

**TARTU ÜLIKOOL**  
**ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT**  
**ZOOLOOGIA OSAKOND**  
**TERIOLOOGIA ÕPPETOOL**

**Merilyn Nõmm**

**KARU RUUMIKASUTUS JA SEDA MÕJUTAVAD TEGURID EUROOPAS**

Bakalaureusetöö

Juhendajad: Egle Tammeleht, PhD ja Maris Hindrikson, PhD

**TARTU 2023**



# Infoleht

Loomade kodupiirkondade suurust ja kasutamist uurides mõistame oluliselt paremini, millised tegurid on määravad kodupiirkonna valikul. Selle töö eesmärgiks on: (1) anda kirjanduse põhjal kokkuvõtlik ülevaade pruunkaru ruumikasutusest ning sellest, millised tegurid ja kuidas karude ruumikasutust Euroopas mõjutavad; (2) analüüsida kirjanduse põhjal, kuidas inimõju ning teised olulised tegurid, näiteks maastik ja ökoregioon karude ruumikasutust Euroopa erinevates piirkondades mõjutavad; (3) kirjeldada seniste uuringute põhjal peamisi tegureid, mis võiksid Eesti karu asurkonna ruumikasutust enim mõjutada. Tehtud uuringutest on selgunud, et karudel on vaja teha keerulisi ja mitmetahulisi valikuid ruumikasutuses, mida ei määra vaid 1-2 peamist tegurit. Oma töös leidsin, et tegurid, mis mõjutavad karu ruumikasutust Euroopas kõige rohkem, on karu sugu, erinevad füsioloogilised ja bioloogilised vajadused (jooksuaeg, nuumahooaeg), inimõju ning populatsiooni geograafiline asukoht, mis omakorda mõjutab elupaiga produktiivsust (toiduresursside kättesaadavust ja maastiku iseärasusi). Eestis võiks karu asurkonna ruumikasutust enim mõjutada maastiku metsastatus ning minu bakalaureusetöö tulemusi saaks kasutada edasistel karu ruumikasutusuringutel Eestis.

Märksõnad: pruunkaru, *Ursus arctos*, ruumikasutus, kodupiirkonna suurus, inimõju.

By studying the size of an animal's home range and its size, we better understand what factors determine home range selection. The purpose of this work is: (1) to provide a summary of brown bear habitat use and what factors affect bear space use in Europe based on the literature; (2) to analyze, how human influence and other important factors, such as landscape and ecoregion, affect bear habitat use in different regions of Europe; (3) to describe which main factors affect bear home range use in Estonia. In conclusion bears need to make complex choices in space use, which are not determined by only 1-2 main factors. I found that the factors that most affect the use of the bear's habitat in Europe are the gender of the bear, different physiological and biological needs, human influence and ecoregion. In Estonia, the forest cover of the landscape could affect brown bear habitat selection and use the most. My bachelor's thesis could be used in further bear space use studies in Estonia.

Keywords: brown bear, *Ursus arctos*, space use patterns, home range, human disturbance.



# Sisukord

1. Sissejuhatus	6
2. Mõisted	10
3. Materjalid	11
4. Karu ruumikasutust mõjutavad füsioloogilised ja bioloogilised tegurid	12
4.1 Vanus	12
4.2 Sugu	12
4.3 Mälu	14
4.4 Kehamass	14
5. Karu ruumikasutust mõjutavad välimised tegurid	18
5.1 Päikesevalgus ja kellaeg	18
5.2 Hooaeg	19
5.3 Temperatuur ja kliimasoojenemine	20
5.4 Inimtegevus	25
5.4.1 Lisasöötiskohad	26
5.4.2 Teed	26
5.4.3 Jahindus	27
5.5 Maastik	28
5.6 Toidubaas	30
6. Arutelu	32
Kokkuvõte	41
Summary	42
Tänuavaldused	43
Kasutatud kirjandus	44

# 1. Sissejuhatus

Populatsiooni isendite elupaigakasutus sõltub funktsionaalselt asustustihedusest, milles isendid on jaotunud viisil, mis maksimeerib kohasust ja minimeerib konkurentsi ressursside pärast (Uzal *et al.*, 2022). Kui asustustihedus suureneb, võimendub konkurents ruumi ja ressursside pärast, mille tulemuseks on tavaliselt muutused indiviidide ja populatsioonide ruumilises käitumises, näiteks muutub kodupiirkonna suurus (Dahle & Swenson, 2003a; Dahle *et al.*, 2006). Üks viis, kuidas kirjeldada loomade ruumikasutust, ongi kasutada selleks kodupiirkonna mõistet (McLoughlin & Ferguson, 2000). Kodupiirkond on ala, kus loomad kasutavad vajalikke ressursse ja paljunevad ning hoolitsevad järglaste eest (Burt, 1943). Kodupiirkonna suurust võivad mõjutada nii sisemised (nt sugu, kehamass, vanus) kui ka välimised (nt keskkonnatingimused, inimõju) tegurid (Powell & Mitchell, 2012). Uurides isendite kodupiirkondade suurust ja kasutamist, mõistame oluliselt paremini, millised tegurid mõjutavad erinevaid ökoloogilisi ja evolutsioonilisi protsesse kodupiirkonnas (Börger *et al.* 2008) ning kuidas lisaks inimõju neid protsesse mõjutab. Loomade kodupiirkonna kasutamist mõjutavate tegurite tundmine annab ka teadmisi kaitse korraldamisel.

Loomade ruumikasutust on võimalik jälgida ja hinnata tänapäeval tänu telemeetriavahendite, näiteks globaalse positsioneerimissüsteemi (GPS) kiirele arengule (Craighead & Craighead, 1966). Uute andmeanalüüsi meetodite ja erinevate kodupiirkonna mudelite abil on võimalik kirjeldada loomade täpsemat kodupiirkonna suurust ja kasutamist. Pruunkarude (*Ursus arctos* Linnaeus 1758) ruumikasutust on uuritud koeproovide kogumise ja analüüsimisega (Stoen *et al.*, 2005; Penteriani *et al.*, 2019; Dar *et al.*, 2021; Karamanlidis *et al.*, 2021 jne.) ja levikut vaatluste tegemiste ning jala- ja tegevusjälgede kogumise kaudu (Jerina & Adamič, 2008; Lamamy *et al.*, 2019; Uzal *et al.*, 2022 jne.) jne. Kodupiirkonna uurimiseks kasutatakse ka erinevaid ruumiliseid mudeleid, mida võib jagada kahte tüüpi: puhtalt empiirilistel andmetel põhinevad statistilised mudelid ja mehhaanilised mudelid (Kie *et al.*, 2010). Mehaanilised mudelid põhinevad empiirilistel vaatlustel, mis kirjeldavad üksikute loomade liikumisvektoreid, kuid statistilised mudelid võivad seda teavet täiendada, analüüsides kodupiirkondade ajalis-ruumilisi tegureid (Kie *et al.*, 2010). Seega telemeetriavahendid annavad teadmisi loomade liikumismustritest ning ruumilised mudelid aitavad lisaks neid

andmeid põhjalikumalt analüüsida ning välja selgitada, millised tegurid neid mustreid mõjutavad.

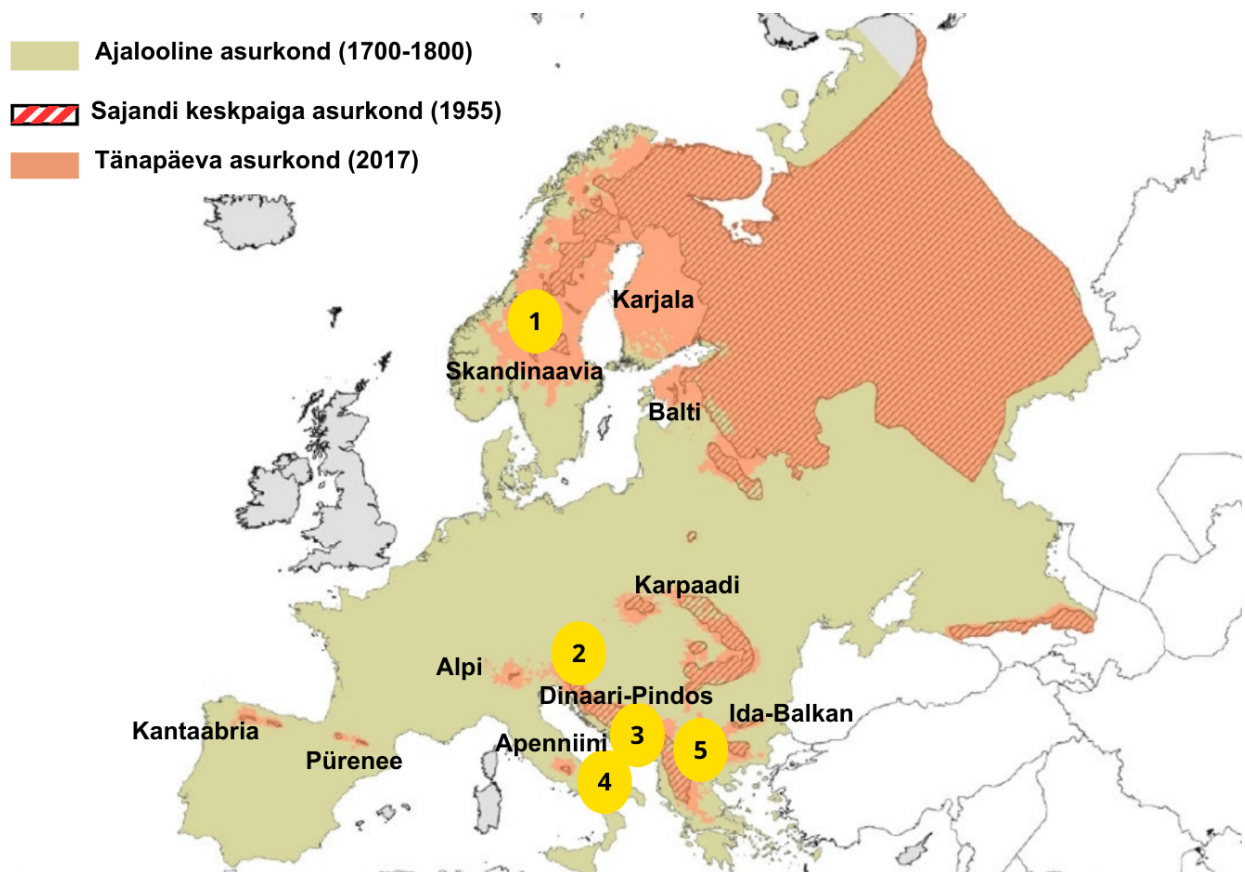
Loomade elupaikade kasutus- ja valikumustrite põhjalik mõistmine on oluline tõhusate majandamismeetmete väljatöötamisel nende elupaikade kaitseks (de Gabriel Hernando *et al.*, 2021), populatsioonide jätkusuutlikkuse tagamiseks ning konfliktide vähendamiseks inimestega. See on eriti oluline suurkiskjate puhul, eelkõige suure inimõjuga piirkondades, kuna tänapäeval on karude populatsioonid Lõuna-, Kesk- ja Lääne-Euroopas pigem väikesed ja killustatud (Swenson *et al.*, 2000; Anijalg *et al.*, 2020). Seetõttu sõltub karupopulatsioonide pikaajaline elujõulisus suurel määral nende võimest kohaneda inimese poolt muudetud maastikega (Støen *et al.*, 2015), kuid populatsioonide jätkusuutlikkusele saab kaasa aidata karude ruumikasutuse uurimisega ning seeläbi erinevate uuringutulemuste arvestamisega liigi kaitsepoliitikas ning majandamisplaanides. Tänapäeval asjaolude muutudes (kliimamuutused, inimsurve suurenemine, elupaikade vähenemine) võib kogu ruumikasutus muutuda, mistõttu on oluline keskenduda erinevate piirkondade eripärade peale ja mõelda karude vajaduste peale, et teha õigeid majandamisotsuseid.

Üks suurkiskja, kelle elupaigad vajavad kaitset, et seeläbi liigi head seisundit tagada, on pruunkaru, kuna karudel on suur ruumivajadus suure kehamassi tõttu ning nad vajavad ulatuslikke ühendatud alasid, et hoida ära kokkupuuteid inimestega. Kuigi IUCN'i punase nimekirja andmel on karu soodsas seisundis (kriteerium LC – *least concern*; McLellan *et al.*, 2017), siis Euroopas eksisteerivad ka mitmed väikesed ning isoleeritud karupopulatsioonid, mida ohustavad elupaikade kadumine, killustumine ning konfliktid inimesega (Swenson *et al.*, 2000). Pruunkaru on Euroopas levinud kümnes erinevas populatsioonis, millest neljas (Karpaadid, Dinaari-Pindos, Skandinaavia, Karjala) on üle 1000 isendi (Large Carnivore Initiative for Europe, 2023; Scharf & Fernández, 2018). Euroopas on Karpaatia populatsioon suurim oma ~7600 isendiga, millele järgnevad Dinaari-Pindose (~3950) ja Skandinaavia (~2800) populatsioonid (Large Carnivore Initiative for Europe, 2023). Samas on Kesk-Apeniinide, Püreeneede ja Alpi populatsioonides vähem kui 70 isendit (Large Carnivore Initiative for Europe, 2023). Tõenäoliselt maailma suurim pruunkarude populatsioon elab Venemaal (Kopatz *et al.*, 2012). Euroopas vähenes pruunkaru ajalooline levila 20. sajandi alguseks oluliselt ja liik oli paljudes Euroopa riikides täielikult või peaaegu

välja surnud (Chapron *et al.*, 2014; Anijalg *et al.*, 2019). Paljud Euroopa pruunkaru populatsioonid on taastumas tänu kaitsemeetmetele (Swenson *et al.*, 2000; McLellan *et al.*, 2017) ning karu levila on viimase 50 aasta jooksul kahekordistunud (Chapron *et al.* 2014). Pruunkaru esineb 22 Euroopa riigis, kus kaitsepoliitika ja -eeskirjad on vastandlikud, mis muudab selle liigi majandamise eriti keeruliseks (Linnell *et al.*, 2002). Kui Lääne-Euroopa väikesed populatsioonid, sealhulgas näiteks Hispaania Kantaabria populatsioon (Méndez *et al.*, 2014), on rangelt kaitstud, siis Ida- ja Põhja-Euroopas on karu jahiuluk (Linnell *et al.*, 2002). Ka Eestis on karu kaitsealune liik, kellele jahti pidada ei või, v.a. eriloa alusel, et vältida tõsist kahju viljasaagile, kariloomadele või muud liiki varale (Keskkonnaministeerium, 2021). Eestis on pruunkaru asurkond 19. ja 20. sajandil läbinud pudelikaela efekti (Kaal, 1980; Anijalg *et al.*, 2020), kuid pärast 1950-ndat aastat on karude arvukus taas tõusnud. Eesti pruunkarud kuuluvad koos Läti pruunkarudega Baltimaade karupopulatsiooni, kus on üle 950 isendi, ning lõviosa selle populatsiooni karudest elab Eestis (Veeroja *et al.*, 2022).

Eestis on pruunkarude ruumikasutust ja kodupiirkonna suuruseid ning seda mõjutavaid tegureid uuritud vähe, käsitletud on aga pruunkarude toitumist, ökoloogiat ja kaitset, populatsioonigeneetikat, fülogeograafiat, talvitusalaade eelistusi, populatsioonide hetkeseisundit ja majandamist jne. Eestis on vähe teada karu kodupiirkonna suuruse (E. Vulla, 2006. aastal kaitstud magistritöö käsitleb emase karu kodupiirkonna suurust ja elupaigakasutust Eestis) ja asustustiheduse kohta, kuid karu ruumikasutuse mõistmisel kasutatakse teistest riikidest saadud uuringute tulemusi, mida rakendatakse Eesti konteksti.





Joonis 1. Pruunkaru levik, populatsioonid ning peamiste uurimisalade paiknemine Euroopas (kaart kohandatud [www.rewildingeurope.com](http://www.rewildingeurope.com) järgi). Numbrid vastavad tabelis 1 toodud uurimisaladele: 1– Skandinaavia (Norra & Rootsi), 2 – Sloveenia (Dinaari-Pindos), 3 – Horvaatia (Dinaari-Pindos), 4 – Kesk-Itaalia (Apenniinid), 5– Kreeka (Dinaari-Pindos). Ülejäänud Euroopa populatsioonide paiknemine (kaart kohandatud <https://www.lcie.org/Large-carnivores/Brown-bear> ja [ec.europa.eu](http://ec.europa.eu) järgi).

Minu töö eesmärkideks on: (1) anda kirjanduse põhjal kokkuvõtlik ülevaade pruunkaru ruumikasutusest Euroopas ning sellest, millised tegurid ja kuidas pruunkarude ruumilist kasutust mõjutavad; (2) analüüsida kirjanduse põhjal, kuidas inimõju ning teised olulised tegurid, näiteks maastik ja ökoregioon, pruunkarude ruumikasutust Euroopa erinevates piirkondades mõjutab; (3) kirjeldada seniste uuringute põhjal peamisi tegureid, mis võiksid Eesti karu asurkonna ruumikasutust enim mõjutada.

## 2. Mõisted

Anadroomsus – ränne merest jõkke, toitutakse meres ja sigitakse jões.

Filopatria ehk paigatruudus – omadus elada püsivalt oma sünnipaigas.

Infantitsiid – noorte järglaste tahtlik tapmine sama liigi täiskasvanud looma poolt.

Krepuskulaarsus – tegutsemine hämarikus.

Lisasöötiskohad – toitumiskohad, kuhu pannakse loomadele lisatoitu, näiteks vilja, et vähendada loomade kahjustuste hulka inimestele ja tema varadele, kui toitu on vähe (Selva *et al.*, 2017).

Numahooaeg – aktiivse toitumise periood, mil loom toitub enam kui on tema energiatarvel sel perioodil, valmistudes taliuinakuks.

Pudelikaela-efekt – populatsiooni arvukuse ja geneetilise varieeruvuse järsk langus, mis on põhjustatud populatsiooni arvukuse olulisest langusest inimõju või looduskatastroofide tõttu.

Tsirkadiaanrütm – elutalitluste ööpäevarütm.

Ökoloogiline lõks – samaväärselt või rohkem eelistatud elupaik, mille kasutamisega kaasnevad negatiivsed mõjud kohasusele.

### 3. Materjalid

Antud töö käsitleb pruunkaru ruumikasutust ja seda mõjutavaid tegureid. Töö on suures osas kirjutatud ülevaateartikli formaadis. Bakalaureusetöö koostamisel on kasutatud peamiselt teadusartikleid, kuid ka raamatuid ja veebilehekülgi. Artikleid otsiti peamiselt andmebaasidest ReaserchGate, Scopus, SpringerLink ja Wiley Online Library. Enamus materjalidest on inglise keeles ning materjalide otsimine toimus ingliskeelsete märksõnadega. Otsingusõnadeks olid näiteks “Ursus arctos Europe home range”, “Ursus arctos habitat use” jne. Lisaks töötati läbi juba leitud artiklite kasutatud kirjanduse loetelud ning kasutati otsingumootorit Google Scholar, kus kasutati eelnevalt välja toodud otsingusõnu. Artiklitest valiti välja pruunkaru ruumikasutusmustreid ja kodupiirkonda ning asustustihedust käsitlevad uurimused. Veebilehekülgedest kasutati vaid teadusliku taustaga allikaid (nt European Environment Agency). Pruunkaru ruumikasutust uuriti enamasti Euroopa piirides, kuid töös esineb ka näiteid teistest piirkondadest, näiteks Põhja-Ameerikast ja Aasiast.

Loetud artiklite ja teiste kirjandusteoste põhjal koostati kaks kokkuvõtlikku tabelit, mis käsitlevad pruunkaru kodupiirkonna suurust Euroopas ja seda mõjutavaid võimalikke tegureid. Kodupiirkonna suurus leiti teadusartiklitest või arvutati samas piirkonnas leitud kodupiirkondade põhjal keskmine. Pruunkaru uuringuala või populatsiooni asustustihedus leiti samuti vastavat ala/populatsiooni käsitlevatest teadusartiklitest. Töös kasutatud ökoregioonide määratluse aluseks on võetud FAO: Global Ecological Zones 2010. Uurimisala koordinaadid võeti vastavatest teadusartiklitest või kasutati Google otsingumootorit. Inimjalajäljeindeksi allikana on kasutatud järgnevat kaarti: WCS – 20 years of the Human Footprint (WCS, 2020).

## 4. Karu ruumikasutust mõjutavad füsioloogilised ja bioloogilised tegurid

Kodupiirkondade suurus ja elupaiga ruumiline kasutamine varieerub nii liigi, populatsiooni kui ka isendi tasandil (McLoughlin & Ferguson 2000). Palju on uuritud loomade kodupiirkonna suurust mõjutavaid tegureid ning püüdnud välja selgitada erinevate tegurite omavahelist tähtsust, kuid vaatamata sellele ei ole leitud ühtset seisukohta, milline neist võiks kodupiirkonna suurust enim mõjutada (McLoughlin & Ferguson 2000).

### 4.1 Vanus

Täiskasvanute pruunkarude, noorloomade ja poegadega emasloomade aktiivsustrid on ööpäeva lõikes erinevad (Penteriani *et al.*, 2022); üheaastased karud tegutsevad peamiselt päevasel ajal, kuid täiskasvanud pigem öösel (Bogdanović *et al.*, 2021, Støen *et al.*, 2006). Erinevused võivad tuleneda konkurentsist (Bogdanović *et al.*, 2021). Noored karud pääsevad päevasel ajal toiduresursside juurde, kuid öösel tegutsevad nendel aladel täiskasvanud karud (Kaczensky *et al.*, 2006; Bogdanović *et al.*, 2021), sest on leitud, et noored karud peavad täiskasvanud karusid ohtlikumaks, kui inimesi (Kaczensky *et al.*, 2006). Noorte pruunkarude kõrge päevane aktiivsus toob kaasa sagedased kohtumised inimestega, kuid kehamassi suurenemisega muutuvad aktiivsustrid (Bogdanović *et al.*, 2021).

Pruunkarud lahkuvad oma ema sünnipiirkonnast 1–3 aastastena – näiteks enamik Skandinaavia isaseid hajuvad 2-aastastena, emased aga 3-aastastena (McLellan, 1994; Dahle & Swenson, 2003a).

### 4.2 Sugu

Isastel karudel on tavaliselt kodupiirkonnad suuremad kui emastel (Dahle & Swenson, 2003a; Dahle *et al.*, 2006; De Angelis *et al.*, 2021a). Dahle & Swenson (2003a) uuringu tulemustest selgus, et Rootsis on emasloomade kodupiirkonna suurus 217–280 km<sup>2</sup> ja isasloomadel 833–1055 km<sup>2</sup>. Emaste pruunkarude kodupiirkonna suurust mõjutab ka poegade vanus: näiteks kevadel ja varasuvel on pojad väikesed ja võivad piirata ema liikumisulatust maastikul, kuid sügisel ja aastaseks saades ei tohiks poegade olemasolu enam ema liikumist piirata (Dahle & Swenson, 2003b).

Pruunkarude hajumisliikumine maastikul on soost sõltuv – noored isased liiguvad tavaliselt oma sünnikohast kaugemale, et vältida sugulusristumist, kuid emased jäävad sünnipiirkonda või nende lähedusse (Støen *et al.*, 2006; Zedrosser *et al.*, 2007; Jerina & Adamič, 2008; Karamanlidis *et al.*, 2021). Hajumisliikumiseks nimetatakse isendi liikumist tema sünnikohast kohta, kus ta paljuneb ning enamasti hajuvad noorloomad ema juurest paari aasta vanustena, et leida endale oma kodupiirkond (Howard, 1960). See on kooskõlas soopõhise dispersiooni teooriaga, kus emased pigem jäävad sünnipiirkonda, kuid isased enamasti hajuvad sealt (McLellan & Hovey, 2001). Emasloomadel mõjutab asustustihedus kodupiirkonna suurust vähem, kui isasloomadel, kuna suguluses olevatel emasloomadel on suurem levila kattuvus (Dahle *et al.*, 2006): sellist soopõhist levimiskäitumist on pruunkarude puhul täheldatud nii Rootsis (Støen *et al.*, 2006), Sloveenias (Jerina & Adamic, 2008), Soomes (Kojola & Laitala, 2000) ja Ameerika Ühendriikides (McLellan & Hovey, 2001). Støen *et al.* (2006) leidsid, et Rootsis liikusid emased oma sünnipiirkonna keskpunktist keskmiselt 27,6–28,4 km kaugusele ning Skandinaavias üldiselt oli maksimaalne hajumiskaugus sünnipiirkonnast 80–90 km (Swenson *et al.*, 1998b). Nii Rootsis (Støen *et al.*, 2006), Sloveenias (Jerina & Adamic, 2008), kui ka Soomes (Kojola & Heikkinen, 2006) on täheldatud ka ulatuslikku emasloomade hajumist, mis võib tuleneda asustamata alade olemasolust populatsiooni servades (Støen *et al.*, 2006). Isased aga hajusid Støen *et al.* (2006) uuringu tulemuste põhjal Rootsis keskmiselt 118,9 km kaugusele liigisese konkurentsi ja asustamata piirkondade saadaval olemise tõttu. Kreekas jällegi on täheldatud vastupidist mustrit, kus isasloomade liikumist piirab peamiselt inimõju – pruunkarudel ei ole võimalik levilat laiendada (Karamanlidis *et al.*, 2021).

Pruunkarudel on täheldatud, et suguluses olevad emased mõjutavad üksteise ruumikasutust (Støen *et al.*, 2005; Støen *et al.*, 2006; Hansen *et al.*, 2022). Näiteks on leitud, et pärast ühe täiskasvanud emase surma kohandavad teised emased vaba koha täitmiseks oma kodupiirkonda (Frank *et al.*, 2018; Hansen *et al.*, 2022), mis viitab sellele, et emased pruunkarud võivad teha elupaigavaliku otsuseid sotsiaalse teabe põhjal (Hansen *et al.*, 2022). Ka Støen *et al.* (2005) ning Dahle *et al.*, (2006) leidsid, et Skandinaavias emaste pruunkarude kodupiirkondade kattumine oli positiivselt seotud sugulusega, mis näitab, et pruunkarud tunnevad ära sugulasi ja taluvad neid rohkem kui nendega suguluses mitteolevaid isendeid (Støen *et al.*, 2005). Sellest tulenevalt võivad pruunkarud olla territoriaalsemad ja asustustihedust reguleerib sugulus (Støen *et al.*, 2006). Sugulusega seotud sotsiaalset korraldust on ka täheldatud kährikkoortel (*Nyctereutes procyonoides*) (Ratnayeke *et al.*,

2002). Paljude imetajate puhul valivad emased kodupiirkonnad, mis kattuvad nende ema kodupiirkonnaga (Clutton-Brock & Lukas, 2012), tõenäoliselt seetõttu, et ressursside jaotus selles piirkonnas on kõige tuttavam ja loomad on üksteisega sotsiaalselt sallivamad (Wiggett & Boag, 1992; Hansen *et al.*, 2022).

Laieneva levilaga populatsioonides hajub keskosadest populatsiooni (äärmistesse) servadesse rohkem isendeid kui vastupidises suunas (Kojola *et al.*, 2003). Enamasti hajuvad isasloomad (Jerina & Adamič, 2008), kuid levilat laiendavates populatsioonides sageli ka emased (Swenson *et al.*, 1998), seda on täheldatud näiteks Skandinaavia ja Soome populatsioonides (Swenson *et al.*, 1998; Kojola & Heikkinen, 2006). Sloveenias on täheldatud ka mõnede emasloomade hajumist isegi 60 km kaugusele (Jerina & Adamič, 2008), nagu ka Skandinaavias (Støen *et al.*, 2006). Emasloomade pikamaa hajumine asustamata piirkondadesse võib suurendada populatsiooni levila laienemise kiirust (Jerina & Adamič, 2008). Näiteks Euroopas on suurenenud Skandinaavia pruunkarude populatsioon, samas kui kohalikku laienemist on registreeritud ka Karpaatia populatsiooni osaks olevas Slovakkias, Venemaa loodeosa populatsiooni osas ning Alpi ja Dinaari-Pindose populatsiooni osades Horvaatias, Itaalias ja Sloveenias (Zedrosser *et al.* 2001).

### 4.3 Mälu

Loomad kasutavad ruumilist mälu, et hankida teavet orientiiride kohta keskkonnas (Thompson *et al.*, 2022). Sellest tulenevalt võivad loomad külastada teatud levila osi teatud aastaegadel. Näiteks Alaska pruunkarude puhul on leitud, et nad valivad igal aastal toitumiseks samad lõherikkad jõed (Wirsing *et al.*, 2018). Samuti on leitud, et karud kasutavad iga-aastaselt samu taliuinaku kohti (Manchi & Swenson, 2005). Thompson *et al.*, (2022) uuringust selgus, et Kanada pruunkarudel leidis 365-päevane muster, mis tähendab, et paljud pruunkarud pöördusid tagasi piirkonda, mida nad külastasid ligikaudu aasta aega tagasi.

### 4.4 Kehamass

Kehamass mõjutab indiviidi füsioloogiat ning seab morfoloogilisi ja ökoloogilisi piiranguid. Ka pruunkarude puhul sõltub kodupiirkonna suurus kehamassi suurusest (Dahle *et al.*, 2006):

mida suurema kehamassiga loom, seda suurem on tema energeetiline vajadus ning ka tema kodupiirkonna suurus (Dahle *et al.*, 2006; Zedrosser *et al.*, 2007; Penteriani *et al.*, 2022). Imetajatel on see tavapärane, et suurema kehamassiga loom omab suuremat kodupiirkonda (Tucker *et al.*, 2014). Ka Saïd *et al.* (2005) leidsid, et täiskasvanud emase metskitse (*Capreolus capreolus*) kodupiirkond suurenes looma kehamassi suurenemisega.

**Tabel 1.** Pruunkaru kodupiirkonna suurus Euroopas ja seda mõjutavad tegurid. Andmed tabelis on kohandatud FAO: Global Ecological Zones 2010 (<https://foris.fao.org/static/data/fra2010/ecozones2010.jpg>) ja WCS – 20 years of the Human Footprint (<https://weshumanfootprint.org/map/>) järgi.

Uurimisala	Pruunkaru kodupiirkonna keskmine & min/max suurus (km <sup>2</sup> )	Pruunkaru asustustihedus (is/100 km <sup>2</sup> )	Ökoregioon	Uurimisala koordinaadid	Inimjalajälje indeks	Allikad
Skandinaavia (Dalarna, Gävleborg ja Norbotten Rootsi & Hedmark, Norra)	601 (min 100, max 1494)	28	Boreaalne okasmets	62°N, 18°E;	Madal	Bischof <i>et al.</i> , 2017 Dahle & Swenson, 2003a Dahle <i>et al.</i> , 2006 Manchi & Swenson, 2005 Stoen <i>et al.</i> , 2005 Stoen <i>et al.</i> , 2006 Swenson <i>et al.</i> , 1994 Thorsen <i>et al.</i> , 2022
Sloveenia	545 (min 350,	40	Parasvöötme mandriline kliima	46°N, 14°E	Mõõdukas	Krofel <i>et al.</i> , 2010 Jerina <i>et al.</i> ,



	max 740)					2013 Potočnik <i>et al.</i> , 2019
Horvaatia	224 (min 55, max 366)		Lähistroopiline kliima / Parasvöötme kliima mäestikega	44°N, 15°E	Mõõdukas	Huber & Frković, 1993 Huber <i>et al.</i> , 2008 Schulte <i>et al.</i> , 2021
Kesk-Itaalia	107	2	Lähistroopiline kliima koos mäestikega	41°N, 12°E	Mõõdukas kuni kõrge	Groff <i>et al.</i> , 2012 Posillico <i>et al.</i> , 2004
Kreeka, lääne leviala (Píndose mäestik)	123	41	Lähistroopiline kuiv kliima	40°N, 21°E	Mõõdukas kuni kõrge	de Gabriel Hernando <i>et al.</i> , 2020 Karamanlidis <i>et al.</i> , 2015

---

## 5. Karu ruumikasutust mõjutavad välimised tegurid

### 5.1 Päikesevalgus ja kellaaeg

Pruunkaru liikumis- ja aktiivsustrid on hooegade ja päeva lõikes erinevad ja seda mõjutavad mitmed tegurid, sealhulgas ka päikesevalgus (Klinka & Reimchen, 2002) ning tsirkadiaanrütmi (Ware *et al.*, 2012). Seetõttu on pruunkarudel täheldatud krepuskulaarseid ja ööpäevaseid aktiivsustrid (Ware *et al.*, 2012). Näiteks Alaska populatsioonidele on iseloomulikud nii ööpäevased kui ka krepuskulaarsed aktiivsustrid, Euroopa pruunkarud seevastu tegutsevad peamiselt öösel, Põhja-Ameerika pruunkarud aga päeval (Kaczensky *et al.*, 2006). Sellised erinevused võivad tuleneda inimtegevuse mõjust – Euroopas on inimtegevus, näiteks jahindus, metsades intensiivsem kui mujal maailmas (Kaczensky *et al.*, 2006).

Üldiselt on karude liikumine aktiivsem öisel ajal, eriti kui karu elupaik asub metsadest kaugel ja teede lähedal (de Gabriel Hernando *et al.*, 2020). de Gabriel Hernando *et al.*, (2020) leidsid oma uuringus, et inimasustuste lähedus avaldas üldiselt negatiivset mõju karude liikumisele nii päeval kui öösel: päeval ajal liiguvad pruunkarud enamasti ringi looduslikel aladel, kuid öösel inimasustuste lähedal. Selliseid tähelepanekuid on tehtud ka huntide (*Canis lupus*) puhul Soomes (Kojola *et al.*, 2016). Karude valdavalt öist liikumist peetakse käitumuslikuks kohanemiseks, et vältida inimtegevust ja seda on leitud pruunkarudel kõikjal Euroopas (Kaczensky *et al.*, 2006; Ordiz *et al.*, 2014; Bogdanović *et al.*, 2021; de Angelis *et al.*, 2021a; de Gabriel Hernando *et al.*, 2021). Sarnane käitumisviis esineb ka teistel imetajatel, näiteks puumadel (*Puma concolor*) (Van Dyke *et al.*, 1986). Pruunkarude öised liikumustrid katkevad, kui jooksuaeg või nuumahooaeg saavad (de Gabriel Hernando *et al.*, 2020).

Ka looma vanus on seotud päikesevalguse ja aktiivsustritega (Kaczensky *et al.*, 2006; Bogdanović *et al.*, 2021). Erinevas vanuses karud liiguvad ringi erinevatel aegadel päeva jooksul (Bogdanović *et al.*, 2021): üldiselt liiguvad täiskasvanud pruunkarud ringi peamiselt öösel, kuid noored pruunkarud on aktiivsed igal ajal ning erinevused tulenevad konkurentsist (Kaczensky *et al.*, 2006). Päevane liikumismuster võimaldab noortel karudel pääseda juurde toidule, kus suured täiskasvanud pruunkarud toimetavad öösiti (Kaczensky *et al.*, 2006).

De Angelis *et al.* (2021a) uuringu tulemustest selgus, et ka karude liikumisulatuse suurus mõjutab kellaeg, aastaag, hooag ja päikesevalgus. Näiteks jooksuhoajal on Serbia populatsiooni karudel (v.a järglastega emastel ja noortel isastel) kõige pikemad läbitud vahemaad enne päikesetõusu (03:00–04:00) ning pärast päikeseloojangut (20:00–21:00), kõige lühemad liikumiskaugused aga keskpäeval (Bogdanović *et al.*, 2021). Samu mustreid on täheldatud ka Horvaatia populatsioonidel, kus aktiivsemalt liikusid pruunkarud ringi varahommikul (05:00–06:00) (Schulte *et al.*, 2021). Järglastega emastel oli võrreldes teiste vanuseklassidega kontrastne liikumismuster – jooksuajal toimus liikumine peamiselt päevavalguses (pärast päikesetõusu ja enne päikeseloojangut), et vältida isaseid (Bogdanović *et al.*, 2021). Nuumahooajal kadusid need käitumuslikud erinevused liikumiskaugustes ja liikumine näis olevat peamiselt mõjutatud toiduotsingust (Kaczensky *et al.*, 2006). Nuumahooajal läbivad poegade emakarud pikemaid vahemaid, kui teised vanuseklassid (Bogdanović *et al.*, 2021). See võib olla seotud järglaste suurenenud liikumis- ja toitumisvajadustega. Üldiselt liiguvad karud nuumahooajal kõige rohkem videviku ajal, et vältida kohtumist inimestega (Kaczensky *et al.*, 2006; Ordiz *et al.*, 2014; Bogdanović *et al.*, 2021).

## 5.2 Hooag

Ka paaritumine, nuumahooag ja taliuinak mõjutavad pruunkaru liikumismustreid (Swenson *et al.*, 2000). Pruunkarudel on suur käitumuslik plastilisus ja nad kohandavad teadaolevalt oma ruumikasutusmustreid hooajaliselt, valides piirkondi, kus esineb rohkelt toitu (McLoughlin *et al.*, 1999; De Angelis *et al.*, 2021). Hooajalised ränded on seotud ka energiavajaduse rahuldamise (De Angelis *et al.*, 2021b), sugulusristumise vältimise (Greenwood, 1980) ning paremate elupaikade otsimisega jne (Rickbeil *et al.*, 2019). Nii Slovakkias (Skuban *et al.*, 2018) kui ka Horvaatias (Dinaari-Pindose populatsioon) on leitud karude liikumises hooajalisi mustreid, mis tulenevad toiduresursside rohkusest (De Angelis *et al.*, 2021b). Horvaatias liiguvad pruunkarud suviti enamasti ringi teedele ja inimasustusele lähemal, sügisel enne taliuinakut aga kaugenevad inimasustusest (De Angelis *et al.*, 2021a). Kuid Slovakkias liiguvad pruunkarud hilissuvel/sügisel inimasustustele lähemale, kuna sealsetel põldudel leidub rohkelt toitu (Skuban *et al.*, 2018). Aastatel, mis on viletsad põögipähklite poolest, mis on Horvaatia pruunkarude põhitoiduks, asuvad karud inimestele, lisasöötiskohtadele ja teedele lähemal või liiguvad madalamale, kus leidub mitmekesisemat toitu, näiteks vaarikaid, mustikaid, viljapuudaedades asuvaid kultuure jne (De Angelis *et al.*,

2021b). Headel pöögipähkli aastatel on pruunkarud paiksemad ning seetõttu on ka nende kodupiirkond siis väiksem (De Angelis *et al.*, 2021b). Keskmiselt on pruunkarude kodupiirkonnad kevadel suuremad ja sügisel väiksemad (De Angelis *et al.*, 2021a), sest sügiseti liiguvad karud enam ressursirikastel aladel, et suurendada toiduotsimise tõhusust ning seetõttu on ka kodupiirkond väiksem (Bogdanović *et al.*, 2021; De Angelis *et al.*, 2021a). Kuid kevadel on kodupiirkonnad suuremad, kuna leidub vähem ressursse ning pruunkarud peavad läbima pikki vahemaid, et leida toitu (McLoughlin *et al.*, 1999; Bogdanović *et al.*, 2021). Samuti mõjutab kevadel kodupiirkonna suurust ka paaritumiskäitumine (Dahle & Swenson, 2003a). Ka kuivematel perioodidel suureneb pruunkarude kodupiirkonna suurus, mil karud otsivad veekogusid või viibivad neile lähedal (Hosseini *et al.*, 2022).

Jooksuajal, mis toimub tavaliselt hiliskevadel/varasuvel, kujundab täiskasvanud karude liikumismustreid valdavalt paljunemiskäitumine, st partnerite otsimine, konkurents ja kurameerimine (Dahle & Swenson 2003b; Bogdanović *et al.*, 2021). Täiskasvanud emased, kellel on aastased pojad, püüavad sel perioodil vältida täiskasvanud isasloomi infantitsiidi tõttu (Swenson *et al.*, 2003; Bogdanović *et al.*, 2021). Kõige aktiivsemad on pruunkarud kevadel ja suvel, kui on palju valgust ning toitu (Ware *et al.*, 2012). Liikumisaktiivsus väheneb nuumahooaja saabudes sügisel (Ware *et al.*, 2012): näiteks Horvaatias on pruunkarude kodupiirkonna suurus nuumahooajal väike (55 km<sup>2</sup>), eriti väikesed on kodupiirkonna suurused emastel tiinetel pruunkarudel (9 km<sup>2</sup>) (Schulte *et al.*, 2021). Tiinetel emakarudel on eriti väikesed kodupiirkonna suurused, kuna nad sisenevad varem talvepesasse ja et vältida kohtumist liigikaaslastega, et mitte kaotada oma sündimata poegasid (Schulte *et al.*, 2021)

### 5.3 Temperatuur ja kliimasoojenemine

Temperatuur mõjutab pruunkarude igapäevaseid tegevusi, näiteks toitumist ja taliuinakut (González-Bernardo *et al.*, 2020; Dar *et al.*, 2021). Pruunkarude liikumine üldiselt väheneb keskmise temperatuuri tõustes. Karud liiguvad vähem päevasel ajal, kui õhutemperatuur on kõrge (de Gabriel Hernando *et al.*, 2020). Üldiselt suudavad imetajad kasvava kuumastressiga toime tulla, liikudes üle öisemale tegevusele (Maloney *et al.*, 2005). Seda on täheldatud näiteks Põhja-Soomes, kus põhjapõder (*Rangifer tarandus tarandus*) õhutemperatuuri

tõusuga oli vähemaktiivne päeval ning hilisel pärastlõunal suurendas liikumisaktiivsust (Trondrud *et al.*, 2023).

Kasvav inimtegevus, nagu põllumajandus, asulate laienemine ja teede rajamine, avaldavad negatiivset mõju elupaikade kvaliteedile, suurendades liikide väljasuremist, vähendades liikide levimist ja geenivoogu ning neid negatiivseid mõjusid võimendavad sageli ka kliimamuutused (Dar *et al.*, 2021). Eriti ohtlik on kliimamuutus kitsa levilaga, väiksearvulistele, isoleeritud ja/või ohustatud loomapopulatsioonidele (Penteriani *et al.*, 2019; Dar *et al.*, 2021), vähendades ja killustades liikide elupaiku. Näiteks Fennoskandias mägistel aladel on viimase kümnendi jooksul valgejäneste (*Lepus timidus*) arv kliimamuutuste tõttu oluliselt vähenenud, kuna lumikatte kestuse lühenemise tõttu on jänese hooajalise karvkatte värvuses ebakõla, mis muudab nad röövloomadele nähtavamaks (Pedersen *et al.*, 2017).

Taimede leviku geograafilisest nihkest kliimamuutusest tulenevalt võib muutuda ka pruunkaru enda levila, näiteks liiguvad karud mägipiirkondadest inimasustuse poole, mis suurendab konfliktide hulka inimesega ja seeläbi ka karude suremust (Penteriani *et al.*, 2019). Uuringud on näidanud kliimamuutuste olulist mõju karudele liikumisele Kesk-Aasias (Su *et al.*, 2018), Lääne-Himaalajas (Dar *et al.*, 2021) ja Kantaabria mägedes (Penteriani *et al.*, 2019). Kantaabria mägedes ennustatakse, et järgmise 50 aasta jooksul väheneb pruunkarude levila peamiselt kliimamuutustest põhjustatud taimestiku muutuse tõttu ning pruunkarud liiguvad mägi-aladelt inimasustusele lähemale, mis võib suurendada konflikte inimesega (Penteriani *et al.*, 2019). Lisaks võib taimestiku muutus muuta ka pruunkarude toiduallikaid – pruunkarud hakkavad toitu otsima inimasustuse lähedalt, näiteks mesilatest ja põldudelt (Penteriani *et al.*, 2019). Aasias on näidatud, et taimestiku muutuse tõttu vähenevad ka toiduressursid, ning see sunnib pruunkarusid liikuma rohkem ringi inimasustuse lähedal, murdes kariloomi, mis jällegi suurendab konflikte inimestega (Su *et al.*, 2018; Dar *et al.*, 2021). Väikese asustustihedusega ning suures osas isoleeritud Loode- ja Lääne-Himaalaja aheliku alpi- ja subalpiipiirkondades paiknevate Himaalaja pruunkaru (*U. a. isabellinus*) populatsioonide arvukus on pidevas vähenemises (McLellan *et al.*, 2017). Nende levik piirdub enamasti mägisemate piirkondadega, kus kliimamuutuste mõju on aga neile tõenäolisem (Penteriani *et al.*, 2019).

**Tabel 2.** Pruunkaru kodupiirkonna suurust võimalikud mõjutavad tegurid Euroopas ja teguri mõju ruumikasutusele. Andmed tabelis on kohandatud teadusartiklite tulemustega.

Liikumisaktiivsust mõjutav tegur	Teguri mõju karu ruumikasutusele	Allikas
Vanus	Vanemad karud on liikumisaja suhtes selektiivsed, noored mitte.	Bogdanović <i>et al.</i> , 2021 de Gabriel Hernando <i>et al.</i> , 2021 Kaczensky <i>et al.</i> , 2006
Sugu	Isased liiguvad sünnipiirkonnast kaugemale, kui emased.	Jerina & Adamič, 2008
Sugulus	Isastel karudel on tavaliselt kodupiirkonnad suuremad kui emastel.	De Angelis <i>et al.</i> , 2021a
Mälu	Emased eelistavad kodupiirkonda emaste sugulaste läheduses.	Hansen <i>et al.</i> , 2022
Kehamass	Karud eelistavad aastases tsükliks alasid, mida nad on varem kasutanud.	Thompson <i>et al.</i> , 2022
Kehamass	Suurema kehamassiga loomadel on suurem kodupiirkond.	Penteriani <i>et al.</i> , 2022
Temperatuur	Pruunkarude liikumine üldiselt väheneb keskmise temperatuuri tõustes.	de Gabriel Hernando <i>et al.</i> , 2020
Hooaeg	Jooksuajal oli kodupiirkonna suurus suurem kui nuumahooajal.	Penteriani <i>et al.</i> , 2022

	Suviseid kodupiirkondi iseloomustasid peamiselt teede ja lisaõötmiskohtade lähedus. Sügisel iseloomustasid kodupiirkondi kaugenemine inimasustusest.	De Angelis <i>et al.</i> , 2021b
Inimmõju	Pruunkarude asustustiheduse suurenedes kasutavad pruunkarud inimtegevusele lähemal asuvaid alasid intensiivsemalt.	Uzal <i>et al.</i> , 2022
	Suure inimmõju korral eelistavad karud alasid inimtegevusest kaugemal	de Gabriel Hernando <i>et al.</i> , 2021 Martin <i>et al.</i> , 2010 Nellemann <i>et al.</i> , 2007 Skuban <i>et al.</i> , 2018 Ordiz <i>et al.</i> , 2014
	Talvel eelistavad karud inimesele raskemini ligipääsetavaid alasid	Elfström <i>et al.</i> , 2008 Eriksen <i>et al.</i> , 2018 Petram <i>et al.</i> , 2004 Suel <i>et al.</i> , 2019 Tammeleht <i>et al.</i> , 2020
	Vanemate domineerivate isendite eemaldamine populatsioonist küttemisega võimaldas lähedalasuvatel isenditel ära kasutada ressursse, millele neil varem juurdepääs puudus.	Frank <i>et al.</i> , 2018
Maastik	Talvepesad valiti kiirteede lähedusse, kus inimestel ei ole võimalik peatuda ja teede lähedusse, kus talvel inimesed ei liigu.	Elfström <i>et al.</i> , 2008

Üldiselt eelistavad pruunkarud maastikke, mis on ebatasased, asuvad vooluveekogude läheduses, kõrgematel kõrgustel ning kus esineb ka põllukultuure.

Pruunkarud valivad talvepesi fragmenteerimata metsaga aladel, kus ei ole niiske / märg pinnas.

de Gabriel Hernando *et al.*, 2021  
Suel *et al.*, 2019

Elfström *et al.*, 2008  
Eriksen *et al.*, 2018  
Petram *et al.*, 2004  
Suel *et al.*, 2019  
Tammeleht *et al.*, 2020

---



## 5.4 Inimtegevus

Inimtegevuse mõju on üks olulisemaid tegureid pruunkarude ruumikasutuses: pruunkarud eelistavad maastikke, kus inimtegevus on minimaalne (Martin *et al.*, 2010; Ordiz *et al.*, 2014; Dar *et al.*, 2021). Tänapäeval ongi suurkiskjate suurimaks ohuks inimtegevus, kuid eriti läbi elupaikade kadumise ja killustumise (Can *et al.*, 2014; Suel *et al.*, 2019; Uzal *et al.*, 2022), kuna suurkiskjatel on tavaliselt madal asustustihedus ning nad vajavad ulatuslikke ühendatud ja mitmekesiseid elupaiku (Dar *et al.*, 2021). Seetõttu peaksid pruunkarud kohandama oma elupaigakasutust nii, et see vastaks ühelt poolt nii isendi vajadustele kuid võimaldaks vältida ka inimesi (Martin *et al.*, 2010; Ordiz *et al.*, 2014). Inimeste asustustihedusest tulenevalt valivad pruunkarud seetõttu kõrgemad piirkonnad (mäenõlvad) sõltuvalt häiringuastmest kodupiirkonnas: karud, kelle kodupiirkonnas on suur inimtegevus, eelistavad päevasel ajal järsemaid mäenõlvu, öösi aga liiguvad nad ringi inimasustuse lähedal, kuna seal on rohkem toitu (Martin *et al.*, 2010; Skuban *et al.*, 2016). Lisaks saavad noored isendid või poegadega emased ära kasutada inimese kohalolekut kaitsekilbina domineerivate täiskasvanud isaste eest (Elfström *et al.* 2014). Samuti hilissuvel – sügisel liiguvad pruunkarud inimasustusele lähemale, seda peamiselt põllukultuuride ja viljapuude rohkuse tõttu (Skuban *et al.*, 2018). Ka pruunkarude asustustiheduse suurenedes hakkavad pruunkarud inimtegevusele lähemal asuvaid alasid intensiivsemalt kasutama (Martin *et al.*, 2010; Uzal *et al.*, 2022). Samas võib suur inimese asustustihedus põhjustada ka pruunkarude populatsioonide vähenemist: näiteks Põhja-Ameerikas on pruunkarude arvukus vähenenud, kui inimeste asustustihedus on  $> 7$  inimest / km<sup>2</sup> (Mattson & Merrill, 2002).

Suurenevad ka inimeste ja karude konfliktid ning võivad sagedana liiklusõnnetused (Uzal *et al.*, 2022). Kuna karupopulatsioonid on üle maailma taastumas, suurenevad inimese ja karu konfliktid kõikjal, sest inimtegevuse laiaulatuslikkus tingib pruunkarude elutsemist üha enam inimese lähedal, olles samas paratamatult põhjuseks karukahjudele nii kariloomadele, põllukultuuridele kui ka viljapuuadadele (Ashrafzadeh *et al.*, 2022). Samuti võib kaasneda ökolõksu efekt (Lamb *et al.*, 2017). Näiteks Kanadas Briti Columbias põhjustas atraktiivne elupaik ökolõksu efekti tõttu karupopulatsiooni vähenemist 8% aastas (Lamb *et al.*, 2017). Karud asusid elama aladele, kus puuviljade tootlikkus ning inimasustus oli suur, kuid

järgnevate aastate kehv puuviljasaak ning seeläbi antropogeensete toiduallikate intensiivsem kasutamine suurendas karude konflikte inimestega, mistõttu vähenes populatsioon suurus karudega toimunud autoõnnetuste ning ka nende mahalaskmise tõttu (Lamb *et al.*, 2017).

#### 5.4.1 Lisasöötiskohad

Pruunkarude kodupiirkonna valikut ja liikumismustreid mõjutab ka toidu kättesaadavus, täpsemalt lisasöötiskohad (Selva *et al.*, 2017; De Angelis *et al.*, 2021b). Näiteks Sloveenias (De Angelis *et al.*, 2021b) ja Slovakkias (Skuban *et al.*, 2016) toidetakse pruunkarusid sihilikult aastaringselt jahinduslikel eesmärkidel, samuti kariloomade ja mesitarude kahjustuste vähendamiseks (De Angelis *et al.*, 2021b). Seega pruunkarude asustustihedus on suurem piirkondades, kus on rohkem lisasöötiskohtasid (Skuban *et al.*, 2016; De Angelis *et al.*, 2021b). Selline karude ulatuslik toitmine Sloveenias võib viia lokaalse asustustiheduse kuni 40 isendini 100 km<sup>2</sup> kohta (Große *et al.*, 2003). Ka De Angelis *et al.* (2021a) uuringu tulemustest selgus, et pruunkaru kodupiirkonna suurus vähenes täiendavate lisasöötiskohtade tiheduse suurenemisega. Jerina (2012) uuringu tulemustest selgus, et ka punahirvede (*Cervus elaphus*) kodupiirkonna suuruse puhul esines sama muster: kodupiirkond vähenes heina, maisi või silo lisasöötiskohtade tiheduse suurenemisega. Lisasöötiskohad võivad mõjutada ka asustustiheduse kaudu isendite rännet (De Angelis *et al.*, 2021b). Elfström *et al.*, (2014) väitsid, et lisasöötiskohtadel domineerivad suuremad karud ning väiksemad konkurendid peavad rändama teistesse piirkondadesse, et leida kvaliteetset toitu.

#### 5.4.2 Teed

Teedega seotud pruunkarude suremus oleneb looma soost, vanusest, aastaajast ja kellaajast (Kite *et al.*, 2016). Pruunkarude esinemine korreleerub negatiivselt suure teede tiheduse- ja liiklusega (Martin *et al.*, 2010). Teedevõrgud hõlmavad terveid maastikke ning nende mõju ulatub üksikisenditest ja nende ümbrusest kuni tervete populatsioonideni (Bischof *et al.*, 2017). Teedevõrgud jagavad maastiku tükideks (ing. k. *tiles*), ühtlasi nii isoleerides kui ka pakkudes populatsioonidele elupaiku (Bischof *et al.*, 2017). Isolatsioon võib mõjutada pruunkarude käitumist, asustustihedust, populatsioonide püsivust ja dünaamikat, kuna juurdepääs ressurssidele on piiratud (Bischof *et al.*, 2017). Samuti takistavad teed karude

hajumist ja rännet, avaldades selle kaudu negatiivset mõju nii paljunemisele kui ka geneetilisele mitmekesisusele (Zeller *et al.*, 2012; Bischof *et al.*, 2017). Näiteks mõjutab suremus eriti noorloomi nende kogenumatuse ja ulatusliku liikumise tõttu hajumise ajal (Kaczensky *et al.*, 2003). Ka Thorsen *et al.*, (2022) uuringu tulemustest selgus, et hajuvad isendid võivad reageerida liiklutaristule erinevalt, kui need, kes elavad oma kodupiirkonnas, näiteks võivad nad kasutada liikumisteid, mida elupaikadega tuttavamad elanikud väldiksid (Thorsen *et al.*, 2022). Erinevused võivad tuleneda hajuvate isendite teadmatuses teede paiknemise kohta või ka eelistustest – mõned väldivad teid, teised võivad neid eelistada (Thorsen *et al.*, 2022). Seevastu kodupiirkond on loomale tuttav ja liikumisel tekkivat riski saab maandada kas ruumilise ja ajalise nihke või varasemate kogemuste põhjal muudetud elupaigavalikuga (Hertel *et al.*, 2016). Ka hooaeg on oluline faktor teedega seotud pruunkarude suremuses (Kite *et al.*, 2016). Näiteks Põhja-Ameerikas (Kite *et al.*, 2016) ja Slovakkias (Skuban *et al.*, 2018) hukuvad karud sagedamini sügisel, tõenäoliselt seetõttu, et nad otsivad nuumahooajal maanteed läheduses rohkem toitu, samas Sloveenias sureb enim pruunkarusid kevadisel jooksuphooajal (Kaczensky *et al.*, 2003). Ordiz *et al.*, (2014) uuringust selgus, et teede tihedus avaldas negatiivset mõju päevasel ajal ja enamik karude liikumisi toimus suurema teede tihedusega piirkondades öisel ja hämaral ajal. Kuid De Angelis *et al.* (2021b) uuringu tulemustest selgus, et karud võivad ka taluda transpordikoridore oma kodupiirkonna tuumikalas seni, kuni nad leiavad peavarju tiheda taimkattega metsades.

### 5.4.3 Jahindus

Jahipidamisel on nii otsene kui ka kaudne mõju metsloomade populatsioonidele. Isendite eemaldamisega loob jahipidamine populatsiooni sotsiaalses ja ruumilises asetuses vabu kohti, mille tõttu võivad ellujäänud loomad ruumis ümber paikneda (Leclerc *et al.*, 2017). Näiteks vanemate domineerivate isendite eemaldamine populatsioonist võimaldab lähedalasuvatel isenditel ära kasutada ressursse, millele neil varem juurdepääs puudus (Frank *et al.*, 2018). Isendi eemaldamine vähendab otsesest konkurentsi, kuid selle mõju ulatus võib sõltuda asustustihedusest (Posillico *et al.*, 2004). Euroopas on leitud et, jahihooaeg võib suurendada ka pruunkarudel ainevahetuse kiirust ja kaasa tuua stressi (Støen *et al.*, 2015), mistõttu muutuvad pruunkarud jahihooajal ettevaatlikumaks ja eluviisilt öisemaks (Swenson *et al.*, 1999), et vältida jahimehi (Morales-González *et al.*, 2020). Ka teiste liikide kütmine võib

mõjutada pruunkarusid (Morales-González *et al.*, 2020): näiteks Kesk- ja Lõuna-Euroopas häirib sügiseti metssigade jaht pruunkarude nuumahooaega, vähendades karude toitumise tõhusust ja suurendades karude suremust (Maiorano *et al.*, 2015).

## 5.5 Maastik

Üldiselt eelistavad pruunkarud maastikke, mis on ebatasased, asuvad vooluveekogude läheduses ning millel esineb ka looduslikke põllukultuure (Suel *et al.*, 2019; de Gabriel Hernando *et al.*, 2021). Suel *et al.* (2019) uuringu tulemustest selgus, et Vahemere lääneosa metsad kõrgustel 500–2000 m on ideaalsed pruunkarude elupaigad. Ka teistest uuringutest selgub, et pruunkarud eelistavad elupaigana 800 – 1000 m kõrguseid maastikke merepinnast (Posillico *et al.*, 2004). Kuid Skandinaavia populatsiooni pruunkarud elavad kõrgustel 175–725 m ning sel alal on inimtegevus mõõdukas (Martin *et al.*, 2010). Euroopas, näiteks Kreekas ja Hispaanias (de Gabriel Hernando *et al.*, 2021), väldivad pruunkarud ülikõrgeid alasid, sest võrreldes madalamal asuvate metsaaladega on seal toiduressursse vähe (Martin *et al.*, 2012). Samuti eelistavad Kreeka pruunkarud ebatasase maastikuga alasid, mis asuvad vooluveekogude lähedal (mis on ilmselt tingitud sealsetest kõrgetest õhutemperatuuridest), vältides samal ajal suuremaid teid (de Gabriel Hernando *et al.*, 2021). Näiteks Türgi karud eelistavad mägiseid alasid kõrgusega kuni 2000 m, kus neid ei mõjuta inimtegevus, samas leidub peavarju ja taimestik on mitmekesine (Suel *et al.*, 2019). Itaalias oli pruunkarude esinemine seotud positiivselt lehtmetsade, steppide ning kivise maastikuga (Posillico *et al.*, 2004).

Pruunkarudel on heterogeensetes maastikes väiksemaid kodupiirkonnad (Mangipane *et al.*, 2018). Seda on täheldatud Horvaatias Paklenica looduskaitsealal, kus muutlik kliima kui ka kõrguste erinevused (0–1757 m üle merepinna) on kujundanud heterogeense keskkonna (Schulte *et al.*, 2021). Sealsetel populatsioonidel on eriti väikesed kodupiirkonnad – näiteks nuumahooajal võib väikseim kodupiirkonna suurus olla nii emasloomadel kui ka isasloomadel 55 km<sup>2</sup>, tiinetel emakarudel aga 7,5 km<sup>2</sup> või 9,3 km<sup>2</sup> (Schulte *et al.*, 2021).

Maastiku omadustest ja toiduressursside hulgast sõltub ka päevase puhkepaiga valik (Skuban *et al.*, 2018). Kui asukohas on palju toiduressursse ja sobiv maastik, siis pruunkarud võivad

puhata ka inimeste läheduses (Takahata *et al.*, 2014). Skuban *et al.* (2018) uuringu tulemustest selgus, et Slovakkias puhkasid pruunkarud päevasel ajal inimasustusest 30 m kuni 9 km kaugusel. Pruunkarude igapäevase puhkepaiga valikul osutus Slovakkias kõige olulisemaks teguriks metsakattuvus (ühtlased, suurel alal asuvad metsad; Skuban *et al.*, 2018), sarnaseid tulemusi on ka täheldatud Hispaanias (Garcia *et al.*, 2007), Rootsis (Ordiz *et al.*, 2011) ja Soomes (Huusko, 2012). Nii noored metsad kui ka metsaribad pakuvad põllumaadel pruunkarudele sobivaid varjevõimalusi ja kaitset häirimise eest (Skuban *et al.*, 2018). Ebaühtlase vanusega metsad, millel puudub tihe alusmets, ei paku karudele sobivat ohutut elupaika, kuna puudub varjevõimalus, mis on eriti oluline antropogeenses maastikus (Skuban *et al.*, 2018). Sarnased järeldused on tehtud pruunkaru kohta Kreekas (Garcia *et al.*, 2007) ja ilvese kohta Skandinaavias (Sunde *et al.*, 1998). Seetõttu võib antropogeenses maastikus igapäevast puhkepaiga valikut pidada karu jaoks keerukaks otsuseks, mis hõlmab nii toiduotsimisvõimalusi, maastiku eripärasid kui ka inimese häirimise taset (Skuban *et al.*, 2018).

Kuna talvitusala asub enamasti kodupiirkonna sees, siis pruunkaru kodupiirkonna sobivuse juures on oluline ka talvitusala suurus ja omadused (Friebe *et al.*, 2001; Manchi & Swenson, 2005; Elfström & Swenson, 2009). Pruunkaru eelistab talvituskohta, mis asub inimasustusest eemal, kuid järsematel mäenõlvadel (Petram *et al.*, 2004; Elfström *et al.*, 2008; Pigeon *et al.*, 2014; Eriksen *et al.*, 2018). Samuti eelistatakse fragmenteerimata metsaga alasid (Eriksen *et al.*, 2018; Tammeleht *et al.*, 2020). Oluline on ka tihe taimkate (Elfström *et al.*, 2008) ja niiske pinnase vältimine (Elfström *et al.*, 2008; Eriksen *et al.*, 2018; Tammeleht *et al.*, 2020). Linnell *et al.* (2000) täheldasid, et pruunkarud taluvad inimhäiringut seni, kuni see asus koostast mõne kilomeetri kaugusel, Petram *et al.*, (2004) leidis, et pruunkarud ei vali talvepesasid lähemal kui 500 m inimasustusest. Elfström *et al.*, (2008) leidsid, et pruunkarud taluvad talvitusosalal kiirteid, kus inimesed ei saa peatuda, ning väikese liiklustihedusega teid, mida talvel inimesed ei kasuta. Tavaliselt on emased pruunkarud talvitusala osas valivamad kui isased, kuna varajane ärkamine taliuinakust on neile energiakulukam järglaste imetamise tõttu (Elfström & Swenson, 2009). Kuna on täheldatud, et pruunkarudel filopatrilised emased mõjutavad üksteise elupaiga kasutust (Hansen *et al.*, 2022; Støen *et al.*, 2005; Støen *et al.*, 2006), siis valivad emased enamasti talvepesad, mis kattuvad nende ema kodupiirkonnaga

(Manchi & Swenson, 2005), aga on leitud, et ka hajuvatel 2-3. aastaste isaskarude esimesed talvitusasad asuvad ema kodupiirkonna läheduses (Manchi & Swenson, 2005). Suurema kehamassiga pruunkarud sisenevad talvepesasse hiljem ning lahkuvad varem, kuna neil on rasvavarude hulk suurem, mis võimaldab neil kauem aktiivsena püsida (Manchi & Swenson, 2005). Põhjapoolsetel laiuskraadidel on taliuinaku kestus pikem kui lõunapoolsetel laiuskraadidel, kuna toiduressursside kättesaadavus on halvem ja kliima on külmem (Groff *et al.*, 1998; Manchi & Swenson, 2005).

## 5.6 Toidubaas

Toitumisharjumused on pruunkarude ökoloogias ja käitumises keskse tähtsusega (Swenson *et al.*, 1999). Toidu kättesaadavus ja kvaliteet mõjutavad tugevalt pruunkarude populatsiooni dünaamikat, mõjutades pesakonna suurust, keha suurust, asustustihedust, elupaikade valikut jne (Ferguson & McLoughlin, 2000). Kõrge toidu kvaliteet võimaldab loomal katta oma energiavajaduse väikeses kodupiirkonnas (Dahle & Swenson, 2003a), seega kodupiirkonna suurus tavaliselt väheneb toiduressursside kasvades (Litvaitis *et al.*, 1986). Näiteks arktilise tundra pruunkarudel on leitud suurimad kodupiirkonnad, kuna seal on vähe kvaliteetset toitu ning loomad peavad rändama pikki vahemaid (McLoughlin *et al.*, 1999). Skandinaavias asuvate pruunkarude elupaigad on aga võrreldavad Põhja-Ameerika boreaalsete ja mägiipiirkondade populatsioonidega, kus kevadel esineb toidulaual palju loomset ja taimset toitu (Blanchard & Knight, 1991). Euroopa parasvöötme segametsades on karudel mõnevõrra väiksem levila, kuna seal esineb kvaliteetset toiduressurssi, näiteks pöögipähkleid ja tammetõrusid (Dahle & Swenson, 2003a). Liigi levila on aga väikseim Põhja-Ameerika rannikuäärsetel pruunkarupopulatsioonidel, kus anadroomsed lõhelised (perekond *Oncorhynchus*) pakuvad karudele rikkalikku toitu (Dahle & Swenson, 2003a). Seega võib järeldada, et karude väikesed kodupiirkonnad on tingitud rohketest toiduressursside olemasolust (Dahle & Swenson, 2003a).

Ka väga atraktiivsed põllukultuurid võivad märkimisväärselt mõjutada karude elupaigavalikut (Skuban *et al.*, 2016). Näiteks Slovakkias kasutasid maisi valmimisperioodil põlde enamasti suured isased, kuid väiksemad isasloomad või poegadelega või poegadeta emasloomad valisid pigem looduslike toiduressurssidega elupaigad, nagu metsamaa,

karjamaa ja niidud, mitte maisipõllud, kus võis oodata suurt liigisisest konkurentsi (Skuban *et al.*, 2016).

## 6. Arutelu

Käesoleva töö eesmärkideks oli anda kirjanduse põhjal kokkuvõtlik ülevaade pruunkaru ruumikasutusest Euroopas ning sellest, millised tegurid ja kuidas pruunkarude kodupiirkonna ruumilist kasutust mõjutavad. Samuti oli eesmärgiks analüüsida, kuidas täpsemalt inimõju ning teised olulised tegurid, näiteks maastik ja ökoregioon, pruunkarude ruumikasutust Euroopa erinevates piirkondades mõjutavad. Kirjeldan ka seniste uuringute põhjal peamisi tegureid, mis võiksid Eesti karu asurkonna ruumikasutust enim mõjutada.

Euroopas on pruunkaru kodupiirkonna suurust uuritud mitmes erinevas piirkonnas (joonis 1). Kõige rohkem on uuringuid läbi viidud erinevates mäestikes paiknevates populatsioonides: Skandinaavia poolsaarel Norras ja Rootsis, Kantaabria mägedes Hispaanias ja Dinaari mäestikus Kagu-Euroopas. Veel on pruunkaru intensiivselt uuritud ka populatsioonides, mis asuvad Itaalias (Apenniini), Kreekas (Dinaric-Píndos ja Ida-Balkan), Horvaatias (Dinaric-Píndos), Sloveenias (Alpi) ja Slovakkias (Karpaadid). Kõige suuremad pruunkaru kodupiirkonnad Euroopas on leitud Skandinaavias (keskmiselt 601 km<sup>2</sup>) ning kõige väiksemad Kesk-Itaalias Apenniinides (107 km<sup>2</sup>). Leidsin ka, et erinevused uurimisalade lõikes pruunkarude kodupiirkonna suuruse kohta võivad tuleneda esiteks inimõjust – Skandinaavias on inimjalajälje indeks madalam, kui mujal Euroopas (tabel 1). Skandinaavias on olemas ulatuslikud fragmenteerimata metsaalad ning uurimisalad on hõredalt asustatud inimestega, kuid Lõuna-Euroopas on olukord vastupidine. Ka üha süvenev metsade raiumine on päevakorda tõusnud, mis on olnud Skandinaavias viimaste aastakümnete jooksul eriti ulatuslik (Hansen *et al.*, 2013). Seetõttu on ka Skandinaavias üha rohkem fragmenteeritud metsaalasid ja karudele sobivate elupaikade hulk väheneb, mistõttu võivad nad hakata rohkem kasutama alasid inimasustuse lähedal, süvendades konflikte inimeste ja karude vahel. Kodupiirkonna suuruse erinevused Euroopas on mõjutatud ka kliimast ja ressursidest. Ka taimede leviku geograafilisest nihkest kliimamuutusest tulenevalt võivad Skandinaavias ja ka mujal Euroopas süveneda konfliktid inimeste ja karude vahel – karud hakkavad otsima toitu inimasustuse lähedalt. Uuringute tulemuste abil saame neid konflikte vähendada ja ennetada, sest on olemas teadmised, kuidas karud inimsurvele reageerivad ning oma ruumikasutust muudavad. Ka ressurside jaotus on erinev Euroopa piirkondades – väikesed kodupiirkonnad on tingitud rohketest toiduressursside olemasolust (Dahle & Swenson, 2003a), mida on täheldatud näiteks Lõuna-Euroopas Apenniinide, Pürenee ja Alpi populatsioonides. Suurimad kodupiirkonnad on leitud arktilistes tundras, kuna seal on vähe kvaliteetset



toiduressurssi (McLoughlin *et al.*, 1999), aga Euroopas on selliseid alasid vähe (Põhja-Skandinaavias). Samuti võib olla inimeste suhtumine karudesse Põhja- ja Lõuna-Euroopas erinev (Zedrosser *et al.*, 2021). Lõuna-Euroopas on rohkem karude ja inimeste konflikte (Bautista *et al.*, 2017), kuna sobivaid elupaiku on vähem ning karud liiguvad inimasustusele lähemale, ka inimasustust ja inimesi on nendes Euroopa piirkondades rohkem. Samuti on Euroopas piirkondi, kus karu levila võib laieneda aladele, kus liiki pole pärast 19. sajandit pikalt esinenud ja inimestel võib olla raske sellega kohaneda ning konfliktid on kerged tekkima. Skandinaavias asuvate pruunkarude elupaigad on aga võrreldavad Põhja-Ameerika boreaalsete ja mägipiirkondade populatsioonidega, kus kevadel esineb toidulaua palju loomset ja taimset toitu, ning seetõttu on ka kodupiirkonnad suured (keskmiselt 601 km<sup>2</sup>, maksimaalne 1494 km<sup>2</sup>). Seega on väikesed kodupiirkonnad seotud ühelt poolt soodsa toiduressursside olukorraga, kuid teisalt ka inimõjuga.

Karude puhul määravad samad tegurid erineval viisil emaste ja isaste kodupiirkonna suurust. Tabelis 2 olen välja toonud ülevaاتlikult senised uuringud karu liikumisaktiivsust mõjutavate tegurite kohta ja nende mõjust karu ruumikasutusele Euroopas. Sealt lähtub, et karude elupaiga kasutust mõjutavad bioloogilistest ja füsioloogilistest teguritest peamiselt karu vanus, sugu, mälu, kehamass ning välistest teguritest temperatuur, inimõju ning maastik.

Üheks oluliseks teguriks, mis karu ruumikasutust mõjutab, on sugu ja sellest tulenevad erinevad bioloogilised ja füsioloogilised vajadused. On täheldatud seaduspärasust, et isastel pruunkarudel on tavaliselt kodupiirkonnad suuremad kui emastel (Dahle & Swenson, 2003a; Dahle *et al.*, 2006; De Angelis *et al.*, 2021a). Karude puhul määravad erinevad aspektid emaste ja isaste kodupiirkonna suurust. Üheks põhjuseks on noorte isasloomade liikumine oma sünnikohast kaugemale, et vältida sugulusristumist ja konkurentsi ning lisaks liigutakse kaugemale ka siis, kui saadaval on asustamata piirkonnad, kuid emased jäävad sünnipiirkonda või nende lähedusse (Støen *et al.*, 2005; Støen *et al.*, 2006; Jerina & Adamič, 2008; Hansen *et al.*, 2022), kuna ressursside paiknemine selles piirkonnas on kõige tuttavam ja emasloomad on üksteise suhtes üldjuhul sotsiaalselt sallivamad (Wiggett & Boag, 1992; Hansen *et al.*, 2022). Emaste pruunkarude kodupiirkonna suurust mõjutavad ka pojad. Üldiselt kujutab poegade emaste jaoks isaskaru palju suuremat ohtu, kui inimesed (Swenson *et al.*, 2003; Bogdanović *et al.*, 2021), mistõttu satuvad nad seetõttu pigem tihedama inimasustusega aladele, kui isased. Seega, kui soovetakse karupopulatsioonide levila laienemist, peaks populatsiooni soolist taskaalu jälgima.

Pruunkarude kodupiirkonna suurus mõjutab ka kehamass ja seeläbi energiavajadus – üldiselt on suurema kehamassiga loomadel suurem kodupiirkond (Penteriani *et al.*, 2022), kuna suurema kehamassiga karud peavad koguma rohkem energiat kui väiksema kehaehitusega isendid ning seda võimaldab suurem kodupiirkond. See on kooskõlas isasloomade suurte kodupiirkondadega. Kehasuuruse ja kodupiirkonna suuruse positiivne seos võib tuleneda ka konkurentsist – suured täiskasvanud pruunkarud võivad domineerida väiksemate noorukite üle, kasutades seetõttu ka suuremaid alasid (Dahle *et al.*, 2006; Elfström *et al.*, 2014). Seega on karu sugu ja kehamass oluliseks teguriks karude ruumikasutusel.

Enamasti tegutsevad pruunkarud päevasel ajal looduslikel aladel, et vältida kohtumist inimestega, kuid hämarikus ja öötundidel tegutsetakse inimasustuse lähedal, kuna seal leidub antropogeenseid toiduallikaid (Kaczensky *et al.*, 2006; Støen *et al.*, 2006; Ordiz *et al.*, 2014; de Gabriel Hernando *et al.*, 2020; Bogdanović *et al.*, 2021; de Angelis *et al.*, 2021a; de Gabriel Hernando *et al.*, 2021). On täheldatud, et nooremad pruunkarud on aktiivsed igal ajal ja neid leidub tihti inimasustuse lähedalt rohkem kui täiskasvanud karusid (Støen *et al.*, 2006; Bogdanović *et al.*, 2021). Ka poegade emakarud on aktiivsed päevasel ajal (Bogdanović *et al.*, 2021). Erinevused tulevad esiteks noorloomade hajumisest – hajuvad noorloomad asuvad otsima endale oma kodupiirkonda, aga kvaliteetsemad alad võivad olla hõivatud vanemate loomade poolt ning nad peavad asustama vähem väärtuslikke alasid, mis tihti asuvad inimasustusele lähemal. Samuti peavad nooremad pruunkarud konkurentsi vältimiseks kasutama päevasel ajal ressursse, mida kasutavad suuremad ja vanemad isendid öösiti (Bogdanović *et al.*, 2021). Samas saavad noorloomad või poegade emased ära kasutada inimese kohalolekut kaitsekiilbina domineerivate täiskasvanud isaste eest (Elfström *et al.*, 2014). Samuti väheneb pruunkarude liikumine üleüldiselt keskmise temperatuuri tõustes, kuna see tekitab kuumastressi ning seega muutuvad pruunkarud aktiivsemaks just öösiti (Maloney *et al.*, 2005).

Ka jooksuaeg ja nuumahooaeg mõjutavad pruunkaru liikumismustreid. Jooksuajal on kodupiirkonna suurus suurem kui nuumahooajal (Penteriani *et al.*, 2022), kuna ruumiline käitumine on mõjutatud erinevatest teguritest – kevadel paaritumiskäitumisest ja sügiseti nuumahooajal toiduotsingutest. Kevadised kodupiirkonnad on üldjuhul suuremad, kuna siis leidub vähem toiduresse ning pruunkarud peavad läbima pikki vahemaid, et leida toitu või paarilist (McLoughlin *et al.*, 1999; Dahle & Swenson, 2003a; Bogdanović *et al.*, 2021). Sügiseti liiguvad karud enam ressursirikastel aladel, et suurendada toiduotsimise tõhusust

ning seetõttu on ka kodupiirkond väiksem (Bogdanović *et al.*, 2021; De Angelis *et al.*, 2021a). Samuti kaugenetakse inimasustusest enne talvepesasse minekut (Kaczensky *et al.*, 2006; De Angelis *et al.*, 2021a; De Angelis *et al.*, 2021b). Seega sügiseti on ruumiline käitumine seotud eelkõige toiduotsingutega enne talvepesasse minekut, kuid kevadel paaritumiskäitumisega.

Erinevatest uuringutest eristus selge muster pruunkarude ruumikasutuses – eelistatakse alasid, mis asuvad inimasustusest eemal (Martin *et al.*, 2010; Ordiz *et al.*, 2014; Dar *et al.*, 2021). Karud, kelle kodupiirkonnas on suur inimtegevus, eelistavad päeval ajal mäenõlvu või teisi alasid inimasustusest eemal, kuid öösiti võivad nad liikuda ringi ka inimasustuse lähedal, kuna seal on rohkem toitu antropogeensete toiduallikate näol (Martin *et al.*, 2010; Skuban *et al.*, 2016). Teatud tingimustel (asustustiheduse suurenedes, konkurentsi ja infantitsiidi vältimiseks, sügisel nuumahoojalal, päeval puhkamisel), võivad karud kasutada inimläheduses asuvaid alasid siiski intensiivsemalt. Samuti võivad karud puhata inimasustuse lähedal, kui inimeste asustustihedus alal on väike. Kuigi pruunkarude taliuinakut võib häirida inimhõlju, siis näiteks teede lähedus talvel neid oluliselt ei sega. Kiirteedel ei ole inimestel võimalik peatuda, mistõttu ei saa nad ka metsa minna ja karu segada (Elfström *et al.*, 2008). Samuti liigub inimesi talvel metsateedel vähe (Elfström *et al.*, 2008). Seega võib järeldada, et karudele sobivates elupaikades segavad neid pigem väikesed teed, kus inimestel on võimalik jalgsi liikuda ning metsas karu kohata. Kuid kiirteed üldjuhul loomi ei häiri ning ökoduktide olemasolu hõlbustab liikumist metsa eri osade vahel ning sel viisil väheneb ka avariides hukkunud karude hulk, mistõttu kiirteede olemasolu suurte metsamassiivide vahel ei mõjuta negatiivselt karude elupaiku.

Ka maastiku omadustest sõltub karu kodupiirkonna ruumiline kasutus ning on täheldatud, et pruunkarud eelistavad ideaalis maastikke, mis on ebatasased ehk kus asuvad ka mäenõlvad, samuti alasid, mis asuvad vooluveekogude läheduses ning piirkondi, kus esineb põllukultuure (Suel *et al.*, 2019; de Gabriel Hernando *et al.*, 2021), kus inimtegevus on madal ning kus on tihe alustaimestik ja metsakattuvus (Elfström *et al.*, 2008; Skuban *et al.*, 2018). Üldiselt saab ka järeldada, et pruunkarude esinemise tõenäosus on positiivselt seotud kõrgema maapinna kõrgusega, v.a osad alad Euroopast (de Gabriel Hernando *et al.*, 2021) ning selle põhjuseks võib olla inimtegevuse intensiivsus (Martin *et al.*, 2010). Inimesed elavad mägises piirkondades harvem, kuna seal leidub vähem ressursse. Inimtegevuse intensiivsusest tulenevalt ei pruugi karudel kuskil mujal olla võimalik elada ning seetõttu on nad tõrjutud

mägisematesse piirkondadesse. Mägistes piirkondades võivad nad leida lisaks taimsele toidule ka loomset toitu, näiteks kariloomi. Nii metsades, kui ka muudel maastikuosadel segavad karusid ka üha sagedev metsatööstus ja loodusturism ning inimeste ja karude konfliktid on haripunktis. Ka talvepesade paiknemine maastikul sõltub konkreetse maastiku omadustest ja inimõju ulatusest. Pruunkarud valivad talvepesi fragmenteerimata metsaga aladel (Petram *et al.*, 2004; Elfström *et al.*, 2008; Eriksen *et al.*, 2018; Suel *et al.*, 2019; Tammeleht *et al.*, 2020) ning talvepesa asub enamasti järsematel mäenõlvadel (Petram *et al.*, 2004; Elfström *et al.*, 2008; Pigeon *et al.*, 2014; Eriksen *et al.*, 2018), kuhu inimene ligi ei pääse. Kuid paljudes riikides, ka Eestis, ei pruugi leiduda kõrgemaid alasid (sealhulgas ka mäenõlvasid) – siis eelistavad karud fragmenteerimata tiheda alustaimestikuga metsalasi, kuhu inimene kergesti juurde ei pääse. Sealt leiavad nad ka varjupaika päevasel ajal inimeste eest. Üldiselt taluvad pruunkarud inimhäiringut seni, kuni see asub talvepesast mõne kilomeetri kaugusel (Linnell *et al.*, 2000). Eriti Euroopa ulatuslikel antropogeensetel maastikel on karudel vaja langetada keerukad otsused, kuidas kasutada maastiku eripärasid kõige paremini – ühelt poolt vältides kohtumist inimestega, kuid teiselt poolt rahuldades ka oma energeetilisi ja sigimisvajadusi.

Ka toitumisharjumused, toidu kättesaadavus ja kvaliteet mõjutavad karude elupaiga ruumilist kasutust, elupaikade valikut, asustustihedust jne. (Ferguson & McLoughlin, 2000). Karudel on aastas kolm peamist toitumisperioodi: kevadine toiduvaene aeg vahetult pärast talvitumist, suvine normaalne toitumisperiood ning sügisene aktiivne toidu varumisperiood, mil kogutakse vajalikke reserve talve üleelamiseks (Swenson, 2000). Nagu ka eelnevalt mainitud, siis kevadised kodupiirkonnad on üldjuhul suuremad, kuna leidub vähem toiduressursse ja toimub jooksuaeg, kuid sügisel enne taliuinakut on kodupiirkonna suurused väiksemad. Tavaliselt kodupiirkonna suurus väheneb toiduressursside saadavuse kasvades ehk mida rohkem toitu on alal, seda väiksem on kodupiirkonna suurus. Seetõttu on leitud suurimad kodupiirkonnad arktilise tundra pruunkarudel, kuna seal on vähe kvaliteetset toitu ning loomad peavad rändama pikki vahemaid (McLoughlin *et al.*, 1999). Kuid Euroopas, parasvöötme segametsades on karudel mõnevõrra väiksem levila, kuna seal esineb palju kvaliteetset toiduressurssi (Dahle & Swenson, 2003a).

Kuna Eestis on karude ruumikasutust uuritud väga vähe, siis tuleks kindlasti uuringutega jätkata, et mõista, mis võiksid olla need tegurid, mis Eestis karu ruumikasutuses olulised on ja kuidas neid saaks tulevikus kasutada karu kaitsel, sobivate elupaikade säilimiseks ja piisava arvukuse tagamiseks. Osaliselt võiks toetuda näiteks Ida-Euroopas (Venemaa, Poola, Slovakkia, Ungari, Serbia, Rumeenia jne) läbi viidud uuringutele, kuna ühest küljest kattuvad ökoregioonid – eelnevalt mainitud alad kuuluvad koos Eestiga parasvöötme kontinentaalsesse segametsade regiooni (Hansen *et al.*, 2013). Nendel aladel on metsaga kaetud piirkondi palju, mistõttu raiutakse puidutööstuse kui majandusharu olulisuse pärast ka palju metsa, põhjustades karu elupaikade kvaliteedi halvenemist (Valdmann *et al.*, 2001) ning karusid võib kohata enam inimasustuse lähedal. Samuti on nimetatud aladel inimeste asustustihedus sarnane (World Population Density, 2015). Kuid erinevused uurimisalade võrdlemisel Eestiga võivad tulla maastiku eripäradest – Eesti on tasase pinnaga maa, kus ei ole kõrgemaid, hõreda inimasustusega alasid, mida pruunkarud üldiselt eelistavad mujal Euroopa piirkondades. Seetõttu otsivad karud meil varjupaika tiheda alustaimestikuga kaetud metsadest ja fragmenteerimata metsaaladelt. Ka liiklustihedus võib elupaigavalikut mõjutada, kuid Eestis ei tohiks suure liiklustihedusega maanteed olla suureks probleemiks, kuna intensiivne liiklus esineb vaid peamiselt suuremate linnade lähedal. Eestis on lubatud ka karude kütmine, mistõttu mõjutab ka jahindus karu elupaiga ruumilist kasutust ja asustustihedust. Kütitud karude eemaldamine võimaldab ka lähedalasuvatest riikidest sisserännet ning suurendab seeläbi geneetilist mitmekesisust. Samas ülekütmisega võib populatsiooni arvukus järsult langeda. Kütimisega kaasneb ka lisatoitmine, mis omakorda suurendab alal karude asustustihedust (Skuban *et al.*, 2016; Selva *et al.*, 2017; De Angelis *et al.*, 2021b) ja vähendab kodupiirkonna suurust (De Angelis *et al.* 2021a) ning mõjutab ka rännet. Atraktiivsed lisaõitmiskohad on meetod karukahjude leevendamiseks inimeste varale ehk need hoiavad ära karusid liikumast inimasustusse kariloomi või koduloomi murdma. Kuna Eestis on tehtud karu ruumikasutusuuringuid vähe, võiks seniste Euroopa andmete alusel öelda, et tõenäoliselt mõjutab Eestis karu ruumikasutust enim maastiku metsastatus, kuna puuduvad kõrgemad alad ning seetõttu eelistab karu elada tiheda alustaimestikuga metsades ja fragmenteerimata metsaaladel, kus inimõju on väiksem.

Loomade kodupiirkonna ruumikasutust mõjutavate tegurite tundmine aitab parandada inimeste arusaamist loomade elupaiganõuetest, prognoosida levila muutusi ning mõista paremini inimhäiringu mõju elusloodusele. Enamuses Euroopa riikides on pruunkaru kaitse all, kuid liigi kaitse ja küttimine on reguleeritud, et vähendada loomade kahjustuste hulka inimestele ja tema varadele. Samuti kütitakse karusid näiteks Eestis (Tammeleht *et al.*, 2020) ja Skandinaavia riikides (Ordiz *et al.*, 2012) populatsiooni suuruse vähendamise eesmärgil (Zedrosser *et al.*, 2001). Samas esineb Euroopas palju ka karu salaküttimist, näiteks Albaanias, Bulgaarias, Rumeenias jne. (Zedrosser *et al.*, 2001). Selleks, et karupopulatsioonid Euroopas edasi saaksid laieneda, on tarvis seada küttimispiirangud, eriti populatsiooni tuumikala äärealadel. Suurkiskjatest toimub valikuline küttimine kõige enam karu puhul, kuna eelistatakse küttida suuremaid isendeid, just täiskasvanud isakarusid trofeejahi tõttu, mis võib kaasa tuua konflikte küttimissurve määramisel. Sotsiaalse struktuuri lõhkumine toob kaasa isakarude immigratsiooni, mille mõjul suureneb noorte karude suremus, keda sisserännanud isased murravad (Swenson *et al.*, 2001). Karu puhul on Eestis tegemist laieneva asurkonnaga, mille servaaladel on asustustihedus erinev tuumikalast: ülekaalus on noored isased ja vähe on täiskasvanud emaseid (Keskkonnaministeerium, 2012). Emaste küttimine levikuala servaaladel aeglustab oluliselt või peatab täielikult asurkonna levikuala laienemise, kuna nad asustavad uusi alasid aeglaselt. Seetõttu on nii emasloomade kui ka poegade emaste kaitse väga oluline karupopulatsioonide arvukuse tagamiseks, ning selle tagamiseks võib rakendada emaste karude osalimiidi kehtestamist, et kütitakse vähem just emaseid karusid. Kuna enamasti on suure küttimismäära põhjuseks karude kahjustused inimvarale, siis on oluline teavitada ühiskonda kuidas saab kaitsta oma vara suure karude asustustihedusega piirkondades ning neid teadmisi ka rakendada.

Oluline on ka välja tuua, et lisaks isendite kaitsmisele on oluline kaitsta ka karule sobivad elupaiku, kuna ulatuslik metsatööstus ning inimõju halvendab karu elupaikade kvaliteeti (Valdmann *et al.*, 2001) ning suurendab konflikte inimeste ja karude vahel, muutes ka inimeste suhtumist suurkiskjatesse. Euroopa piirkondades, kus pruunkaru populatsioonid on väga väikesed, näiteks Pürenee ja Kesk-Apenniinide populatsioonides, aitab nende säilitamisele kaasa ka populatsioonide suurendamine isendite taasisustamise näol (Zedrosser *et al.*, 2001). Aladel, kus on oodata kliimasoojenemise tõttu liikide levila nihkumist või

kadumist (näiteks Lõuna-Euroopa – Hispaania, Itaalia), on eriti oluline karude kaitse ja õigete majandamisviiside valik, et populatsioonid oleks ka tulevikus jätkusuutlikud. Kliimamuutuste mõju ei pruugi alati olla negatiivne, näiteks soojemad temperatuurid tähendavad ka taimestiku kiiremat kasvu ja sellevõrra rohkem ressursse karudele. Laiemat pilti vaadates, on Euroopas oluline keskenduda erinevate piirkondade eripäradele ja tunda eri karupopulatsioonide vajadusi, et teha õigeid majandamisotsuseid, kuna kõikidel aladel ei määra samad tegurid karude elupaiga ruumilist kasutust. Samuti on erinevates riikides väga erinevad seadused, majandamisplaanid ja ka inimeste suhtumine karudesse. Väga vajalik oleks oskus ennustada, kuhu karud tulevikus liikuda võivad, mida nad oma elupaigas vajavad ning milliseid konflikte inimesega karude liikumine võib kaasa tuua. Samuti tuleb tõsta inimeste teadlikkust ja kujundada avalikku positiivset arvamust karudest, ning tutvustada kahjustuste ennetamise võimalikke meetmeid (näiteks elektrikarjused, karjavalvekoerad) ja kahjustuste hüvitisi. Avalikust arvamusest sõltub väga palju karude kaitse efektiivne korraldamine, kuna ebasoodsa avaliku arvamuse korral on suurem tõenäosus ebaseaduslikuks kättimiseks ja suureneb surve kättimispiirangute vähendamiseks. Samuti võimaldaks andmed inimtegevuse mõjudest karude ruumikasutusel aidata kaasa karude ja inimese võimalikult rahumeelse koosseksisteerimise saavutamiseks eriti potentsiaalsetes probleemkohtades.

Tehtud uuringutest on selgunud, et karudel on vaja teha kodupiirkonna valimisel ja kasutamisel väga keerulisi ja mitmetahulisi valikuid, mida ei saa määrata 1-2 teguri abil. Kuna tegureid on palju, võime vaid ühe peamisega arvestades tähelepanuta jätta mitmed teised olulised, mis tegelikult võivad ruumikasutusest määrata väga suure osa. Mitme teguri kompleks määrab ka selle, et kuna muutusi toovaid asjaolusid on palju, kliimamuutused, inimsurve suurenemine, elupaikade vähenemine, siis võib karu ruumikasutus olla tänapäeval pidevas muutumises. Ühest küljest mõjutavad karude ruumikasutust karu enda bioloogilised ja füsioloogilised vajadused, näiteks sigimisvajadus ning energeetilised vajadused. Teisest küljest määravad karude ruumikasutust inimõju, toiduresursside olemasolu ning maastiku iseärasused, mis on Euroopa aladel väga erinevad, sõltudes ka ökoregioonidest. Kokkuvõtvalt võib öelda, et tegurid, mis mõjutavad karu ruumikasutust kõige rohkem, on karu sugu, erinevad füsioloogilised ja bioloogilised vajadused (jooksuaeg, nuumahooaeg, energeetilised vajadused), inimõju ning populatsiooni geograafiline asukoht, mis omakorda mõjutab elupaiga produktiivsust (toiduresursside kättesaadavust ja maastiku iseärasusi). Oluline on

uurida loomade ruumikasutust, et vähendada konflikte inimese ja karu vahel ning tagada karude kaitse olukorras, kus tõusva rahvastiku arvuga Euroopas jääb üha vähem alasid karudele sobivaks elupaigaks. Peale inimõju vähendavad karude levilat ja sobivaid elupaiku ka kliimamuutused ning metsatööstus. Seetõttu on pahatihti keeruline ennustada ja määratleda, mis tegurid tegelikult karude ruumikasutust mõjutavad, kuid abiks on enamasti ruumikasutust ja elupaigasobivust määravad mudelid, mis võtavad mitmeid erinevaid tegureid arvesse ning teevad ennustusi tulevikuks. Aga alles siis, kui karu elupaiga alusuuringud on tehtud, saame neid mudeleid kasutada. Kiiresti muutuvates oludes (kliimamuutused jne), peaks karu ruumikasutusuringuid ka kordama, et näha, kas tegelikkus ja arvamus olukorrast kattuvad ning on ajakohased.

Leian, et minu bakalaureusetöö tulemusi saaks kasutada edasistel karu ruumikasutusuringutel Eestis. Oma töös võtan kokku materjali, mis käsitleb karude kodupiirkondi ja seda mõjutavaid tegureid Euroopas ning arutlen ka Eesti karude elupaikade ja olukorra üle ning teen järeldusi, kuidas võiks uuringuid jätkata või milliseid majandamis- ja kaitsemeetmeid kasutada.



## Kokkuvõte

Töö tulemusena nähtub, et eriti tugeva inimõjuga maastikes on karudel vaja langetada keerukad otsused, kuidas kasutada maastiku eripärasid kõige paremini – ühelt poolt vältides kohtumist inimestega, kuid teiselt poolt rahuldada oma vajadusi ning seega ei saa määrata karu elupaigakasutust vaid 1-2 teguri abil, vaid see on palju mitmetahulisem. Erinevad uuringud aitavad mõista, miks on Euroopa karupopulatsioonidel erinevad kodupiirkonnasuurused ning kuidas on need seotud erinevate füsioloogiliste ja bioloogiliste ning väliste teguritega. Ühest küljest mõjutavad karude elupaigavalikut inimõju, toiduressursside olemasolu, maastiku iseärasused ning populatsiooni geograafiline asukoht, kuid teisest küljest ka looma enda bioloogilised vajadused, näiteks sigimisvajadus ja energeetilised vajadused. Loomade kodupiirkonna kasutamist mõjutavate tegurite tundmine annab ka vajaliku ettekujutuse liigi asustustihedusest ning aitab kaasa majandamisotsuste tegemisel, kaitse korraldamisel ja inimeste ning karude konfliktide leevendamisel. See on eriti oluline kliimamuutuste, looduslike elupaikade hävimise ning kogu Euroopas pidevalt suureneva inimõju kontekstis. Loomade ruumikasutust on võimalik jälgida ja hinnata tänapäeval tänu telemeetriavahendite kiirele arengule. Kui uuringutulemused on olemas, siis saab veel appi võtta mudeldamise. Eriti oluline on ruumikasutuse uurimine suurkiskjate puhul, kuna tänapäeval on paljud karude populatsioonid, eriti Lõuna-Euroopas, väikesed ja väga killustatud ning oluline on tagada karupopulatsioonide jätkusuutlik olukord ka tulevikus. Oluline on just keskenduda erinevate piirkondade eripärade peale ja mõelda karu kui liigi vajaduste peale, et teha õigeid majandamis- ja kaitseotsuseid, kuna kõikidel aladel ei määra samad tegurid karude elupaiga ruumilist kasutust.

Eestis võiks karu asurkonna ruumikasutust enim mõjutada maastiku metsastatus, kuna puuduvad kõrgemad alad ning seetõttu eelistab karu elada tiheda alustaimestikuga metsades ja fragmenteerimata metsaaladel, kus inimõju ulatus on minimaalne. Kuna Eestis on tehtud karu ruumikasutusuuringuid vähe, tuleks Eestis kindlasti uuringutega jätkata, et mõista, mis võiksid olla need tegurid, mis Eestis karu ruumikasutuses olulised on ja kuidas neid saaks tulevikus kasutada karude kaitsel, sobivate elupaikade säilimiseks ja piisava arvukuse tagamiseks.

## Summary

In conclusion it can be seen that in landscapes with a particularly strong human influence, bears need to make complex decisions on how to best use the features of the landscape – on the one hand, by avoiding meeting people, but on the other hand, to satisfy their own needs, and therefore the use of the bear's habitat cannot be determined by only 1-2 factors, but it is much more versatile. Different studies help to understand why European bear populations have different home range sizes and how they are related to different physiological, biological and external factors. On the one hand, the habitat choice of bears is influenced by human influence, the availability of food resources, the characteristics of the landscape and the geographical location of the population, but on the other hand, the animal's own biological needs, such as the need for reproduction and energetic needs. Knowing the factors affecting the use of the animals' home area also gives the necessary idea of the population density of the species and helps in making management decisions, organizing protection and mitigating human-bear conflicts. This is particularly important in the context of climate change, the destruction of natural habitats and the ever-increasing human impact across Europe. The use of space by animals can be monitored and evaluated today thanks to the rapid development of telemetry tools. If the research results are available, modeling can also be used. It is especially important to study the use of space in the case of large carnivores, because today many bear populations, especially in southern Europe, are small and very fragmented, and it is important to ensure the sustainable situation of bear populations in the future. It is important to focus on the particularities of different areas and to think about the needs of the bear as a species in order to make the right management and protection decisions, as the spatial use of bear habitat is not determined by the same factors in all areas.

In Estonia, the forest cover of the landscape could affect brown bear habitat selection and use the most, as there are no higher areas and therefore the bear prefers to live in forests with dense understory vegetation and unfragmented forest areas where human impact is minimal. Since there have been very few bear space use studies in Estonia, studies should definitely be continued in Estonia in order to understand what could be the factors that are important in the space use of bears in Estonia and how they could be used in the future to protect bears, preserve suitable habitats and ensure sufficient numbers.

## **Tänuavaldused**

Soovin tänada oma juhendajaid Egle Tammelehte ja Maris Hindriksoni juhendamise ja nõuennete eest. Samuti oma ema, kes aitas töö ülelugemisel.

## Kasutatud kirjandus

- Anijalg, P., Remm, J., Tammeleht, E., Keis, M., Valdmann, H., & Saarma, U. (2020). Ongoing recovery of a brown bear population from a century-old severe bottleneck: insights from population genetic and spatially explicit analyses. *Conservation Genetics*, 21: 27–40.
- Ashrafzadeh, M. R., Khosravi, R., Mohammadi, A., Naghipour, A. A., Khoshnamvand, H., Haidarian, M., & Penteriani, V. (2022). Modeling climate change impacts on the distribution of an endangered brown bear population in its critical habitat in Iran. *Science of the Total Environment*, 837: 155753.
- Bautista, C., Naves, J., Revilla, E., Fernández, N., Albrecht, J., Scharf, A.K., Rigg, R., Karamanlidis, A.A., Jerina, K., Huber, D., & Palazón, S. (2017). Patterns and correlates of claims for brown bear damage on a continental scale. *Journal of Applied Ecology*, 54(1): 282–292.
- Bischof, R., Steyaert, S. M., & Kindberg, J. (2017). Caught in the mesh: Roads and their network-scale impediment to animal movement. *Ecography*, 40(12): 1369–1380.
- Blanchard, B. M., & Knight, R. R. (1991). Movements of Yellowstone grizzly bears. *Biological Conservation*, 58(1): 41–67.
- Bogdanović, N., Hertel, A. G., Zedrosser, A., Paunović, M., Plećaš, M., & Ćirović, D. (2021). Seasonal and diel movement patterns of brown bears in a population in southeastern Europe. *Ecology and evolution*, 11(22): 15972–15983.
- Burt, W.H. (1949). Territoriality. *Journal of Mammalogy*, 30: 25–27.
- Börger, L., Dalziel, B. D., & Fryxell, J. M. (2008). Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology letters*, 11(6): 637–650.
- Can, Ö. E., D'Cruze, N., Garshelis, D. L., Beecham, J., & Macdonald, D. W. (2014). Resolving human-bear conflict: a global survey of countries, experts, and key factors. *Conservation Letters*, 7(6): 501–513.
- Chapron, G., Kaczensky, P., Linnell, J. D., Von Arx, M., Huber, D., Andrén, H., López-Bao, J. V., Adamec, M., Álvares, F., Anders, O., & et al., (2014). Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *science*, 346(6216): 1517–1519.
- Clutton-Brock, T. H., & Lukas, D. (2012). The evolution of social philopatry and dispersal in female mammals. *Molecular Ecology*, 21(3): 472–492.

- Craighead, F. C., & Craighead, J. (1966). Trailing Yellowstone's grizzlies by radio. *National Geographic*, 130(2): 252–267.
- Dahle, B., & Swenson, J. E. (2003a). Home ranges in adult Scandinavian brown bears (*Ursus arctos*): Effect of mass, sex, reproductive category, population density and habitat type. *Journal of Zoology*, 260(4): 329–335.
- Dahle, B., & Swenson, J. E. (2003b). Factors influencing length of maternal care in brown bears (*Ursus arctos*) and its effect on offspring. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54: 352–358.
- Dahle, B., Støen, O.-G., & Swenson, J. E. (2006). Factors influencing home-range size in subadult brown bears. *Journal of Mammalogy*, 87(5): 859–865.
- Dar, S., Singh, S., Wan, H., Kumar, V., Cushman, S., & Sathyakumar, S. (2021). Projected climate change threatens Himalayan brown bear habitat more than human land use. *Animal Conservation*, 24(4): 659–676.
- De Angelis, D., Huber, D., Reljic, S., Ciucci, P., & Kusak, J. (2021a). Factors affecting the home range of Dinaric-Pindos brown bears. *Journal of Mammalogy*, 102(2): 481–493.
- De Angelis, D., Kusak, J., Huber, D., Reljić, S., Gužvica, G., & Ciucci, P. (2021b). Environmental and anthropogenic correlates of seasonal migrations in the Dinaric-Pindos brown bear population. *Journal of Zoology*, 314(1): 58–71.
- de Gabriel Hernando, M., Karamanlidis, A., Grivas, K., Krambokoukis, L., Papakostas, G., & Beecham, J. (2020). Reduced movement of wildlife in Mediterranean landscapes: A case study of brown bears in Greece. *Journal of Zoology*, 311(2): 126–136.
- de Gabriel Hernando, M., Karamanlidis, A. A., Grivas, K., Krambokoukis, L., Papakostas, G., & Beecham, J. (2021). Habitat use and selection patterns inform habitat conservation priorities of an endangered large carnivore in southern Europe. *Endangered Species Research*, 44: 203–215.
- Elfström, M., Swenson, J. E., & Ball, J. P. (2008). Selection of denning habitats by Scandinavian brown bears *Ursus arctos*. *Wildlife Biology*, 14(2): 176–187.
- Elfström, M., & Swenson, J. E. (2009). Effects of sex and age on den site use by Scandinavian brown bears. *Ursus*, 20(2): 85–93.
- Elfström, M., Davey, M.L., Zedrosser, A., Müller, M., De Barba, M., Støen, O.G., Miquel, C., Taberlet, P., Hackländer, K. & Swenson, J.E. (2014). Do Scandinavian brown bears approach settlements to obtain high-quality food?. *Biological Conservation*, 178: 128–135.

- Eriksen, A., Wabakken, P., Maartmann, E., & Zimmermann, B. (2018). Den site selection by male brown bears at the population's expansion front. *PLoS One*, 13(8), e0202653.
- FAO. Global Ecological Zones. (2010). Kasutatud 16.05.2023 (<https://foris.fao.org/static/data/fra2010/ecozones2010.jpg>)
- Ferguson, S. H., & McLoughlin, P. D. (2000). Effect of energy availability, seasonality, and geographic range on brown bear life history. *Ecography*, 23(2): 193–200.
- Frank, S. C., Leclerc, M., Pelletier, F., Rosell, F., Swenson, J. E., Bischof, R., Kindberg, J., Eiken, H. G., Hagen, S. B., & Zedrosser, A. (2018). Sociodemographic factors modulate the spatial response of brown bears to vacancies created by hunting. *Journal of Animal Ecology*, 87(1): 247–258.
- Friebe, A., Swenson, J. E., & Sandegren, F. (2001). Denning chronology of female brown bears in central Sweden. *Ursus*, 37–45.
- García, P., Lastra, J., Marquínez, J., & Nores, C. (2007). Detailed model of shelter areas for the Cantabrian brown bear. *Ecological informatics*, 2(4): 297–307.
- Gonzalez, E. G., Blanco, J. C., Ballesteros, F., Alcaraz, L., Palomero, G., & Doadrio, I. (2016). Genetic and demographic recovery of an isolated population of brown bear *Ursus arctos* L., 1758. *PeerJ*, 4, e1928.
- González-Bernardo, E., Bombieri, G., del Mar Delgado, M., & Penteriani, V. (2020). The role of spring temperatures in the den exit of female brown bears with cubs in southwestern Europe. *Ursus*, 2020(31e13), 1–11.
- Greenwood, P. J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal behaviour*, 28(4): 1140–1162.
- Große, C., Kaczensky, P. and Knauer, F., 2003. Ants: A food source sought by Slovenian brown bears (*Ursus arctos*). *Canadian Journal of Zoology*, 81(12): 1996–2005.
- Groff, C., Caliani, A., Dorigatti, E., & Gozzi, A. (1998). Selection of denning caves by brown bears in Trentino, Italy. *Ursus*, 275–279.
- Groff, C., Dalpiaz, D., Frapporti, C., Rizzoli, R., & Zanghellini, P. (2012). Bear report of the Forestry and Wildlife Department of the autonomous province of Trento. Autonomous Province of Trento, Trento.
- Hansen, M.C., Potapov, P.V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S.A., Tyukavina, A., Thau, D., Stehman, S.V., Goetz, S.J., Loveland, T.R. & Kommareddy, A. (2013). High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *science*, 342(6160): 850–853.

- Hansen, J. E., Hertel, A. G., Frank, S. C., Kindberg, J., & Zedrosser, A. (2022). Social environment shapes female settlement decisions in a solitary carnivore. *Behavioral Ecology*, 33(1): 137–146.
- Hertel, A. G., Zedrosser, A., Mysterud, A., Støen, O. G., Steyaert, S. M., & Swenson, J. E. (2016). Temporal effects of hunting on foraging behavior of an apex predator: Do bears forego foraging when risk is high?. *Oecologia*, 182: 1019–1029.
- Hosseini, S. P., Amiri, M., & Senn, J. (2022). The effect of environmental and human factors on the distribution of Brown bear (*Ursus arctos isabellinus*) in Iran. *Applied Ecology and Environmental Research*, 20(1): 153–170.
- Howard, W. E. (1960). Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. *American Midland Naturalist*, 152–161.
- Huber, D., & Frković, A. (1993). Brown bear management in Croatia, IUGB Congress. 21: 287–292, Halifax.
- Huber, D., Jakšić, Z., Frković, A., Štahan, Ž., Kusak, J., Majnarić, D., Grubešić, M., Kulić, B., Sindičić, M., Skrbinšek, A.M., Lay, V., Ljuština, M., Zec, D., Laginja, R. & Francetić, I., (2008). Brown Bear Management Plan for the Republic of Croatia. Ministry of Regional Development, Forestry and Water Management, Directorate for Hunting Ministry of Culture, Directorate for the Protection of Nature.
- Huusko, J. (2012). The effects of habitat and human activity on daybed selection in brown bears.
- Jerina, K., & Adamič, M. (2008). Fifty years of brown bear population expansion: Effects of sex-biased dispersal on rate of expansion and population structure. *Journal of Mammalogy*, 89(6): 1491–1501.
- Jerina, K. (2012). Roads and supplemental feeding affect home-range size of Slovenian red deer more than natural factors. *Journal of Mammalogy*, 93(4), 1139–1148.
- Jerina, K., Jonozovič, M., Krofel, M., & Skrbinšek, T. (2013). Range and local population densities of brown bear *Ursus arctos* in Slovenia. *European Journal of Wildlife Research*, 59: 459–467.
- Kaal, M. (1980). Pruunkaru. Valgus, Tallinn, Estonia.
- Kaczensky, P., Knauer, F., Krze, B., Jonozovic, M., Adamic, M., & Gossow, H. (2003). The impact of high speed, high volume traffic axes on brown bears in Slovenia. *Biological Conservation*, 111(2): 191–204.

- Kaczensky, P., Huber, D., Knauer, F., Roth, H., Wagner, A., & Kusak, J. (2006). Activity patterns of brown bears (*Ursus arctos*) in Slovenia and Croatia. *Journal of Zoology*, 269(4): 474–485.
- Karamanlidis, A. A., de Gabriel Hernando, M., Krambokoukis, L., & Gimenez, O. (2015). Evidence of a large carnivore population recovery: counting bears in Greece. *Journal for Nature Conservation*, 27: 10–17.
- Karamanlidis, A. A., Kopatz, A., & de Gabriel Hernando, M. (2021). Dispersal patterns of a recovering brown bear (*Ursus arctos*) population in a human-dominated landscape. *Journal of Mammalogy*, 102(2): 494–503.
- Keskkonnaministeerium. Liigikaitse kohtustused Euroopa Liidu liikmena. (2021). Kasutatud 16.05.2023 (<https://envir.ee/liigikaitse-kohustused-euroopa-liidu-liikmena>).
- Keskkonnaministeerium. Suurkiskjate (hunt *Canis lupus*, ilves *Lynx lynx*, pruunkaru *Ursus arctos*) kaitse- ja ohjamise tegevuskava aastateks 2012–2021. (2012).
- Kie, J.G., Matthiopoulos, J., Fieberg, J., Powell, R.A., Cagnacci, F., Mitchell, M.S., Gaillard, J.M. & Moorcroft, P.R. (2010). The home-range concept: are traditional estimators still relevant with modern telemetry technology? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1550): 2221–2231.
- Kite, R., Nelson, T., Stenhouse, G., & Darimont, C. (2016). A movement-driven approach to quantifying grizzly bear (*Ursus arctos*) near-road movement patterns in west-central Alberta, Canada. *Biol. Conserv.* 195: 24–32.
- Klinka, D., & Reimchen, T. (2002). Nocturnal and diurnal foraging behaviour of brown bears (*Ursus arctos*) on a salmon stream in coastal British Columbia. *Canadian Journal of Zoology*, 80(8): 1317–1322.
- Kojola, I., & Laitala, H.-M. (2000). Changes in the structure of an increasing brown bear population with distance from core areas: Another example of presaturation female dispersal? *Annales Zoologici Fennici*, 59–64.
- Kojola, I., & Heikkinen, S. (2006). The structure of the expanded brown bear population at the edge of the Finnish range. *Annales Zoologici Fennici*, 258–262.
- Kojola, I., Hallikainen, V., Mikkola, K., Gurarie, E., Heikkinen, S., Kaartinen, S., Nikula, A., & Nivala, V. (2016). Wolf visitations close to human residences in Finland: the role of age, residence density, and time of day. *Biological Conservation*, 198: 9–14.
- Kopatz, A., Eiken, H.G., Hagen, S.B., Ruokonen, M., Esparza-Salas, R., Schregel, J., Kojola, I., Smith, M.E., Wartiainen, I., Aspholm, P.E., & Wikan, S. (2012). Connectivity and



- population subdivision at the fringe of a large brown bear (*Ursus arctos*) population in North Western Europe. *Conservation Genetics*, 13: 681–692.
- Krofel, M., Filacorda, S., & Jerina, K. (2010). Mating-related movements of male brown bears on the periphery of an expanding population. *Ursus*, 21(1): 23–29.
- Lamb, C.T., Mowat, G., McLellan, B.N., Nielsen, S.E., & Boutin, S. (2017). Forbidden fruit: human settlement and abundant fruit create an ecological trap for an apex omnivore. *J. Anim. Ecol.* 86(1): 55–65.
- Lamamy, C., Bombieri, G., Zarzo-Arias, A., González-Bernardo, E., & Penteriani, V. (2019). Can landscape characteristics help explain the different trends of Cantabrian brown bear subpopulations? *Mammal Research*, 64: 559–567.
- Large Carnivore Initiative for Europe: Brown bear – *Ursus arctos*. (i.a). Kasutatud 16.05.2023, (<https://www.lcie.org/Largecarnivores/Brownbear.aspx>)
- Leclerc, M., Frank, S. C., Zedrosser, A., Swenson, J. E., & Pelletier, F. (2017). Hunting promotes spatial reorganization and sexually selected infanticide. *Scientific Reports*, 7(1), 1-6.
- Linnell, J. D., Swenson, J. E., Andersen, R., & Barnes, B. (2000). How vulnerable are denning bears to disturbance?. *Wildlife Society Bulletin*, 400–413.
- Linnell, J. D., Steuer, D., Odden, J., Kaczensky, P., & Swenson, J. E. (2002). European brown bear compendium. *Wildlife Conservation Issues–Technical Series*, (004A).
- Litvaitis, J. A., Sherburne, J. A., & Bissonette, J. A. (1986). Bobcat habitat use and home range size in relation to prey density. *The Journal of Wildlife Management*, 110–117.
- Maiorano, L., Boitani, L., Monaco, A., Tosoni, E., & Ciucci, P. (2015). Modeling the distribution of Apennine brown bears during hyperphagia to reduce the impact of wild boar hunting. *Eur. J. Wildl. Res.* 61: 241–253.
- Maloney, S. K., Moss, G., Cartmell, T., & Mitchell, D. (2005). Alteration in diel activity patterns as a thermoregulatory strategy in black wildebeest (*Connochaetes gnou*). *Journal of Comparative Physiology A*, 191: 1055–1064.
- Manchi, S., & Swenson, J. E. (2005). Denning behaviour of Scandinavian brown bears *Ursus arctos*. *Wildlife biology*, 11(2): 123–132.
- Mangipane, L.S., Belant, J.L., Lafferty, D.J., Gustine, D.D., Hiller, T.L., Colvin, M.E., Mangipane, B.A. & Hilderbrand, G.V. (2018). Dietary plasticity in a nutrient-rich system does not influence brown bear (*Ursus arctos*) body condition or denning. *Polar Biology*, 41: 763–772.

- Martin, J., Basille, M., Van Moorter, B., Kindberg, J., Allaine, D., & Swenson, J. E. (2010). Coping with human disturbance: Spatial and temporal tactics of the brown bear (*Ursus arctos*). *Canadian Journal of Zoology*, 88(9): 875–883.
- Martin, J., Revilla, E., Quenette, P. Y., Naves, J., Allaine, D., & Swenson, J. E. (2012). Brown bear habitat suitability in the Pyrenees: transferability across sites and linking scales to make the most of scarce data. *Journal of Applied Ecology*, 49(3): 621–631.
- Mattson, D. J., & Merrill, T. (2002). Extirpations of grizzly bears in the contiguous United States, 1850–2000. *Conservation Biology*, 16(4): 1123–1136.
- McLellan, B. (1994). Density dependent population regulation in brown bears. In: Taylor M (ed) Density dependent population regulation in black, brown and polar bears. Monograph series no. 3. International Association for Bear Research and Management, Port City, Washington DC, 15–25.
- McLellan, B. N., & Hovey, F. W. (2001). Natal dispersal of grizzly bears. *Canadian Journal of Zoology*, 79(5): 838–844.
- McLellan, B.N., Proctor, M.F., Huber, D., & Michel, S. (2017). *Ursus arctos*. The IUCN red list of threatened species. e.T41688A121229971.
- McLoughlin, P. D., Case, R. L., Gau, R. J., Ferguson, S. H., & Messier, F. (1999). Annual and seasonal movement patterns of barren-ground grizzly bears in the central Northwest Territories. *Ursus* 11: 79–86.
- McLoughlin, P.D., & Ferguson, S.H. (2000). A hierarchical pattern of limiting factors helps explain variation in home range size. *Ecoscience*, 7: 123–130.
- Méndez, T.P., Naves, J., Vázquez, J.F., Fernández-Gil, A., Seijas, J., Albornoz, J., Revilla, E., Delibes, M., & Domínguez, A. (2014). Estimating the population size of the endangered Cantabrian brown bear through genetic sampling. *Wildlife Biology*, 20(5): 300–309.
- Morales-González, A., Ruiz-Villar, H., Ordiz, A., & Penteriani, V. (2020). Large carnivores living alongside humans: Brown bears in human-modified landscapes. *Global Ecology and Conservation*, 22, e00937.
- Nellemann, C., Støen, O.G., Kindberg, J., Swenson, J.E., Vistnes, I., Ericsson, G., Katajisto, J., Kaltenborn, B.P., Martin, J., & Ordiz, A. (2007). Terrain use by an expanding brown bear population in relation to age, recreational resorts and human settlements. *Biological conservation*, 138(1-2): 157–165.

- Ordiz, A., Støen, O. G., Delibes, M., & Swenson, J. E. (2011). Predators or prey? Spatio-temporal discrimination of human-derived risk by brown bears. *Oecologia*, 166: 59–67.
- Ordiz, A., Støen, O. G., Sæbø, S., Kindberg, J., Delibes, M., & Swenson, J. E. (2012). Do bears know they are being hunted? *Biological Conservation*, 152: 21–28.
- Ordiz, A., Kindberg, J., Sæbø, S., Swenson, J. E., & Støen, O.-G. (2014). Brown bear circadian behavior reveals human environmental encroachment. *Biological Conservation*, 173: 1–9.
- Pedersen, S., Odden, M., & Pedersen, H. C. (2017). Climate change induced molting mismatch? Mountain hare abundance reduced by duration of snow cover and predator abundance. *Ecosphere*, 8(3), e01722.
- Penteriani, V., Zarzo-Arias, A., Novo-Fernández, A., Bombieri, G., & López-Sánchez, C. A. (2019). Responses of an endangered brown bear population to climate change based on predictable food resource and shelter alterations. *Global change biology*, 25(3): 1133–1151.
- Penteriani, V., Lamamy, C., Kojola, I., Heikkinen, S., Vermeulen, C., & del Mar Delgado, M. (2022). Age Ain't Nothing But a Number: Factors other than age shape brown bear movement patterns. *Animal Behaviour*, 183: 61–67.
- Petram, W., Knauer, F., & Kaczensky, P. (2004). Human influence on the choice of winter dens by European brown bears in Slovenia. *Biological Conservation*, 119(1): 129–136.
- Pigeon, K.E., Nielsen, S.E., Stenhouse, G.B. & Côté, S.D. (2014). Den selection by grizzly bears on a managed landscape. *Journal of Mammalogy*, 95: 559–571.
- Posillico, M., Meriggi, A., Pagnin, E., Lovari, S., & Russo, L. (2004). A habitat model for brown bear conservation and land use planning in the central Apennines. *Biological conservation*, 118(2): 141–150.
- Potočnik, H., Petkovšek, Al S. S., De Angelis, D., Huber, D., Jerina, K., Kusak, J., Mavec, M., Pokorny, B., Reljic, S., Rodríguez, R. M., Skrbinišek, T., & Vivoda, B. (2019). Handbook for integrating the bear habitat suitability and connectivity to spatial planning.
- Powell, R.A., & Mitchell, M.S. (2012). What is home range? *Journal of Mammalogy*, 93: 948–958.

- Ratnayeke, S., Tuskan, G. A., & Pelton, M. R. (2002). Genetic relatedness and female spatial organization in a solitary carnivore, the raccoon, *Procyon lotor*. *Molecular Ecology*, 11(6): 1115–1124.
- Rickbeil, G.J., Merkle, J.A., Anderson, G., Atwood, M.P., Beckmann, J.P., Cole, E.K., Courtemanch, A.B., Dewey, S., Gustine, D.D., Kauffman, M.J., & McWhirter, D.E. (2019). Plasticity in elk migration timing is a response to changing environmental conditions. *Global change biology*, 25(7): 2368–2381.
- Saïd, S., Gaillard, J.M., Duncan, P., Guillon, N., Guillon, N., Servanty, S., Pellerin, M., Lefeuvre, K., Martin, C., & Van Laere, G. (2005). Ecological correlates of home-range size in spring–summer for female roe deer (*Capreolus capreolus*) in a deciduous woodland. *Journal of Zoology*, 267(3): 301–308.
- Sandegren, F., & Swenson, J. E. (1997). *The bear – the game, the ecology and man*. Uppsala: Svenska Jälgareförbundet.
- Scharf, A. K., & Fernández, N. (2018). Up-scaling local-habitat models for large-scale conservation: Assessing suitable areas for the brown bear comeback in Europe. *Diversity and Distributions*, 24(11): 1573–1582.
- Schulte, L., De Angelis, D., Babic, N., & Reljić, S. (2021). Very Small Home Ranges of Two Gravid European Brown Bears during Hyperphagia. *Animals*, 11(12): 3580.
- Selva, N., Teitelbaum, C. S., Sergiel, A., Zwijacz-Kozica, T., Zięba, F., Bojarska, K., & Mueller, T. (2017). Supplementary ungulate feeding affects movement behavior of brown bears. *Basic and Applied Ecology*, 24: 68–76.
- Skuban, M., Find’o, S., & Kajba, M. (2016). Human impacts on bear feeding habits and habitat selection in the Poľana Mountains, Slovakia. *European Journal of Wildlife Research*, 62: 353–364.
- Skuban, M., Find’o, S., & Kajba, M. (2018). Bears napping nearby: daybed selection by brown bears (*Ursus arctos*) in a human-dominated landscape. *Canadian Journal of Zoology*, 96(1): 1–11.
- Støen, O.-G., Bellemain, E., Sæbø, S., & Swenson, J. E. (2005). Kin-related spatial structure in brown bears *Ursus arctos*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59: 191–197.
- Støen, O.-G., Zedrosser, A., Sæbø, S., & Swenson, J. E. (2006). Inversely density-dependent natal dispersal in brown bears *Ursus arctos*. *Oecologia*, 148(2): 356–364.
- Støen, O.G., Ordiz, A., Evans, A.L., Laske, T.G., Kindberg, J., Frøbert, O., Swenson, J.E., & Arnemo, J.M. (2015). Physiological evidence for a human-induced landscape of fear in brown bears (*Ursus arctos*). *Physiology & Behavior*, 152: 244–248.

- Su, J., Aryal, A., Hegab, I. M., Shrestha, U. B., Coogan, S. C., Sathyakumar, S., Dalannast, M., Dou, Z., Suo, Y., Dabu, X., & others. (2018). Decreasing brown bear (*Ursus arctos*) habitat due to climate change in Central Asia and the Asian Highlands. *Ecology and Evolution*, 8(23): 11887–11899.
- Suel, H. (2019). Brown bear (*Ursus arctos*) habitat suitability modelling and mapping. *Appl. Ecol. Environ. Res*, 17: 4245–4255.
- Sunde, P., Stener, S. Ø., & Kvam, T. (1998). Tolerance to humans of resting lynxes *Lynx lynx* in a hunted population. *Wildlife biology*, 4(3): 177–183.
- Swenson, J. E., Sandegren, F., Bjärvall, A., Söderberg, A., Wabakken, P., & Franzén, R. (1994). Size, trend, distribution and conservation of the brown bear *Ursus arctos* population in Sweden. *Biological conservation*, 70(1): 9–17.
- Swenson, J. E., Sandegren, F., & SO-Derberg, A. (1998). Geographic expansion of an increasing brown bear population: evidence for presaturation dispersal. *Journal of Animal Ecology*, 67(5): 819–826
- Swenson, J. E., Jansson, A., Riig, R., & Sandegren, F. (1999). Bears and ants: Myrmecophagy by brown bears in central Scandinavia. *Canadian Journal of Zoology*, 77(4): 551–561.
- Swenson, J. E. (2000). Action plan for the conservation of the brown bear in Europe (*Ursus arctos*) (No. 18-114). Council of Europe.
- Swenson, J. E., Gerstl, N., Dahle, B., & Zedrosser, A. (2000). Action plan for the conservation of the brown bear (*Ursus arctos*) in Europe. *Nature and environment*, 114: 1–69.
- Swenson, J. E., Sandegren, F., Brunberg, S. & Segerström, P. (2001). Factors associated with loss of brown bear cubs in Sweden. *Ursus* 12: 69–80.
- Zedrosser, A., Dahle, B., Swenson, J. E., & Gerstl, N. (2001). Status and management of the brown bear in Europe. *Ursus*, 9-20.
- Zedrosser, A., Støen, O. G., Sæbø, S., & Swenson, J. E. (2007). Should I stay or should I go? Natal dispersal in the brown bear. *Animal Behaviour*, 74(3): 369–376.
- Zeller, K. A., McGarigal, K., & Whiteley, A. R. (2012). Estimating landscape resistance to movement: a review. *Landscape ecology*, 27: 777–797.
- Zimmermann, B., Nelson, L., Wabakken, P., Sand, H., & Liberg, O. (2014). Behavioral responses of wolves to roads: Scale-dependent ambivalence. *Behavioral Ecology*, 25(6), 1353–1364.

- Takahata, C., Nielsen, S. E., Takii, A., & Izumiyama, S. (2014). Habitat selection of a large carnivore along human-wildlife boundaries in a highly modified landscape. *PloS one*, 9(1), e86181.
- Tammeleht, E., Kull, A., & Pärna, K. (2020). Assessing the importance of protected areas in human-dominated lowland for brown bear (*Ursus arctos*) winter denning. *Mammal Research*, 65: 105–115
- Thompson, P. R., Lewis, M. A., Edwards, M. A., & Derocher, A. E. (2022). Time-dependent memory and individual variation in Arctic brown bears (*Ursus arctos*). *Movement ecology*, 10(1): 18.
- Thorsen, N. H., Hansen, J. E., Støen, O. G., Kindberg, J., Zedrosser, A., & Frank, S. C. (2022). Movement and habitat selection of a large carnivore in response to human infrastructure differs by life stage. *Movement Ecology*, 10(1): 52.
- Tomkiewicz S. M., Fuller M. R., Kie J. G., & Bates K. K. (2010). Global positioning system and associated technologies in animal behaviour and ecological research. *Phil. Trans. R. Soc. B* 365: 2163–2176.
- Trondrud, L.M., Pigeon, G., Król, E., Albon, S., Ropstad, E., Kumpula, J., Evans, A.L., Speakman, J.R., & Loe, L.E. (2023). A summer heatwave reduced activity, heart rate and autumn body mass in a cold-adapted ungulate.
- Tucker, M. A., Ord, T. J., & Rogers, T. L. (2014). Evolutionary predictors of mammalian home range size: body mass, diet and the environment. *Global Ecology and Biogeography*, 23(10): 1105–1114.
- Uzal, A., Martinez-Artero, J., Ordiz, A., Zarzo-Arias, A., & Penteriani, V. (2022). Habitat characteristics around dens in female brown bears with cubs are density dependent. *Mammal Research*, 67(4): 445–455.
- Valdmann, H., Saarma, U., & Karis, A. (2001). The brown bear population in Estonia: Current status and requirements for management. *Ursus*, 31–35.
- Van Dyke, F. G., Brocke, R. H., Shaw, H. G., Ackerman, B. B., Hemker, T. P., & Lindzey, F. G. (1986). Reactions of mountain lions to logging and human activity. *The Journal of Wildlife Management*, 95–102.
- Veevoja, R., Männil, P., Jõgisalu, I., & Kübarsepp, M. (2022). ULUKIASURKONDADE SEISUND JA KÜTTIMISSOOVITUS 2022. Tartu: Keskkonnaagentuur. 2–153.
- Vulla, E. Pruunkaru (*Ursus arctos*) toitumine ja sügisene elupaigakasutus Eestis. Magistritöö. Käsikiri Tartu Ülikooli zooloogia ja hüdrobioloogia instituudis. Tartu Ülikool, 2006.

- Ware, J. V., Nelson, O. L., Robbins, C. T., & Jansen, H. T. (2012). Temporal organization of activity in the brown bear (*Ursus arctos*): Roles of circadian rhythms, light, and food entrainment. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 303(9): R890–R902.
- WCS – 20 years of the Human Footprint. (2020). Kasutatud 05.05.2023 (<https://wcshumanfootprint.org/map/>).
- Wiggett, D., & Boag, D. A. (1992). The resident fitness hypothesis and dispersal by yearling female Columbian ground squirrels. *Canadian Journal of Zoology*, 70(10): 1984–1994.
- Wirsing, A. J., Quinn, T. P., Cunningham, C. J., Adams, J. R., Craig, A. D., & Waits, L. P. (2018). Alaskan brown bears (*Ursus arctos*) aggregate and display fidelity to foraging neighborhoods while preying on Pacific salmon along small streams. *Ecology and Evolution*, 8(17): 9048–9061.
- Zedrosser, A., Dahle, B., Swenson, J. E., & Gerstl, N. (2001). Status and management of the brown bear in Europe. *Ursus*, 9–20.

## **Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks**

Mina, Merylyn Nõmm

1. Annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „Karu elupaigakasutus ja seda mõjutavad tegurid Euroopas“, mille juhendajateks on Maris Hindrikson ja Egle Tammeleht, 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.

Merylyn Nõmm

24.05.2023