska, K., & Gryz, J. (2021). Contrast in daily activity patterns of red squirrels inhabiting urban park and urban forest. *Hystrix*, 31(2), 159-164. <https://doi.org/10.4404/hystrix-00476-2021>
- Bertolino, S., Cordero di Montezemolo, N., Preatoni, D., Wauters, L., & Martinoli, A. (2014). A grey future for Europe: *Sciurus carolinensis* is replacing native red squirrels in Italy. *Biological Invasions*, 16, 53–62. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0502-3>
- Bertolino, S., & Genovesi, P. (2003). Spread and attempted eradication of the grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) in Italy, and consequences for the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in Eurasia. *Biological Conservation*, 109, 351–358.
[https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00161-1](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00161-1)
- Blackett, T. A., Simpson, V., Haugland, S., Everest, D., Muir, C., Smith, K., & Mill, A. (2018). Mortalities, amyloidosis and other diseases in free-living red squirrels (*Sciurus vulgaris*) on Jersey, Channel Islands. *VetRecord*, 183(16), 503 - 503.
<https://doi-org.ezproxy.utlib.ut.ee/10.1136/vr.104779>
- Borkenhagen, K. (2000). Untersuchungen an Eichhörnchennestern. *Faunistisch-Ökologische Mitteilungen*, 8, 1-7.
- Bowler, D., & Benton, T. (2005). Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews*, 80(2), 171-345.
<https://doi.org/10.1017/S1464793104006645>
- Bradley, C., & Altizer, S. (2007, 02). Urbanization and the ecology of wildlife diseases. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(2), 95-102. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.11.001>
- Brooker Klugh, A. (1927, 02). Ecology of the Red Squirrel. *Journal of Mammalogy*, 8(1), 1-32.
<https://doi.org/10.2307/1373393>

- Bruemmer, C., Lurz, P., Larsen, K., & Gurnell, J. (2000). Impacts and Management of the Alien Eastern Gray Squirrel in Great Britain and Italy: Lessons for British Columbia. *In Proceedings of the Conference on the Biology and Management of Species and Habitats at Risk*, 15-19.
- Bryce, J., Johnson, P., & Macdonald, D. (2002). Can niche use in red and grey squirrels offer clues for their apparent coexistence? *Journal of Applied Ecology*, 39(6), 875-887. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00765.x>
- Brzeziński, M., & Zalewski, A. (2023). The retrieval of food hoarded by red squirrels inhabiting an urban park. *Urban Ecosystems*, 26(4), 1007-1014. <https://doi.org/10.1007/s11252-023-01360-w>
- Carrete, M., Martínez-Padilla, J., Rodríguez-Martínez, S., Rebolo-Ifrán, N., Palma, A., & Tella, J. (2016). Heritability of fear of humans in urban and rural populations of a bird species. *Scientific Reports*, 6(1). <https://doi.org/10.1038/srep31060>
- Chantrey, J., Dale, T., Read, J., White, S., Whitfield, F., Jones, D., McInnes, C., & Begon, M. (2014). European red squirrel population dynamics driven by squirrelpox at a gray squirrel invasion interface. *Ecology and Evolution*, 4(19), 3788-3799. <https://doi.org/10.1002/ece3.1216>
- Cheptou, P.-O., Hargreaves, A., Bonte, D., & Jacquemyn, H. (2017). Adaptation to fragmentation: evolutionary dynamics driven by human influences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1712). <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0037>
- Delin, A., & Andrén, H. (1999, 01). Effects of habitat fragmentation on Eurasian red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in a forest landscape. *Landscape Ecology*, 14(1), 67-72. <https://doi.org/10.1023/A:1008040001801>
- Dwużnik-Szarek, D., Beliniak, A., Malaszewicz, W., Krauze-Gryz, D., Gryz, J., Jasińska, K., Wężyk, D., & Bajer, A. (2024). Pathogens detected in ticks (*Ixodes ricinus*) feeding on red squirrels (*Sciurus vulgaris*) from city parks in Warsaw. *Experimental and Applied Acarology*, 93(3), 677-699. <https://doi.org/10.1007/s10493-024-00955-y>
- Engelhardt, S. C., & Weladji, R. B. (2011). Effects of levels of human exposure on flight initiation distance and distance to refuge in foraging eastern gray squirrels (*Sciurus carolinensis*). *Canadian Journal of Zoology*, 89(9). <https://doi.org/10.1139/z11-054>
- Fahrig, L. (1997). Relative Effects of Habitat Loss and Fragmentation on Population Extinction. *The Journal of Wildlife Management*, 61(3), 603-610. <https://doi.org/10.2307/3802168>

- Fey, K., Hämäläinen, S., & Selonen, V. (2016). Roads are no barrier for dispersing red squirrels in an urban environment. *Behavioral Ecology*, 27(3), 741–747.
<https://doi-org.ezproxy.utlib.ut.ee/10.1093/beheco/arv215>
- Fingland, K., Ward, S., Bates, A., & Bremner-Harrison, S. (2022). A systematic review into the suitability of urban refugia for the Eurasian red squirrel *Sciurus vulgaris*. *Mammal Review*, 52(1), 26-38. <https://doi.org/10.1111/mam.12264>
- Fischer, J., & Lindenmayer, D. (2007, 05). Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 16(3), 265-280.
<https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00287.x>
- Fornasari, L., Casale, P., & Wauters, L. (1997). Red squirrel conservation: The assessment of a reintroduction experiment. *Italian Journal of Zoology*, 64(2), 163-167.
<https://doi.org/10.1080/11250009709356190>
- Frankham, R. (2005). Genetics and extinction. *Biological Conservation*, 126(2), 131-140.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.05.002>.
- Gaines, M. S., Diffendorfer, J., Tamarin, R., & Whittam, T. (1997). The effects of habitat fragmentation on the genetic structure of small mammal populations. *The Journal of heredity*, 88(4), 294–304. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a023107>
- Gazzard, A. (2023). *Sciurus vulgaris*. *The IUCN Red List of Threatened Species*, 2023.
<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2023-1.RLTS.T221730864A221731049.en>
- Geffroy, B., Samia, D., Bessa, E., & Blumstein, D. (2015). How Nature-Based Tourism Might Increase Prey Vulnerability to Predators. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(12), 755-765. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.09.010>
- Grimm, N. B., Faeth, S. H., Golubiewski, N. E., Redman, C. L., Wu, J., Bai, X., & Briggs, J. M. (2008, 03). Global Change and the Ecology of Cities. *Science*, 319, 756-760.
<https://doi.org/10.1126/science.1150195>
- Gurnell, J., Lurz, P., McDonald, R., & Pepper, H. (2009). Practical Techniques for Surveying and Monitoring Squirrels. *Forestry Commission*.
- Gurnell, J., Wauters, L., Lurz, P., & Tosi, G. (2004). Alien species and interspecific competition: effects of introduced eastern grey squirrels on red squirrel population dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 73(1), 26-35. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2004.00791.x>
- Hackett, H. M., & Pagels, J. F. (2003). Nest Site Characteristics of the Endangered Northern Flying Squirrel (*Glaucomys sabrinus coloratus*) in Southwest Virginia. *The American*

- Midland Naturalist*, 150(2), 321-331.
<https://www-jstor-org.ezproxy.utlib.ut.ee/stable/3566559?seq=1>
- Haigh, A., Butler, F., O'Riordan, R., & Palme, R. (2017). Managed parks as a refuge for the threatened red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in light of human disturbance. *Biological Conservation*, 211, 29-36. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.05.008>
- Hämäläinen, S., Fey, K., & Selonen, V. (2018). Habitat and nest use during natal dispersal of the urban red squirrel (*Sciurus vulgaris*). *Landscape and Urban Planning*, 169, 269-275. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2017.09.011>
- Hämäläinen, S., Fey, K., & Selonen, V. (2020). Search strategies in rural and urban environment during natal dispersal of the red squirrel. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 74, 1-8. <https://doi.org/10.1007/s00265-020-02907-z>
- Humphries, M., & Boutin, S. (2000). The Determinants of Optimal Litter Size in Free-Ranging Red Squirrels. *Ecology*, 81(10), 2867-2877. <https://doi.org/10.2307/177347>
- IUCN. (2018). *Fagus sylvatica*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T62004722A62004725. *The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T62004722A62004725*. <https://www.iucnredlist.org/species/62004722/62004725>
- IUCN. (2025). *Sciurus vulgaris*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2025: e.T221730864A221731049*. <https://www.iucnredlist.org/fr/species/221730864/221731049>
- IUCN SSC Small Mammal Specialist Group. (2023). *Sciurus vulgaris*. *The IUCN Red List of Threatened Species*, 2024(2). The IUCN Red List of Threatened Species. <https://www.iucnredlist.org/species/221730864/221731049>
- Jokimäki, J., Selonen, V., Lehtikoinen, A., & Kaisanlahti-Jokimäki, M.-L. (2017, 10). The role of urban habitats in the abundance of red squirrels (*Sciurus vulgaris*, L.) in Finland. *Urban Forestry & Urban Greening*, 27, 100-108. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2017.06.021>.
- Kenward, R., & Holm, J. (1993). On the replacement of the red squirrel in Britain: a phytotoxic explanation. *Proceedings: Biological Sciences*, 251(1332), 187-194. <https://doi.org/10.1098/rspb.1993.0028>
- Kenward, R., & Tonkin, J. (2011). Red and Grey squirrels: some behavioural and biometric differences. *Journal of Zoology*, 209(2), 279 - 281. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1986.tb03583.x>
- Kenward, R. E., Hodder, K. H., Rose, R. J., Walls, C. A., Parish, T., Holm, J. L., Morris, P. A., Walls, S. S., & Doyle, F. I. (1998, 01). Comparative demography of red squirrels (*Sciurus vulgaris*) and grey squirrels (*Sciurus carolinensis*) in deciduous and conifer woodland.

- Journal of Zoology*, 244(1), 1-158.
<https://doi-org.ezproxy.utlib.ut.ee/10.1111/j.1469-7998.1998.tb00002.x>
- Koprowski, J. (1994). *Sciurus carolinensis*. *Mammalian Species*, 480, 1-9.
<https://doi.org/10.2307/3504224>
- Kowalec, M., Szewczyk, T., Welc-Fałęciak, R., Siński, E., Karbowski, G., & Bajer, A. (2017, 11). Ticks and the city - are there any differences between city parks and natural forests in terms of tick abundance and prevalence of spirochaetes? *Parasites & Vectors*, 10(573).
<https://doi.org/10.1186/s13071-017-2391-2>
- Krauze-Gryz, D., & Gryz, J. (2015). A review of the diet of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in different types of habitats. Red squirrels: ecology, conservation & management in Europe. 39-50.
- Krauze-Gryz, D., Gryz, J., & Brach, M. (2021, 06 04). Spatial organization, behaviour and feeding habits of red squirrels: differences between an urban park and an urban forest. *Journal of Zoology*, 315(1), 69-78. <https://doi.org/10.1111/jzo.12905>
- Kronfeld-Schor, N., Bloch, G., & Schwartz, W. (2013). Animal clocks: when science meets nature. *Proceedings of the Royal Society*, 280(1765), 1-4.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1354>
- LaRose, J. P., Meredith, A. L., Everest, D. J., Fiegna, C., McInnes, C. J., Shaw, D. J., & Milne, E. M. (2010). Epidemiological and postmortem findings in 262 red squirrels (*Sciurus vulgaris*) in Scotland, 2005 to 2009. *Veterinary Record*, 167(8), 297-302.
<https://doi.org/10.1136/vr.c4196>
- Lee, T. H. (2001). Mating behavior of the Eurasian red squirrel (*Sciurus vulgaris* Linnaeus, 1758) in Hokkaido, Japan. *Mammalia*, 65(2), 131-142.
<https://doi.org/10.1515/mamm.2001.65.2.131>
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., & De Poorter, M. (2004). 100 of the World's worst invasive alien species. A selection from the Global Invasive Species Database. *The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN)*.
- Lowry, H., Lill, A., & Wong, B. (2013). Behavioural responses of wildlife to urban environments. *Biological Reviews*, 88(3), 537-549. <https://doi.org/10.1111/brv.12012>
- Lurz, P., Gurnell, J., & Magris, L. (2005, 07 15). *Sciurus vulgaris*. *Mammalian Species*, (769), 1-10. <https://doi.org/10.2307/3504523>

- Luu, L., Palomar, A., Farrington, G., Schilling, A.-K., Premchand-Branker, S., McGarry, J., Makepeace, B., Meredith, A., & Bell-Sakyi, L. (2021). Bacterial Pathogens and Symbionts Harboured by *Ixodes ricinus* Ticks Parasitising Red Squirrels in the United Kingdom. *Pathogens*, *10*(2). <https://doi.org/10.3390/pathogens10040458>
- Lyons, J., Mastromonaco, G., Edwards, D., & Schulte-Hostedde, A. (2017, 12). Fat and happy in the city: Eastern chipmunks in urban environments. *Behavioral Ecology*, *28*(6), 1464–147. <https://doi.org/10.1093/beheco/ax109>
- Maxwell, S., Butt, N., Maron, M., McAlpine, C., Chapman, S., Ullmann, A., Segan, D., & Watson, J. (2019, 04). Conservation implications of ecological responses to extreme weather and climate events. *Diversity and Distributions*, *25*(4), 613-625. <https://doi.org/10.1111/ddi.12878>
- McCleery, R. (2009a). Changes in fox squirrel anti-predator behaviors across the urban–rural gradient. *Landscape Ecology*, *24*, 483-493. <https://doi.org/10.1007/s10980-009-9323-2>
- McCleery, R. (2009b). Reproduction, juvenile survival and retention in an urban fox squirrel population. *Urban Ecosystems*, *12*, 177–184. <https://doi.org/10.1007/s11252-008-0074-7>
- McKinney, M. (2002). Urbanization, Biodiversity, and Conservation: The impacts of urbanization on native species are poorly studied, but educating a highly urbanized human population about these impacts can greatly improve species conservation in all ecosystems. *BioScience*, *52*(10), 883–890. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0883:UBAC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0883:UBAC]2.0.CO;2)
- Middleton, A. (1931). The grey squirrel. *Empire Forestry Journal*, *10*(1), 14-19.
- Millar, J. (1978, 08 1). Energetics of reproduction in *Peromyscus leucopus*: the cost of lactation. *Ecology*, *59*(5), 1055-1061. <https://doi.org/10.2307/1938558>
- Møller, A. (2012). Urban areas as refuges from predators and flight distance of prey. *Behavioral Ecology*, *23*(5), 1030-1035. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars067>
- Mortelliti, A., Amori, G., Capizzi, D., Cervone, C., Fagiani, S., Pollini, B., & Boitani, L. (2011). Independent effects of habitat loss, habitat fragmentation and structural connectivity on the distribution of two arboreal rodents. *Journal of Applied Ecology*, *49*(1), 153-162. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01918.x>
- Mountford, E. (2006). Long-term patterns and impacts of grey squirrel debarking in Lady Park Wood young-growth stands (UK). *Forest Ecology and Management*, *232*(1-3), 100-113. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.05.053>

- Moyers, S., Adelman, J., Farine, D., Thomason, C., & Hawley, D. (2018). Feeder density enhances house finch disease transmission in experimental epidemics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373(1745).
<https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0090>
- Parker, T., Gonzales, S., & Nilon, C. (2014). Seasonal comparisons of daily activity budgets of gray squirrels (*Sciurus carolinensis*) in urban areas. *Urban Ecosystems*, 17(4), 969-978.
<https://doi.org/10.1007/s11252-014-0371-2>
- Price, S., Leung, W., Owen, C., Puschendorf, R., Sergeant, C., Cunningham, A., Balloux, F., Garner, T., & Nichols, R. (2019). Effects of historic and projected climate change on the range and impacts of an emerging wildlife disease. *Global Change Biology*, 25(8), 2648–2660. <https://doi-org.ezproxy.utlib.ut.ee/10.1111/gcb.14651>
- Ramalho, Q., Vale, M., Manes, S., Diniz, P., Malecha, A., & Prevedello, J. (2023, 03). Evidence of stronger range shift response to ongoing climate change by ectotherms and high-latitude species. *Biological Conservation*, 279.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.109911>
- Reher, S., Dausmann, K., Warnecke, L., & Turner, J. (2016, 12 06). Food availability affects habitat use of Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris*) in a semi-urban environment. *Journal of Mammalogy*, 97(6), 1543-1554. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw105>
- Rézouki, C., Dozières, A., Le Coeur, C., Baudry, E., Chapuis, J.-L., Pisanu, B., & Thibault, S. (2014, 08). A Viable Population of the European Red Squirrel in an Urban Park. *PLOS ONE*, 8(9). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105111>
- Rice-Oxley, S. B. (2008). Caching behaviour of Red Squirrels *Sciurus vulgaris* under conditions of high food availability. *Mammal Review*, 23(2), 93 - 100.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1993.tb00419.x>
- Riley, S., Brown, J., Sikich, J., Schoonmaker, C., & Boydston, E. (2014, 06). Wildlife Friendly Roads: The Impacts of Roads on Wildlife in Urban Areas and Potential Remedies. *Urban Wildlife Conservation: Theory and Practice*, 323-360.
https://doi.org/10.1007/978-1-4899-7500-3_15
- Rimbach, R., Butler, G., Gupte, P., Jäger, J., Parker, C., & Pontzer, H. (2023). Gray squirrels consume anthropogenic food waste most often during winter. *Mammalian biology*, 103(1), 69–81. <https://doi.org/10.1007/s42991-022-00326-3>
- Ritzel, K., & Gallo, T. (2020). Behavior Change in Urban Mammals: A Systematic Review. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.576665>

- Romeo, C., Ferrari, N., Lanfranchi, P., Saino, N., Santicchia, F., Martinoli, A., & Wauters, L. (2015). Biodiversity threats from outside to inside: effects of alien grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) on helminth community of native red squirrel (*Sciurus vulgaris*). *Parasitology Research*, *114*, 2621–2628. <https://doi.org/10.1007/s00436-015-4466-3>
- Romeo, C., Pisanu, B., Ferrari, N., Basset, F., Tillon, L., Wauters, L., Martinoli, A., Saino, N., & Chapuis, J.-L. (2013). Macroparasite community of the Eurasian red squirrel (*Sciurus vulgaris*): poor species richness and diversity. *Parasitology Research*, *112*, 3527–3536. <https://doi.org/10.1007/s00436-013-3535-8>
- Romeo, C., Wauters, L., Ferrari, N., Lanfranchi, P., Martinoli, A., Pisanu, B., Preatoni, D., & Saino, N. (2014). Macroparasite Fauna of Alien Grey Squirrels (*Sciurus carolinensis*): Composition, Variability and Implications for Native Species. *PLoS One*, *9*(2). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088002>
- Rong, K., Yang, H., Ma, J., Zong, C., & Cai, T. (2013). Food Availability and Animal Space Use Both Determine Cache Density of Eurasian Red Squirrels. *PLoS One*, *8*(11). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080632>
- Šálek, M., Drahníková, L., & Tkadlec, E. (2015). Changes in home range sizes and population densities of carnivore species along the natural to urban habitat gradient. *Mammal Review*, *45*(1), 1-14. <https://doi.org/10.1111/mam.12027>
- Santicchia, F., Dantzer, B., van Kesteren, F., Palme, R., Martinoli, A., Ferrari, N., & Wauters, L. A. (2018). Stress in biological invasions: Introduced invasive grey squirrels increase physiological stress in native Eurasian red squirrels. *Journal of Animal Ecology*, *87*(5), 1342-1352. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12853>
- Santicchia, F., Wauters, L., Piscitelli, A., Van Dongen, S., Martinoli, A., Preatoni, D., Romeo, C., & Ferrari, N. (2020). Spillover of an alien parasite reduces expression of costly behaviour in native host species. *Journal of Animal Ecology*, *89*(7), 1559-1569. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13219>
- Sapolsky, R., Romero, M., & Munck, A. (2000). How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocrine reviews*, *21*(1), 55-89. <https://doi.org/10.1210/edrv.21.1.0389>
- Sattar, Q., Maqbool, M. E., Rabia, E., & Sana, A. (2021, 08). Review on climate change and its effect on wildlife and ecosystem. *Open Journal of Environmental Biology*, *6*(1), 8-14. <https://doi.org/10.17352/ojeb.000021>

- Schaper, L., Hutton, P., & McGraw, K. J. (2021). Bird-feeder cleaning lowers disease severity in rural but not urban birds. *Scientific Reports*, *11*.
<https://doi.org/10.1038/s41598-021-92117-y>
- Schneider, S. H., & Root, T. (Eds.). (2013). *Wildlife Responses to Climate Change: North American Case Studies*. Island Press. <https://doi.org/10.1086/377891>
- Schoenle, L., Zimmer, C., Zimmer, E., Miller, E., & Vitousek, M. (2021). Does variation in glucocorticoid concentrations predict fitness? A phylogenetic meta-analysis. *General and Comparative Endocrinology*, *300*. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2020.113611>
- Sergio, F., Blas, J., & Hiraldo, F. (2018, 02). Animal responses to natural disturbance and climate extremes: a review. *Global and Planetary Change*, *161*, 28-40.
<https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2017.10.009>
- Shannon, G., Cordes, L., Hardy, A., Angeloni, L., & Crooks, K. (2014). Behavioral Responses Associated with a Human-Mediated Predator Shelter. *PLoS ONE*, *9*(4).
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0094630>
- Sheehy, E., O'Meara, D., O'Reilly, C., Smart, A., & Lawton, C. (2013). A non-invasive approach to determining pine marten abundance and predation. *European Journal of Wildlife Research*, *60*, 223–236. <https://doi.org/10.1007/s10344-013-0771-2>
- Shochat, E., Warren, P., Faeth, S., McIntyre, N., & Hope, D. (2006). From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, *21*(4), 186-191.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.11.019>
- Shuttleworth, C. (2001). Traffic related mortality in a red squirrel (*Sciurus vulgaris*) population receiving supplemental feeding. *Urban Ecosystems*, *5*, 109–118.
<https://doi.org/10.1023/A:1022387620713>
- Shuttleworth, C., Signorile, L., Everest, D., Duff, P., & Lurz, P. (2015). Assessing causes and significance of red squirrel (*Sciurus vulgaris*) mortality during regional population restoration: An applied conservation perspective (PDF) Assessing causes and significance of red squirrel (*Sciurus vulgaris*) mortality during regional. *Hystrix*, *26*(2), 69–75.
<https://doi.org/10.4404/hystrix-26.2-11166>
- Shuttleworth, C. M. (2000). The foraging behaviour and diet of red squirrels *Sciurus vulgaris* receiving supplemental feeding. *Wildlife Biology*, *6*(3), 149-156.
<https://doi.org/10.2981/wlb.2000.010>

- Smith, C. C., & Reichman, O. J. (1984). The Evolution of Food Caching by Birds and Mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15, 329-351.
<https://doi.org/10.1146/annurev.es.15.110184.001553>
- Sol, D., Lapedra, O., & González-Lagos, C. (2013). Behavioural adjustments for a life in the city. *Animal Behaviour*, 85(5), 1101-1112. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.01.023>
- Sormunen, J., Mäkelä, S., Klemola, T., Alale, T., & Vesterinen, E. (2023). Voles, shrews and red squirrels as sources of tick blood meals and tick-borne pathogens on an island in southwestern Finland. *Ticks and Tick-borne Diseases*, 14(3).
<https://doi-org.ezproxy.utlib.ut.ee/10.1016/j.ttbdis.2023.102134>
- Steiner, M., & Huettmann, F. (2023). *Sustainable Squirrel Conservation: A Modern Reassessment of Family Sciuridae*. Springer International Publishing.
<https://doi.org/10.1007/978-3-031-23547-4>
- Stirké, V. (2019). Ecological aspects of red squirrel (*Sciurus vulgaris*) dreys in city parks. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 65(1), 75–84.
<https://doi.org/10.17109/AZH.65.1.75.2019>
- Surasinghe, T. (2011). The effects of climate change on global wildlife and terrestrial ecosystems. *APROBANICA: The Journal of Asian Biodiversity*, 2(1), 30-47.
<https://doi.org/10.4038/tapro.v2i1.2705>
- Takahata, Y., Uchida, K., Shimamoto, T., Kutsukake, N., Shirai, K., Tanaka, K., & Ito, M. (2023, 09 29). Supplemental feedings affect diet seasonality and niche width in urban Eurasian red squirrels. *Journal of Mammalogy*, 104(6), 1443–1454.
<https://doi.org/10.1093/jmammal/gyad089>
- Thomas, L., Teich, E., Dausmann, K., Reher1, S., & Turner, J. (2018). Degree of urbanisation affects Eurasian red squirrel activity patterns. *Hystrix*, 29(2), 175–180.
<https://doi.org/10.4404/hystrix-00065-2018>
- Tompkins, D., Sainsbury, A., Gurnell, J., Nettleton, P., & Buxton, D. (2002). Parapoxvirus causes a deleterious disease in red squirrels associated with UK population declines. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1490), 529-533. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1897>
- Tonkin, J. (1983). Activity patterns of the Red squirrel (*Sciurus vulgaris*). *Mammal Review*, 13(2-4), 99-111. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1983.tb00271.x>

- Turkia, T., Selonen, V., Danilov, P., Kurhinen, J., Ovaskainen, O., Rintala, J., & Brommer, J. E. (2018). Red squirrels decline in abundance in the boreal forests of Finland and NW Russia. *Ecography*, *41*, 1370-1379. <https://doi.org/10.1111/ecog.03093>
- Turner, J., Reher, S., Warnecke, L., & Dausmann, K. (2017). Eurasian Red Squirrels Show Little Seasonal Variation in Metabolism in Food-Enriched Habitat. *Physiological and Biochemical Zoology*, *90*(6), 655-662. <https://doi.org/10.1086/694847>
- Twining, J., Sutherland, C., Reid, N., & Tosh, D. (2022). Habitat mediates coevolved but not novel species interactions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *289*(1966). <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.2338>
- Uchida, K., Suzuki, K., Shimamoto, T., Yanagawa, H., & Koizumi, I. (2016). Seasonal variation of flight initiation distance in Eurasian red squirrels in urban versus rural habitat. *Journal of Zoology*, *298*(3), 225-231. <https://doi.org/10.1111/jzo.12306>
- Uchida, K., Suzuki, K., Shimamoto, T., Yanagawa, H., & Koizumi, I. (2017). Escaping Height in a Tree Represents a Potential Indicator of Fearfulness in Arboreal Squirrels. *Mammal Study*, *42*(1), 39-43. <https://doi.org/10.3106/041.042.0104>
- Uchida, K., Suzuki, K., Shimamoto, T., Yanagawa, H., & Koizumi, I. (2019). Decreased vigilance or habituation to humans? Mechanisms on increased boldness in urban animals. *Behavioral Ecology*, *30*(6), 1-8. <https://doi.org/10.1093/beheco/arz117>
- van der Merwe, M., Brown, J., & Jackson, W. (2005). The coexistence of Fox (*Sciurus niger*) and gray (*S. carolinensis*) squirrels in the Chicago metropolitan area. *Urban Ecosystems*, *8*(3), 335-347. <https://doi.org/10.1007/s11252-005-4865-9>
- Vander Wall, S. B. (1990). *Food Hoarding in Animals*. University of Chicago Press.
- Vieira, B., Fonseca, C., & Gomes Rocha, R. (2015). Critical steps to ensure successful reintroduction of the Eurasian red squirrel. *Animal Biodiversity and Conservation*, *38*(1), 49-58. <https://doi.org/10.32800/abc.2015.38.0049>
- Wauters, L., & Casale, P. (1996). Long-term scatterhoarding by Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris*). *Journal of Zoology*, *238*(2), 195 - 207. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1996.tb05389.x>
- Wauters, L., & Dhondt, A. (1987). Activity budget and foraging behavior of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*, Linnaeus, 1758) in a coniferous habitat. *Journal of Zoology*, *227*(1), 71-86. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1992.tb04345.x>

- Wauters, L., & Dhondt, A. (1989a). Body Weight, Longevity and Reproductive Success in Red Squirrels (*Sciurus vulgaris*). *Journal of Animal Ecology*, 58(2), 637-651.
<https://doi.org/10.2307/4853>
- Wauters, L., & Dhondt, A. (1989b). Variation in length and body weight of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in two different habitats. *Journal of Zoology*, 217(1), 93-106.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1989.tb02477.x>
- Wauters, L., & Dhondt, A. (1992). Spacing behaviour of red squirrels, *Sciurus vulgaris*: variation between habitats and the sexes. *Animal Behaviour*, 43(2), 297-311.
[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80225-8](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80225-8)
- Wauters, L., Dhondt, A., & De Vos, R. (1990). Factors affecting male mating success in red squirrels (*Sciurus vulgaris*). *Ethology Ecology & Evolution*, 2, 195-204.
<https://doi.org/10.1080/08927014.1990.9525486>
- Wauters, L., Gurnell, J., Martinoli, A., & Tosi, G. (2002a). Interspecific competition between native Eurasian red squirrels and alien grey squirrels: does resource partitioning occur? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52, 332-341.
<https://doi.org/10.1007/s00265-002-0516-9>
- Wauters, L., Lurz, P., Santicchia, F., Romeo, C., Ferrari, N., Martinoli, A., & Gurnell, J. (2023). Interactions between native and invasive species: A systematic review of the red squirrel-gray squirrel paradigm. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11.
<https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1083008>
- Wauters, L., Somers, L., & Dhondt, A. (1997). Settlement behaviour and population dynamics of reintroduced red squirrels *Sciurus vulgaris* in a park in Antwerp, Belgium. *Biological Conservation*, 82(1), 101-107. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(97\)00007-4](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00007-4)
- Wauters, L., Suhonen, J., & Dhondt, A. (1995). Fitness consequences of hoarding behaviour in the Eurasian red squirrel. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 262(1365), 277-281. <https://doi.org/10.1098/rspb.1995.0206>
- Wauters, L., Swinnen, C., & Dhondt, A. (1992). Activity budget and foraging behaviour of red squirrels (*Sciurus vulgaris*) in coniferous and deciduous habitats. *Journal of Zoology*, 227(1), 71 - 86. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1992.tb04345.x>
- Wauters, L., Tosi, G., & Gurnell, J. (2002b). Interspecific competition in tree squirrels: do introduced grey squirrels (*Sciurus carolinensis*) deplete tree seeds hoarded by red squirrels (*S. vulgaris*)? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51, 360-367.
<https://doi.org/10.1007/s00265-001-0446-y>

- Wauters, L. A., & Dhont, A. A. (1990). Nest-use by red squirrels (*Sciurus vulgaris* Linnaeus, 1758). *Mammalia*, 54(3), 377-390. <https://doi.org/10.1515/mamm.1990.54.3.377>
- Wauters, L. A., Gurnell, J., Preatoni, D., & Tosi, G. (2001). Effects of Spatial Variation in Food Availability on Spacing Behaviour and Demography of Eurasian Red Squirrels. *Ecography*, 24(5), 525-538. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2001.tb00487.x>
- Werner, C., & Nunn, C. (2020, 05). Effect of urban habitat use on parasitism in mammals: a meta-analysis. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1927), 1-9. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.0397>
- Wist, B., Stolter, C., & Dausmann, K. (2022, 09 22). Sugar addicted in the city: impact of urbanisation on food choice and diet composition of the Eurasian red squirrel (*Sciurus vulgaris*). *Journal of Urban Ecology*, 8(1), 1–12. <https://doi.org/10.1093/jue/juac012>
- Wolff, J. (1994). More on Juvenile Dispersal in Mammals. *Oikos*, 71(2), 349-352. <https://doi.org/10.2307/354628>
- Yanagawa, H. (2005). Traffic accidents involving the red squirrel and measures to prevent such accidents in Obihiro City, Hokkaido, Japan. 帯広畜産大学学術研究報告, 26, 35-37.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Olivia Parkman,

1. Annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose “Linnastumise mõju punaoravate (*Sciurus vulgaris*) käitumisele, elukäigule ja tervisele”, mille juhendajateks on Tuul Sepp ja Jeffrey Malherbe Carbillet, reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 4.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Olivia Parkman

23.05.2025