

Maapetokillan sisäiset vuorovaikutukset: esimerkkinä ilves ja kettu Fennoskandiassa

Katri Ruottinen

LuK-tutkielma

Biologian tutkinto-ohjelma, ekologia

Oulun yliopisto

Kevätlukukausi 2019

Avainsanat:

Huippupeto, suurpeto, pienpeto, mesopredator, vuorovaikutus, ilves, kettu, ekosysteemi, sääntely, kilpailu, pöytävieraus, pelko, mesopredator release

Tiivistelmä

Eläinten väliset vuorovaikutussuhteet ovat monimuotoisia ja tärkeä osa ekosysteemin ymmärtämistä. Yksi selkeimmistä vuorovaikutuksista on saaliseläinten ja petoeläinten välillä oleva peto-saalissuhde, mutta tämän lisäksi myös petoeläinten välillä vallitsee useita eri vuorovaikutussuhteita. Petoeläinten välisten vuorovaikutussuhteiden tutkiminen on helpointa maapedoilla, sillä niiden elinalueet ovat usein pienempiä ja helpommin rajattavissa, kuin meriekosysteemeissä elävien petojen elinalueet. Samaan kiltaan kuuluvat lajit tarjoavat vielä hieman erilaisen näkökulman eläinten väliseen dynamiikkaan, sekä siihen, miten ne käyttäytyvät toisen lajin läsnä ollessa. Maapetokilta käsittää sekä pienpetoja että huippupetoja, ja sisältää monia eri vuorovaikutussuhteita, joista esimerkkinä kilpailu, pelkotekijä, pöytävieraus ja suojaava tekijä. Lajien väliset vuorovaikutussuhteet myös muokkaavat ekosysteemiä joko ylhäältä alas (huippupetojen vaikutus alempiin trofiatasoihin) tai alhaalta ylös (resurssien vaikutus alemman tason kuluttajiin ja sitä myötä ylempiin trofiatasoihin). Tutkimalla lajien välisiä vuorovaikutussuhteita, voidaan saada selville informaatiota, jota kyetään mahdollisesti hyödyntämään myös ympäristönsuojelussa.

Sisällysluettelo

1. Johdanto	3
2. Ekosysteemin säätely	4
2.1. Ylhäältä alas ja alhaalta ylös	4
2.2. Vapautushypoteesi	6
3. Negatiiviset vuorovaikutukset	8
3.1. Kilpailu	8
3.2. Pelkoteijä	9
4. Positiiviset vuorovaikutukset	10
4.1. Pöytävieraus.....	10
4.2. Suojaava tekijä.....	12
5. Ilves ja kettu	13
5.1. Vuorovaikutukset.....	14
6. Lähteet.....	18

1. Johdanto

Ekosysteemin muodostavat toisiinsa vuorovaikutussuhteessa olevat, olosuhteiltaan yhtenäisellä alueella elävät eliöt, sekä niiden eloton ympäristö (Hanski ym., 1998). Se on toiminnallinen kokonaisuus, jonka koko riippuu rajauksen tarkkuudesta. Yksinkertaisesti ajateltuna ekosysteemissä on neljä toiminnallista tasoa: tuottajat, ensimmäisen asteen kuluttajat, toisen asteen kuluttajat, kolmannen asteen kuluttajat sekä hajottajat. Tuottajiksi luetaan kasvit, sillä ne ovat omavaraisia eli kykenevät yhteyttämällä tuottamaan itselleen energiaa. Kuluttajat eli toisenvaraiset eliöt hankkivat ravintonsa syömällä tuottajia tai itseään pienempiä kuluttajia, ja hajottajat saavat ravintonsa kuolleen biomaterian pilkkomisesta.

Peto on eliö, joka saa ravintonsa toisesta, joko oman tai muun lajin edustajasta, eli saaliista (Hanski ym., 1998). Peto siis saalistaa, eikä pääsääntöisesti ravintonsa kasveista saava eliö siten ole peto. Petoeläimeksi puolestaan luetaan ne eläimet, jotka syövät lihaa joko pääsääntöisesti (lihansyöjät) tai se kattaa niiden ravinnosta noin puolet (kaikkiruokainen). Petoeläimet ovat toisen- ja kolmannen asteen kuluttajia, sillä ne saavat ravintonsa toisista kuluttajista. Maalla eläviä petoeläimiä kutsutaan maapedoiksi, ja ne jaetaan usein pienpetoihin ja suurpetoihin.

Käytän tässä kandidaatintyössä englanninkielisestä termistä ”mesopredator” suomenkielisenä vastineena pienpetoa, vaikka nämä eivät täysin vastaakaan toisiaan. Suomessa pedot jaetaan pienpetoihin ja huippupetoihin, kun taas englannin kielessä termeinä käytetään ”apex predator, mesopredator, small predator, ja micropredator”. Kansankielessä termistä huippupeto käytetään Suomessa myös vastinetta suurpeto. Selkeyden vuoksi käytän siis tutkielmassani termejä suurpeto ja pienpeto.

Pienpedot lukeutuvat toisen asteen kuluttajiin, ja suurpedot kolmannen asteen kuluttajiin. Suurpedot ovat nimensä mukaisesti ravintoketjun huipulla, eivätkä niitä saalista kuin mahdollisesti toiset suurpedot. Fennoskandian alueella eläviä suurpetoja ovat esimerkiksi ilves (*Lynx lynx*), ahma (*Gulo gulo*), karhu (*Ursus arctos*), ja susi (*Canis lupus*). Pienpedot puolestaan ovat ravintoketjussa keskitasolla, sillä niitä saalistavat toisten pienpetojen lisäksi suurpedot, mutta ne myös itse saalistavat toisia eläimiä. Pienpetoihin Fennoskandian alueella kuuluvat muun muassa kettu (*Vulpes vulpes*), mäyrä (*Meles meles*), kärppä (*Mustela erminea*), sekä lumikko (*Mustela nivalis*).

Suurpetojen ja pienpetojen ravinnot risteävät ainakin jossakin määrin, sillä ne saalistavat osin samoja eläimiä. Tämä tarkoittaa sitä, että suurpedot ja pienpedot muodostavat yhdessä killan. Killat on ryhmä lajeja, jotka käyttävät hyväkseen samoja resursseja, tai eri resursseja samoilla tavoilla (Hanski ym., 1998). Samaan killaan kuuluvat lajit eivät siis välttämättä kuulu samaan sukuun tai edes heimoon, mutta niiden ekolokerot leikkaavat toisiaan (Hanski ym., 1998). Maalla elävistä petoeläimistä muodostuvaa killaa kutsutaan maapetokillaksi.

Sen vuoksi, että pienpedot ja suurpedot saalistavat joiltakin osin samoja saalislajeja, ne mitä todennäköisimmin joutuvat kohtaamaan luonnossa yhteisen ravinnon merkeissä. Kohtaamiset voivat olla positiivisia tai negatiivisia, kuten kilpailu tai pöytävieraus, ja näillä vuorovaikutuksilla voi olla jopa sääteleviä vaikutuksia.

Tässä työssä käsittelen ekosysteemin säätelyä ja erilaisia vuorovaikutussuhteita, sekä käymään läpi esimerkkejä. Lopuksi tarkastelen läpi käytyjä vuorovaikutuksia vielä maapetojen näkökulmasta, esimerkkinä ilves ja kettu Fennoskandian alueella.

2. Ekosysteemin säätely

2.1. Ylhäältä alas ja alhaalta ylös

Ekosysteemin rakennetta määrittelee ravintoketjussa ylhäältä alas ja alhaalta ylös vaikuttavien säätelyiden suhde. Alhaalta ylös vaikuttava säätely tarkoittaa resurssien saatavuutta ja primaarista tuottavuutta, kun taas ylhäältä alas vaikuttavalla säätelyllä viitataan kulutukseen, kuten kasvinsyönti ja saalistus, tai häirintäkilpailu (Pasanen-Mortensen ym., 2017).

Ylhäältä alas vaikuttavaa säätelyä esiintyy yleensä vahvemmin vesiekosysteemeissä kuin maaekosysteemeissä, eikä saalistuspaineesta vapautumisesta johtuvaa ravintoverkkokaskadia ole kuvattu maanisäkkäillä kovinkaan montaa (Elmhagen & Rushton, 2007). Maaekosysteemeissä suurpetonisäkkäät ovat usein suuressa roolissa trofiarakenteiden sekä luonnon monimuotoisuuden muotoutumisessa (Elmhagen & Rushton, 2007). Tämä johtuu siitä, että suurpetojen poistuminen johtaa usein trofiseen alenemiseen ja trofiakaskadeihin, eli suurpetojen voidaan olettaa olevan tärkeitä säätelijöitä ekosysteemeissä.

Suurpedot säätelevät ekosysteemiä ylhäältä alas, sillä ne syövät pienempiä petoja sekä kasvinsyöjiä. On käyty keskustelua siitä, kuinka tärkeässä roolissa suurpedot saattaisivat olla erilaisten alueiden ekosysteemien kunnostuksessa (Pasanen-Mortensen ym., 2017). Joissakin tapauksissa on kuitenkin havaittu, että alhaalta ylös resurssien toimesta tapahtuva sääätely on oleellisempaa pienpetojen kannan rajoittamisen suhteen, kuin mitä ylhäältä alas suurpetojen toimesta tapahtuva sääätely (Pasanen-Mortensen ym., 2017). Alhaalta ylös vaikuttavan sääätelyn hypoteesi ei kuitenkaan huomioi ekologisten yhteisöjen trofisten rakenteiden riippuvuutta ekosysteemin tuottavuudesta, ja että trofiset rakenteet eivät todennäköisesti ole saman vahvuisia kaikissa ekosysteemeissä (Elmhagen & Rushton, 2007).

Ylhäältä alas ja alhaalta ylös tapahtuvia sääätelyitä on tutkittu esimerkiksi Pohjanmeren ekosysteemeissä. Lynam ym., (2017) suorittivat kokeen, jossa he tutkivat sääätelyä useilla eri Pohjanmeressä elävillä lajeilla. Tutkimuksessa käytettiin hyväksi sekä aikaisempia että itse kerättyä aineistoa.

Aikaisemmin oli havaittu, että sekä alhaalta ylös että ylhäältä alas tapahtuvat sääätelyt ovat keskenään yhtä tärkeitä. Tätä kutsutaan ”ampiaisvyötärö” -systeemiksi (Lynam ym., 2017). Alhaalta ylös tapahtuva sääätely dominoi tiheyksien muutoksia plankton-ryhmissä, sillä se tapahtui lämpötilan vaikutuksesta, kun taas ylhäältä alas tapahtuva sääätely vaikutti kalakantojen runsauksiin ja siten säätelivät biomassan muutoksia (Lynam ym., 2017). Moniin kalalajeihin vaikutti kuitenkin epäsuorasti myös lämpötila ja sen muutokset, sillä niiden ravintoon vaikuttivat planktonien määrän vaihtelut, ja joihinkin eläinplanktoneihin puolestaan vaikutti epäsuorasti kalastuksen määrä, sillä isommat kalat säätelivät pienempien kalojen ja muiden eliöiden kantoja, jotka puolestaan saalistivat eläinplanktonia (Lynam ym., 2017).

Tulokset osoittivat, että planktonia ravintonaan käyttävillä kaloilla on tärkeä rooli linkkinä ylhäältä alas ja alhaalta ylös tapahtuvien sääätelyiden välillä, ja täten ne luovat ”ampiaisvyötärö” -kontrollin (Lynam ym., 2017). Vaikka ylhäältä alas ja alhaalta ylös tapahtuvat sääätelyt usein erotellaan, on niiden aikaansaama ulospäin näkyvä kokonaiskuva tulosta useista kaskadisista vuorovaikutuksista (Lynam ym., 2017).

2.2. Vapautushypoteesi

Suurpetojen (so. huippupetojen) populaation pienentäminen voi aiheuttaa pienpetolajin vapautumisen (mesopredator release), jolloin niiden kasvavilla tiheyksillä voi olla negatiivisia vaikutuksia lajeille, jotka ovat ravintoketjussa niiden alapuolella (Elmhagen & Rushton, 2007). Jotta voidaan selittää epänormaalin suuria pienpetolajien tiheyksiä, sekä saalislajien monimuotoisuuden ja tiheyksien vähenemistä, täytyy ymmärtää pienpetojen vapautumista suurpetojen aiheuttamasta paineesta. Tämä aihe on herättänyt paljon keskustelua ympäristönsuojelun parissa, ja on esitetty, että monissa tapauksissa suurpetokantojen palauttaminen olisi tärkeää ekosysteemien rakenteiden parantamiseksi (Elmhagen & Rushton, 2007).

Rogers ja Caro (1998) tekivät tutkimuksen, jossa he selvittivät suurpetojen vaikutusta maassa pesivien lintujen menestykseen Pohjois-Amerikassa. Tutkijat havaitsivat, että vuonna 1993, kun kojootit (*Canis latrans*) olivat poissa tutkimusalueelta, maassa pesivän laulusirkun (*Melospiza melodia*) pesien selviytymisprosentti oli selkeästi matalampi, kuin vuosina 1994-1996 jolloin kojootteja esiintyi tutkimusalueella. Pesien selviytymisprosentti oli noussut huomattavasti näiden kolmen vuoden aikana, jolloin kojootti oli läsnä.

On siis mahdollista, että kojootit vaikuttivat pesien selviytymiseen positiivisesti rajoittamalla pesukarhun (*Procyon lotor*) kantaa (Rogers & Caro, 1998). Pesukarhu on ilmeisesti pahin uhka laulusirkun pesille, joten kojootin tuoma paine piti useammat pesät turvassa pesukarhuilta (Rogers & Caro, 1998). Pienpetojen vapautushypoteesi siis selittäisi sen, miksi vuonna 1993 pesintämenestys oli niin paljon huonompi kuin vuosina 1994-1996, sillä vuonna 1993 kojootin puuttuessa alueelta pesukarhu oli vapautuneena paineesta, ja sen kantoja rajoitti lähinnä resurssien saatavuus (Rogers & Caro, 1998). Tutkimuksessa siis oletettiin, että kojootit joko saalistivat pesukarhuja, tai muutoin vaikuttivat niiden kantojen tiheyksiin (Rogers & Caro, 1998).

Suurimmat Australiassa elävät maapedot ovat dingo (*Canis lupus dingo*) ja kettu (*Vulpes vulpes*), joista ketun on todettu olevan suuri haitta maan endeemisille eläinlajeille (Cupples ym., 2011). Tämän haittavaikutuksen vähentämiseksi sekä kettu- että dingokantaa on pidetty kurissa esimerkiksi pyydysten ja metsästyksen avulla (Cupples ym., 2011). Dingojen kannansäätely saattaa kuitenkin olla haitallista biodiversiteetille, sillä dingot vaikuttavat pitävän kettujen kantaa kurissa suurillakin alueilla (Cupples ym., 2011).

Cupples ym. (2011) havaitsivat, että dingojen läsnäolo on tärkeää Australian endeemisille jyrsijöille ja maassa eläville pussieläimille, joita ketut käyttävät ravinnokseen. Kenttätutkimukset ovat osoittaneet, että ainakin joidenkin endeemisten eläinlajien esiintyvyys korreloi positiivisesti dingojen esiintyvyyden kanssa ja negatiivisesti kettujen esiintyvyyden kanssa (Cupples ym., 2011). Ketun ja dingo tapauksessa on siis havaittavissa pienpedon vapautushypoteesin mukaisia korrelaatioita, mikä on herättänyt keskustelua siitä, tulisiko dingopopulaatioita elvyttää ketun kurissapitämiseksi (Cupples ym., 2011). Dingo vaikuttaa kuitenkin negatiivisesti ihmisten kasvattamaan karjaan, sillä ne joutuvat usein dingojen saaliiksi (Cupples ym., 2011). Dingojen endeemisyydestä Australiassa on myös kiistelty, ja nämä kaksi huomiota yhdessä ovat herättäneet vastustusta dingokantojen elvyttämisen suhteen (Cupples ym., 2011).

Dingojen jätöksistä on löydetty kettujen jäännöksiä, mikä osoittaa sen, että dingot käyttävät kettuja ravinnokseen ainakin ajoittain (Cupples ym., 2011). On havaittu, että ketut karttavat alueita joilla dingoja liikkuu, mikä suojaa alueella pesiviä lintuja sekä alueella eläviä pieniä eläimiä (Cupples ym., 2011). Kettujen on havaittu myös välttelevän pyydyksiä, joiden lähellä dingot ovat liikkuneet (Cupples ym., 2011). Tämä käyttäytyminen voi vaikuttaa kettujen elinalueisiin ja käyttäytymiseen, sillä ne haluavat välttää kohtaamisia dingojen kanssa, ja siten muutos voi vaikuttaa positiivisesti saaliseläinten selviytymiseen (Cupples ym., 2011).

Ketut ja dingot myös kilpailevat ainakin osittain samoista resursseista, etenkin kuivina kausina, kun resurssit ovat muutoinkin vähäiset (Cupples ym., 2011). Varsinkin ravinnon suhteen ketuilla ja dingoilla esiintyy päällekkäisyyttä, mikä osin selittää sen rajoittavan vaikutuksen joka dingoilla on kettujen suhteen: dingot ovat tehokkaampia saalistajia kuin ketut (Cupples ym., 2011). Kilpailu voi myös johtaa aggressiivisiin yhteenottoihin, joissa kettu pienempänä pärjää dingo huonommin (Cupples ym., 2011). Ravinnon päällekkäisyys voi myös johtua saaliseläinten kannanvaihteluista, joskin jänisten tapauksessa niiden läsnäolo lisää ketun ja dingo ruokavalioiden päällekkäisyyttä, vaikka jäniksiä olisi vain vähän (Cupples ym., 2011).

Vapautushypoteesia tukee tässä tapauksessa se, että kettu syö lähtökohtaisesti pienempää saalista kuin dingo, ja siten sen pieniin saaliseläimiin kohdistamat negatiiviset vaikutukset ovat suurempia kuin dingo vaikutukset (Cupples ym., 2011). Vapautushypoteesia tukee myös se, että dingoilla on havaittu olevan rajoittavaa vaikutusta paikalliseen kettukantaan ja

ketun levinneisyyteen Australiassa (Cupples ym., 2011). Myös se, että dingojen ja saaliseläinten kannat korreloivat positiivisesti tukee vapautushypoteesia (Cupples ym., 2011). Tämän vuoksi dingoja voidaan siis käyttää säätelemään Australian kettukantaa ja siten suojelemaan maan endeemisiä eläinlajeja (Cupples ym., 2011).

3. Negatiiviset vuorovaikutukset

3.1. Kilpailu

Kilpailu on vuorovaikutussuhde, joka esiintyy tilanteissa joissa kaksi tai useampi eliö käyttää samoja resursseja, jotka ovat rajallisia ja eliölle tärkeitä (Lehtonen ym., 2001). Kilpailu voi olla häirintäkilpailua tai resurssikilpailua, sitä voi tapahtua lajien välillä tai lajin sisällä, ja se voi olla symmetristä, eli kohdistua molempiin osapuoliin yhtäläillä, tai epäsymmetristä, jolloin se kohdistuu enemmän toiseen osapuoleen (Lehtonen ym., 2001). Kilpailu on negatiivista, koska se vaikuttaa haitallisesti ainakin toiseen osapuolista.

Blanckenhorn ym. (2011) suorittivat kokeen, jossa tutkittiin *Scathophaga*-sukuun kuuluvien kärpästen (*S. stercoraria*) välistä ravintokilpailua. Yleensä suuri koko yhdistetään hyvään ravinnonhankintakykyyn, mutta *S. stercorarian* tapauksessa näin ei välttämättä ollut. Mikäli ravintoa oli tarjolla hyvin rajoitetusti, suurikokoiset kärpäset kuolivat toukkavaiheessa todennäköisemmin kuin pienemmät lajitoverinsa (Blanckenhorn ym., 2011). Tämä johtui todennäköisesti siitä, että suurikokoinen kärpänen vaatii enemmän energiaa, sillä ne joko kasvavat nopeammin tai pidempään kuin pienemmäksi jääneet kärpäset (Blanckenhorn ym., 2011).

Aikuisten *S. stercoraria* lajin kärpästen ruumiinkoko on hyvin plastinen ominaisuus ja sitä säätelee nuoruusajan kasvu sekä kehitys, jotka puolestaan kumpikin riippuvat suuresti ympäristön olosuhteista, kuten lämpötilasta ja ravinnon saatavuudesta (Blanckenhorn ym., 2011). *S. stercorarian* ruumiinkoko on ainakin jossakin määrin geneettinen ominaisuus, sillä kokeessa havaittiin, että toukat, jotka tulivat ns. ”suurikokoisten kärpästen sukupuusta”, kuolivat todennäköisemmin kuin toukat joiden sukulaiset olivat pienikokoisia (Blanckenhorn ym., 2011). Kuolleisuuksissa oli selvää eroa resurssien ollessa rajoitettuja, kun taas resurssien ollessa rajattomia kuolleisuuksissa ei ollut havaittavaa eroa (Blanckenhorn ym., 2011).

Corcoran ja Conner (2014) ovat selvittäneet lepakoiden välistä kilpailua ravinnosta. He demonstroivat niin kutsuttua häirintäsignaalia, jota meksikondoggilepakot (*Tadarida brasiliensis*) käyttivät lajitovereidensa saalistusonnen heikentämiseen. Tutkimuksen aikana havaittiin, että lepakon kaikuluotauksen aikana esiintynyt häirintäsignaali aiheutti sen, että lepakko ei osunut kohteeseensa (Corcoran & Conner, 2014). Lepakot näyttivät mukauttavan lähettämänsä häirintäsignaalin määrää ja kestoja, riippuen siitä, kuinka kauan kilpailevat yksilöt kaikuluotasivat saalistaan, ja minkälaista signaalia ne tuottivat (Corcoran & Conner, 2014). Häirintäsignaali toimii ainoastaan silloin, kun se tuotetaan samaan aikaan kilpailijan tuottaman saalistussignaalin kanssa, mutta ei ennen tai jälkeen (Corcoran & Conner, 2014). Lepakot käyttivät häirintäsignaalia lisäämään todennäköisyyttä sille, että kilpailija ei osunut saaliiseen, ei niinkään siihen, että kilpailija olisi lähtenyt paikalta (Corcoran & Conner, 2014).

3.2. Pelkotekijä

“Pelon maantiede” on termi, jota käytetään ekologiassa kuvaamaan sitä, kun eläin muuttaa käyttäytymistään tai elinalueitaan siksi, että se pelkää jotain toista eläinlajia (Hammerschlag ym., 2015). Malli ennustaa, että kun eläin siirtyy matalan riskin alueelta korkean riskin alueelle, se muuttaa käyttäytymistään välttääkseen kohtaamisriskin uhkan kanssa (Hammerschlag ym., 2015).

Wirsing ym. (2007) tutkivat dugongien (*Dugong dugon*) käyttäytymistä tiikerihain (*Galeocerdo cuvier*) saapuessa samalle alueelle. Tutkimus suoritettiin Australiassa, Shark Bay -nimisellä lahdella aikavälillä 1997-2004, joka jaettiin kahdenlaiseen tutkimusalueeseen: matalikko ja syvä vesi. Dugongit käyttävät ravinnokseen meriruohoa, jota löytyy eniten matalista vesistä (Wirsing ym., 2007). Koska ravinnon hankkiminen vaatii rantavesiin siirtymistä, se myös asettaa dugongin alttiiksi tiikerihaiden hyökkäyksille, mikä voi johtaa siihen, että dugongi muuttaa käytöstään välttääkseen kohtaamisen (Wirsing ym., 2007).

Kokeen aikana havaittiin, että kun haita ei juurikaan ollut, dugongit liikkuivat paljon matalissa vesissä, ja kun haita oli runsaasti, dugongit siirtyivät syviin vesiin (Wirsing ym., 2007). Tämä tukee “pelon maantieteen” -teoriaa. Yhtäläisyyksiä havaittiin myös siinä, millä alueella oli paljon haita ja mitä syviä alueita dugongit käyttivät, eli sekin vahvistaa teoriaa

siitä, että dugongit muuttivat käyttäytymistään välttääkseen kohtaamisen tiikerihain kanssa (Wirsing ym., 2007).

Pelon maantiedettä ei ole tutkittu kovinkaan paljoa suurilla alueilla varsinkaan meriekosysteemeissä. Hammerschlag ym. (2015) suorittivat tutkimuksen, jossa he seurasivat valekarettikilpikonnaa (*Caretta caretta*) ja tiikerihaita (*Galeocerdo cuvier*), sekä niiden välistä peto-saalissuhdetta Atlantin valtameren pohjoisosissa. Tutkimuksessa seurattiin kummankin lajin pintaan nousujen määrää, sillä niiden oletettiin muuttuvan eläinten sattuessa samalle alueelle keskenään (Hammerschlag ym., 2015). Tutkimuksen aikana kuitenkin havaittiin, etteivät valekarettikilpikonnat nousseet pintaan yhtään sen harvemmin, vaikka ne olivat samoilla alueilla tiikerihaiden kanssa (Hammerschlag ym., 2015).

Havainto eroaa ennusteesta, jonka pelon maantiede teoriana antaa, sillä sen mukaan kilpikonniin olisi pitänyt välttää pinnalla käymistä haiden läsnä ollessa, pienentääkseen saaliiksi joutumisen todennäköisyyttä (Hammerschlag ym., 2015). Havaittiin kuitenkin, että tiikerihai muutti käyttäytymistään kilpikonniin ollessa paikalla, sillä se ei käynyt pinnan tuntumassa kovinkaan useasti, saalisonnen parantamiseksi (Hammerschlag ym., 2015). Havaittiin siis, että petouhka ei aina aiheuta saaliseläimen käyttäytymisen muuttumista, sillä tilanteeseen saattavat vaikuttaa muutkin tekijät, jotka tekevät riskin ottamisen arvoiseksi (Hammerschlag ym., 2015).

Killan sisäisiä tappoja esiintyy, kun eri lajeja edustavat petoeläimet kilpailevat samoista resursseista (Pasanen-Mortensen ym., 2013). Esimerkiksi kuivakkokvöllin (*Dasyurus geoffroii*) ja villikissan tapauksessa Australiassa on havaittu, että villikissat tappavat kuivakkokvolleja, sillä ne kilpailevat keskenään samoista saaliseläimistä (Glen ym., 2010).

4. Positiiviset vuorovaikutukset

4.1. Pöytävieraus

Pöytävieraus eli kommensalismi on kahden eliön vuorovaikutussuhde, josta on hyötyä toiselle osapuolelle, mutta toiseen osapuoleen sillä ei ole vaikutusta (Lehtonen ym., 2001). Jotkut lukevat pöytävierauden yhdeksi symbioosin muodoista, toiset eivät. Symbioosissa kaksi eliötä

elävät yhteiselo (Lehtonen ym., 2001), mutta siitä on kiistelty, onko tämä yhteiselo aina positiivista molemmille osapuolille, vai voidaanko esimerkiksi parasitismi ja kommensalismi lukea mukaan symbioosiin.

Ahman (*Gulo gulo*) ja ilveksen (*Lynx lynx*) välillä esiintyvää pöytävierausta on tutkittu jonkin verran. Mattisson ym. (2011) tutkivat Pohjois-Ruotsissa eläviä ahmoja ja ilveksiä, sekä niiden välisiä suhteita. Ahma on opportunistinen saalistaja ja haaskaeläin, eli se ruokailee pääasiassa haaskoilla, mutta voi saalistaa tarvittaessa. Ilves puolestaan on tehokas saalistaja, joten se ei juuri hyödynnä haaskoja.

Ilvekset ovat Pohjois-Ruotsissa elävien porojen (*Rangifer tarandus*) pahin uhka, sillä ne saalistavat poroja pääasialliseksi ravinnokseen (Mattisson ym., 2011). Ilves ei kuitenkaan aina syö koko saalistaan kerralla, joten ahmat pääsevät käyttämään ruhoja hyväkseen, mikä onkin ahmoille hyvin hyödyllistä (Mattisson ym., 2011). Vaikka pöytävierausta ajatellaan yleensä positiivisena vuorovaikutuksena toiselle osapuolelle ja neutraalina toiselle (Lehtonen ym., 2001), siitä voi silti olla haittaa aiemmin neutraaliksi luullulle eliölle (Mattisson ym., 2011).

Ahma on huonompi saalistaja kuin ilves, ja koska poro on ahmallekin tärkeä saaliseläin, se käyttää hyväkseen ilveksen tehokkaampaa saalistusta ympäri vuoden (Mattisson ym., 2011). Etenkin talvisin ja keväisin ilveksen tappamat porot ovat tärkeä ravinnonlähde ahmalle, sillä kesyt porot rokotetaan tauteja vastaan, jolloin ne eivät kuole talven aikana luonnollisista syistä niin suurissa määrin kuin ahma tarvitsisi (Mattisson ym., 2011). Kun Ahma käyttää hyväksi ilveksen saalistamia poroja, se johtaa siihen, että ilveksellä ei ole enää haaskaa jolle palata, vaan se joutuu saalistamaan uuden poron saadakseen ravintoa (Mattisson ym., 2011). Tämä tarkoittaa siis myös sitä, että ilves joutuu saalistamaan lisää poroja, ja siten käyttämään niin sanotusti turhaa energiaa saalistamiseen, jolloin ilveksen saalistusväli lyhenee normaalista viidestä vuorokaudesta huomattavasti (Mattisson ym., 2011).

Ahma toimii pöytävieraana myös sudelle (*Canis lupus*), kuten käy ilmi esimerkiksi tutkimuksesta, jonka suorittivat van Dijk ym (2008). Kuten ilveksenkin tapauksessa, myös sudet lisäävät suurten haaskojen, etenkin hirven, löytymisen todennäköisyyttä, jolloin ahmalla on suhteellisen varma ravinnon lähde. Tutkimus tehtiin Norjassa, jonka pohjoisosista ahma metsästettiin lähes sukupuuttoon vuoteen 1973 mennessä. Tämän jälkeen ahmaa on palautusistutettu Norjaan.

Palautus onnistui hyvin, ja nykyään ahmoja on tavattavissa melko laajalla alueella Norjassa: osittain rekolonisaatioissa on auttanut se, että myös susi on levittäytynyt eri puolille Norjaa, tarjoten helpon ravinnonlähteen ahmalle, joka on saalistajana melko heikko (van Dijk ym., 2008). Suden tuottamat haaskat ovat tärkeitä ahmalle etenkin talven aikana, kun ahman ravinnonsaanti voi muuten olla vaihtelevaa, sillä haaskojen tuotto luonnollisen kuolleisuuden vuoksi on epätasaista (van Dijk ym., 2008).

Vaikka hirveä on alueella runsaasti, sen luonnollinen kuolleisuus on silti niin ennalta arvaamatonta, että ahma turvautuu suden tuottamiin haaskoihin, hakeutuen siten samoille alueille kuin missä suden elävät (van Dijk ym., 2008). Mahdollisuus ruokailla suhteellisen varmalla ja tasaisesti tuotetulla ravinnonlähteellä on saanut ahman vaihtamaan tietyillä alueilla ravintonsa sekalaisesta, kauriita, peuroja, lintuja ja jäniksiä sisältävästä ruokavaliosta lähes yksinomaan hirveen (van Dijk ym., 2008).

4.2. Suojaava tekijä

Kun pienpetojen vapautushypoteesia ja pelkoteikijää tarkastellaan eri näkökulmasta, niillä voi olla positiivisiakin vaikutuksia. Pienpetojen saaliiksi tai kilpailun kohteeksi joutuvat eläimet näet saattavat hyötyä suurpedon läsnäolosta.

Kettu (*Vulpes vulpes*) on laajalle levinnyt pienpeto, joka jatkaa levittäytymistään pohjoiseen ilmastonmuutoksen edetessä (Ehrich, Strømeng, & Killengreen, 2016). Tästä on ollut haittaa etenkin naalille (*Vulpes lagopus*), joka kilpailee ketun kanssa samoista resursseista (Ehrich ym., 2016). Sudella (*Canis lupus*) saattaa olla merkittävä rooli ketun leviämisen estämisessä Fennoskandian pohjoisosissa, ja sitä myötä vaikutusta myös naalin suojelussa (Ehrich ym., 2016). Tutkimuksessa havaittiin, että susia ja naaleja liikkui samoilla alueilla, eivätkä ne näennäisesti vaikuttaneet toisiinsa, kun taas ketut välttivät alueita joilla susia liikkui (Ehrich ym., 2016).

Suojelu ei yleensä ole konkreettista, mutta License ym. (2017) huomasivat, että uurteisvalaisiin kuuluva ryhävalas (*Megaptera novaeangliae*) saattaa tulla hädässä olevat eläimen avuksi, vaikka tämä kuuluisikin toiseen lajiin. Näiden kohtaamisten havaittiin kuitenkin rajoittuvan lähes yksinomaan selkärangkaisiin, ja suurimmassa osassa tapauksista hädän aiheuttaja oli miekkavalas (*Orcinus orca*) (License ym., 2017).

Huolimatta siitä, että miekkavalaat voivat käydä myös ryhävalaiden kimppuun, ryhävalaiden on todistettu tulevan väliin, kun toinen selkärankainen joutuu miekkavalaan hyökkäyksen kohteeksi (License ym., 2017). Ryhävalaiden havaittiin myös matkustavat jopa yli kahden kilometrin matkoja pysäyttääkseen miekkavalaan hyökkäyksen (License ym., 2017). Ryhävalaat käyttäytyivät aggressiivisesti miekkavalaita kohtaan, ja kohtaamisen kesto vaihteli yhden ja seitsemän tunnin välillä (License ym., 2017).

5. Ilves ja kettu

Ilves (*Lynx lynx*) on maapetokiltaan kuuluva suurpeto, ja ainoa luonnonvarainen kissaeläin Fennoskandian alueella. Fennoskandiaan kuuluvat Suomi, Ruotsi, Norja, Itä-Karjala sekä Kuolan niemimaa. Ilveksiä asuu harvakseltaan koko Suomessa (Suomen riistakeskus, ei pvm.-a), ja ne ovat levittäytyneet Suomen kautta myös Skandinaviaan (WWF, 2016), jossa niitä asuu nykyään koko Norjan (Artsdatabanken, 2015a) sekä Ruotsin alueella (Svenska jägareförbundet, 2012).

Ilveksen saalisvalikoima on laaja, käsittäen eläimiä aina pienistä jyrsijöistä peuraan ja poroon asti, mutta sen suosikkiravintoa ovat jänikset ja kauriit (Suomen riistakeskus, ei pvm.-a). Metsäkauriin (*Capreolus capreolus*) suurin luonnollinen kuolleisuuden syy Fennoskandian alueella on ilves, joskin vasoja saalistavat usein niiden koon vuoksi ketut (J.-O. Helldin & Danielsson, 2007).

Ilves ei usein syö suuria saaliita kokonaan, vaan joko jättää ne jälkeensä tai peittää ne. Paluu haaskalle ei kuitenkaan ole varmaa (Suomen riistakeskus, ei pvm.-a). Ilveksen hampaat eivät pysty jäiseen lihaan kovin hyvin, joten varsinkin pohjoisessa on jopa todennäköistä, ettei ilves ehdi syödä isompaa saalista kokonaan (Suomen riistakeskus, ei pvm.-a). Ilves on yöeläin, eli se liikkuu pääasiassa hämärän ja pimeän aikaan. Elinalueenaan ilves suosii hankalakulkuista mäki- ja louhikkomaastoa (Suomen riistakeskus, ei pvm.-a).

Kettuja (*Vulpes vulpes*) asuu koko Suomessa (Suomen riistakeskus, ei pvm.-b), kaikkialla Ruotsissa (Svenska jägareförbundet, 2013), sekä kaikkialla Norjassa (Artsdatabanken, 2015b). Kettuja elää siis aika lailla kaikkialla Fennoskandian alueella. Se on ilveksen tapaan

yöeläin, viettäen valoisan ajan suojassa luolassaan (Suomen riistakeskus, ei pvm.-b). Kettu on hyvä sopeutumaan, minkä vuoksi se onkin maailman levinnein maalla liikkuva petoeläin (Pasanen-Mortensen ym., 2013). Kettu on avainlaji, sillä se vaikuttaa hyvin voimakkaasti moniin muihin lajeihin (Pasanen-Mortensen ym., 2013).

Kettu on saalistajana generalisti, eli ravinnonpuutteesta se ei usein kärsi, mutta se hyödyntää ruokavaliossaan myös haaskoja (Elmhagen & Rushton, 2007). Ketun ravintoon kuuluvat muun muassa pienet jyrsijät, linnut, kalat, jänikset sekä hyönteiset (Suomen riistakeskus, ei pvm.-b). Ilveksen ja ketun ruokavaliot siis risteävät jonkin verran. Kettujen elinalueet ovat ekologisilta olosuhteiltaan keskenään hyvin erilaisia, ja kettuja elää jopa hyvin matalatuottoisilla alueilla (Bartoń & Zalewski, 2007).

5.1. Vuorovaikutukset

Koska kettu ja ilves elävät joiltakin osin samoilla alueilla Skandinaviassa, ja koska niiden ravinnonlähteet risteävät jonkin verran, niiden välillä esiintyy vuorovaikutussuhteita. Euraasian alueella kettujen kantoja rajoittaa pääasiassa ilves, luoden siten suurpeto-pienpeto -suhteen (Pasanen-Mortensen ym., 2017). Skandinaviassa kettujen määrän lisääntyminen ja lajin dominointi koko alueella saattaa johtua vapautumisesta suurpedon, tässä tapauksessa ilveksen, aiheuttamasta paineesta (Elmhagen & Rushton, 2007).

Ilvestä esiintyi laajasti Skandinavian alueella 1800-luvulla, mutta niiden kannat pienenevät ihmisen toimesta lähes sukupuuton partaalle vuoteen 1920 mennessä (Elmhagen & Rushton, 2007). Kettujen kannat puolestaan olivat alimmillaan 1830-luvulla, ilveskantojen ollessa korkealla ja talvien ollessa kylmiä, mutta kettujen kannat kasvoivat korkeiksi ilveksen katoamisen jälkeen (Pasanen-Mortensen ym., 2017). Tästä esitettiin hypoteeseja, että kettu pienempänä saalistajana olisi joutunut paineen alaiseksi ilveksen läsnä ollessa (Pasanen-Mortensen ym., 2013).

Pienpedot saattavat joutua suurpetojen läsnä ollessa paineen alaisiksi, eivätkä siten voi hyödyntää ekosysteemin täyttä tuottavuuspotentiaalia (Elmhagen & Rushton, 2007). Tämän perusteella esitettiin, että kettukantojen tehokas kasvu olisi johtunut ilveksen häviämisestä 1800-luvun aikana (Elmhagen & Rushton, 2007). Epäiltiin myös, että ilveksen katoamisella

olisi ollut vaikutusta muillakin trofiatasoilla, sillä nykyään pienriistan ja pienten saalistajien kantoja rajoittaa monilla alueilla pääasiassa kettu (Elmhagen & Rushton, 2007).

Suuren nousun jälkeen kettujen kannat ovat pienentyneet jonkin verran vuoteen 2010 mennessä ilveksen paluun vuoksi, mutta ne ovat silti huomattavasti korkeammat kuin vuonna 1830, mikä todennäköisesti johtuu muuttuneista alhaalta ylös tapahtuvista säätelystä (Pasanen-Mortensen ym., 2017). Vaikka kettu vapautui paineesta ilveksen kadotessa, sen populaatiota rajoitti tämän jälkeen ekosysteemin tuottavuus (Elmhagen & Rushton, 2007).

Ilves tappaa kettuja (Helldin ym., 2006). Ne eivät aina syö tappamiaan kettuja, vaan jättävät ne jälkeensä lähes tai täysin kokonaisina (Pasanen-Mortensen ym., 2017). Ketun ja ilveksen kuullessa samaan kiltaan, nämä tapaukset ovat killan sisäisiä tappoja, jotka mitä todennäköisimmin johtuvat siitä, että kettu ja ilves kilpailevat osittain samoista resursseista (Pasanen-Mortensen ym., 2013). Koska ilves jättää usein tappamansa ketun syömättä, tappamista motivoi todennäköisesti jokin muu kuin ravinnonhankinta (Elmhagen ym., 2010). Kuitenkin jos alueen ekosysteemin tuottavuus on matalaa ja saalista on vähän, ilvekset saattavat tappaa kettuja myös ravinnoksi (Pasanen-Mortensen ym., 2017). Tätä esiintyy esimerkiksi rankkojen talvien aikana, joskin on myös mahdollista, että saalismäärän ollessa huono, kettu ottaa tavallista enemmän riskejä ja siten joutuu ilveksen saaliiksi (Pasanen-Mortensen ym., 2013).

Kettuja esiintyy nykyään tiheimmin maatalousalueilla, sillä niiden saaliseläimiä esiintyy siellä runsaimmin. Tämä viittaisi siihen, että maatalouden lisääntyminen ja alueiden kasvu on ollut ketulle hyödyllistä metsien pirstoutumisen kautta (Elmhagen & Rushton, 2007). Siitä ei ole varmuutta, että johtuuko ketun habitaatinvaihto ilveksen palaamisesta vai jostakin muusta, mutta habitaatin vaihtaminen on saattanut johtaa kettujen poistumiseen tietyiltä alueilta, ja siten niiden tiheyden pienenemiseen suuremmalla alueella (Helldin ym., 2006).

Kuten mainittua, ilves saattaa jättää jälkeensä haaskoja. Vaikka ilves usein palaa haaskalle, jää suuri osa tapetuista peuroista mahdollisesti haaskansyöjien käytettäväksi (J.-O. Helldin & Danielsson, 2007). Muun muassa ketut hyödyntävät ilveksen jälkeensä jättämiä metsäkaurishaaskoja (*Capreolus capreolus*) etenkin ankarien talvien aikana, mikäli muuta riistaa on ollut rajoitetusti, ja se onkin osoittautunut merkittäväksi ketun selviytymisen kannalta (Helldin & Danielsson, 2007).

Ilvesten jättämät hajumerkit vetävät kettuja puoleensa, josta on päätelty, että ne seuraavat hajuja haaskan toivossa (Wikenros ym., 2017) Toisaalta on myös esitetty, että kettu saisi ilveksen jättämistä hajuista informaatiota alueista, jolla ilves liikkuu, ja siten kettu osaisi muokata käyttäytymistään välttääkseen kohtaamisen (Wikenros ym., 2017). Se, että ilvekset tappavat kettuja, on siis voinut johtaa niin sanottuun pelkotekijään eli siihen, että kettu on muuttanut käyttäytymistään välttääkseen yhteentörmäykset ilvesten kanssa (Wikenros ym., 2017).

Joillakin alueilla oli kettuja tutkittaessa havaittu, että ne voivat joutua kapi -taudin uhriksi, ja tämä yhdistettynä huonoon ravintotilanteeseen saattaisi jossakin määrin selittää ketun määrän vähenemisen (Helldin ym., 2006). Myös erityisen kylmien ja ravintoköyhien talvien on havaittu vaikuttavan negatiivisesti kettukantoihin, kun taas ilveskantoihin se vaikuttaa positiivisesti (Pasanen-Mortensen ym., 2013).

Kettu ja ilves saattavat jakaa osan saaliseläimistä, kuten metsäjäniksen ja pyyn, mutta kaikkialla ilves ei kuitenkaan käytä näitä pääravintonaan. Tämän lisäksi ilves jättää jälkeensä säännöllisesti metsäkauriin ruhoja, joista pitäisi olla ketulle hyötyä ympäri vuoden, eli kettujen kantojen tulisi tämän mukaan nousta eikä laskea ilveksen kantojen kasvaessa (Helldin ym., 2006). Koska ilves ei yleensä käytä kettua ravinnokseen (Elmhagen ym., 2010), ei ketun kantojen lasku todennäköisesti johdu siitäkään, että ilveksen saalistaisivat niitä ylettömissä määrin.

Todisteet viitaisivat siihen, että ilveksen ja ketun kannalta tämänhetkiseen ekosysteemirakenteeseen olisi vaikuttanut sekä alhaalta ylös että ylhäältä alas vaikuttava säätely (Elmhagen & Rushton, 2007). On aineistoa, joka osoittaa alhaalta ylös suunnatun, eli resurssien toimesta tapahtuvan säätelyn olevan suuremmassa roolissa ketun populaation säätelyssä, kuin ylhäältä alas ilveksen toimesta vaikuttavan säätelyn (Elmhagen & Rushton, 2007).

Suurpedot, pienpedot ja niiden saaliit sisältävä kaskadi voi muokata biomassan jakautumista suurella skaalalla, ja muokata ekosysteemin rakennetta alueittain (Elmhagen ym., 2010). Ilveksen ja ketun tapauksessa se miten biomassa on jakautunut viestii ylhäältä alas tapahtuvan säätelyt olemassaolosta, ja siitä, että ilveksen biomassa säätelee ketun biomassaa, joka puolestaan säätelee esimerkiksi jäniksen biomassaa (Elmhagen ym., 2010).

Elmhagen ym. (2010) löysivät tutkimuksessaan kaksi eri ekosysteemirakennetta, joista ensimmäisessä ilves säätelee kettukantoja, minkä vuoksi jänikseen ei enää vaikuttanut niin voimakkaasti ylhäältä alas tapahtuva säätely, ja siten jäniksen biomassa pääsi kasvamaan. Toisessa ekosysteemissä kettukantoja säätelivät resurssit ja tuottavuus, eli kettukannat kasvoivat ekosysteemin tuottavuuden kasvaessa ja laskivat tuottavuuden laskiessa, ja jänikset joutuivat voimakkaamman saalistuspaineen alaisiksi (Elmhagen ym., 2010). Ilveksen kantojen muutoksilla voi siis olla vaikutusta sekä ylhäältä alas että alhaalta ylös vaikuttavaan säätelyyn, sekä pienpetojen ja saaliseläinten kantoihin (Elmhagen ym., 2010).

Vaikka ilvesten lisäksi myös susia elää samoilla alueilla ketun kanssa, ei susien ole havaittu rajoittavan kettukantoja niin voimakkaasti kuin ilveksen (Pasanen-Mortensen & Elmhagen, 2015). Tämä johtuu todennäköisesti siitä, että ketun ja ilveksen välillä esiintyy enemmän lajien välistä kilpailua kuin ketun ja suden välillä (Pasanen-Mortensen & Elmhagen, 2015). Jotta intensiivistä kilpailua, ja sitä myötä killansisäisiä tappoja ja jopa ravinnoksi saalistamista esiintyy, on kahden kilpailevan lajin oltava hieman eri kokoisia (Pasanen-Mortensen & Elmhagen, 2015). Näin on ketun ja ilveksen tapauksessa, minkä vuoksi niiden ravinnot ovat hyvin päällekkäiset. Suden kohdalla koko ero kettuun on jo sen verran isompi, että saaliseläimetkin eroavat kokoluokaltaan, minkä lisäksi susi myös usein saalistaa laumoissa ja voi siten hyödyntää suuria saaliseläimiä (Pasanen-Mortensen & Elmhagen, 2015).

Ehrich ym. (2016) havaitsivat, että arktisella alueella on kuitenkin mahdollista, että ketun leviämistä rajoittaa nimenomaan susi, eikä niinkään ilves. Ilveksiä ei ole levinnyt kovinkaan paljoa aivan Fennoskandian arktisemmille alueille, joten susi on siellä suurin saalistaja (Ehrich ym., 2016). Ekosysteemin tuottavuus on pohjoisen kylmässä ilmastossa alhaisempaa, mikä osin rajoittaa myös ketun levinneisyyttä (Ehrich ym., 2016). Tutkimuksessa kuitenkin havaittiin, että kettu välttää alueita joilla sudet elävät, sitä enemmän mitä pohjoisemmas siirrytään (Ehrich ym., 2016). Tämä pelkotekijä toimii suojana arktisella alueella elävän naalin kohdalla (*Vulpes lagopus*), joka muuten ilman välttämiskäyttäytymistä häviäisi kilpailussa ketulle (Ehrich ym., 2016). Ilveksellä ei ole havaittu olevan yhtä suoraa, toista petoeläintä suojelevaa vaikutusta ketun suhteen. Ilveksen ja ketun välillä on kuitenkin havaittavissa monen eri tyyppisiä vuorovaikutuksia, joita tutkimalla ekosysteemin rakenteita voi ymmärtää paremmin.

6. Lähteet

- Artsdatabanken. (2015a). Gaupe (*Lynx lynx*). Noudettu 4. helmikuuta 2019, osoitteesta <https://artsdatabanken.no/Pages/180905>
- Artsdatabanken. (2015b). Rødrev (*Vulpes vulpes*). Noudettu 4. helmikuuta 2019, osoitteesta <https://artsdatabanken.no/Pages/180936>
- Bartoń, K. A., & Zalewski, A. (2007). Winter severity limits red fox populations in Eurasia. *Global Ecology and Biogeography*, *16*(3), 281–289. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00299.x>
- Blanckenhorn, W. U., Hoeck, P. E. A., Reim, C., & Teuschl, Y. (2011). A cost of being large: genetically large yellow dung flies lose out in intra-specific food competition. *Evolutionary Ecology*, *25*(4), 875–884. <https://doi.org/10.1007/s10682-010-9442-x>
- Corcoran, A. J., & Conner, W. E. (2014). Bats jamming bats: food competition through sonar interference. *Science (New York, N.Y.)*, *346*(6210), 745–747. <https://doi.org/10.1126/science.1259512>
- Cupples, J. B., Crowther, M. S., Story, G., & Letnic, M. (2011). Dietary overlap and prey selectivity among sympatric carnivores: Could dingoes suppress foxes through competition for prey? *Journal of Mammalogy*, *92*(3), 590–600. <https://doi.org/10.1644/10-MAMM-A-164.1>
- Ehrich, D., Strømeng, M. A., & Killengreen, S. T. (2016). Interference in the tundra predator guild studied using local ecological knowledge. *Oecologia*, *180*(4), 1195–1203. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3521-1>
- Elmhagen, B., Ludwig, G., Rushton, S. P., Helle, P., & Lindén, H. (2010). Top predators, mesopredators and their prey: interference ecosystems along bioclimatic productivity gradients. *Journal of Animal Ecology*, *79*(4), 785–794. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01678.x>
- Elmhagen, B., & Rushton, S. P. (2007). Trophic control of mesopredators in terrestrial ecosystems: top-down or bottom-up? *Ecology Letters*, *10*(3), 197–206. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.01010.x>
- Glen, A. S., Berry, O., Sutherland, D. R., Garretson, S., Robinson, T., & de Tores, P. J. (2010). Forensic DNA confirms intraguild killing of a chuditch (*Dasyurus geoffroii*) by a feral cat (*Felis catus*). *Conservation Genetics*, *11*(3), 1099–1101. <https://doi.org/10.1007/s10592-009-9888-y>
- Hammerschlag, N., Broderick, A. C., Coker, J. W., Coyne, M. S., Dodd, M., Frick, M. G., ... Hawkes, L. A. (2015). Evaluating the landscape of fear between apex predatory sharks

- and mobile sea turtles across a large dynamic seascape. *Ecology*, 96(8), 2117–2126.
<https://doi.org/10.1890/14-2113.1>
- Hanski, I., Lindström, J., Niemelä, J., Pietiäinen, H., & Ranta, E. (1998). *Ekologia* (2. p.). Porvoo ; Helsinki ; Juva: WSOY.
- Helldin, J.-O., & Danielsson, A. V. (2007). Changes in red fox *Vulpes vulpes* diet due to colonisation by lynx *Lynx lynx*. *Wildlife Biology*, 13(4), 475–481.
[https://doi.org/10.2981/0909-6396\(2007\)13\[475:CIRFVV\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2981/0909-6396(2007)13[475:CIRFVV]2.0.CO;2)
- Helldin, J. O., Liberg, O., & Glöersen, G. (2006). Lynx (*Lynx lynx*) killing red foxes (*Vulpes vulpes*) in boreal Sweden - frequency and population effects. *Journal of Zoology*, 270(4), 657–663. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00172.x>
- Lehtonen, J., Lemmetyinen, R., Pihakaski, S., Portin, P., & Tirri, R. (2001). *Biologian sanakirja* (Uud. laito). Otava. Noudettu osoitteesta
<https://oula.finna.fi/Record/oula.717166>
- License, N., Fisheries, S., Marine, N., Service, F., Jolla, L., Road, R., ... Grove, P. (2017). Humpback whales interfering when mammal-eating killer whales attack other species : Mobbing behavior and interspecific altruism ?, 33(January), 7–58.
<https://doi.org/10.1111/mms.12343>
- Lynam, C. P., Llope, M., Möllmann, C., Helaouët, P., Bayliss-Brown, G. A., & Stenseth, N. C. (2017). Interaction between top-down and bottom-up control in marine food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(8), 1952–1957.
<https://doi.org/10.1073/PNAS.1621037114>
- Mattisson, J., Andrén, H., Persson, J., & Segerström, P. (2011). Influence of intraguild interactions on resource use by wolverines and Eurasian lynx. *Journal of Mammalogy*, 92(6), 1321–1330. <https://doi.org/10.1644/11-MAMM-A-099.1>
- Pasanen-Mortensen, M., & Elmhagen, B. (2015). Land cover effects on mesopredator abundance in the presence and absence of apex predators. *Acta Oecologica*, 67, 40–48.
<https://doi.org/10.1016/j.actao.2015.04.002>
- Pasanen-Mortensen, M., Elmhagen, B., Lindén, H., Bergström, R., Wallgren, M., van der Velde, Y., & Cousins, S. A. O. (2017). The changing contribution of top-down and bottom-up limitation of mesopredators during 220 years of land use and climate change. *Journal of Animal Ecology*, 86(3), 566–576. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12633>
- Pasanen-Mortensen, M., Pyykönen, M., & Elmhagen, B. (2013). Where lynx prevail, foxes will fail - limitation of a mesopredator in Eurasia. *Global Ecology and Biogeography*, 22(7), 868–877. <https://doi.org/10.1111/geb.12051>
- Rogers, C. M., & Caro, M. J. (1998). Song sparrows, top carnivores and nest predation: a test

- of the mesopredator release hypothesis. *Oecologia*, 116(1–2), 227–233.
<https://doi.org/10.1007/s004420050583>
- Suomen riistakeskus. (ei pvm.-a). Ilves. Noudettu 4. helmikuuta 2019, osoitteesta
<https://riista.fi/game/ilves/>
- Suomen riistakeskus. (ei pvm.-b). Kettu. Noudettu 4. helmikuuta 2019, osoitteesta
<https://riista.fi/game/kettu/>
- Svenska jägareförbundet. (2012). Lodjur (Lynx lynx). Noudettu 4. helmikuuta 2019,
 osoitteesta <https://jagareforbundet.se/vilt/vilt-vetande2/artpresentation/daggdjur/lodjur/>
- Svenska jägareförbundet. (2013). Räv (Vulpes vulpes). Noudettu 4. helmikuuta 2019,
 osoitteesta <https://jagareforbundet.se/syd/jonkopings-land/jagareforbundet-jonkoping/viltet/rav/>
- van Dijk, J., Gustavsen, L., Mysterud, A., May, R., Flagstad, Ø., Brøseth, H., ... Landa, A. (2008). Diet shift of a facultative scavenger, the wolverine, following recolonization of wolves. *Journal of Animal Ecology*, 77(6), 1183–1190. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01445.x>
- Wikenros, C., Aronsson, M., Liberg, O., Jarnemo, A., Hansson, J., Wallgren, M., ... Bergström, R. (2017). Fear or food – abundance of red fox in relation to occurrence of lynx and wolf. *Scientific Reports*, 7(1), 9059. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-08927-6>
- Wirsiing, A. J., Heithaus, M. R., & Dill, L. M. (2007). Fear factor: do dugongs (Dugong dugon) trade food for safety from tiger sharks (Galeocerdo cuvier)? *Oecologia*, 153(4), 1031–1040. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0802-3>
- WWF. (2016). Ilves. Noudettu 4. helmikuuta 2019, osoitteesta <https://wwf.fi/elainlajit/ilves/>