

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
LOODUSRESSURSSIDE ÕPPETOOL

Hanna Bret Värk

**KLIIMA MÕJU HALLHÜLGE (*HALICHOERUS*
GRYPUS) PALJUNEMISE EDUKUSELE**

Bakalaureusetöö

Juhendajad: Mart Jüssi

Markus Vetemaa

TARTU 2025

Infoleht

Kliima mõju hallhülge (*Halichoerus Grypus*) paljunemise edukusele

Käesoleva töö eesmärk on koondada uuringud hallhüljeste sigimismustritest ja nende väljakujunemisest ning kirjeldada kliima mõju hallhüljeste sigimise edukusele. Läänemere hallhüljeste optimaalseimaks poegimiskeskkonnaks on mereline triivjää. Kliimamuutuste tõttu on Läänemere talved aina soojemad ja ennustatakse, et tulevikus hakkab moodustuma üha vähem poegimiseks sobivat merejääd. On oluline uurida, kuidas võib muutuv Läänemere keskkond mõjutada hallhüljeste sigimisstrateegiat, et leida võimalusi kliimamuutuste mõju leevendamiseks.

Märksõnad: hallhüljes, sigimine, mereimetajad, kliima, Läänemeri, Eesti

CERCS: B260 Hüdrobioloogia, mere-bioloogia, veeökoloogia, limnoloogia; B280 Loomaökoloogia; B350 Arengubioloogia, loomade kasv, ontogenees, embrüoloogia

The impact of climate on the reproductive success of the grey seal (*Halichoerus Grypus*)

The aim of this study is to compile research on grey seal breeding patterns and their development over time and to describe the impact of climate on grey seal reproductive success. The optimal pupping environment for Baltic grey seals is marine drift ice. Due to climate change, the Baltic Sea winters are becoming warmer and it is predicted that less sea ice suitable for pupping will be forming in the future. It is important to study how the changing Baltic Sea environment may affect the breeding strategy of grey seals in order to find ways to mitigate the effects of climate change.

Key words: grey seal, breeding, marine mammals, climate, Baltic sea, Estonia

CERCS: B260 Hydrobiology, marine biology, aquatic ecology, limnology; B280 Animal ecology; B350 Development biology, growth (animal), ontogeny, embryology

Sisukord

1. Sissejuhatus.....	5
2. Materjalid ja meetodid	6
3. Liigi kirjeldus.....	7
3.1. Hallhülge taksonoomia	7
3.2. Hallhülge bioloogia.....	7
3.3. Elupaik	7
4. Levik ja arvukus.....	8
4.1. Levik ja arvukus maailmas	8
4.2. Hallhüljeste arvukus ja selle muutumine Läänemeres.....	9
4.3. Hallhüljeste Levik Läänemeres.....	10
4.4. Hallhüljeste arvukus Eestis	11
4.5. Hallhüljeste levik Eestis.....	11
5. Sigimine	13
5.1. Sigimistsükkel.....	13
5.2. Sigimise aeg	13
5.3. Varusigimine.....	14
5.4. Hallhülge toitumine ja saagirohkus	14
5.5. Poegimiskoloonia suurus	15
5.6. Imetamine	15
5.7. Innaaeg ja tiinus	16
5.8. Diapaus	16
5.9. Sünnijärgne termoregulatsioon ja lanuugo.....	17
5.10. Emaslooma ligipääs veele.....	17
5.11. Poegimine jääl ja maismaal	18
6. Mere jäärežiim ja selle muutumine Läänemeres ning Eestis.....	19
7. Arutelu	20
Kokkuvõte.....	23
Summary	24
Tänuavaldus	25
Kasutatud kirjandus	26
Internetiallikad:	35

1. Sissejuhatus

Imetajatel on erinevate keskkonnatingimuste ja nende muutumise tõttu välja kujunenud mitmesugused sigimisstrateegiad. Enamus imetajaid on hooajalised sigijad, mille peamiseks põhjuseks on see, et toidu kättesaadavus on hooajati erinev ja poegade ellujäämine sõltub ema võimalusest toituda (Bronson, 2009; Stephens et al., 2009). Valdav osa maismaaimetajaid on tulusigijad, mis tähendab, et poegade arengu tagamiseks peavad nad sigimisprotsessi ajal tarbima energiaressursse (Bradshaw & Holzapfel, 2008). Hüljestel on aga tihtipeale toitumis- ja sigimispaiad eraldatud, mistõttu peavad nad sigimisperioodiks energiaressursi koguma, et olemasolevate rasvavarude arvelt pojad üles kasvatada (W. D. Bowen et al., 2006; Boyd, 2000). Hallhüljes on Boyd (2000) sõnul ekstreemne näide eelnevalt kirjeldatud varusigimisest.

Läänemeres elavad hallhülged on jäälembelise sigimisstrateegiaga ja seetõttu sõltub nende sigimisedukus merejää olemasolust ja kvaliteedist (M. Jüssi et al., 2008). Uuringud talve olemusest ja merejää oludest Läänemeres näitavad, et kliimamuutuste tagajärjel on olukord üha enam halvenemas (Haapala et al., 2015; Rjazin & Pärn, 2020; Ronkainen, 2013). Bradshaw & Holzapfel (2008) sõnul on hooajaliste sündmuste ajastamine imetajatele esmatähtis, et tagada sigimisedukus ja liigi säilimine. Kliimamuutused avaldavad mõju loomade elukeskkonnale ja see võib muuta nende elutsüklit nii käitumuslikul kui ka geneetilisel tasemel (Boutin & Lane, 2014).

Käesoleva töö keskseks liigiks on valitud hallhüljes, sest tema keskkonnaseisund on heaks indikaatoriks kliima mõjudest nii mereimetajatele üldiselt kui ka Läänemere keskkonnale (Internet 1).

Käesoleva töö eesmärk on koondada olemasolevad uuringud hallhüljeste sigimisstrateegiatest ja nende väljakujunemisest ning kirjeldada kliima mõju hallhüljeste sigimisele ja selle edukusele. Töö keskendub küsimustele, kas ja kuidas on muutuvad kliimatingimused põhjustanud sigimisega seotud elusündmustes ajalisi või geograafilisi nihkeid ning millist mõju avaldavad need muutused sigimisedukusele ja poegade ellujäämisele. Samuti uuritakse, milline on hallhüljeste tüüpiline sigimiskäitumine Läänemeres ning kuidas see on aja jooksul muutunud. Uuritakse ka, kas ja miks on mereline triivjää optimaalseim sigimiskeskond Läänemere hallhüljestele ning millised kohastumused on neil jääle sigimiseks välja kujunenud.

2. Materjalid ja meetodid

Käesoleva uurimistöö kirjutamisel kasutati peamiselt teadusartikleid, mille leidmiseks kasutati Web of Science, EBSCO Discovery ja Google Scholar otsingumootoreid. Allikate leidmiseks sisestati teadusportaalidesse märksõnu nagu: „grey seal“, „Halichoerus grypus“, „grey seal Baltic sea“, „grey seal reproduction“, „grey seal climate change“, „grey seal ice breeding“. Lisaks teadusuuringutele, toetuti ka M. Jüssi et al., (2011) koostatud kaitsekavale „Hallhülge (*Halichoerus grypus*) kaitse tegevuskava“. Infot leiti ka entsüklopeediatest, aruannetest ja veebilehekülgedelt nagu HELCOM.

3. Liigi kirjeldus

3.1. Hallhülge taksonoomia

Hallhüljes (*Halichoerus grypus*) kuulub kiskjaliste (*Carnivora*) seltsi, loivaliste (*Pinnipedia*) alamseltsi, hülglaste (*Phocidae*) sugukonda ja perekonda Hallhüljes (*Halichoerus*) (D. Bowen, 2016). Hallhüljes on Läänemere suurim ja Eesti arvukaim mereimetajaliik. Teiseks ainsaks Eestis elavaks mereimetajaliigiks on samasse sugukonda kuuluv viiGERhüljes (*Pusa hispida*). Lisaks hülglastele on Eesti meredes eksikülalistena nähtud ka Harilikku pringlit (*Phocoena phocoena*), valgekoon-delfiini (*Lagenorhynchus albirostris*) ning valgevaala (*Delphinapterus leucaska*) (Remm et al., 2015).

3.2. Hallhülge bioloogia

Hallhülge eluiga on looduses kuni 35 aastat (Jüssi et al., 2011; Internet 2). Emased saavad suguküpseks 3.-5. ja isased 4.-8. eluaastaks (Atkinson, 1997). Esineb liigisisene sooline dimorfism, mille puhul on isasloomad emastest suuremad (Perrin et al., 2008). Andmed kaalu kohta on varieeruvad, kuid jäävad vahemikku 100 kuni 400 kg (Jüssi et al., 2011; Perrin et al., 2008; Remm et al., 2015; Internett 1).

3.3. Elupaik

Hallhülged on rändava veelise eluviisiga ning liiguvad vabalt kogu Läänemeres. Lesilatena eelistavad nad kasutada taimkatteta kiviseid saari, meremadalikke ja randasid. Isendi soost ja vanusest olenevalt võivad lesilat vahetada või toitumise eesmärgil rännata kuni 400 km raadiusesse puhkealast (M. Jüssi et al., 2011; Remm et al., 2015).

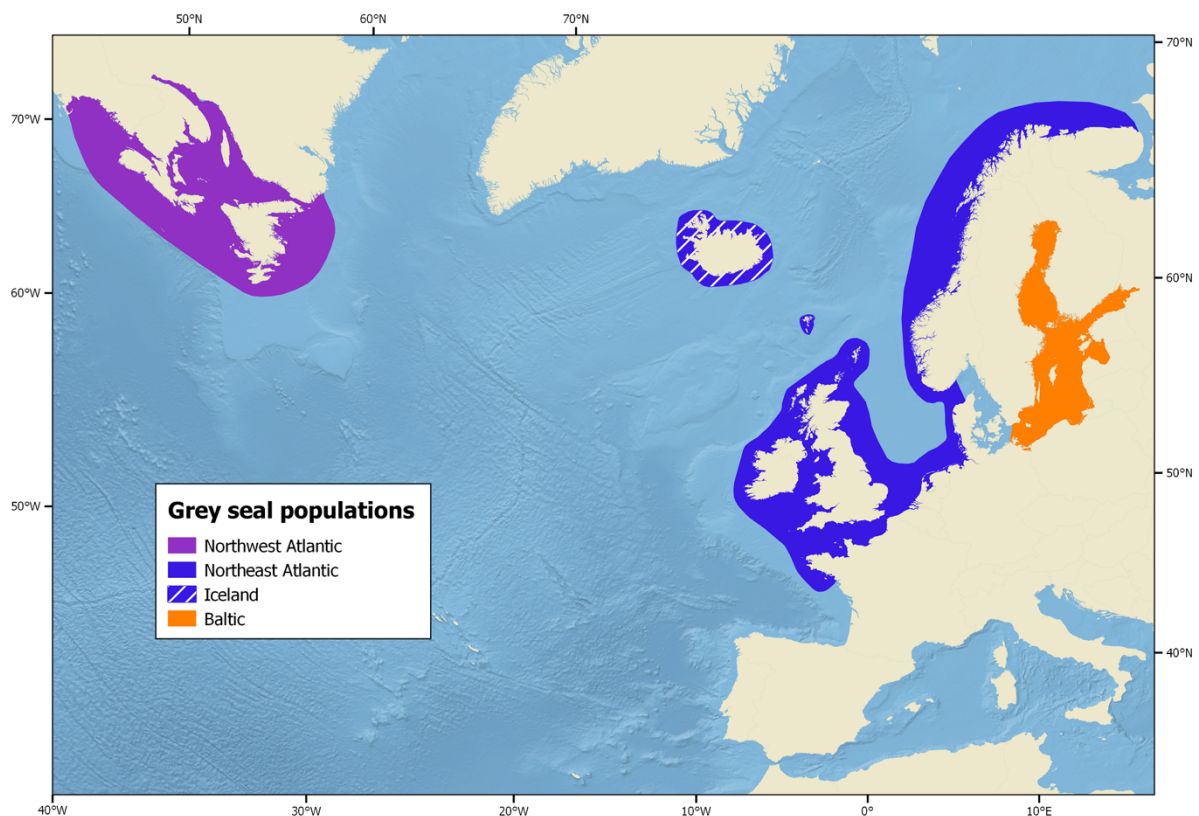
Nad eelistavad poegida kinnisjääl lähedal asuval aju- ehk triivjääl, kus leidub pragusid või lahvandusi, mis tagab ligipääsu veele. Soojematel talvedel, mil merejääl on kehv või puudub täielikult, on nad suutelised poegima ka maismaal. Sellisel juhul poegivad nad tavaliselt varasemalt puhkealadena ja lesilatena kasutatud saartel (M. Jüssi et al., 2011; Remm et al., 2015).

4. Levik ja arvukus

4.1. Levik ja arvukus maailmas

Hallhülged asustavad põhjapoolkeral Atlandi ookeanis asuvaid parasvöötme ja lähisarktika meresid (M. Jüssi et al., 2011; Perrin et al., 2008; Remm et al., 2015). Maailmas on nad jagunenud kolme peamisesse asurkonda, milleks on arvukuse kahanemise järjekorras (joonis 1):

- 1) Lääne-Atlandi asurkond Kanada ja USA rannikul;
- 2) Ida-Atlandi asurkond Islandi, Fääri saarte, Briti saarte, Skandinaavia rannikul ja Valges meres;
- 3) Läänemere asurkond (M. Jüssi et al., 2011; Perrin et al., 2008; Remm et al., 2015).



Joonis 1 – Hallhüljeste populatsioonid Põhja-Atlandi Ookeanis (Internet 2)

Kanada vetes loendati 2022. aastal keskmiselt 366 400 hallhüljest ja USA aladelt 2021. aastal 22 683 isendit (Department of Fisheries and Oceans Canada, 2022; Wood et al., 2022). Ida-Atlandi asurkonnas on ligikaudu 173 000 hallhüljest ja Läänemere asurkonnas hinnanguliselt 60 000 isendit (Internet 2; Internet 3).

Varasemalt on nii Nehring (1886) kui ka Chapskii (1975) hallhülged asurkondade geograafilise isoleerituse tõttu klassifitseerinud kolmeks alamliigiks: *H. g. grypus* (Lääne-Atlandi asurkond), *H. g. atlantica* (Ida-Atlandi asurkond) ja *H. g. baltica* (Läänemere asurkond) (Chapskii, 1975; Nehring 1886, viidatud Berta & Churchill, 2012: kaudu). 1996. aastal analüüsiti eri asurkondade mitokondriaalset DNA-d ning tehti kindlaks, et populatsioonid on geneetiliselt selgesti eristuvad ja Põhja-Atlandi populatsioonid lahkesid ligikaudu miljoni aasta eest (Boskovic et al., 1996). Läänemeres elavad hallhülged erinevad teistest populatsioonidest ka sigimise aja ja keskkonna poolest (Fietz et al., 2016). Põhja-Atlandi populatsioonid poegivad maismaale, kuid Läänemere hallhülged on jäälembelise poegimisstrateegiaga, eelistades poegida triivjäele (M. Jüssi et al., 2011).

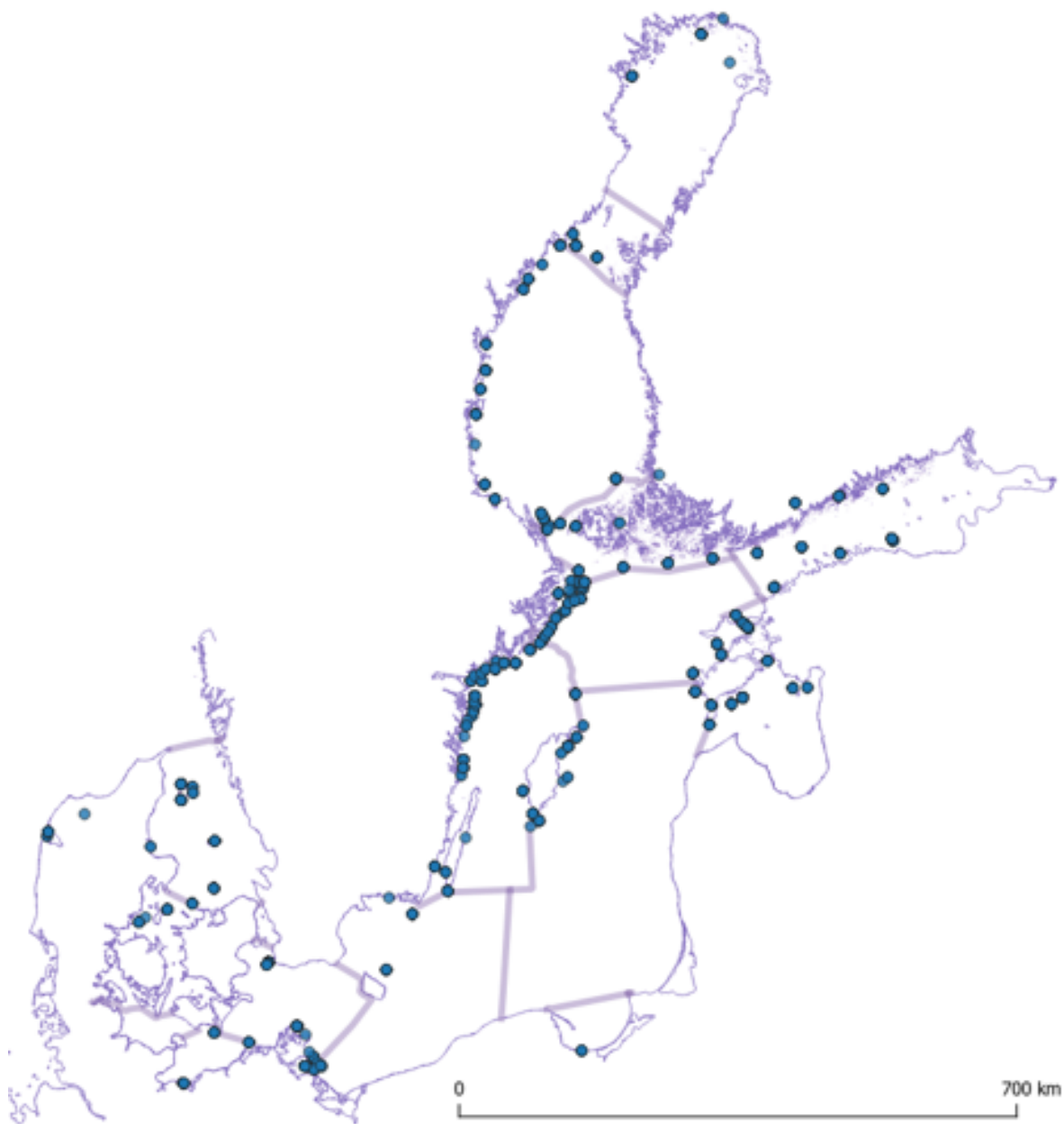
4.2. Hallhüljeste arvukus ja selle muutumine Läänemeres

Läänemeres elas 19. sajandi alguses oletatavalt 88 000-100 000 hallhüljest. Läänemere hülged konkureerisid kaluritega kalavarude pärast ning hülgerasva hind langes, mistõttu kehtestati nende arvukuse piiramiseks pearahasüsteem. Küttimine suurenes ning hallhüljeste populatsiooni suurus hakkas järsult kahanema, langedes 1970ndate lõpuks umbes 4000ni (Harding & Härkönen, 1999).

1970ndatel ja 1980ndatel jäid paljud hülged ökotoksiinide tõttu viljatuks ja arvukuse vähenemine võimendus veelgi enam (Harding et al., 2007). 1988. keelati hülgepüük Läänemeres ära ja pärast seda hakkas populatsiooni arvukus sujuvalt tõusma (Harding et al., 2007; Westerberg et al., 2007). 2003. aastal loendati Läänemeres 15 950 ja 2021. aastal 42 000 hallhüljest (Harding et al., 2007; Internet 3). Sellest hoolimata ei ole hallhülged Läänemeres saavutanud soodsat seisundit (Internet 3). Hea seisund on saavutatud, kui arvukus sarnaneb sajanditagusele hallhüljeste seisundile (Internet 1).

4.3. Hallhüljeste Levik Läänemeres

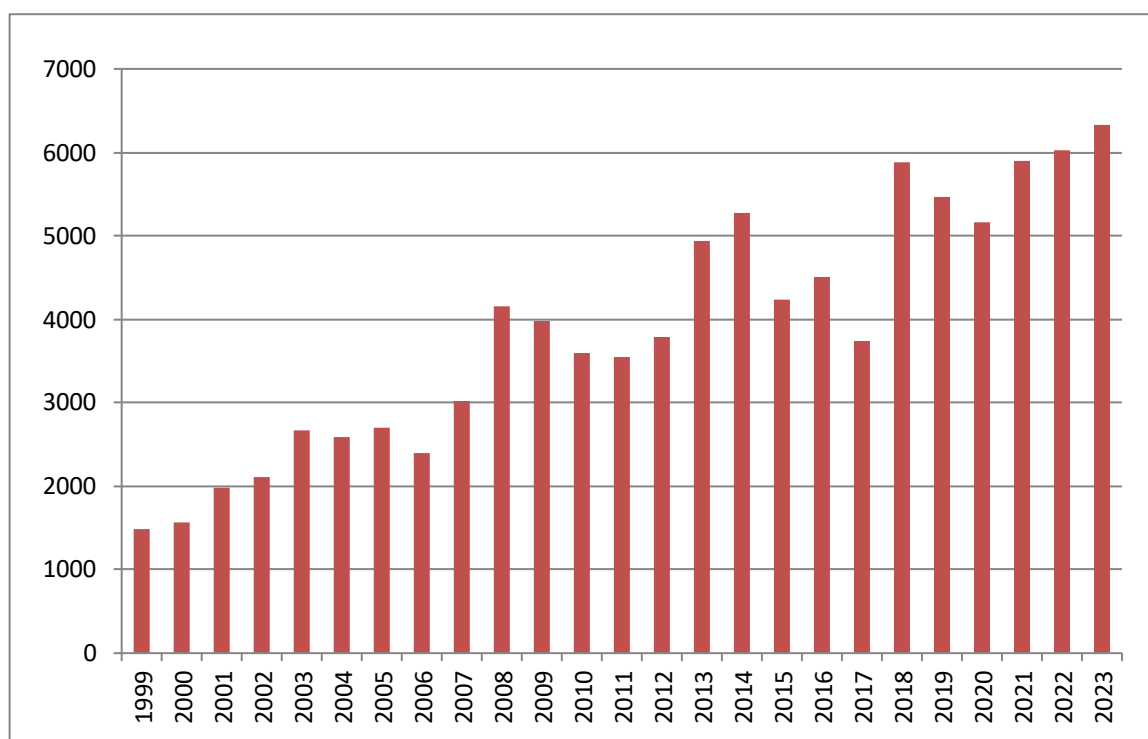
Läänemeres elavateks hülge liikideks on hallhüljes, viiherhüljes ja randalhüljes (*Phoca vitulina*) (Internet 1). Hülged on Läänemere tippkiskjateks ja nende levik on heaks indikaatoriks toiduvõrgustike seisundist, ökotoksiinide tasemest, inimhäiringutest ning kliima mõjudest (Internet 1). Kogunemis- ja puhkealadena kasutavad hallhülged peamiselt Läänemere kesk- ja põhjaosa ning lääne pool levivad Botnia lahe põhjaosast Rootsi lõunatipuni (M. Jüssi et al., 2011).



Joonis 2 – Hallhüljeste puhkepaigad Läänemeres (Internet 1)

4.4. Hallhüljeste arvukus Eestis

Vanimad andmed hallhüljeste arvukusest Eestis pärinevad 1999. aastast kui loendati ligikaudu 1500 isendit (I. Jüssi, 2023). Varasemalt Eestis hallhülgeid ei loendatud, kuid Harding & Härkönen (1999) kohaselt kütiti 20. sajandil Läänemeres hülgeid kõige intensiivsemalt just Eestis ja Soomes. Saab järeldada, et möödunud sajandi alguses oli sarnaselt kogu Läänemerele hallhüljeste arvukus ka Eestis oluliselt kõrgem. I. Jüssi (2023) lennuvaatluse käigus saadud andmete kohaselt elab Eesti aladel 2023. aasta seisuga kokku 6324 hallhüljest. Sajandi algusest tänaseni on näha tõusu hallhüljeste arvukuses (Joonis 3).

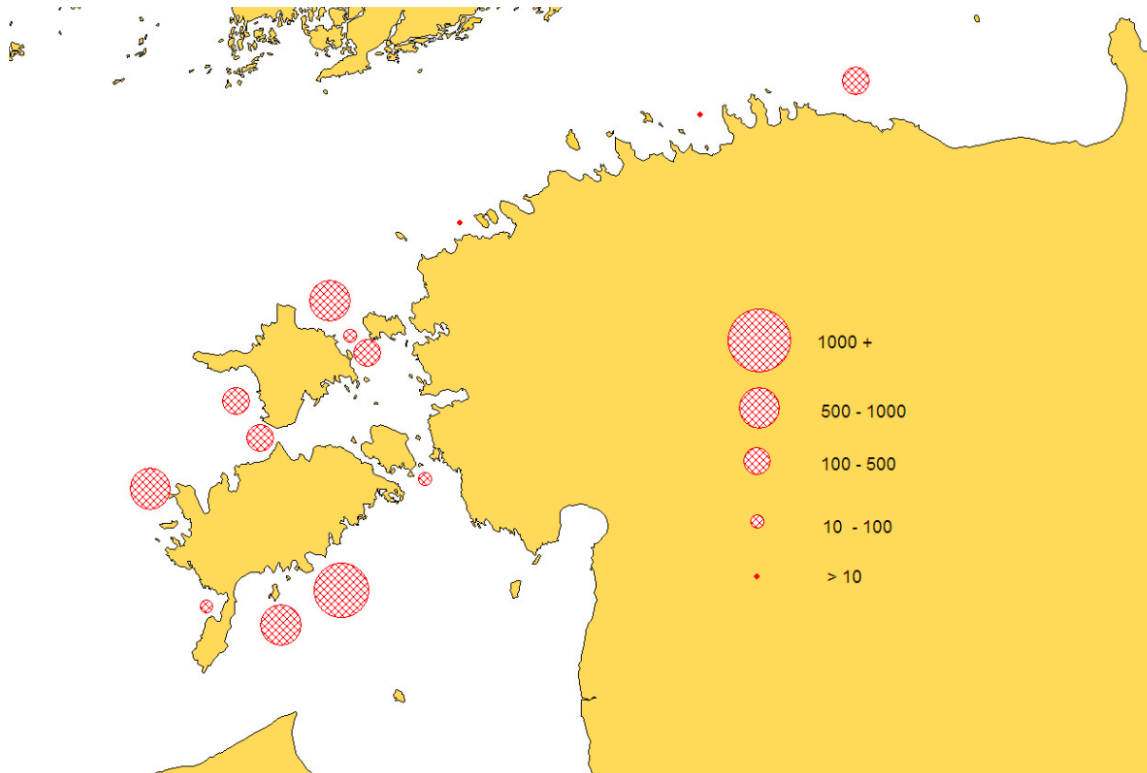


Joonis 3 – Muutused Eestis loendatud hallhüljeste arvukuses aastatel 1999 – 2023 (I. Jüssi, 2023) Vertikaalteljel on loendatud isendite arv ja horisontaalteljel on loenduse aasta.

4.5. Hallhüljeste levik Eestis

Hallhülged rändavad hooajaliselt toitumiseks, puhkamiseks, karvavahetuseks ning sigimiseks erinevatele aladele ja seetõttu on nende levikut keeruline kirjeldada (M. Jüssi et al., 2011; Internet 1). M. Jüssi et al. (2011) on Eesti rannikumere jaganud järgmisteks hallhülge levikupiirkondadeks (Joonis 4):

- Soome laht;
- Põhja-Hiiumaa ja Väinameri;
- Liivi laht;
- Hiiumaa ja Saaremaa läänerannik (avameri).



Joonis 4 – Hallhüljeste lesilate paiknemine Eesti rannikumeres (M. Jüssi et al., 2011)

5. Sigimine

5.1. Sigimistsükkel

Hallhülged on aastased hooajalised sigijad (Atkinson, 1997). See tähendab, et ühe aasta jooksul toimub samal ajal üks sigimistsükkel, mille tulemusena sünnitab emane ühe kuni kaks poega. Sigimistsükkel on populatsioonisiselt sünkroniseeritud ehk kõik sigimisprotsessid toimuvad hüljestel valdavalt samaaegselt (Coulson, 1980). Hallhüljeste sünnitamisperiood langeb Eestis veebruarisse ja märtsi (M. Jüssi et al., 2011).

Hallhüljeste sigimistsükkel kestab 12 kuud (Perrin et al., 2008). Sarnaselt teistele imetajatele algab tsükkel paaritumisega innaajal, millele järgneb gestatsioon ehk tiinus, ning lõpeb poegimise ja imetamisperioodiga (Atkinson, 1997).

5.2. Sigimise aeg

Hallhüljeste sünnitamise aeg võib erinevatel põhjustel nihkuda. Bull et al. (2021) avastasid, et Walesis toimus poegimisperiood uuringu kõige soojemal talvel nädala võrra varem külmimast talvest ja seda seostati põhiliselt mere keskmise veetemperatuuriga (Bull et al. 2021). Hook et al., (1972) pakkusid, et halbade jäätingimuste puhul on Läänemere hallhülged adapteerunud poegimise kuupäeva viivitama, kuid kahtlesid selle füsioloogilises võimalikkuses.. Kanadas uuriti 27 aasta vältel hallhüljeste sünnitamiskuupäevade muutumist ning selle põhjuseid (W. D. Bowen et al., 2020). Uuringuperioodi ajal nihkus keskmine sünnitamise kuupäev 15 päeva võrra edasi, mille peamiseks põhjusteks olid keskkonnatingimuste muutumine ja populatsiooni arvukuse tõus. Sünnitamise kuupäevad erinesid ka indiviiditi. Mitu korda poeginud emaste sünnitamiskuupäevad olid varasemad ning muutusid uuringuperioodi jooksul vähem kui esmakordsetel sünnitajatel. Kogenenumad ja vanemad emad valivad suure tõenäosusega paremate keskkonnatingimustega poegimispaiga (Allen et al., 2021). Mitmendat korda sünnitavate emaste pojad on nii sünnitades kui imetamisejärgselt suurema kaaluga, mis viitab suuremale sigimisedukusele (W. D. Bowen et al., 2006). Pomeroy et al. (1999) poolt läbiviidud 16 aastat kestnud vaatluses Šotimaal selgus, et poegimisperioodi lõpus sündinud ja nooremate emade sünnitatud poegade suremus oli suurem (Pomeroy et al., 1999). Võib

arvata, et vanemate emade suurem sigimisedukus on seotud paremate keskkonnatingimustega poegimispaiga ning optimaalsema sünnitamisaja valikuga ja nooremate emade valik parimatest poegimistingimustest on alles kujunemas.

5.3. Varusigimine

Varusigijana sõltub hallhülge imetamise edukus täielikult varasemalt rasvakihti kogutud energiast (W. D. Bowen et al., 2006; Boyd, 2000; Perrin et al., 2008). W. D. Bowen et al. (2015) leidsid, et hülgepoja kaal esimesel eluaastal võib viivitada tema suguküpsuse saavutamist. Rasvakihi paksus mõjutab suguküpse emase paljunemisvõimet ka sünnieelsel perioodil embrüo implantatsiooni ja raseduse katkemise kaudu (Kauhala et al., 2016, 2017). Hallhülged vajavad vahelduva kliimaga aladel elades rasvakihti ka termoregulatsiooniks ja energiavaruks väiksema saagi kogusega või vähesema aktiivsusega perioodidel (Kauhala et al., 2017). Seega on toitumine otseselt seotud hüljeste paljunemise edukusega.

5.4. Hallhülge toitumine ja saagirohkus

Hallhüljes toitub Läänemeres paljudest erinevatest kalaliikidest, millest peamine on atlandi heeringas (*Clupea harengus membras*) (Lundström et al., 2010). Lundström et al. (2010) uuringus selgus, et hüljeste toidulaud sõltub nii looma vanusest kui ka Läänemere piirkonnast, kuid atlandi heeringat leiti 85% hallhüljeste seedesüsteemist. Kauhala et al. (2016, 2017) märkasid, et 5-6 aastaste atlandi heeringate kaalu kahanemisega Soome lahes aastatel 2003-2007 kaasnes hallhülgepoegade rasvakihi paksuse vähenemine, kuid teistes Läänemere piirkondades, kus atlandi heeringate kaal suurenes, paksenes ka poegade rasvakiht.

Ostman et al. (2014) leidsid, et atlandi heeringate populatsiooni suurus, on negatiivselt seotud heeringate kehamassi suurusega. Atlandi heeringa arvukust ja suurust mõjutavad tema peamine toidukonkurent euroopa kilu (*Sprattus sprattus*) ning kilust toituv atlandi tursk (*Gadus morhua*) (Casini et al., 2008; Ostman et al., 2014). Kõigile kolmele kalaliigile avaldavad mõju keskkonnategurid, mille hulka kuuluvad merevee temperatuur, soolsus ja hapnikusisaldus (Casini et al., 2006, 2008; Ostman et al., 2014). Hallhüljeste toitumisseisund ja rasvakihi paksus on heaks indikaatoriks toiduvõrgustiku

keskkonnaseisundist ja kliima muutustest Läänemeres (Kauhala et al., 2017; Internet 4). Läänemere hallhüljeste toitumisseisundi näitaja ei saavuta HELCOM (2018) kohaselt aastatel 2016-2021 soodsat seisundit (Internet 4).

5.5. Poegimiskoloonia suurus

Sarnaselt teistele loivalistele on hüljeste sigimisele iseloomulik sotsiaalsus ja karjaloomalik käitumine (Cassini, 1999; Lydersen & Kovacs, 1999). Cassini (1999) leiab, et hallhüljeste sigimisstrateegia sarnaneb polügüünsuse poole pealt rohkem maale poegivate kõrvukhülglastega kui teiste hülglastega. Maale poegivad Põhja-atlandi hallhülge populatsioonid moodustavad suuri ja tihedaid sigimiskolooniaid (Allen et al., 2021), kuid Läänemeres poegivad emased nii gruppides kui ka eraldatult (M. Jüssi et al., 2008). Sünnituskolooniate moodustamine poegimisperioodil pakub kaitset kiskjate eest, mis on suuremaks ohuks just maismaal (Cassini, 1999; Lydersen & Kovacs, 1999; Stephenson et al., 2007). Paaritumise aeg kattub osaliselt imetamisperioodiga, mistõttu on emasel lihtsam sigimispartnerit leida suures grupis (Cassini, 1999).

Kolooniatena poegimisel on ka omad miinused. Isaste ahistav käitumine segab imetamisprotsessi, mille tõttu võivad pojad nälgida (Boness et al., 1995). Allen et al. (2021) sõnul on see suurem probleem tihedamas koloonias, kuid Cassini (1999) leiab vastupidiselt, et suures grupis paiknemine aitab isasloomi tõrjuda. Lisaks sellele võivad pojad tihedamates kolooniates suurema tõenäosusega emadest eralduda või sattuda territoriaalsete isaste kakluste vahele (Cassini, 1999).

Suurte ja tihedate gruppide moodustamine on tingitud ka sobivate poegimispaikade piiratusest, mistõttu suurem osa populatsioonist koguneb väikesele alale (Allen et al., 2021; Stephenson et al., 2007). Läänemeres tagab heas seisus merejää rohkesti sobivaid poegimispaiku, kuid selle puudumisel peavad jääle poegivad hülged kogunema piiratud aladele maismaal (M. Jüssi et al., 2008).

5.6. Imetamine

Hallhülged on varusigijad, mis tähendab, et emad ei toitu imetamisperioodil ning sõltuvad täielikult varasemalt kogutud energiavarudest. Varusigimisele vastupidine

sigimisstrateegia on tulusigimine, mille puhul emasloom toitub imetamisperioodi ajal. Tulusigija on näiteks kõrvukhülglaste (*Otariidae*) sugukonda kuuluv *Arctocephalus gazella* (Boyd, 2000).

Hallhüljeste imetamisperiood on lühike ja intensiivne ning kestab 17-21 päeva, mille jooksul võib emasloom rasvakihi ja silelihase arvelt kaotada kuni 40% oma kaalust (Atkinson, 1997; Iverson et al., 1993; Perrin et al., 2008). Sündides kaaluvad hülgepojad 11-20 kg ja tänu rasva ning valgurikkale piimale võib imetamisperioodi lõpuks kaal neljakordistuda (Atkinson, 1997; Iverson et al., 1993; Perrin et al., 2008).

Ailsa J. et al. (2001) leidsid, et hülgepoegade ellujäämist esimesel eluaastal mõjutab oluliselt nende kaal imetamisperioodi lõpuks. Poja kaal pärast imetamist sõltub peamiselt emase enda energiavarude kogusest (Ailsa J. et al., 2001; Iverson et al., 1993).

5.7. Innaaeg ja tiinus

Imetamisperioodi lõpp kattub emasel hallhülgel innaaja algusega (Perrin et al., 2008). Innaaja jooksul toimub paaritumine, mis lõpeb viljastumisega (Perrin et al., 2008). Peale viljastumist ei alga loote areng koheselt, vaid 11-kuulise gestatsiooniperioodi alguses esineb 3,5 kuud kestev obligatoorne diapaus ehk embrüo hiline implantatsioon (Atkinson, 1997).

5.8. Diapaus

Diapaus on hallhülge reproduktiivtsükli oluline, et eraldada sünnitamise aja sõltumine paaritumise ajast. See on vajalik, et loode areneks ning poeg sünniks kõige optimaalsemate keskkonnatingimustega ajal (Boyd, 1989).

Diapaus lõpeb arestitud blastotsüsti ehk varajases arengufaasis embrüo reaktivatsiooniga, mis on kontrollitud tiine hülge hormoonide poolt. Atkinson (1997) leidis, et vahetult enne diapausi lõppu tõuseb emassuguhormooni östrogeeni tase emase hülge kehas järsult. Lisaks sellele on mainitud ka sünnitusjärgset piimatootmist stimuleeriva hormooni prolaktiini ja keha raseduseks ettevalmistava hormooni progesterooni rolli blastotsüsti reaktiveerimisel. Oletatakse, et östrogeeni taseme muutumine on otseselt seotud välise keskkonna ja

kliimaga, prolaktiin ja progesteron on aga lihtsalt osa gestatsiooni protsessidest (Atkinson, 1997).

Ka Bull et al. (2021) arvab, et diapausi lõppemise käivitavad erinevad keskkonnamõjud. Nendest enim uuritud on veetemperatuur ja ööpäevane valgusrežiim ehk fotoperiood (Boyd, 1989; Coulson, 1980). Fotoperioodi mõju diapausi lõppemisele ei ole hallhüljeste puhul kindel, kuid selline seos tõestati kõrvukhülglaste sugukonda kuuluvatel loivalistel *Callorhinus ursinus* ja *Zalophus californianus* (Daniel, 1981; Temte, 1985).

5.9. Sünnijärgne termoregulatsioon ja lanuugo

Hallhülge poegadel puudub sündides rasvakiht. Hülgepoja sünnijärge rasvaprotsent on 3-6%, kuid suurem osa sellest kuulub aju koostisesse ning seda ei saa arvestada rasvakihtina (Iverson et al., 1993; Lydersen & Kovacs, 1999; Perrin et al., 2008).

Nii hallhüljeste kui ka viigerhüljeste poegade keha katab sündides valge kohev lootekarvkate ehk lanuugo (Lydersen & Kovacs, 1999). Kuiv lanuugo toimib hea insulaatorina ja hoiab hästi sooja, kuid näiteks sademete tõttu märjaks saades on poja energiakadu suur (Lydersen & Kovacs, 1999; Pearson et al., 2014). Øritsland & Ronald (1973) avastasid jääle poegivaid grööni hülgeid (*Pagophilus groenlandicus*) uurides, et lanuugol on omadus neelata päikeseenergiat ja see toimib soojusenergia kogujana. Lisaks termoregulatorsele funktsioonile pakub lanuugo hülgepoegadele kaitset ka krüptilise kaitsevõimega, sulandudes hästi valge jääkeskkonnaga (Lydersen & Kovacs, 1999). Eestis küll Jüssi et al. (2011) sõnul hallhüljel looduslikke vaenlasi pole, kuid kaitsetuid vastsündinuid võivad siiski ohustada suuremad merelinnud. Polaaraladel kaitseb valge värvus hülgepoegi jääkarude (*Ursus maritimus*) eest (Lydersen & Hammill, 1993). Arvatakse, et lanuugo on evolutsioneerunud just jääle poegimiseks, kuigi seda esineb ka mitte-jäälembelise poegimisstrateegiaga hülge liikidel (Blix, 2016; Lydersen & Kovacs, 1999).

5.10. Emaslooma ligipääs veele

Hallhülged ei toitu imetamisperioodil, kuid käivad siiski sukeldumas ning viibivad vees (Lydersen & Kovacs, 1999). Lydersen et al. (1994) andmetel veetsid uuritud emased

hallhülged imetamisperioodi ajal 28% ajast vees ja 73% sellest veepinnal. Vees veedetud aeg varieerus isenditi ja selle põhjusteks arvati olevat emasloomade iseloom ja sukeldumispaikade kättesaadavus. Jää servaaladele, lahvandustele ja aukudele lähemal asuvad emased veetsid vees rohkem aega. Viigerhülged on suutelised ise jäässe sobivad auke tekitama, kuid hallhüljes seda teadaolevalt ei oska (Ukkonen et al., 2014). Üheks vees käimise põhjuseks võib olla poja kaitsmine looduslike vaenlaste eest (Lydersen & Kovacs, 1999). Valge imikukarvaga poeg on jääl raskesti märgatav, kuid suur ja tumedama täiskasvanu karvkattega ema on silmatorkav. Lisaks sellele saab emasloom end vees karmide välistingimuste eest kaitsta, sest tugeva külmaga on veetemperatuur välistemperatuurist soojem (Lydersen et al., 1994). Vees viibimise võimalus imetamisperioodil on emashülgele eeliseks ning on üks põhjustest, miks poegimiseks sobiliku merejää olemasolu on Läänemeres oluline.

5.11. Poegimine jääl ja maismaal

Läänemere hallhülged on jäälembelise sigimisstrateegiaga ning Jüssi et al., (2008) uuringu andmetel valivad emased nii sobiva maismaa ala kui ka triivjää olemasolul poegimispaigaks alati jää. Poegimiseks sobilik triivjää peab olema piisavalt paks ja lai, et see säiliks pärast sünnitust ema ja poja koosveedetud aja lõpuni ning oluline on ka ligipääs veele (Hook et al., 1972).

Läänemeres ja Eestis läbi viidud uuringust (M. Jüssi et al., 2008) selgub, et jääle sündinud hülgepoegade kaal on võrreldes maale sündinud poegadega märkimisväärselt suurem. Samas artiklis uuriti ka hülgekutsikate suremust ja leiti, et jääle sündinud hülgepoegadest suri vaid 1,5% (9 poega 614-st), kuid maismaal oli suremus 21,1% (622 poega 2952-st). Maismaal osutus peamiseks surma põhjuseks nälgimine ja poegadel esines põletikulisi haavasid ning nakkushaigusi. Jääle sündinud elusatel poegadel ei leitud põletikulisi haavasid ning nakkushaigusi tuvastati vaid alla 5%. Kauhala et al. (2017) märkasid, et aastatel 2011-2015 vähenes Soome lahes püsiva jääkattega päevade arv ning seetõttu ka hallhülgepoegade kaal ja rasvakihi paksus. Mida väiksem on hülgepoegade kaal seda suurem on nende suremus (Ailsa J. et al., 2001; W. D. Bowen et al., 2015). M. Jüssi et al. (2008) uuringualadel leiti jääl asuvatelt poegimispaikadelt rohkem platsentasiid kui maismaalt, mis viitab sellele, et seal liigub vähem linde, kes võivad vastsündinuid ohustada. Saab järeldada, et Läänemere hallhüljeste sigimisedukus on jääl suurem kui maismaal.

6. Mere jäärežiim ja selle muutumine Läänemeres ning Eestis

Läänemeri kuulub hooajalise merejää vööndisse (Seasonal Sea Ice Zone SSIC) (Leppäranta, 2023). Merejää hooaeg kestab Läänemeres keskmiselt 8-10 kuud ja Soome lahe alal 80-100 päeva (Haapala et al., 2015). Jääkatte ulatus on suurim märtsikuus ja sel ajal on jääkattuvus keskmiselt 40% (Haapala et al., 2015). 100 aasta jooksul on Läänemere talved muutunud pehmemaks ja mere jääolud halvenenud ning kliimamuutuse mõjud Läänemeres on selged (Haapala et al., 2015). Ronkainen (2013) märkas Soome lahes Loviisas trendi, et iga-aastane merejää hooaeg väheneb 41 päeva võrra sajandi kohta ning jääkihi paksus väheneb 25 cm sajandi kohta. Sarnased tulemused ilmnisid ka teistes uuritud Soome lahe piirkondades. Merejää seisundi halvenemise peamiseks põhjusteks on õhutemperatuuri tõus, tuule suuna ning kiiruse muutumine, lumesaju vähenemine ja vee soolsuse tõus (Ronkainen, 2013).

Rjazin & Pärn (2020) sõnul oli 2006-2007 aasta talv Läänemere merejää režiimi oluliseks pöördepunktiks. Enne seda perioodi kestis merejää ühe talve kohta märkimisväärselt kauem. Pärast 2007. aastat on merejää kattuvus aga hõredam ja see püsib vähem aega. Meri küll jäätus ulatuslikult, kuid hakkas varem sulama (Rjazin & Pärn, 2020).

Eestis, nagu ka mujal Läänemeres, esineb nii pehmemaid talvesid hõredama jääkattega kui ka paksema ja ulatuslikuma jääkattega külmema talvesid. Külmadel talvedel on Eesti meri 4-6 kuud ühtlaselt jääga kaetud, kuid soojematel tekib vaid õhuke jääkiht madalamates lahtedes. Reeglina hakkavad madalad lahed jäätuma juba novembris ning jää tekib rannikualadele detsembris ja mere avaosas jaanuaris. Keskmiselt märtsikuus hakkab jää sulama ja kaob täielikult aprilli keskpaigaks (Sooäär & Jaagus, 2007).

Eesti läänerannikul on viimase 55 aasta jooksul märgata olulist merejää kestvuse perioodi lühenemist, kuid Soome lahe ääres ei ole muutus sedavõrd märkimisväärne. Selle perioodi vältel on ka hakanud esinema üha rohkem soojasid jäävabasid talvesid. Suurimat muutust märgati Lääne-Eesti saarte ümbruses, kus mere jäätumise algus on nihkunud ligikaudu kuu aja võrra hilisemaks ning jää on lõplikult sulanud sama aja võrra varem. Tuuakse ka välja, et esineb üha rohkem soojasid talvesid kui varasemalt (Sooäär & Jaagus, 2007).

7. Arutelu

Läänemeri on pooleldi suletud riimveeline sisemeri, mis kujunes viimase jääaja tulemusel tekkinud mageveejärvest. Läänemeri kujunes selliseks, nagu see on tänapäeval, ligikaudu 8000 aastat tagasi (Andrén et al., 2011). Hallhülged asustasid Läänemere teadaolevalt juba vähemalt 9000 aasta eest (Pettersson and Wikell, 2013 viidatud Ahlgren et al., 2022: kaudu). Ahlgren et al. (2022) uuringust selgub, et selle aja jooksul võisid toimuda populatsiooni väljasuremised ja taasimmigreerumised nii keskkonna kui ka küttemisega seotud põhjustel. Põhja-Atlandi hallhülged on valdavalt maismaale poegivad, kuid Läänemerre rännates adapteerusid nad jäälembelisteks sigijateks. Jääle poegimiseks pidi imetamisperiood drastiliselt lühenema, et poeg saaks kiiremini iseseisvaks (Perry et al., 1995). Perry et al. (1995) arvates on hülglased oma evolutsiooni ajaloos vahelduvalt mitmeid kordi ümber adapteerunud poegima nii jääle kui ka maismaale. Jäälembelised Läänemere hallhülged on muutuvate kliima- ja merejääolude tõttu sunnitud üha enam poegima maismaale, kus sigimisedukus on madalam (M. Jüssi et al., 2008). Kuigi hallhüljestele on puhke- ja sigimisaikade puhul omane paigatruidus (Karlsson et al., 2005; Pomeroy et al., 2000), on ajalugu näidanud, et hallhülged on väga adaptiivsed ja suudavad kohaneda muutuvate keskkonnatingimustega (Klimova et al., 2014).

Hallhüljestele on mitmeid kohastumusi, mis tõestavad, et jää on nende jaoks optimaalseim poegimisaik. Sellele viitab varusigimisele omane lühike ja intensiivne imetamisperiood, mille käigus kaotab emasloom üle kolmandiku kaalust (Atkinson, 1997; Iverson et al., 1993; Perrin et al., 2008; Perry et al., 1995). Termoregulatiivset ja kaitsevõime funktsiooni omav vastsündinukarv ehk lanuugo toimib tõhusamini jääl ja on arvatavasti evolutsioneerunud just jääle poegimiseks (Blix, 2016; Lydersen & Hammill, 1993; Lydersen & Kovacs, 1999; Pearson et al., 2014). Arvatakse, et ka diapausi ehk hilinenud lootearengu esinemine on üks imetajate kohastumus jääle poegimiseks, sest siis saab hoolimata paaritumisajast poegimine toimuda perioodil, mil jääolud on kõige sobilikumad (Blix, 2016).

Jääle poegimisel on ka muid eeliseid. Seda tõestab jääle sündinud poegade suurem kaal ja kõrgem ellujäämistõenäosus (M. Jüssi et al., 2008). Jää pakub kaitset kiskjate eest ning külma substraati loob puhtama sigimiskeskkonna, aidates nakkushaiguste levimise vastu (Baker, 2009; M. Jüssi et al., 2008). Praod ja lahvandused jääs tagavad pideva ligipääsu

veele, mis on emaslooma jaoks poegimisperioodil väga oluline (Lydersen et al., 1994; Lydersen & Kovacs, 1999).

Olgugi, et Läänemeres on jääle poegimine hallhüljestele optimaalseim, võib nende võime edukalt maismaale poegida osutada muutuva kliima ja keskkonnatingimuste juures hoopis evolutsiooniliseks eeliseks. Külmadel aladel elavad mereimetajad tulevad nii hooajaliselt kui ka pikaajaliselt muutuva kliima ja keskkonnaga hästi toime, sest nad on pika elueaga, jõuavad sigimisikka hilja ja saavad korraga vähe järeltulijad (Kovacs & Lydersen, 2008). Ajalooliselt on külmalembeliste mereimetajate levikualad keskkonnatingimuste muutumise tõttu palju nihkunud. Merejääst sõltuvate imetajate levila piirid nihkuvad tõenäoliselt ka tulevikus soojeneva kliima tõttu põhja poole (Humphries et al., 2004). Arktikas ja Antarktikas elavatel hüljestel on võimalus paremate tingimustega elupaikadesse migreeruda, kuid pooleldi suletud Läänemeres elavad hülged seda teha ei saa (Sundqvist et al., 2012). Üks haavatavamaid hülgeilike seoses halvenevate jääoludega on viiherhüljes, kes erinevalt hallhülgest poegib ainult jääle (Sundqvist et al., 2012; Ukkonen et al., 2014). Viiherhüljeste jaoks on kliimamuutused Läänemeres tõsiseks ohuks, kuid poegimispaiga suhtes paindlikumate hallhüljeste väljavaated muutuva keskkonnaga kohanemiseks on paremad.

Hallhüljel on muutuva kliima ja keskkonnatingimustega toimetulekuks erinevaid viise. On tõendusmaterjali selle kohta, et hallhüljeste poegimisperioodi aeg on plastiline ning eri piirkondades on see keskkonnamõjude toimel varasemaks või hilisemaks muutunud (Allen et al., 2021; W. D. Bowen et al., 2020; Bull et al., 2021; Hook et al., 1972). On teada, et vanemad emased valivad kogemuste põhjal suurema tõenäosusega paremate tingimustega poegimispaiga ja -aja (Allen et al., 2021; Pomeroy et al., 1999). Noorematel emastel alles kujuneb arusaam headest poegimistingimustest. Ka diapausi esinemine aitab kaasa sünnitusaja kokkulangemisele optimaalsete keskkonnatingimustega. Kui Boyd (1989) ja Coulson (1980) poolt välja pakutud teooriad, et diapausi lõpp on tingitud keskkonnavihjetest nagu veetemperatuur ja fotoperioodi pikkus, siis kliimamuutus võib hallhüljeste sigimist ka sedaviisi mõjutada. Sellisel juhul võivad hüljeste hooajalised elusündmused nagu sigimine paigast nihkuda, sest Läänemere veetemperatuur tõuseb (Meier et al., 2022).

Teadaolevalt ei ole viiherhülged kunagi edukalt maismaale poeginud, kuigi nad on seda harvadel juhtudel proovinud (Sundqvist et al., 2012; Ukkonen et al., 2014). Põhja-Atlandi hallhüljeste jaoks on maismaa aga peamine poegimispaik (Allen et al., 2021) ja ka

Läänemere populatsioon poegib vajadusel edukalt maismaale (M. Jüssi et al., 2008). Osa Lääne-Atlandi populatsioonist sigib sarnaselt Läänemere populatsioonile nii jääl kui ka maismaal (Hammill et al., 1998; Lydersen et al., 1994). Ka sealseid jäälembelise poegimisstrateegiaga hülged suunduvad poegima maismaale, kui jääolud pole optimaalsed. Seal on suuremaks jääga seotud probleemiks triivjää ebastabiilsus, mille esinemise puhul poegitakse hoopis Sable'i saarele, kus asub üks suurimaid Lääne-Atlandi sigimiskolooniaid. Ida-Atlandi populatsioon kasutab poegimispaikadeks eranditult maismaad (Coulson & Hickling, 1964).

Läänemere talved on üha pehmemad ja merejääd moodustub aina vähem (Haapala et al., 2015; Leppäranta, 2023). Meier et al. (2022) ennustavad, et tulevikus hakkavad domineerima soojad talved, mil talvine jääkiht moodustub vaid väikesele alale Läänemere põhjapoolseimates osades ning on õhuke. Sellise stsenaariumi korral ei saaks hallhülged Läänemere poolsuletud olemuse tõttu põhja poole migreeruda ja oleksid sunnitud poegima peamiselt maismaale. Nagu teisedki mereimetajad, on hallhülged loomult hea kohanemisvõimega ja ka ajalooliselt on nad poegimispaiga suhtes ümber adapteerunud. Hoolimata väiksemast poegimisedukusest maismaal võib siiski arvata, et Läänemere hallhülged on võimelised kohanema poegimisega peamiselt maale. Sellisel juhul muutuks optimaalseimate keskkonnatingimuste olemus sigimisperiodil. Siis oleks peamiseks tingimuseks poegimise edukusel arvatavasti madal temperatuur. Võibolla langeks ära ka sünkroniseeritud sigimisstruktuur, sest uuringud on näidanud, et emashüljestel kujunevad elu jooksul eelistused täpsema sigimisaja ja -paiga suhtes. Täpseid hallhüljeste sigimismustreid tulevikus on olemasoleva teaduskirjanduse põhjal raske ennustada.

Tulevikus oleks oluline põhjalikumalt uurida, kuidas võivad kliimast tingitud muutused mõjutada Läänemere hallhüljeste sigimisstruktuuri. Võiks uurida näiteks selliste nähtuste, nagu merejääd ulatuse vähenemine, veetemperatuuri tõus ning heeringate kehamassi kahanemine, seoseid hallhüljeste sigimismustrite muutumisega. Samuti tasuks analüüsida, kuidas kliimamuutused võivad mõjutada sajanditagusest järsust arvukuse langusest taastuva liigi populatsiooni dünaamikat tulevikus. Taolised teadmised ja ennustused aitaksid leida võimalusi kliimamuutuste mõju leevendamiseks Läänemere suurimale ja arvukamale mereimetajale – hallhülgele.

Kokkuvõte

Hallhüljes (*Halichoerus grypus*) asustab Atlandi ookeani põhjapoolseid subarktilisi ja parasvöötme alade meresid. Tänapäeval on liik jagunenud kolme peamisesse asurkonda, milleks on Lääne-Atlandi, Ida-Atlandi ja Läänemere populatsioonid. Maailma eri osades on hallhüljestel mitmesugused sigimisstrateegiad, mis on tingitud varieeruvast keskkonnast. Ida-Atlandi asurkond poegib eranditult maismaale; Lääne-Atlandi asurkonnas on nii maismaale kui merejääle poegivaid populatsioone; Läänemere hallhülged eelistavad poegida triivjääle, kuid teevad seda vajadusel edukalt ka maismaal.

Läänemeres langes hallhüljeste arvukus eelmise sajandi jooksul liigse küttimise ja veereostuse tõttu järsult. Tänapäeval on populatsiooni arvukus tänu küttimise piiramisele jälle taastumas, kuid pole veel saavutanud soodsat seisundit. Ka Eestis on hallhüljeste arvukus 21. sajandi algusest saadik tõusnud.

Töö eesmärk oli uurida kliima mõju hallhüljeste sigimisele ning selle edukusele. Lisaks sellele taheti välja selgitada, kuidas on kujunenud hallhüljeste sigimisstrateegiad tulenevalt kliimast ja keskkonnast ning selle muutumisest.

Hallhülged on rändava eluviisiga ja hooajalise kliima tõttu kasutavad nad toitumiseks, puhkamiseks ja sigimiseks erinevaid alasid. Varusigijana sõltub nende imetamise edukus täielikult sigimisperioodi eelselt kogutud energiavarudest. Neile on omane sigimiskolooniate moodustamine, mille kujunemise evolutsiooniliseks põhjuseks arvatakse olevat kaitse kiskjate eest. Hallhüljeste võime poegida jääle kujunes evolutsiooniliselt siis, kui nad laiendasid uute toitumis-, puhke- ja sigimisalade otsingul oma levikuala põhja poole. Jääle poegimiseks on neil erinevad kohastumused nagu lühike imetamisperiood, hilinenud loote areng ja lanuugo. Tänapäeval on triivjää saanud Läänemere hallhüljeste optimaalseimaks poegimiskeskonnaks. Hallhülgeid ohustab jää kadumine, sest maismaale sündinud pojad on väiksema kaaluga ja nende suremus on märkimisväärselt kõrgem kui jääs. Hülgepoja imetamisjärgne kaal mõjutab nende ellujäämisvõimalust. Kliimamuutuste tõttu on Läänemere talved aina soojemad ja ennustatakse, et tulevikus hakkab moodustuma üha vähem poegimiseks sobivat merejääd. Sellisel juhul on liigi võime edukalt sigida ka maismaal hoopis eeliseks. Tulevikus võib kliimamuutuste tõttu Läänemere hallhüljeste sigimissruktuur oluliselt muutuda.

Summary

The grey seal (*Halichoerus grypus*) inhabits the northern subarctic and temperate seas of the Atlantic. Today, the species is divided into three main populations, which are the West Atlantic population, the East Atlantic population and the Baltic Sea population. In different parts of the world, grey seals have a variety of breeding strategies due to the variable environment. The East Atlantic population pups exclusively on land; the West Atlantic population has groups that pup both on land and sea ice; the Baltic Sea grey seals prefer to pup on drift ice, but also do so successfully on land if necessary.

In the Baltic Sea, there was a sharp decline in the abundance of grey seals during the last century due to excessive hunting and water pollution. Today, the population is recovering again thanks to the restriction of hunting, but have not yet achieved a favourable environmental status. In Estonia, the number of grey seals has risen since the beginning of the 21st century as well.

The aim of this paper was to ascertain how the breeding and its success is impacted by the climate. In addition, it was intended to study how the breeding strategies of grey seals have developed due to the climate and the environment and its change.

Grey seals have a migratory lifestyle and because of the seasonal climate they use different areas as foraging, resting and breeding grounds. As a capital breeder, the success of their lactation depends entirely on the energy reserves collected prior to the breeding period. They are known to form breeding colonies and the evolutionary cause of that is believed to be protection from predators. They evolved to be able to reproduce on ice when they expanded their distribution towards the north in search of new foraging, resting and breeding grounds. They have different adaptations for being able to pup on ice, such as a short lactation period, delayed fetal development and lanugo. Today, drift ice has become the most optimal pupping environment for the grey seals of the Baltic Sea. Grey seals are threatened by the loss of sea ice because land-born pups weigh less and have significantly higher mortality rates than those born on ice. The weaning weight of the seal pup affects their chance of survival. Due to climate change, the Baltic Sea winters are becoming warmer and it is predicted that less sea ice which is suitable for pupping will be forming in the future. In this case, the ability to successfully breed on land as well as ice is instead an advantage. In the future, due to climate change, the breeding structure of the Baltic Sea grey seals could change significantly.

Tänuavaldus

Täna eelkõige oma juhendajat Mart Jüssi, kes aitas valida teema, andis nõu ja ideid töö kirjutamise käigus ning suunas õigete järeldusteni. Samuti tänan kaasjuhendajat Markus Vetemaad.

Kasutatud kirjandus

- Ahlgren, H., Bro-Jørgensen, M. H., Glykou, A., Schmölcke, U., Angerbjörn, A., Olsen, M. T., & Lidén, K. (2022). The Baltic grey seal: A 9000-year history of presence and absence. *The Holocene*, 32(6), 569–577.
<https://doi.org/10.1177/09596836221080764>
- Ailsa J., H., Bernie J., M., & Richard J., B. (2001). Factors affecting first-year survival in grey seals and their implications for life history strategy. *Journal of Animal Ecology*, 70(1), 138–149. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2001.00468.x>
- Allen, S. J. J., Bowen, W. D., & den Heyer, C. E. (2021). Birth-site habitat selection in gray seals (*Halichoerus grypus*): Effects of maternal age and parity and association with offspring weaning mass. *MARINE MAMMAL SCIENCE*.
<https://doi.org/10.1111/mms.12867>
- Andrén, T., Björck, S., Andrén, E., Conley, D., Zillén, L., & Anjar, J. (2011). The Development of the Baltic Sea Basin During the Last 130 ka. J. Harff, S. Björck, & P. Hoth (Toim), *The Baltic Sea Basin* (lk 75–97). Springer.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-17220-5_4
- Atkinson, S. (1997, jaanuar 1). Reproductive biology of seals. *REVIEWS OF REPRODUCTION*, 2(3), 175–194.
- Baker, J. (2009). Mortality and morbidity in Grey seal pups (*Halichoerus grypus*). Studies on its causes, effects of environment, the nature and sources of infectious agents and the immunological status of pups. *Journal of Zoology*, 203, 23–48.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1984.tb06042.x>
- Berta, A., & Churchill, M. (2012). Pinniped taxonomy: Review of currently recognized species and subspecies, and evidence used for their description. *Mammal Review*, 42(3), 207–234. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2011.00193.x>

- Blix, A. S. (2016). Adaptations to polar life in mammals and birds. *Journal of Experimental Biology*, 219(8), 1093–1105. <https://doi.org/10.1242/jeb.120477>
- Boness, D. J., Bowen, W. D., & Iverson, S. J. (1995). Does male harassment of females contribute to reproductive synchrony in the grey seal by affecting maternal performance? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36(1), 1–10. <https://doi.org/10.1007/BF00175722>
- Boskovic, R., Kovacs, K. M., Hammill, M. O., & White, B. N. (1996). Geographic distribution of mitochondrial DNA haplotypes in grey seals (*Halichoerus grypus*). *Canadian Journal of Zoology*, 74(10), 1787–1796. <https://doi.org/10.1139/z96-199>
- Boutin, S., & Lane, J. E. (2014). Climate change and mammals: Evolutionary versus plastic responses. *Evolutionary Applications*, 7(1), 29–41. <https://doi.org/10.1111/eva.12121>
- Bowen, D. (2016). IUCN Red List of Threatened Species: *Halichoerus grypus*. *IUCN Red List of Threatened Species*. <https://www.iucnredlist.org/en>
- Bowen, W. D., den Heyer, C. E., Lang, S. L. C., Lidgard, D., & Iverson, S. J. (2020). Exploring causal components of plasticity in grey seal birthdates: Effects of intrinsic traits, demography, and climate. *Ecology and Evolution*, 10(20), 11507–11522. <https://doi.org/10.1002/ece3.6787>
- Bowen, W. D., den Heyer, C. E., McMillan, J. I., & Iverson, S. J. (2015). Offspring size at weaning affects survival to recruitment and reproductive performance of primiparous gray seals. *Ecology and Evolution*, 5(7), 1412–1424. <https://doi.org/10.1002/ece3.1450>
- Bowen, W. D., Iverson, S. J., Mcmillan, J. I., & Boness, D. J. (2006). Reproductive performance in grey seals: Age-related improvement and senescence in a capital

- breeder. *Journal of Animal Ecology*, 75(6), 1340–1351.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01157.x>
- Boyd, I. L. (1989). Environmental and physiological factors controlling the reproductive cycles of pinnipeds. *Canadian Journal of Zoology*. <https://doi.org/10.1139/z91-162>
- Boyd, I. L. (2000). State-dependent fertility in pinnipeds: Contrasting capital and income breeders. *Functional Ecology*, 14(5), 623–630. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2000.t01-1-00463.x>
- Bradshaw, W. E., & Holzapfel, C. M. (2008). Genetic response to rapid climate change: It's seasonal timing that matters. *Molecular Ecology*, 17(1), 157–166.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03509.x>
- Bronson, F. H. (2009). Climate change and seasonal reproduction in mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1534), 3331–3340. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0140>
- Bull, J., Jones, O., Börger, L., Franconi, N., Banga, R., Lock, K., & Stringell, T. (2021). Climate causes shifts in grey seal phenology by modifying age structure. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2021.2284>
- Casini, M., Cardinale, M., Hjelm, J., & Persson, L. (2006). Inter-Annual Variation in Herring, *Clupea harengus*, and Sprat, *Sprattus sprattus*, Condition in the Central Baltic Sea: What Gives the Tune? *Oikos*, 112(3), 638–650.
- Casini, M., Lövgren, J., Hjelm, J., Cardinale, M., Molinero, J.-C., & Kornilovs, G. (2008). Multi-level trophic cascades in a heavily exploited open marine ecosystem. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1644), 1793–1801. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1752>

- Cassini, M. H. (1999). The evolution of reproductive systems in pinnipeds. *Behavioral Ecology*, 10(5), 612–616. <https://doi.org/10.1093/beheco/10.5.612>
- Coulson, J. C. (1980). A study of the factors influencing the time of breeding in the Grey seal *Halichoerus grypus*. *ResearchGate*.
https://www.researchgate.net/publication/230139379_A_study_of_the_factors_influencing_the_time_of_breeding_in_the_Grey_seal_Halichoerus_grypus
- Coulson, J. C., & Hickling, G. (1964). The Breeding Biology of the Grey Seal, *Halichoerus grypus* (Fab.), on the Farne Islands, Northumberland. *Journal of Animal Ecology*, 33(3), 485–512. <https://doi.org/10.2307/2568>
- Daniel, J. C. (1981). Delayed implantation in the northern fur seal (*Callorhinus ursinus*) and other pinnipeds. *Journal of Reproduction and Fertility. Supplement*, 29, 35–50.
- Department of Fisheries and Oceans Canada. (2022). *Stock assessment of Northwest Atlantic grey seals (Halichoerus grypus) in Canada in 2021. Science Advisory Report 2022/018*. https://www.dfo-mpo.gc.ca/csas-sccs/Publications/SAR-AS/2022/2022_018-eng.html
- Fietz, K., Galatius, A., Teilmann, J., Dietz, R., Frie, A. K., Klimova, A., Palsboll, P. J., Jensen, L. F., Graves, J. A., Hoffman, J. I., & Olsen, M. T. (2016). Shift of grey seal subspecies boundaries in response to climate, culling and conservation. *MOLECULAR ECOLOGY*, 25(17), 4097–4112.
<https://doi.org/10.1111/mec.13748>
- Haapala, J. J., Ronkainen, I., Schmelzer, N., & Sztobryn, M. (2015). Recent Change—Sea Ice. The BACC II Author Team (Toim), *Second Assessment of Climate Change for the Baltic Sea Basin* (lk 145–153). Springer International Publishing.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-16006-1_8

- Hammill, M. O., Stenson, G. B., Myers, R. A., & Stobo, W. T. (1998). Pup production and population trends of the grey seal (*Halichoerus grypus*) in the Gulf of St. Lawrence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *55*(2), 423–430. <https://doi.org/10.1139/f97-218>
- Harding, K. C., Härkönen, T., Helander, B., & Karlsson, O. (2007). Status of Baltic grey seals: Population assessment and extinction risk. *NAMMCO Scientific Publications*, *6*, 33–56. <https://doi.org/10.7557/3.2720>
- Harding, K. C., & Härkönen, T. J. (1999). Development in the Baltic Grey Seal (*Halichoerus grypus*) and Ringed Seal (*Phoca hispida*) Populations during the 20th Century. *Ambio*, *28*(7), 619–627.
- Hook, O., Johnels, A. G., & Matthews, L. H. (1972). The breeding and distribution of the grey seal (*Halichoerus grypus* Fab.) in the Baltic Sea, with observations on other seals of the area. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, *182*(1066), 37–58. <https://doi.org/10.1098/rspb.1972.0065>
- Humphries, M. M., Umbanhowar, J., & McCann, K. S. (2004). Bioenergetic Prediction of Climate Change Impacts on Northern Mammals¹. *Integrative and Comparative Biology*, *44*(2), 152–162. <https://doi.org/10.1093/icb/44.2.152>
- Iverson, S. J., Bowen, W. D., Boness, D. J., & Oftedal, O. T. (1993). The Effect of Maternal Size and Milk Energy Output on Pup Growth in Grey Seals (*Halichoerus grypus*). *Physiological Zoology*, *66*(1), 61–88. <https://doi.org/10.1086/physzool.66.1.30158287>
- Jüssi, I. (2023). *Hallhülge lennuloendused (4-3/23/17)* (nr 261698; Riikliku keskkonnaseire eluslooduse mitmekesisuse ja maastike seire allprogrammi seiretööd 2023). MTÜ Pro Mare.

<https://kese.envir.ee/kese/downloadReportFile.action?fileUid=31875716&monitoringWorkUid=31761067>

- Jüssi, M., Härkönen, T., Helle, E., & Jüssi, I. (2008). Decreasing Ice Coverage Will Reduce the Breeding Success of Baltic Grey Seal (*Halichoerus grypus*) Females. *Ambio*, 37(2), 80–85.
- Jüssi, M., Jüssi, I., & Vetemaa, M. (2011). *Hallhülge (Halichoerus grypus) kaitse tegevuskava*. Keskkonnaamet.
<https://www.google.com/url?sa=t&rct=j&q=&esrc=s&source=web&cd=&cad=rja&uact=8&ved=2ahUKEwjTqIXnkbeCAxXv1QIHHbgBCPsQFnoECA4QAQ&url=https%3A%2F%2Fkeskkonnaamet.ee%2Fmedia%2F4284%2Fdownload&usg=AOvVaw16Ceb7He5bVUUFu-Affg7C&opi=89978449>
- Karlsson, O., Hiby, L., Lundberg, T., Jüssi, M., Jüssi, I., & Helander, B. (2005). Photo-identification, Site Fidelity, and Movement of Female Gray Seals (*Halichoerus grypus*) Between Haul-outs in the Baltic Sea. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 34(8), 628–634. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-34.8.628>
- Kauhala, K., Ahola, M. P., Isomursu, M., & Raitaniemi, J. (2016). The impact of food resources, reproductive rate and hunting pressure on the Baltic grey seal population in the Finnish sea area. *Annales Zoologici Fennici*, 53(5/6), 296–309.
- Kauhala, K., Bäcklin, B.-M., Raitaniemi, J., & Harding, K. C. (2017). The effect of prey quality and ice conditions on the nutritional status of Baltic gray seals of different age groups. *Mammal Research*, 62(4), 351–362. <https://doi.org/10.1007/s13364-017-0329-x>
- Klimova, A., Phillips, C. D., Fietz, K., Olsen, M. T., Harwood, J., Amos, W., & Hoffman, J. I. (2014). Global population structure and demographic history of the grey seal. *Molecular Ecology*, 23(16), 3999–4017. <https://doi.org/10.1111/mec.12850>

- Kovacs, K. M., & Lydersen, C. (2008). Climate Change Impacts on Seals and Whales in the North Atlantic Arctic and Adjacent Shelf Seas. *Science Progress*, 91(2), 117–150. <https://doi.org/10.3184/003685008X324010>
- Leppäranta, M. (2023). History and Future of Snow and Sea Ice in the Baltic Sea. *Oxford Research Encyclopedia of Climate Science*.
<https://doi.org/10.1093/acrefore/9780190228620.013.891>
- Lundström, K., Hjerne, O., Lunneryd, S.-G., & Karlsson, O. (2010). Understanding the diet composition of marine mammals: Grey seals (*Halichoerus grypus*) in the Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 67(6), 1230–1239.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsq022>
- Lydersen, C., & Hammill, M. O. (1993). Diving in ringed seal (*Phoca hispida*) pups during the nursing period. *Canadian Journal of Zoology*, 71(5), 991–996.
<https://doi.org/10.1139/z93-131>
- Lydersen, C., Hammill, M. O., & Kovacs, K. M. (1994). Activity of lactating ice-breeding grey seals, *Halichoerus grypus*, from the Gulf of St Lawrence, Canada. *Animal Behaviour*, 48(6), 1417–1425. <https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1377>
- Lydersen, C., & Kovacs, K. (1999). Behaviour and energetics of ice-breeding, North Atlantic phocid seals during the lactation period. *Marine Ecology Progress Series*, 187, 265–281. <https://doi.org/10.3354/meps187265>
- Meier, H. E. M., Kniebusch, M., Dieterich, C., Groeger, M., Zorita, E., Elmgren, R., Myrberg, K., Ahola, M. P., Bartosova, A., Bonsdorff, E., Boergel, F., Capell, R., Carlen, I., Carlund, T., Carstensen, J., Christensen, O. B., Dierschke, V., Frauen, C., Frederiksen, M., ... Zhang, W. (2022). Climate change in the Baltic Sea region: A summary. *EARTH SYSTEM DYNAMICS*, 13(1), 457–593.
<https://doi.org/10.5194/esd-13-457-2022>

- Øritsland, N. A., & Ronald, K. (1973). Effects of solar radiation and windchill on skin temperature of the harp seal, *Pagophilus groenlandicus* (Erxleben, 1777). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 44(2), 519–525. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(73\)90505-7](https://doi.org/10.1016/0300-9629(73)90505-7)
- Ostman, O., Karlsson, O., Ponni, J., Kaljuste, O., Aho, T., & Gardmark, A. (2014). Relative contributions of evolutionary and ecological dynamics to body size and life-history changes of herring (*Clupea harengus*) in the Bothnian Sea. *EVOLUTIONARY ECOLOGY RESEARCH*, 16(5), 417–433.
- Pearson, L. E., Liwanag, H. E. M., Hammill, M. O., & Burns, J. M. (2014). To each its own: Thermoregulatory strategy varies among neonatal polar phocids. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 178, 59–67. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2014.08.006>
- Perrin, W. F., Würsig, B., Thewissen, J. G. M., Perrin, W. F., Würsig, B., & Thewissen, J. G. M. (2008). *Encyclopedia of Marine Mammals*. Elsevier Science & Technology. <http://ebookcentral.proquest.com/lib/nlibee-ebooks/detail.action?docID=405935>
- Perry, E. A., Carr, S. M., Bartlett, S. E., & Davidson, W. S. (1995). A Phylogenetic Perspective on the Evolution of Reproductive Behavior in Pagophilic Seals of the Northwest Atlantic as Indicated by Mitochondrial DNA Sequences. *Journal of Mammalogy*, 76(1), 22–31. <https://doi.org/10.2307/1382311>
- Pomeroy, P. P., Fedak, M. A., Rothery, P., & Anderson, S. (1999). Consequences of maternal size for reproductive expenditure and pupping success of grey seals at North Rona, Scotland. *Journal of Animal Ecology*, 68(2), 235–253. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00281.x>

- Pomeroy, P. P., Twiss, S. D., & Redman, P. (2000). Philopatry, Site Fidelity and Local Kin Associations within Grey Seal Breeding Colonies. *Ethology*, *106*(10), 899–919. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2000.00610.x>
- Remm, J., Kalda, O., Valdmann, H., & Moks, E. (2015). *Eesti imetajad. Liikide tundmaõppimise teejuht*.
- Rjazin, J., & Pärn, O. (2020). Determining the Regime Shift of the Baltic Sea Ice Seasons during 1982-2016: Određivanje režima promjene ledenih sezona Baltičkoga mora od godine 1982. do 2016. *Nase More*, *67*(1), 53–59. <https://doi.org/10.17818/NM/2020/1.8>
- Ronkainen, I. (2013). *Long-term changes in Baltic Sea ice conditions* [Master's thesis, University of Helsinki]. <https://ethesis-old.helsinki.fi/repository/handle/10138.1/2798>
- Sooäär, J., & Jaagus, J. (2007). Long-term changes in the sea ice regime in the Baltic Sea near the Estonian coast: Läänemere jäärežiimi pikaajalised muutused Eesti ranniku lähedal. *Estonian Journal of Engineering*, *13*(3), 189–200. <https://doi.org/10.3176/eng.2007.3.02>
- Stephens, P. A., Boyd, I. L., McNamara, J. M., & Houston, A. I. (2009). Capital breeding and income breeding: Their meaning, measurement, and worth. *Ecology*, *90*(8), 2057–2067. <https://doi.org/10.1890/08-1369.1>
- Stephenson, C. M., Matthiopoulos, J., & Harwood, J. (2007). Influence of the physical environment and conspecific aggression on the spatial arrangement of breeding grey seals. *Ecological Informatics*, *2*(4), 308–317. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2007.09.001>
- Sundqvist, L., Harkonen, T., Svensson, C. J., & Harding, K. C. (2012). Linking Climate Trends to Population Dynamics in the Baltic Ringed Seal: Impacts of Historical

and Future Winter Temperatures. *AMBIO*, 41(8), 865–872.

<https://doi.org/10.1007/s13280-012-0334-x>

Temte, J. L. (1985). Photoperiod and delayed implantation in the northern fur seal (*Callorhinus ursinus*). *Journal of Reproduction and Fertility*, 73(1), 127–131.

<https://doi.org/10.1530/jrf.0.0730127>

Ukkonen, P., Aaris-Sorensen, K., Arppe, L., Daugnora, L., Halkka, A., Lougas, L., Oinonen, M. J., Pilot, M., & Stora, J. (2014). An Arctic seal in temperate waters: History of the ringed seal (*Pusa hispida*) in the Baltic Sea and its adaptation to the changing environment. *HOLOCENE*, 24(12), 1694–1706.

<https://doi.org/10.1177/0959683614551226>

Westerberg, H., Lunneryd, S., Wahlberg, M., & Fjälling, A. (2007). *Reconciling fisheries activities with the conservation of seals through the development of new fishing gear: A case study from the Baltic fishery - grey seal conflict* (Kd 49, lk 587–597).

Wood, S. A., Josephson, E., Precoda, K., & Murray, K. T. (2022). Gray seal (*Halichoerus grypus*) pupping trends and 2021 population estimates in U.S. waters. *Northeast Fisheries Science Center Reference Document No. 22-14, 2nd edition*.

<https://doi.org/10.25923/9hjq-gb82>

Internetiallikad:

Internet 1: HELCOM (2023) *Distribution of Baltic seals*. HELCOM core indicator report.

Vaadatud: 19.03.2025 <https://helcom.fi/wp-content/uploads/2019/08/Distribution-of-Baltic-seals-> <https://indicators.helcom.fi/indicator/grey-seal-distribution/> ISSN 2343-2543

Internet 2: NAMMCO. *Grey seal*. Vaadatud: 11.02.2025 <https://nammco.no/grey-seal/#1478699758629-7da126c3-48a6>

Internet 3: HELCOM (2018). *Population trends and abundance of seals*. HELCOM core indicator report. Vaadatud: 11.02.2025 <https://indicators.helcom.fi/indicator/grey-seal-abundance/>? ISSN: 2343-2543

Internet 4: HELCOM (2018) *Nutritional status of marine mammals*. HELCOM core indicator report. Vaadatud: 16.03.2025 <https://indicators.helcom.fi/indicator/nutritional-status-of-seals/> ISSN 2343-2543

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Hanna Bret Värk

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Kliima mõju hallhülge (*Halichoerus Grypus*) paljunemise edukusele“, mille juhendajad on Mart Jüssi ja Markus Vetemaa 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.

Hanna Bret Värk

25.05.2025