

## PISINÄRILISTE POPULATSIOONIDÜNAAMIKAST

Asko Lõhmus (2003)

Pisinärilised on üks populatsiooniökoloogia meelisobjekte. Need loomad sigivad suhteliselt kiiresti ja elavad lühikest aega, et võimaldada jälgida paljude põlvkondade vahetumist. Samal ajal on nad uurimiseks siiski piisavalt suured, hästi püütavad, märgistatavad, ja parasjagu arvukad. Neil on veel üks oluline omadus - paljudes parasvöötme ökosüsteemides on nad **domineerivateks herbivoorideks**, tavaliselt biomassiga kuni 100 (10–700) kg ruutkilomeetri kohta. Vastavalt sellele on nende arvukus seotud muutustega taimestikis ning paljude teiste konsumentide populatsioonides.

Et keskenduda populatsioonidünaamikale, teen kolm täiendust objekti suhtes. Esiteks, juttu tuleb peamiselt paras- ja lähisa(nta)rkiilistest kliimavöötmetest, kus ilmastik aastaajaliselt tugevasti muutub. Teiseks, "näriliste" juurde arvan ka jäneselised, kes kohati (eelkõige Põhja-Ameerikas) võtavad uruhiirtelt, leethiirtelt, lemmingutelt või teistelt "pärisnärilistelt" domineeriva herbivoori positsiooni üle, ja käituvad (arvukuse mõttes) ka muidu sarnaselt. Kolmandaks kitsendan populatsioonidünaamika mõiste arvukuse lühiajalistele muutustele, so. tähelepanuta jäävad aastakümnete või veelgi pikemate ajavahemike kestel ilmnevad trendid.

### „Hiiretsükliid“ – regulaarsed võnkumised pisinäriliste populatsioonides

Arvukuse lühiajalised muutused võib korrapäralt jagada:

- ebaregulaarseteks ehk aperioidilisteks (sh. kaootiline ja stohhastiline dünaamika);
- regulaarseteks ehk perioodilisteks;
- tsüklilisteks.

Enamiku pisinäriliste arvukus on regulaarses **sesoonses** kõikumises: arvukus on madalaim kevadel ja kõrgeim sügisel - suvi niisiis eelkõige sigimiseks, talv suremiseks. Ent paljude muutus võib olla regulaarne ka aastate vahel (**tsükliline**), so. kindla arvu aastate tagant korduvad arvukuse kõrg- ja madalseisud. Tsükliliste muutuste puhul võib arvukus olla kõrgseisus ka kevadel ja langeda suve jooksul. Seega tsükliline muutumine on ühtlasi regulaarne, aga regulaarne pole alati tsükliline.

Just selgesti väljendunud regulaarsed võnkumised on tõstnud pisinäriliste arvukuse üheks populatsiooniökoloogia keskseks teemaks, alates loomaökoloogia rajaja Charles Eltoni klassikalistest näidetest Põhja-Ameerika jäneste või lemmingute arvukuse muutumise kohta ja selle peegeldusest neist toituvate kiskjate populatsioonides. Tsüklite atraktiivsus tuleneb kolmest asjast: 1) see haakub lihtsa matemaatilise teooriaga (Lotka-Volterra võrrandid), 2) just regulaarne dünaamika võimaldab kõige kergemini koostada prognoose tulevikuks – tulevik aga huvitab teadagi paljusid; 3) viimase aastakümne leiud näitavad, et tsüklid on „valgustuslik“ erijuht, mis võimaldab edasi arendada üldist teooriat mistahes laadi populatsioonidünaamika kohta.

Alustame meiegi tsüklilistest, eesmärgiga jõuda nende põhjusteni, aga esmalt vaatame:

- kes, kus ja kuidas on tsüklilised?
- kas eri piirkondade tsüklid on samaaegsed? Ja kui, siis miks?
- mis toimub pisinärilise populatsioonis tsükli ajal?
- keda ja kuidas pisinäriliste tsüklid veel mõjutavad?

## Kes, kus ja kuidas on tsüklilised?

Juba see esimene küsimus näitab, et meie tsükliteooria saab olema kaugel lihtsast, sest

### KUIGI

... tsüklilisi populatsioone on leitud väga paljudel pisinäriilistel, kokku vähemalt 50 liigil. Nende seas on uruhiired, leethiired, lemmingud, hiired, mügri, ondatra, suslikud, jänesed, küülikud jne. Näiteks Eestis elavatest pisiimetajatest peaaegu kõigil on kusagil nende areaali piires andmeid tsüklilisuse kohta (peale näriiliste ka karihiirte ja pisikiskjate kohta). Põhja-Ameerikas on teada ka „süsteem süsteemis“, so. peale domineeriva 10–11 aastase „jänesetsükli“ (millega koos võngub veel paljude teiste loomade, nt. oravate, ondatrate, röövlindude, kiskjate ja kanaliste arvukus), leidub seal veel iseseisvalt fluktueeruv uruhiiretsükkel, mille ökosüsteemne mõju on aga väiksem (piirdub peamiselt väikeste käplaste ja mõnede röövlindude arvukuse muutustega) ...

### OMETI

... võivad sama liigi ühed populatsioonid olla tsüklilised, teised mitte. Kui Skandinaavias on uruhiirte ja leethiirte arvukus valdavalt tsüklilises muutumises, siis samadel liikidel Kesk-Euroopas seda mustrit tavaliselt ei kohta. Ent ka keset Kesk- ja Lääne-Euroopas mittetsüklilisi alasid leidub suurtel põllu- või metsaaladel tsüklilisi populatsioone. Isegi lemmingud, kelle arvukuse kõikumisi peetakse tsüklilisuse musternäiteiks, võivad kohati fluktueeruda täiesti korrapäratult. Veel enam, tsüklite pikkus võib olla piirkonniti erinev – näiteks leethiire *Clethrionomys rutilus* kõrgseisud korduvad Skandinaavias 4–5 aasta, Põhja-Ameerikas aga 11 aasta tagant, ondatra kõrgseisud vastavalt 3–4 ja 10–11 aasta tagant....

### VEEL HULLEM –

... loomaökoloogia ajalugu on siiski niivõrd lühike, et pikimad saadavalolevad aegread ulatuvad kõigest 40–50 aastani uruhiirlaste ning paarisaja aastani valgejänese puhul. Niisugusse perioodi mahub kõigest mõnenteist tsüklit, mida on tsüklite püsivuse kontrollimiseks ebapiisavalt. Aegriade pikenedes on hakanud selguma, et näiteks Põhja-Fennoskandia uruhiirlastel näivad stabiilsed tsüklid vahelduvat kaootilise dünaamikaga (vt. LISA 1). Kaose eristamine selles süsteemis on ka teoreetiliselt oluline, sest seni ei ole kirjeldatud ühtki üldaktsepteeritavalt kaootilist populatsiooni.

Niisiis – tsüklid ei pruugi olla kuigi püsivad, mis raskendab nende avastamist ja tuleviku prognoosimist. Samal ajal loob tsüklite ja kaose olemasolu samas süsteemis huvitava teoreetilise võimaluse avastada populatsioonidünaamika mehhanisme. Sisuliselt on võimalik tsükliperioodidel selgitada välja arvukust kujundavad faktorid, ning nende algväärtuste ning populatsiooni omadustega (eelkõige kasvukiirustega) manipuleerides modelleerida kaost. Kui see õnnestub, on olemas võti kaootilise ja stohhastilise süsteemi eristamiseks. Regulaarsusega segatud kaootilisust Põhja-Fennoskandia „hiiredünaamikas“ ongi nüüdseks röövloomade mõju simuleerides mudelitega jäljendatud, mis ühest küljest avab meetodilise „ukse“ teistegi populatsioonide dünaamika uurimiseks, teisalt võiks aga võimaldada pisinäriiliste (ja nendega seotud elukate) arvukuse endisest paremat prognoosimist

## LISA 1: Kaos ja korrapära populatsioonidünaamikas

Üks populatsioonidünaamika paradokse seisneb selles, et juhuslik (etteennustamatu) dünaamika ei pruugi sugugi olla juhuslike protsesside tagajärg. Niisugust "pseudojuhuslikku" dünaamikat nimetatakse **kaootiliseks**.

Kaose saab tekitada isegi lihtsate võrranditega. Näiteks lihtsa logistilise kasvuvõrrandi  $N_{t+1} = N_t L (1 - N_t / N_{\max})$  käitumine sõltub oluliselt parameetrist  $L$ , mis iseloomustab populatsiooni kasvupotentsiaali. Kui  $L < 3$ , siis jõuab populatsioon stabiilse arvukuseni, suurematel väärtustel hakkab aga võnkuma - algul kahe, siis nelja väärtuse vahel, ja lõpuks juhuslikult (graafikud). Seega võib üks ja sama lihtne funktsioon, sõltuvalt parameetri väärtusest, anda tulemuseks stabiilsuse, korrapärase muutumise või kaose. Ja järeldus populatsioonibioloogi jaoks: etteennustamatu dünaamika võib olla ühest küljest suure kasvupotentsiaali ja teisest küljest populatsiooni tihedusliku regulatsiooni tagajärg.

Kaose üks tunnuseid on **suur tundlikkus algväärtuste suhtes**. Kui logistilises kasvuvõrrandis kasutada populatsiooni algse arvukusena ühel juhul  $N_t = 100$  ja teisel juhul  $N_t = 102$  (tühine vahe!), siis kuni  $L < \text{ca } 3,5$ , langevad mõlema kõvera fluktuatsioonid hästi kokku.  $L = 4$  juures, mil ilmnes juhuslik dünaamika, on aga kõverad täiesti erinevad (graafikud). Seega kaootilise süsteemi käitumine tulevikus sõltub erakordselt tugevasti sellest, kus ollakse praegu.

## Geograafilised seaduspärasused

Asjaolu, et sama liigi eri populatsioonid võivad dünaamikalt oluliselt erineda, tekitab muidugi küsimuse – miks? Geograafilises plaanis on leitud ja uuritakse aktiivselt kahte nähtust.

1. Keskkonnatingimuste seosed tsüklite esinemise ja omadustega. Hästi on teada tsükli pikkuse vähenemine Skandinaavias viielt aastalt põhjas kuni kolme aastani lõunas. Lõuna-Skandinaavias muutuvad tsüklid ühtlasi väiksema-amplituudiliseks (maksimumide ja miinimumide vahe on väiksem) ja korrapäratumaks kuni kaovad sootuks Rootsi lõunaosas. Kesk-Rootsi, Lõuna-Soome ja Eesti kuuluvad nõ. üleminekuvööndisse tsükliliste ja mittetsükliliste populatsioonide vahel. **Põhja-Euroopaga sarnanevat vööndilisust ei ole leitud Põhja-Ameerikas**, kus – nagu mainitud – on pisinäriiliste tsüklid ka enamasti pikemad (10–11 aastat).

Väiksemas mastaabis võivad olla tsüklilised suuri maa-alasid hõlmavaid elupaiku asustavad populatsioonid, kusjuures samade liikide populatsioonid mosaiikses maastikus pole tsüklilised. Näiteks võib tsükleid leida ühtses looduslikus metsamassiivis, kuid tsüklilisus väheneb sedamööda, kuidas majandustegevus metsamaastikku fragmenteerib, ja veel enam siis, kui ala muutub metsa-põllumaa mosaiigiks.

2. Kas eri piirkondade tsüklid on samaaegsed? Vastus on jah ja ei. Tsüklid võivad olla samaaegsed (**sünkroonsed**) suurtel aladel, näiteks korraga kolmandikus Skandinaaviast. Kuid sünkroonsel alal võib leiduda üksikuid "laike", kus tsüklite ajastus on teine. Veel enam, sünkroonis oleva ala piirid ei ole püsivad – näiteks

aastakümneid püsis sünkroonsus peaaegu kogu Lõuna- ja Kesk-Soomes, kuid 1990. aastate algul "lagunes" see ala kaheks, omasoodu võnkuvaks piirkonnaks.

Tsüklite (ja üldse arvukuse dünaamika) sünkroonsus on huvipakkuv, sest see võib 1) anda teavet tsüklite tekkepõhjuste kohta; 2) võimaldada ennustamist ("kui siin on arvukus niisugune, siis seal peaks ta olema naasugune"). Arvestades erinevaid seoseid koosluse sees (vt. tagapool) võiksime jõuda umbes niisuguste, esmapilgul imelike väideten: kuna tänavu on Stockholmi kandis palju uruhiiri, siis järgmisel aastal peaks Karjalas olema kõvasti tetresid; niisiis, jahimehed, pange püssid valmis...; 3) mõjutada tsüklite avastamist. Näiteks muidu korrektselt üle Eesti kogutud andmestik ei pruugi näidata hiiretsüklite esinemist, kui eri paigus võnguvad populatsioonid omasoodu ning andmestikus on eri alad ühendatud.

Millised on sünkroonsuse esinemise seaduspärad? Esiteks see, et üksteisele lähematel aladel on sünkroonsus tavaliselt suurem. Teiseks, real juhtudel toimuvad võnked kaugemal küll sama sagedusega, kuid **faasinihkega**. Seda mudelit nimetatakse "**rulluvateks laineteks**" (ingl. *travelling waves*), mille keskmes asub võngete lähtepunkt. Mida kaugemal lähtepunktist, seda suurem on võnke faasinihe, järelikult leidub kusagil paik, kus arvukus on vastasfaasis (ühel miinimum, teisel maksimum) ja veel kaugemal paik, kus arvukus on taas samas faasis. Et arvukus muutub pidevalt igas punktis, siis näeb see lihtsustatult välja nagu kontsentriselt laiali rulluv lainetus (visake kivi vette ja vaadake). "Rulluvate lainete" kohta pisinäriiliste populatsioonides on esimesed tõendid olemas. On näidatud, et Soomes levivad lained lõunast põhja poole, Prantsusmaal vastupidi. Suuremad avastused populatsioonide sünkroonsuse uurimisel seisavad aga nähtavasti ees.

Ka kaose ja tsüklilisuse üleminekute uurimine on käimas käsikäes geograafilise lähenemisega. Nimelt on leitud, et **tsükliline dünaamika kaldub olema laiadel aladel sünkroonne, samas kui kaootiline dünaamika on seda vaid üsna lokaalselt**. Näiteks Norras kaasnes 20. sajandi algul pisinäriiliste tsüklilisuse kadumisega ka geograafilise sünkroonsuse kadumine. See tähelepanek aitab mõista, milliste liikide või süsteemide dünaamika võib olla teistele aladele ekstrapoleeritav.

### Mis toimub pisinäriilise populatsioonis tsükli ajal?

Selle, kuidas muutub arvukus, määrab otseselt tasakaal sündimuse, suremuse ning sisse- ja väljarände (**primaarsete populatsiooniparameetrite**) vahel. Nii uruhiirlaste kui ka jänesealiste tsüklite analüüs näitab, et ühe tsükli piires võib eristada nelja faasi:

- **tõusufaasis** on sigivus kõrge ja suremus madal. Näiteks uruhiirlastel esineb ebataavaliselt sageli talvist sigimist;
- **kõrgseisus**, täpsemalt juba veidi enne selle saavutamist, alaneb järsult sündimus ja kasvab suremus, mis tingibki arvukuse kasvu pidurdumise ja järgneva **langusfaasi**;
- **madalseisus** on suremus endiselt kõrge ning sündimus madal, ehkki kasvav.

Kokkuvõttes on nii sündimus kui ka suremus **tihedusest sõltuvad, ent ajanihkega**, mis on tsüklite tekke eeldus. Loogiliselt järgnev küsimus on, millised faktorid seesuguse ajanihkega ilmneva tihedusliku regulatsiooni tekitavad. [Teaduslooliselt on huvitav ja hoiatav, et selle vastuse otsimine oli pikka aega tendentslik. Sõltuvalt sellest, millist teooriat tsüklite tekke kohta pooldati, leiti ka vastavaid tõendeid. Alles hiljaaegu on toimunud eri teooriate kooskäsitlemine ja süntees.]

## **Eksogeensed faktorid** (vrd. ka LISA 2)

Neid on põhiliselt kaks, üks *bottom-up*, teine *top-down* põhimõttest lähtuv.

### 1. Toidutaimede keemilise kaitse ja seemneaastate hüpotees (*bottom-up* hüpotees).

Kõigist võimalikest välisteguritest on kõige rohkem tähelepanu pälvinud toit, selle hulk ja kvaliteet. Taimedes leidub herbivooride vastu keemilisi kaitseaineid, mida võidakse produtseerida vastavalt taimede kahjustamisele. Hiljuti avastati, et proteinaaside inhibitorite (ainete, mis takistavad herbivooridel valkude omastamist), tase oli lemmingute toidutaimedes kõrgeim nende arvukuse maksimumis ja langusfaasis. Veel enam, paljudel taimedel tuntakse "seemneaastaid", mil seemnetoodang ületab paljukordselt tavapärase. Need aastad esinevad tihti korrapäraselt, näiteks meie metsapuudel või Lõuna-Skandinaavia mustikatel keskmiselt 3–5 aasta tagant. Seejuures on täheldatud, et seemneaastad esinevad üks aasta enne pisinäriiliste arvukuse kõrgseisu, ja samal aastal on madal ka taimede keemiliste kaitseainete hulk. Seega on just sellel aastal pisinäriiliste toidulaud erakordselt rikkalik ja võimalused arvukuse kõrgseisu saavutamiseks head. Järgmisel aastal, kui seemneid on vähe ja taim saab suunata oma ressursid keemiliseks kaitseks, luuakse võimalused näriiliste arvukuse languseks.

Kas toidutaimede keemilise kaitse hüpotees pole piisav seletus pisinäriiliste tsüklitele? Nähtavasti ei. Üks põhjus on selles, et erinevat liiki näriilised on spetsialiseerunud erinevale toidule - seemnetele, lehtedele, samblikele jne. Seega on raske mõista, kuidas tekib sünkroonsus erinevat liiki pisinäriiliste dünaamikas, sest vaevalt mõjutavad näiteks biokeemilised muutused kõrrelistes samaaegselt näriilisi, kes toituvad samblikest või puhmastest. Teiseks on lisaöötamiseksperimendid suutnud tekitada küll arvukuse tõusu, kuid mitte tsükliliselt vajalikku langust (LISA 2).

Uurijad on esitanud veel kolm nähtust, mida piisav seletus peaks suutma põhjendada: 1) miks on pisinäriiliste tsüklid sarnased samadel aladel kanaliste arvukuse tsüklitega; 2) miks on kanaliste tsüklil ühe aasta võrra pisinäriiliste omast maas; 3) miks kaob tsüklilisus Skandinaavias põhjast lõuna suunas? Kui seemneaastad võiksid põhjendada ka kanaliste head toidubaasi, ei seleta see siiski, miks on nende tsüklil ajalisel hilinevad. Ka ei ole ammendavaid seletusi, kuidas seemneaastate sagedus mõjutab tsükli pikkust geograafiliselt, veel enam - miks näiteks suurtes ühtsetes elupaikades tsüklid esinevad, mosaiikmaastikus aga puuduvad.

### 2. Röövloomade mõju hüpotees (*top-down* hüpotees) on seni ainus, mida on edukalt modelleerimisega jäljendatud.

Näriilistest toituvad röövloomad võib jagada kolme rühma:

- **väheliikuvad spetsialistid** - liigid, kes toituvad peaaegu ainult pisinäriilistest ega suuda eriti hästi levida. Need on liigid, kelle sigivus ja arvukus täielikult sõltuvad sellest, millised on kohapealsed saagiolud. Euroopa uruhiirlaste osas on niisugusteks spetsialistideks eelkõige väikesed kärplased (nirk, kärp). Just see loomarühm käitub sarnaselt Lotka-Volterra mudelile, ja nende arvukus jääb saagi fluktuatsioonist arvukusest faasinihke võrra maha. Kui näriilisi on vähe ja spetsialiste palju, võideldakse piltlikult öeldes lõpuni - kusagile pole ju minna!;
- **generalistid** - liigid, kellele pisinäriilised on küll peamine, kuid mitte ainus toit. Kui pisinäriilisi on palju, siis nendest ka toitutakse, kui vähe, siis lülitatakse ümber

mõnele alternatiivsele saakloomale. Siia kuuluvad näiteks rebane või kodukakk. Kuigi generalistide sigivus võib pisiimetajate arvukuse kõrgseisuga tunduvalt paraneda, on nende arvukus siiski palju stabiilsem kui spetsialistidel, sest generalistid elavad üle ka näriliste madalseisu aastad;

- **nomaadsed spetsialistid** - need on röövlinnud, kes suudavad kiiresti ja kaugele liikuda, ning toituvad valdavalt pisinärilistest. Nomaadid liiguvad seega ühelt saagirikkalt alalt teisele, ja parasjagu närilistevaesel alal võivad täielikult puududa. Nende esindajaiks on näiteks mitmed kakud.

Röövloomade mõju hüpotees väidab, et just väheliikuvad spetsialistid põhjustavad pisinäriliste arvukuse järsku langust, kusjuures üks põhjus, miks kärplaste arvukus näriliste oma "kätte saab" võib olla viimaste arvukuse tõusu pidurdumine üleasustuse korral. On näidatud, et kärplaste sigimiskiirus on järelejäädumiseks piisavalt suur. Veel enam, uurides raadiosaatjatega märgistatud uruhiirte saatust jõudsid Soome teadlased järeldusele, et just kärplased olid langevas uruhiirepopulatsioonis põhiline surmapõhjus, ning et sellest tingitud suremus ületas uruhiirte sigimispotentsiaali. Mastaapse eksperimendi käigus näidati, et röövloomade eemalehoidmine pisinäriliste poolt asustatud alalt arvukuse langusfaasis viis näriliste arvukuse uuesti tõusuteele ja seega peatas tsükli. Eksperimentaalselt on näidatud, et piisab kärplaste lõhnast, et kutsuda esile uruhiirte tugevat stressi: 87% emasloomadest lakkas sigimast, kõik loomad kõhnusid - tõenäoliselt selle tõttu, et toitumiseks kulutati vähem aega.

Nomaadide mõju arvatakse seisnevat eelkõige võnkumiste sünkroniseerimises. Tõepoolest, kui Skandinaavias on suured alad sünkroonse dünaamikaga ja nomaadid liiguvad laialt ringi, siis Eestis erineb tsüklite ajastatus Soome omast tugevasti ja nomaadide liikumist Eesti ja Soome vahel peaaegu ei toimu.

Röövloomade mõju hüpoteesi hea külg on, et ta annab seletuse ka eespool toodud kolmele küsimusele. Hüpoteesi kohaselt tulenevad kanaliste tsüklid sellest, et need on generalistidele alternatiivseks saakloomaks. Aastatel, mil uruhiirte arvukus (spetsialistide poolt tõugatuna) langeb, tarvitavad generalistid toiduks alternatiivseid saakloomi ja viivad nende arvukuse alla. Seepärast leiab kanaliste arvukuse langus aset ühe aasta võrra pisinäriliste omast hiljem. Alternatiivse saagi hüpotees ei piirdu kanalistega. Markantne näide on Taimõri tundrastes, kus pesitseb mitmeid hanesid ja kurvitsalisi. Ilmnes, et kõigi nende liikide sigivus võnkus üheaastase faasinihkega lemmingute suhtes, kusjuures lemmingute tippaastail oli linnupesade ja vanalindude biomass palju väiksem kui lemmingutel, madalseisu-aastail aga vastupidi. Seega polaarrebaste jaoks, kelle dünaamika oli üldiselt samaaegne lemmingute omaga, olid linnupesade sagedasem rüüstamine teatud aastatel vältimatu. Seoste keerukust näitab seegi, et tundras pesitsevad mitmed linnuliigid lemmingutele spetsialiseerunud röövlindude - näiteks lumekakkude - läheduses. See aitab neil vältida polaarrebaste rüüstet. Lemmingute madalseisu ajal ei hakka aga lumekakud pesitsema ja ka näiteks paljud haned loobuvad sellest, arvatavasti seetõttu, et pesariüste risk ilma võimsa kaitsjata oleks liiga suur.

Geograafilisi mustreid seletab röövloomade mõju hüpotees spetsialistide ja generalistide erineva suhtega erinevates piirkondades. Niihästi põhjas kui suurtes ühetaolistes elupaikades on alternatiivseid saakloomi vähe ja röövloomade seas valdavad spetsialistid. Lõuna pool, kus ka maastik muutub (tänu inimtegevuse mõjule) järjest killustatumaks, leiduvad aga paremad võimalused generalistidele, kes saavad olemasolevaid (mitmekesiseid) ressursse paremini ära kasutada. Näiteks Lõuna-Rootsis on generalistide arvukus suurusjärgu võrra kõrgem kui Lapimaal.

Miks siiski on ka tsüklite pikkus erinev? Väidetavalt seepärast, et ka pisikiskjatest spetsialistid (kärplased) kujutavad endast generalistide jaoks alternatiivseid saakloomi. Näriliste maksimumile järgnenud aastal, mil nende arvukus on tugevasti langenud, on kärplaste oma tipus. Generalistide surve kärplaste populatsioonidele on siis tugev ja arvukust viiakse parasjagu alla, et viimased ei suuda "maad nii paljaks süüa", kui nad teeksid seda väheste generalistidega koosluses. Näiteks kakuliste pesadest võib Eestis leida saagina kärplasi just uruhiirlaste „kõrgseisule“ järgneval aastal! Seega algab kiiremini ka taastumine näriliste populatsioonis ja tsükkel ongi lühem.

Tõe huvides tuleb siiski mainida, et röövloomade mõju hüpotees (mis Fennoskandias kogub toetust nii modelleerimisest kui ka eksperimentidest) on sattunud kahtluse alla mõnel pool mujal. Näiteks on Briti saartel leitud 3–4 aastase perioodiga regulaarsed kõikumised niidu-uruihiire arvukuses aladel, kus generalistidest röövloomade mõju on piisav, et Fennoskandia mudeli kohaselt tsüklite teke alla suruda.

### **Endogeensed faktorid**

On selge, et arvukuse muutudes leiavad isendites aset füsioloogilised muutused, mida kirjeldati eelmises loengus. Iseküsimus on see, kas need muutused põhjustavad tsükleid. Eksperimentaalsed uuringud näitavad seda, et ei väljaränne, suremus (ka noorloomade suremus) ega suguküpsuse saavutamise aeg sõltu pisinärlise populatsioonis (vähemalt olulisel määral) asustustihedusest. **Tihedusest** sõltub sündimus, täpsemalt aastane pesakondade arv. On näidatud, et arvukuse kõrgseisudele eelneb ebatavaliselt sage talvine sigimine. Kõrge arvukuse korral pesakondade arv väheneb ja populatsiooni kasv pidurdub. Kuid see ei tähenda veel tsükli. Tsükli genereerimiseks vajalikku arvukuse langust ei ole kaasaegsetes eksperimentides saavutatud. Seega peetakse praegu tõenäoliseks, et tiheduslik regulatsioon pigem stabiliseerib arvukust, ja selle "kõigutamiseks" on vaja mõnda välist tegurit.

Eraldi märkimist väärib siiski nn. **emaefekt**, mille tõttu on tsükli eri faasides isenditel sünnipäraselt erinev seisund ning sigimispotentsiaal (vt. LISA 2). Ilmselt on emaefektil tsüklite kujundamisel oma osa, kuid milline, seda ei teata. Mõnede uurijate arvates võivad niisugused endogeensed muutused tsükleid põhjustada, teised peavad isendite kvaliteedis ilmnevaid erinevusi pigem arvukuse kõikumiste tagajärjeks.

#### **LISA 2: Ameerika jänese tsükkel.**

Tsüklilised muutused ameerika jänese (*Lepus americanus*) populatsioonides on teada juba umbes 200 aastat, kuid nende põhjused on hakanud selguma alles suuremastaabiliste eksperimentide käigus (Krebs et al. 2001). Tsükli pikkus on keskmiselt 10 aastat ning sündimuse ja suremuse ajanihe (vt. tekstist) eri faasides 1–3 aastat. Esialgsed uuringud näitasid, et haiguste ja parasiitide osatähtsus suremuses on tagasihoidlik ning suvel toidupuudust ei esine, mistõttu eksperimendid keskendusid kahele võimalikule tegurile tsükli tekkes – talvisele toidupuudusele ning kiskjate mõjule.

Talvise toidupuuduse mõju hinnati *mürgistatud toiduobjektide jälgimisel* ning populatsiooni *liskasötmisel*. Esimene meetod näitas, et ehkki eelistatud toiduobjekti varudest tarbiti talvel ära 80–90%, oli tarbitu osakaal vaid 20–40% teistest sobivate toiduobjektidest. Liskasötmispaikadesse, kus katsetati eri tüüpi toiduga, jänesed

koondusid, nende konditsioon oli parem ja nende arvukus tõusis märkimisväärselt võrreldes teiste aladega. Samas ei mõjutanud lisasöötmise jäneste sigivust arvukuse kõrgseisus ning arvukuse langus algas nii söötmisaladel kui ka mujal samal ajal ja samasuguse kiirusega.

Kiskjate mõju hindamiseks jälgiti *raadiomärgistatud* jäneste saatust ning *tarastati* teatud alad nii, et peamised imetajatest kiskjad sinna ei pääsenud (röövlinnud aga küll). Selgus, et 95% jänese suremusest tulenes murdmisest ning murdmise sagedus oli suurem tsükli kõrg- ja langusfaasis. Tarastatud aladel aladel vähenes järsult tsükli kõrgseisu ja langusfaasi aegne suremus, kusjuures lisatoidu andmine olukorda enam paremaks ei muutnud.

Kokkuvõttes on ameerika jänese tsükliks oma osa mõlemal uuritud eksogeensetel teguril, kuid kisklus on neist domineeriv. Toidupuudus näib kaudselt põhjustavat arvukuse kasvu pidurdumise enne kõrgseisu, mis võimaldab kiskjatel jänese arvukuse „kätte saada“ ja populatsiooni üle tarbida. Endogeensed tegurid näivad teatud määral seletavat arvukuse kasvufaasi – madalseisus ilmuvad populatsiooni sünnipäraselt kõrge produktiivsusega loomad (nn. emaeft).

### **Tsüklite mehhanismist sünkroonsuse mehhanismini**

Üksteisele lähedal asuvad populatsioonid võivad sarnaselt muutuda tänu **rännete** ühest populatsioonist teise. Arvukuse kõrghetkel on palju väljarändajaid, mistõttu arvukus suureneb ka lähialadel. On siiski selge, et niisugune muutus sõltub tugevasti loomade levimisvõimest ja pisiimetajad ei suuda kuidagi läbida sadu ja tuhandeid kilomeetreid nii, et need ühtlustaksid arvukuse kõikumisi suurtel aladel (kuigi „hullunud“ lemmingud liiguvad 3–5 km/h). Seega rännete lokaalne mõju võib esineda, kuid see ei selgita, kuidas saavad sarnaselt muutuda üksteisest kaugel asuvad populatsioonid?

Varasemad uurimused püüdsid suuremastaabilist sünkroonsust seostada globaalsete rütmidega, näiteks päikeseplekide või osoonitaseme kõikumisega. Kuid juba 1953. aastal esitas P. Moran Kanada ilveste tsüklit analüüsides idee, mida nüüd tuntakse **Morani efektina**. Moran rõhutas, et kui kahel populatsioonil on sarnane tiheduslik regulatsioon (s. o. populatsioonisisene kontroll enda arvukuse üle), siis võib tugev väline mõjutus populatsioone sünkroniseerida, pannes niiöelda "kellad õigeks". Näiteks ebasobiv ilmastik võib arvukust mõlemas tugevasti kahandada ning sarnase struktuuri tõttu on järgnev arvukuse kasv ja selle pidurdumine mõlemas populatsioonis sarnane. Morani efekt seega ei eelda ühte kindlat tegurit ega mõju kindlale populatsiooniparameetritele, vaid tegurid võivad olla milliseid tahes, nagu ka nende sihtmärgiks võib olla nii sündimus kui suremus.

Märksa hiljem esitati teine hüpotees, kuidas suuremastaabiline sünkroonsus tekib. See põhineb **väga liikuvate röövloomade mõjul** pisinäriilistele - röövloomad liiguvad alati sinna, kus on parasjagu kõige rohkem saaki ja vähendavad seal saakloomade arvukust ümbritseva keskmise tasemele. [See põhineb optimaalse toitumise teoorial ja marginaalväärtusteoreemil, mille kohta saab lisa lugeda Raivo Mäni käitumisökoloogia konspektist.] Näiteks kakud ja ilvesed võivad liikuda lühikese ajaga tuhatkond kilomeetrit ning see on umbes see mastaap, kus reaalselt täheldatakse sünkroonsust. Seega ühtlustavad röövloomad pisiimetajate arvukust maastikul.



## KIRJANDUS

- Angelstam, P. 1992: Conservation of communities - the importance of edges, surroundings and landscape mosaic structure. In: Hansson, L. (ed.), *Ecological principles of nature conservation*: 9-70. Elsevier.
- Bjørnstad, O. N. 2000: Cycles and synchrony: two historical 'experiments' and one experience. *J. Anim. Ecol.* 69: 869-873.
- Boutin, S. 1995: Population changes of the vertebrate community during a snowshoe hare cycle in Canada's boreal forest. *Oikos* 74: 69-80.
- Elton, Ch. 1960: *Animal ecology*. 8th ed. Sidgwick & Jackson, London.
- Hanski, I., Hansson, L. & Henttonen, H. 1991: Specialist predators, generalist predators, and the microtine rodent cycle. *J. Anim. Ecol.* 60: 353-367.
- Hanski, I., Turchin, P., Korpimäki, E. & Henttonen, H. 1993: Population oscillations of boreal rodents: regulation by mustelid predators leads to chaos. *Nature* 364: 232-235.
- Hansson, L. & Henttonen, H. 1988: Rodent dynamics as community processes. *TREE* 3: 195-200.
- Heikkilä, J. 1996: Interactions between small mustelids and voles in Fennoscandia. Ph. D. Thesis, University of Helsinki.
- Hudson, P. J. & Cattadori, I. M. 1999: The Moran effect: a cause of population synchrony. *TREE* 14: 1-2.
- Inchausti, P. & Ginzburg, L. R. 1998. Small mammals cycles in northern Europe: patterns and evidence for a maternal effect hypothesis. *J. Anim. Ecol.* 67: 180-194.
- Korpimäki, E. & Norrdahl, K. 1998. Experimental reduction of predator reverses the crash phase of small-rodent cycle. *Ecology* 79: 2448-2455.
- Koskela, E. & Ylönen, H. 1995: Suppressed breeding in the field vole (*Microtus agrestis*): an adaptation to cyclically fluctuating predation risk. *Behav. Ecol.* 6: 311-315.
- Krebs, C. J., Boonstra, R., Boutin, S. & Sinclair, A. R. E. 2001. What drives the 10-year cycle of snowshoe hares? *Bioscience* 51: 25-35.
- Lambin, X., Petty, S. J. & MacKinnon, J. L. 2000: Cyclic dynamics in field vole populations and generalist predation. *J. Anim. Ecol.* 69: 106-118.
- Lõhmus, A. 1999: Regular fluctuations in Estonian raptor and owl populations, and voles. M.Sc. Thesis, University of Tartu.
- Maksimov, A. A. 1989: Prirodnye cikly. Prichiny povtorjaemosti ekologicheskikh processov. Nauka, Leningrad.
- Norrdahl, K. & Korpimäki, E. 1995: Mortality factors in a cyclic vole population. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B*: 261: 49-53.
- Norrdahl, K. & Korpimäki, E. 1996: Do nomadic avian predators synchronize population fluctuations of small mammals? A field experiment. *Oecologia* 107: 478-483.
- Ostfeld, R. S., Canham, C. D. & Pugh, S. R. 1993: Intrinsic density-dependent regulation of vole populations. *Nature* 366: 259-261.
- Ranta, E. & Kaitala, V. 1997: Travelling waves in vole population dynamics. *Nature* 390: 456.
- Selås, V. 1997: Cyclic population fluctuations of herbivores as an effect of cyclic seed cropping of plants: the mast depression hypothesis. *Oikos* 80: 257-268.
- Summers, R. W., Underhill, L. G. & Syroechkovski, E. E. Jr. 1998: The breeding productivity of dark-bellied brent geese and curlew sandpipers in relation to changes in the numbers of arctic foxes and lemmings on the Taimyr Peninsula, Siberia. *Ecography* 21: 573-580.
- Turchin, P. & Ellner, S. P. 2000: Living on the edge of chaos: population dynamics of Fennoscandian voles. *Ecology* 81: 3099-3116.