

Suurpetojen keskinäiset vuorovaikutussuhteet ja vaikutukset keskikokoisiin petoihin

Nette Kaukko

LuK-tutkielma
Biologian tutkinto-ohjelma
Oulun yliopisto
Syyskuu 2023

Sisällysluettelo

Tiivistelmä.....	3
1. Johdanto	4
2. Petojen väliset vuorovaikutussuhteet	6
2.1. Kilpailu	7
2.1.1. Resurssikilpailu (exploitation competition).....	8
2.1.2. Häirintä (interference interactions/competition).....	8
2.1.3. Kilpailun vaikutukset.....	9
2.2. Saalistus/tappaminen	9
2.3. Parasitismi	12
2.3.1. Kleptoparasitismi	12
2.4. Mutualismi.....	14
2.5. Kommensalismismi	15
2.6. Amensalismismi	16
3. Mesopetojen vapautumishypoteesi (mesopredator release hypothesis).....	17
4. Yhteenveto	18
5. Lähteet.....	20

Tiivistelmä

Lajien väliset vuorovaikutussuhteet ovat ekosysteemirakenteen ja -toiminnan ydin, ja ne jaetaan vaikutusten perusteella positiivisiin (+), negatiivisiin (–) ja neutraaleihin (0). Nisäkäspetojen väliset vuorovaikutukset voivat olla kilpailua (– –), saalistusta tai parasitismia (– +), mutualismia (+ +), kommensalismia (+ 0) ja amensalismia (– 0). Suuredoilla on tärkeä rooli eliöyhteisössä saalispopulaatioiden, muiden petojen ja vieraslajien runsauden kontrolloimisessa. Pedot voidaan jakaa suurpetoihin, keskikokoisiin petoihin (mesopetoihin) ja pienpetoihin. Tässä tutkielmassa tarkastelen tieteellisen kirjallisuuden avulla 1) boreaalisella vyöhykkeellä elävien suurpetojen välisiä vuorovaikutussuhteita, ja 2) suurpetojen vaikutuksia boreaalisen alueen keskikokoisiin petoihin eli mesopetoihin.

Kilpailu on todennäköisesti yleisin petojen välisen vuorovaikutuksen tyyppi. Petojen välillä on epäsuoraa resurssikilpailua joko kolmannen lajin tai yhteisen rajoittavan resurssin kautta. Häirintäkilpailu on suoraa ja ilmenee aggressiivisena käyttäytymisenä, kuten petokillan sisäisenä saalistuksena tai lajienvälisenä tappamisena. Kilpailun vaikutukset näkyvät eroina selviytymisessä ja lisääntymisessä. Petojen välinen saalistus voi olla symmetristä, jolloin kaksi lajia tappaa toisiaan, tai epäsymmetristä, jolloin toinen laji tappaa toista. Saalistuksen tai tappamisen seurauksena populaation kuolleisuus kasvaa ja saalislajin käyttäytyminen voi muuttua. Parasitismissa toinen laji hyötyy, kun toiselle vuorovaikutuksesta aiheutuu vain haittaa. Parasitismia petojen välillä kutsutaan kleptoparasitismiksi, ja siinä varastetaan jo hankittuja resursseja. Kleptoparasitismi petojen välillä on yleistä, ja sillä voi olla huippupetopopulaatiolle negatiivisia vaikutuksia liittyen energiansaannin ja runsauden vähentymiseen, sekä muutoksiin käyttäytymisessä.

Mutualismissa kumpikin laji hyötyy vuorovaikutuksesta. Eri petolajien yksilöt voivat muodostaa sekalajiryhmiä, joista kaikki ryhmän jäsenet hyötyvät. Hyödyt voivat liittyä pedoilta suojautumiseen, ravinnonhankintaan, sekä sosiaalisuuteen, lisääntymiseen ja kilpailuun. Kommensalismissa vain toinen laji hyötyy vuorovaikutuksesta, ja siinä yksi laji tuottaa toiselle resursseja ilman, että itse hyötyisi tai kärsisi siitä. Kommensalismusi petojen välillä ilmenee raatojen tarjoamisena, ja raadot ovatkin tärkeä ravinnonlähde joillekin pedoille. Amensalismissa toinen laji kärsii vuorovaikutuksesta. Siinä toinen laji esimerkiksi tuhoaa toisen elinympäristöä tai muuten aiheuttaa haittaa ilman, mutta ei itse hyödy tai kärsi siitä. Pedoilla amensalismusi ilmenee esimerkiksi jonkin lajin sulkemisena tämän elinympäristön ulkopuolelle. Kommensalismusi vaikuttaa populaatiokokoon positiivisesti ja amensalismusi negatiivisesti. Näitä vuorovaikutussuhteita on petojen välillä tutkittu vähän.

Vuorovaikutussuhteilla on vaikutuksia aina yksilötasolta koko ekosysteemeihin, jolloin näiden vuorovaikutusten ymmärtäminen on yhä tärkeämpi osa monien lajien suojelua. Pedot vaikuttavat yhteisöön ylhäältä alas-prosessien, kuluttamisen ja häirintäkilpailun, kautta. Muutokset suurpetojen populaatioissa voivat vaikuttaa mm. mesopetopopulaatioihin hillitsemällä niiden määrää tai toisaalta johtaa mesopetojen vapautumiseen, joka voi aiheuttaa puolestaan negatiivisia vaikutuksia saalispopulaatioihin. Petopopulaatioiden hallinta voi olla keino joidenkin saalislajien runsauden lisäämiseen ja epäsuorien vaikutusten tunteminen voi luoda pohjan joidenkin uhanalaisten lajien suojelulle. Petojen välisiä vuorovaikutussuhteita ei usein osata arvostaa, vaikka ne ovat elintärkeä osa ekosysteemiä, ja niiden suojelu voi olla avain monien uhanalaisten lajien suojeluun.

1. Johdanto

Lajien väliset vuorovaikutussuhteet ovat ekosysteemirakenteen ja -toiminnan ydin. Ne jaotellaan vaikutusten mukaan positiivisiin (+), negatiivisiin (–) ja neutraaleihin (0) (Saggiomo ym., 2017). Mahdollisia vuorovaikutussuhteita ovat kilpailu (– –), saalistus/parasitismi (+ –), mutualismi (+ +), kommensalismi (+ 0) ja amensalismi (– 0) (Krebs, 2009; Saggiomo ym., 2017). Yhteisöjen rakenne ja lajien vuorovaikutussuhteet pitkälti määrittelevät lajien menestyksen kaikissa ympäristöissä. Tämän takia kattava ymmärrys lajien välisistä vuorovaikutuksista on edellytys, kun pyritään vaikuttamaan luonnonpopulaatioiden menestykseen, esimerkiksi riistalajien hoitokeinoilla, uhanalaisten lajien suojelutoimilla tai vieraslajien torjumisessa (Krebs, 2009).

Petoeläimet ovat tärkeä osa yhteisöä, jossa niillä on voimakas vaikutus mm. ravintoketjujen kautta (Ritchie & Johnson, 2009). Pedot vaikuttavat ravintoketjuissa pääasiassa ylhäältä alaspäin. Saalistus johtaa väistämättä saalislajien yksilöiden poistamiseen ekosysteemeistä, ja tällä voi olla merkittäviä vaikutuksia niin saalispopulaatioon, kuin koko ekosysteemiinkin. Saalistus nähdään usein vain saalislajien tappamisena, vaikka myös eittävillä vaikutuksilla, kuten saalislajin käyttäytymisen muuttumisella, voi olla suuri merkitys yritettäessä täysin ymmärtää peto-saalis-suhteita (Lima, 1998). Petojen vaikutus saalispopulaatioon riippuu myös pedon erikoistumisesta trofiatasolla eli ravintoverkossa. Tiettyihin saalislajeihin erikoistuneet niin kutsutut specialistipedot säätelevät saalislajiensa runsautta, ja voivat aiheuttaa voimakkaasti saalislajin runsauden vaihtelua, kun taas laaja-alaisesti saalislajeja käyttävät generalistipedot enemmänkin vähentävät saalislajien runsauden vaihtelua (Krebs, 2009). Pedot yleisestikin vähentävät saalislajien runsautta, mutta vierasperäiset pedot ovat usein saalispopulaatioille haitallisempia, kuin kotoperäiset pedot, sillä saaliit ovat vierasperäisiä petoja kohtaan naiivimpia, eivätkä ne osaa muokata käyttäytymistään välttääkseen kyseisiä petoja (Salo ym., 2007).

Myös petojen vuorovaikutus toisten petojen kanssa vaikuttaa yhteisöjen rakenteeseen. Suurpedot voivat tukahduttaa keskikokoisten petojen eli mesopetojen (eng. mesopredator) populaatioita suoraan tappamisen tai resurssikilpailun kautta, tai epäsuorasti aiheuttamalla populaation kasvua hidastavia käyttäytymisen muutoksia. Toisaalta suurpedot voivat myös hyödyttää mesopetoja tarjoamalla resursseja esimerkiksi raatojen muodossa (Prugh & Sivy, 2020). Huippupetojen vaikutus mesopetoihin riippuu ympäristöstä ja ne vaikuttavat vierasperäisiin mesopetoihin voimakkaammin, kuin kotoperäisiin mesopetoihin (Selonen ym., 2022).

Petojen roolia ekosysteemien säätelijöinä ja biodiversiteetin säilyttäjinä pidetään jatkuvasti aiempaa tärkeämpänä (Ritchie & Johnson, 2009). Vaikka huippupetojen roolia ekosysteemissä ei vieläkään tunneta hyvin, ovat ne enenevässä määrin tunnistettu avainlajeiksi (eng. keystone species) (Koskela, 2013), eli lajeiksi, jotka ovat ekosysteemin tai eliöyhteisön toiminnan, pysyvyyden tai monimuotoisuuden kannalta keskeisemmässä asemassa kuin muut lajit (Krebs, 2009). Lisäksi sateenvarjolajin käsite (eng. umbrella species) on yhdistetty joihinkin suuriin petoeläimiin (Koskela, 2013). Sateenvarjolajiksi voidaan määritellä laji, joka edustaa koko yhteisöä tai ekosysteemiä, ja jota suojelemalla suojellaan samalla sekä sen elinympäristöä, että siinä asustavia muita lajeja (Krebs, 2009).

Lajien välisten vuorovaikutusten yhteisörakenteeseen vaikuttavien mekanismien ja vaikutusten laajuuden tunteminen on tärkeää kehitettäessä realistisia petopopulaatioiden suojelutoimia (Saggiomo ym., 2017). Lisäksi saalisajien suojelutoimia suunniteltaessa tarvitaan tietoa kyseisten saalisajien petojen lisäksi myös näitä petoja saalistavista pedoista (Linnell & Strand, 2000). Jotkin lajit voivat saada selviytymisensä kannalta olennaisia etuja ollessaan vuorovaikutuksessa muiden lajien kanssa, jolloin näiden vuorovaikutussuhteiden tunteminen voi olla keskeisessä osassa onnistuvien suojelutoimien laatimisessa (Saggiomo ym., 2017). Mesopetojen dynamiikoilla voi olla erityisen tärkeä vaikutus ihmiselle tärkeille ekosysteemeille ja resursseille, koska nämä generalistipedot sijoittuvat ravintoverkon keskelle. Mesopetojen hallitseminen voikin olla ekosysteemipalvelu, jota suurpedot tuottavat kaikkein tehokkaimmin, jolloin olisi tärkeää oppia tuntemaan niiden rooli ekosysteemissä, sekä suojella niitä ilmastonmuutoksenkin kiihtyessä (Prugh & Sivy, 2020).

Jokaiselle maanosalle on muodostunut suurista lihansyöjistä muodostuva suurpetokilta, johon kuuluu jäseniä karhuista, hyeenoista, sekä koira-, kissa- ja nääteläimistä (Koskela, 2013). Ekologinen kiltta on ryhmä lajeja, jotka käyttävät yleisiä resursseja samalla tavalla (Krebs, 2009). Suomessa esiintyy neljä maasuurpetoa; susi (*Canis lupus*), ilves (*Lynx lynx*), karhu (*Ursus arctos*) ja ahma (*Gulo gulo*) (Metsähallitus, 2015), jotka yhdessä muodostavat Suomen suurpetokillan (Koskela, 2013). Metsähallituksen ym. (2015) mukaan suurpedoiksi määritellään sellaiset suuret nisäkäspedot, jotka ravintoketjun huipulla saalistavat muita nisäkkäitä. Tässä kirjallisuuskatsauksessa mesopedoiksi määritellään Suomen riistakeskuksen (2014) mukaan 2,5 kg tai enemmän painavat, maalla elävät muut kuin suurpedot, joita ovat siis mäyrä (*Meles meles*), supikoira (*Nyctereutes procyonoides*), kettu (*Vulpes vulpes*) ja naali (*Vulpes lagopus*).

Globaalisti suurpetopopulaatiot ovat suuria, mutta ne ovat jakautuneet useisiin paikal-

lisiin, eristäytyneisiin populaatioihin (Koskela, 2013). Elinympäristöjen pirstoutuminen ja konfliktit ihmisten kanssa ovat aiheuttaneet monin paikoin suurpetopopulaatioiden pienenemisen ja jopa häviämisen (Prugh & Sivy, 2020). Ihmisten huippupetoihin kohdistama voimakas paine suoran vainon, elinympäristöjen muokkaamisen ja saaliseläinten määrän vähentämisen kautta aiheuttaa usein muutoksia petojen välisiin vuorovaikutussuhteisiin (Krofel ym., 2017). Vuonna 2019 tehdyn Suomen lajien uhanalaisuusarvioinnin mukaan karhu on silmälläpidettävä laji, ja ahma, sekä susi ovat erittäin uhanalaisia lajeja. Ilves on poistettu punaiselta listalta eli ilveskanta Suomessa on elinvoimainen, mutta vuoteen 2019 asti sekin oli silmälläpidettävä laji (Hyvärinen ym., 2019). Vaikka suurten lihansyöjien populaatiot ovat palautumassa joillakin alueilla, laskee niiden määrä toisaalla edelleen. Siispä lihansyöjien välisten positiivisten ja negatiivisten vuorovaikutussuhteiden parempi ymmärtäminen olisi tarvittavaa tieteeseen perustuvien suojelutoimien luomiseksi (Prugh & Sivy, 2020). Suurten lihansyöjien suojelulla voi myös olla tärkeä rooli vähemmän haluttujen lajien runsauden hallitsemisessa (Palomares & Caro, 1999). Esimerkiksi Euroopassa ilveskannan palautuminen voi vaikuttaa useampaan mesopetoon, mutta susikannan palautuminen voi vahvemmin estää Välimeren alueelta pohjoiseen leviävän vierasperäisen kultasakaalin etenemisen pohjoiseen (Krofel ym., 2017; Prugh & Sivy, 2020).

Tämän tutkielman tavoitteena on tarkastella tieteellisen kirjallisuuden avulla 1) boreaalisella vyöhykkeellä elävien suurpetojen välisiä vuorovaikutussuhteita, ja 2) suurpetojen vaikutuksia boreaalisen alueen keskikokoisiin petoihin eli mesopetoihin.

2. Petojen väliset vuorovaikutussuhteet

Suurpetokillan jäsenten välisiä vuorovaikutussuhteita on tutkittu vielä vähän (Koskela, 2013, s. 19), mutta petokillan jäsenten välisiä vuorovaikutuksia on huomattavissa kaikkialla, vaikka mahdollisuudet dokumentoida näitä vuorovaikutuksia ovat harvinaisia useimpien petojen luonteen vuoksi (Ballard ym., 2003). Iällä, koolla ja mahdollisella ryhmien muodostamisella on tärkeä rooli petojen välisten vuorovaikutusten seurausten määräytymisessä (Palomares & Caro, 1999). Vuorovaikutus nisäkäspetojen välillä voi olla siis kilpailua, saalistusta/parasitismia, mutualismia, kommensalismia ja amensalismia (Taulukko 1).

Taulukko 1. Mahdolliset vuorovaikutussuhteet nisäkäspetojen välillä.

Vuorovaikutussuhde	Vaikutus	Määritelmä	Esimerkki
Kilpailu (Resurssikilpailu, häirintäkilpailu)	(-, -)	Kaksi lajia tavoittelee samaa resurssia tai tappaa toisiaan kilpailun seurauksena	Karhut ja sudet kilpailevat hirven vassoista, ja sudet tappavat ahmoja näiden varastaessa saaliita
Saalistus/tappaminen (Killan sisäinen saalistus, lajienvälinen tappaminen)	(+, -)	Toisen lajin yksilö tapetaan ravinnoksi tai kilpailun eliminoimiseksi	Sudet tappavat ja joskus syövät supikoiria
Parasitismi (Kleptoparasitismi)	(+, -)	Laji varastaa toiselta lajilta tämän hankkimaa resurssia	Karhut varastavat suuren osan ilvesten tappamista saaliista
Mutualismi	(+, +)	Kaksi tai useampi laji tekee yhteistyötä	Kojootit ja Amerikanmäyrät saalistavat maaoravia yhdessä
Kommensalismi	(+, 0)	Laji tuottaa resursseja toiselle lajille ilman, että itse hyötyy tai kärsii siitä	Kettu ja supikoira hyödyntävät mäyrien pesäkoloja suojana ja lisääntymispaikkana
Amensalismi	(-, 0)	Laji aiheuttaa haittaa toiselle lajille ilman, että sillä on sille itselleen mitään vaikutusta	Ketut voivat sulkea naaleja pois näiden selviytymisen kannalta tärkeiltä alueilta

2.1. Kilpailu

Kilpailu on todennäköisesti yleisin lihansyöjäkillan jäsenten välisen vuorovaikutuksen tyyppi (Ballard ym., 2003) ja se on usein intensiivisintä samankaltaisten lajien välillä (Palomares & Caro, 1999). Se on perustavanlaatuinen ekologian käsite, joka ajaa kaikkea pitkäaikaisista evoluutioprosesseista ja laaja-alaisista yhteisö rakenteista reaaliaikaiseen yksilön käyttäytymiseen (Tallian ym., 2022). Kilpailua voi syntyä, kun kaksi lajia tavoittelee resurssia, jota ei ole riittävästi saatavilla kummallekin. Kahden lajin täytyy olla kiinnostuneita yhdestä tai useammasta resurssista ollakseen toistensa kilpailijoita (Krebs, 2009).

Syrjäyttävän kilpailun periaatteen (eng. the competitive exclusion principle) mukaan

kaksi niin samankaltaista lajia, että ne käyttävät samoja resursseja, eivät voi elää rinnakkain samassa paikassa toisen lajin muuten syrjäyttäessä kilpailijansa (Krebs, 2009). Syrjäyttävän kilpailun aste riippuu ekologisten lokeroiden ja tilankäytön päällekkäisyyden asteesta, ja rajoitettujen resurssien (kuten ruoan) saatavuudesta (Ballard ym., 2003). Lajienvälistä kilpailua on tunnistettu olevan kahta tyyppiä: resurssikilpailu (eng. exploitation competition) ja häirintäkilpailu (eng. interference competition) (Ballard ym., 2003; Linnell & Strand, 2000).

2.1.1. Resurssikilpailu (exploitation competition)

Resurssikilpailu on epäsuoraa ja tapahtuu kolmannen lajin tai yhteisen rajoittavan resurssin kautta (Krebs, 2009). Resurssia, jonka jokin laji on kuluttanut, ei voi kuluttaa enää mikään toinen laji. Jos tällaiset resurssit ovat rajoittava tekijä, muodostuu resurssikilpailua (Linnell & Strand, 2000). Eräs resurssikilpailun muoto on kilpailu ruoasta, jolloin lihansyöjät ovat vuorovaikutuksessa toistensa kanssa saalistaessaan samasta saalispopulaatiosta (Ballard ym., 2003). Esimerkiksi karhujen ja susien välillä resurssikilpailua esiintyy pääosin kesäisin, kun kumpikin saalistaa vastasyntyneitä hirven (*Alces alces*) vassoja (Tallian ym., 2022). Myös susi ja ilves voivat kilpailla ravinnosta riippuen niiden saalis pohjasta. Näiden kahden lajin yhteinen saalis Euroopassa on metsäkauris (*Capreolus capreolus*), ja ajoittain kilpailu ravinnosta voi olla kovaakin. Kuitenkin joskus ilveksen pääsaaliina ovat jänikset (*Lepus sp.*), jolloin suden kanssa kilpailu ei ole yhtä vahvaa (Ballard ym., 2003).

2.1.2. Häirintä (interference interactions/competition)

Häirintäkilpailu on suoraa ja ilmenee yksilöiden välillä aggressiivisena käyttäytymisenä (Ballard ym., 2003, s. 260), kuten lajienvälisenä tappamisena (eng. interspecific killing) (Koskela, 2013, s. 18) tai killan sisäisenä saalistamisena (eng. intraguild predation) (Linnell & Strand, 2000). Killansisäiset petoeläinten väliset häirintävuorovaikutukset eroavat saalislajien välisistä siinä mielessä, että ne voivat johtaa toisen osapuolen kuolemaan ja niitä esiintyy yleensä tilanteissa, joissa resurssien saatavuus ei ole rajoitettu (Linnell & Strand, 2000). Susien ja ahmojen väliset vuorovaikutukset ovat yksi parhaista häirintäkilpailun esimerkeistä. Ahmat voivat yrittää varastaa susien tappamia saaliita, jolloin sudet voivat jahdata ja jopa tappaa ahmoja (Ballard ym., 2003).

2.1.3. Kilpailun vaikutukset

Häirintäkilpailu aiheuttaa välittömästi toisen kilpailevan yksilön tai populaation syrjäytymisen resurssin parista (Ballard ym., 2003, s. 260). Resurssikilpailu vaikutukset ilmenevät yleensä muutoksina kummankin osapuolen selviytymisessä ja lisääntymisessä johtaen lopulta evolutiiviseen monimuotoisuuteen tai sukupuuttoon (Krebs, 2009).

Killan sisäiset häirintävuorovaikutukset (eng. interference intraguild interactions) voivat pienentää ympäristön kantokykyä enemmän kuin resurssikilpailu. Aggressiiviset häirintävuorovaikutukset voivat täysin sulkea toisen lajin pois kyseisestä elinympäristöstä tai pienemmässä mittakaavassa saada toisen lajin välttelemään alueita, joilla esiintyy dominoivampia lihansyöjiä. Suurempien, dominoivien lajien kanssa samoilla alueilla asuessaan joidenkin pienempien lajien populaatiotiheys voi olla pienempi, kuin saaliin saatavuuden perusteella voitaisiin olettaa, sillä pienempi laji voi joutua välttelemään suuremman lajin suosimia alueita. Tämän takia lajit, kuten naali, selviävät todennäköisesti paremmin alueilla, joilla saalista on vähän, koska saalisrikkaampia alueita hallitsevat niitä dominoivat lajit (Linnell & Strand, 2000).

Lajienväliset häirintävuorovaikutukset voivat myös vaikuttaa yksilön ruoanhankinnan tehokkuuteen. Joko hetkellinen tai alueellinen toisen petolajin vältteleminen, tai syrjäytyminen ravintorikkailta alueilta voi vähentää heikomman lajin ruoanhankinnan tehokkuutta enemmän, kuin saaliin saatavuuden perusteella voitaisiin olettaa (Linnell & Strand, 2000). Resurssikilpailu voi johtaa pedon ja saaliin vähentyneisiin kohtaamisiin, ja lisätä kyseisen pedon saalistamiseen käyttämää aikaa, jos toinen peto vähentää yhteisen saaliin saatavuutta (Tallian ym., 2022). Lisäksi populaatioiden kasvu voi heikentyä tappamisen kasvattaessa kuolleisuutta suoraan (Linnell & Strand, 2000).

2.2. Saalistus/tappaminen

Kilpailun ohella saalistus on yksi yhteisöjen rakenteeseen merkittävimmin vaikuttavista vuorovaikutussuhteista (Krebs, 2009). Killan sisäinen saalistus on yhdistelmä äärimmäistä häirintäkilpailua ja saalistusta, ja siinä mahdollinen kilpailija tapetaan, sekä syödään saaden näin välittömiä energiahyötyjä (Glen & Dickman, 2005; Polis ym., 1989). Lajienvälisessä tappamisessa uhri sen sijaan tapetaan ilman energiahyötyjä (Ritchie & Johnson, 2009), ja se on yleistä nisäkäslhansyöjien keskuudessa (Palomares & Caro, 1999). Killan sisäistä saalistamista ja lajienvälistä tappamista käsitellään useissa lähteissä synonyymeinä.

Huippupeto voi tappaa toisen petolajin yksilön joko ravinnoksi tai eliminoidakseen

mahdollisen kilpailijan, joten killan sisäinen saalistus on todennäköisesti äärimmäistä häirintäkilpailua, jossa ravinnon saanti on vain lisähyöty (Polis ym., 1989; Ritchie & Johnson, 2009). Suhteellinen ruumiinkoko ja trofisen erikoistumisen aste ovat kaksi killan sisäisen saalistuksen tiheyteen ja suuntaan eniten vaikuttavaa tekijää (Polis ym., 1989). Petoeläimillä killan sisäinen saalistaminen on yleisintä sellaisten lajiparien välillä, joiden ruumiinkokojen välinen suhde on keskitasoinen. Saalistus on vähemmän yleistä, jos lajiparin ruumiinkoot eroavat paljon toisistaan, tai jos lajit ovat hyvin samankokoisia (Palomares & Caro, 1999). Esimerkiksi suden ja ilveksen ruumiinkoot ovat melko lähellä toisiaan, eikä niiden välillä todennäköisesti ole tappamista tai saalistusta, kun taas suden ja ketun tapauksessa sudet tappavat ja joskus myös syövät kettuja (Ballard ym., 2003). Lajienvälinen tappaminen ja killan sisäinen saalistaminen voidaan jakaa symmetriseen ja epäsymmetriseen (Palomares & Caro, 1999; Polis ym., 1989).

Symmetrisessä tappamisessa kaksi laji tappaa toisiaan. Yleisintä on, että jokin laji saalistaa suuremmasta lajista vain nuoria yksilöitä, ja suuremman lajin yksilöt saalistavat pienemmästä lajista joko nuoria, tai aikuisia yksilöitä, tai molempia (Palomares & Caro, 1999; Polis ym., 1989). Esimerkiksi ketut ja mäyrät tappavat vain toistensa nuoria yksilöitä. Kuitenkin ryhmiä muodostavat lihansyöjät voivat tappaa jopa 12 kertaa itseään painavampia yksilöitä (Palomares & Caro, 1999). Esimerkiksi sudet voivat tappaa jopa aikuisia karhuja, vaikka suurimmaksi osaksi sudet tappavat vain karhunpentuja. Karhut voivat puolestaan tappaa sekä aikuisia, että nuoria susia (Ballard ym., 2003).

Epäsymmetrisessä tappamisessa yksi laji tappaa toista (Palomares & Caro, 1999). Yleisesti suuremmat lajit syövät pienempiä lajeja, mutta ikärakenteella on myös merkitystä, sillä joissakin tapauksissa jokin laji voi saalistaa toisesta lajista vain nuoria yksilöitä. Joskus taas jonkin lajin nuoret yksilöt voivat tappaa toisen lajin nuoria yksilöitä ja kasvaessaan siirtyä tappamaan kyseisen lajin aikuisia yksilöitä (Polis ym., 1989). Esimerkiksi sudet tappavat ja joskus myös syövät supikoiria (Ballard ym., 2003), ja mäyrät taas tappavat supikoirien pentuja, mutta ei koskaan, tai vain hyvin harvoin, aikuisia yksilöitä (Kowalczyk ym., 2008).

Vuodenajalla ja ravinnonsaataavuudella voi olla merkitystä siihen, tuleeko saalis tapetuksi ja syödäänkö se. Saalislajien ominaisuuksilla ei kuitenkaan vaikuttaisi olevan merkitystä ravinnoksi joutumisen kannalta, sillä joskus saalis syödään, mutta joskus ei (Palomares & Caro, 1999). Esimerkiksi susien ja karhujen välisissä vuorovaikutuksissa sudet saattavat joskus syödä karhuja, ja karhut susien pentuja, mutta eivät läheskään aina (Ballard ym., 2003). Lajienvälinen tappaminen on yleisintä kylminä kuukausina, kun saalista on vähemmän tarjolla ja kilpailu ruoasta saattaa olla kovaa. Saalis voidaan kuitenkin jättää syömättä, jos vaihtoehtoista ravintoa

on riittävästi tarjolla (Palomares & Caro, 1999). Killan sisäinen saalistus voi lisääntyä killan ulkopuolisen saaliin runsauden vähentyessä. Jos killan sisäinen saalistaminen on passiivista, se lisääntyy, kun killan ulkopuolisen saaliin osuus on pienempi kuin killan sisäisen. Se voi myös olla aktiivista, jolloin siihen liittyy käyttäytyminen muokkaamista. Nälkäiset saalistajat voivat laajentaa ruokavaliotaan niin, että siihen sisältyy killan jäseniä tai toisaalta, nälkäiset kuluttajat voivat liikkua enemmän johtaen lisääntyneisiin kohtaamisiin killan sisäisten saalistajien kanssa (Polis ym., 1989). Polisin ym. (1989) mukaan killan sisäinen saalistus voi suuntautua saalistajan lähimpiä potentiaalisia kilpailijoita, eli samoja resursseja eniten käyttäviä lajeja kohti. Tämä voi johtua suorasta valinnasta hyökätä näitä saaliita kohti tai siitä, että kohtaamisten määrä tyypillisesti kasvaa mitä samankaltaisempaa ekologisen lokeron käyttäminen on. Oli syy mikä tahansa, ilmiö on yleinen maaekosysteemien lihansyöjien keskuudessa.

Killan sisäinen saalistus on laajalle levittynyttä ja sillä on merkittäviä vaikutuksia monien lajien levinneisyyteen, läsnäoloon, sekä evoluutioon (Polis ym., 1989). Lajienvälisellä tappamisella tai killansisäisellä saalistuksella on ajateltu olevan pelkkää kilpailua tai saalistusta monimutkaisempia vaikutuksia populaatioiden ja yhteisöjen rakenteeseen. Vaikutukset saalispopulaatioon voivat olla niin suoria, kuin epäsuoriaakin (Palomares & Caro, 1999; Polis ym., 1989).

Suorana seurauksena populaation kuolleisuus kasvaa ja lajienvälisestä tappamisesta johtuva kuolleisuus voi kattaa jopa 43–68 % populaation yksilöiden kuolemista (Palomares & Caro, 1999). Lisäksi huomattavan suuri osa poikaskuolleisuudesta voi olla saalistuksen seurausta (Linnell & Strand, 2000). Esimerkiksi Euroopassa ketut ja sudet voivat rajoittaa mäyräpopulaatioiden runsautta lajienvälisen tappamisen kautta, ja ketut voivat jopa hävittää naalit kokonaan saarilta tai näiden levinneisyysalueiden reunoilta (Palomares & Caro, 1999). Killan sisäinen tappaminen onkin yksi tärkeimmistä lajien kuolleisuutta lisäävistä tekijöistä (Linnell & Strand, 2000).

Epäsuoria seurauksia ovat puolestaan tilankäytön muutokset, aktiivisuuden muutokset, ryhmien muodostaminen, sekä muutokset saalispopulaatioissa. Saalislajit voivat välttää asuttamasta alueita, jotka menevät petolajin elinalueen kanssa päällekkäin (Palomares & Caro, 1999). Esimerkiksi ahmat saattavat asuttaa samoja alueita kuin sudet, koska kyseisillä alueilla on suurempi ruhojen saatavuus, mutta eivät elä kovin lähellä susia välttääkseen killan sisäisen saalistuksen (Koskela, 2013). Saalislajit voivat myös muokata aktiivisuuttaan vähentääkseen kohtaamisia petolajin kanssa. Esimerkiksi ketun ja naalin tapauksessa kummankin lajin yksilöt ovat vain harvoin aktiivisia samaan aikaan, ja naalien aktiivisuus usein vähenee kettujen ollessa läsnä (Palomares & Caro, 1999). Saaliiksi joutumisen pelko voikin olla enemmän populaation

kasvua rajoittava tekijä, kuin suoraan tapetuksi tuleminen (Prugh & Sivy, 2020). Myös ryhmien muodostaminen voi antaa pien- ja mesopedoille petoja torjuvia ominaisuuksia, sekä etuja ravinnon hankintaan liittyen (Palomares & Caro, 1999). Ryhmien muodostus voi auttaa huomaamaan lähestyvät pedot, sekä puolustamaan hankittua resurssia, kuten ravintoa (Stensland ym., 2003). Petolajin läsnäolo voi myös aiheuttaa muutoksia saalispopulaatioissa, joka on suoran, petojen välisen, vuorovaikutuksen ulkopuolella (Palomares & Caro, 1999). Suurten lihansyöjien katoaminen alueelta voi johtaa pien- ja mesopetojen kasvaneeseen populaatiotiheyteen eli mesopetojen vapautumiseen (eng. mesopredator release) aiheuttaen näin lisää painetta saalispopulaatioon (Linnell & Strand, 2000; Palomares & Caro, 1999). Esimerkiksi kettujen määrän on huomattu kasvavan nopeimmin silloin, kun susien ja ilvesten määrä vähenee nopeimmin. Lisäksi ahmojen on havaittu muuttavan ravintokäyttäytymistään susien ollessa läsnä, sillä ahmat alkavat hyödyntämään susien metsästämiä hirven raatoja porojen (*Rangifer tarandus tarandus*) ja pienten jyrksijöiden sijaan (Ritchie & Johnson, 2009). Suuret lihansyöjät siis hyödyttävät saalispopulaatioita kontrolloimalla mesopetoja (Palomares & Caro, 1999).

2.3. Parasitismi

Jos mutualismin epäsymmetrisyys on vielä kommensalismia pahempi, puhutaan parasitismistä. Parasitismisissä vuorovaikutussuhteesta on hyötyä toiselle organismille aiheuttaen vain haittaa toiselle organismille ja se onkin historiallisesti ajatellen kehittynyt saalistuksen muoto (Saggiomo ym., 2017). Parasiitit eli loiset aiheuttavat isäntälajilleen usein ei-tappavaa harmia, mutta usein juuri sublethaalit (eng. sublethal) eli isäntälajin hyvinvointia huonontavat ei-tappavat vaikutukset ovat ekologisessa mielessä tärkeimpiä. Loisten häiritsemät lajit voivat esimerkiksi tuottaa vähemmän jälkeläisiä ja joutua todennäköisemmin saaliiksi. Parasitismi voi siis olla vuorovaikutuksessa kilpailun ja saalistuksen kanssa vaikuttaessaan populaatiodynamiikkaan. Lähes jokaisella kasvi- ja eläinlajilla on loisia (Krebs, 2009). Nisäkäslihansyöjien välillä vuorovaikutussuhdetta kutsutaan kleptoparasitismiksi.

2.3.1. Kleptoparasitismi

Kleptoparasitismi on kilpailun muoto, jossa varastetaan jo hankittuja resursseja ja se on lihansyöjien keskuudessa yksi vallitsevista vuorovaikutuksen muodoista killan sisäisen saalistuksen lisäksi (Prugh & Sivy, 2020; Saggiomo ym., 2017). Vaikka raadot ovat tärkeä ravinnonlähde useille mesopedoille (Prugh & Sivy, 2020), tiedetään lihansyöjien välisistä

kleptoparasistisista vuorovaikutussuhteista vielä todella vähän (Saggiomo ym., 2017). Yleisesti opportunistiset mesopedot riistävät suurempien lihansyöjien tappamia ruhoja, ja tämä voi olla tärkeä ruoanlähde alueilla, joissa ne asuvat yhdessä (Prugh & Sivy, 2020).

Moni suuri lihansyöjä tuottaa ravintoa mesopedoille raatojen muodossa, mutta jotkut suurpedot voivat raatojen tarjoamisen sijaan varastaa niitä pienemmiltä pedoilta. Esimerkiksi karhut varastavat Euroopassa n. 30–60 % ilvesten tappamista saaliista vaikuttaen näin vahvasti yhteisörakenteeseen monopolisoimalla raatoja ja pakottaen ilvekset tappamaan enemmän kavio- ja sorkkaeläimiä (Prugh & Sivy, 2020). Macdonaldin ym. (2004) mukaan laumojen muodostavat lajit voivat kuitenkin puolustaa tappamaansa saalista jopa itseään kymmenen kertaa suuremmalta pedolta. Toisaalta laumojen muodostavat lajit voivat myös riistää saaliita itseään huomattavasti suuremmilta pedoilta. Sosiaaliset, ryhmiä muodostavat lajit saavat myös usein hyödynnettyä suuremman osan tappamastaan saaliista ennen kuin se riistetään, vaikka ruokaillessa esiintyy yleensä lajin sisäistä kilpailua (eng. intraspecific competition). Yksittäiset pedot taas syövät tappamansa saaliin useiden päivien kuluessa ja ovat siksi alttiimpia menettämään saaliinsa kleptoparasiiteille (Allen ym., 2021).

Samoin kuin kommensalismissa, suurten lihansyöjien mahdollistamat ruhot voivat olla normaalia tärkeämpiä, kun muut resurssit ovat rajallisia, jolloin hyödyt voivat ylittää mahdollisesti saaliiksi joutumisen haitat (Prugh & Sivy, 2020). Esimerkiksi susien tarjoamat raadot ovat ketuille tärkeä ravinnonlähde, mutta riski tulla tapetuksi saalista varastaessa on suuri (Ballard ym., 2003). Suurten lihansyöjien tappamien ruhojen varastaminen voikin joissakin tapauksissa olla enemmänkin ekologinen ansa, kuin helppo saalis mesopedoille. Kohtalokkaan vetovoiman hypoteesin (eng. the fatal attraction hypothesis) mukaan pienempiä petoja vetää puoleensa mahdollisuus saada ylijäämävainoa, mutta se voi myös koitua niiden kohtaloksi. Hypoteesin mukaan raatojen varastaminen voi myös lisätä killan sisäistä saalistusta kahdella tavalla: 1) lisäämällä resurssikilpailua ja luoden näin motivaation tappamiselle, ja 2) lisäämällä kohtaamisia, jolloin muodostuu mahdollisuus tappamiselle (Prugh & Sivy, 2020).

Kleptoparasitismilla voi olla negatiivisia vaikutuksia huippupetojen populaatioihin ja käyttäytymiseen. Näihin negatiivisiin vaikutuksiin lukeutuu energiansaannin vähentyminen, isäntälajin runsauden vähentyminen, ja muutokset isäntälajin käyttäytymisessä liittyen esimerkiksi saalistamiseen (Allen ym., 2021). Kleptoparasitismi voi vaikuttaa lihansyöjien yhteisöihin muuttaen isäntälajin energiabudjettia tehden sen populaatiosta haavoittuvaisen. Menettäessään saalista kleptoparasiiteille, isäntälaji joutuu saalistamaan enemmän ja ottamaan enemmän riskejä saadakseen saalista. Vähentyneen ravinnon saatavuuden ja lisääntyneen saalistusaktiivisuuden myötä isäntälajin energiakustannukset voivat muuttua kestävämmiksi

(Saggiomo ym., 2017). Esimerkiksi ilvespopulaatioiden kärsiessä jo valmiiksi useiden raadonsyöjien aiheuttamista negatiivisista vaikutuksista, voi vierasperäisen kultasakaalin levittäytyminen vieläkin lisätä ilvesten ahdinkoa. Kultasakaalin ilveksiin kohdistaman kleptoparasitismien seurauksia ilvespopulaatioihin ei kuitenkaan vielä tiedetä tarkkaan, mutta se on selkeä uhka ilvespopulaatioille (Krofel ym., 2022).

2.4. Mutualismi

Mutualismissa killan sisäiset vuorovaikutukset ovat hyödyllisiä molemmille lajeille (Koskela, 2013, s. 19). Mutualismista puhuttaessa viitataan usein kasvien ja eliöiden väliseen vuorovaikutussuhteeseen (Krebs, 2009), mutta mutualismi on mahdollista myös nisäkäslihansyöjien välillä (Saggiomo ym., 2017) vaikkakin se on yksittäisten lihansyöjien välillä melko harvinaista (Thornton ym., 2018). Nisäkäslihansyöjien välisistä mutualistisista vuorovaikutussuhteista tiedetään kuitenkin vielä melko vähän (Stensland ym., 2003).

Eri lajien välinen yhteistyö voi tuottaa ryhmälle useita etuja. Eri lajien yksilöiden muodostamia ryhmiä eli sekalajiryhmiä (eng. mixed species group) esiintyy useissa eri ympäristöissä, ja ne eroavat kestoltaan, esiintymistiheydeltään, toiminnoiltaan ja rakenteiltaan merkittävästi toisistaan (Saggiomo ym., 2017). Sekalajiryhmissä yksilöt voivat saada etuja esimerkiksi ruoan hankintaan ja petojen välttämiseen liittyen. Lisäksi ryhmien muodostamiseen voi liittyä myös sosiaalisia ja lisääntymiseen liittyviä etuja (Stensland ym., 2003).

Sekalajiryhmissä petojen välttäminen ja pedoilta puolustautuminen helpottuu. Yksilön todennäköisyys tulla valituksi saaliiksi pienenee, kun ryhmässä on enemmän jäseniä. Lisäksi mitä enemmän ryhmässä on yksilöitä, sitä enemmän siinä on silmiä ja korvia havaitsemassa petojen lähestyminen. Tällöin havaitsemisen todennäköisyys kasvaa, ja yksittäisen yksilön valppaana olemisen tarve vähenee. Pienempien lajien yksilöt voivat hakea suojaa suurempien lajien joukoista, sillä usein suuremman lajin yksilöt saavat ajettua saalistajan pois. Teoriassa eri petolajit voisivat muodostaa ryhmiä puolustautuakseen saalistajilta, mutta tämän katsotaan olevan epätodennäköistä otettaessa huomioon nisäkäspetojen elämäntavat (Stensland ym., 2003).

Myös ravinnon löytäminen helpottuu sekalajiryhmissä, ja ravinto saadaan hyödynnettyä paremmin. Eri lajit hyödyntävät ravinnosta eri osia, jolloin lajit, joilla on hieman erilaiset ravintovaatimukset, hyötyvät ravinnonhankinnasta ryhmissä. Jos lajien ruokavaliot ovat liian samanlaiset, voi mahdollinen kilpailu olla kuitenkin suurempi haitta, kuin ryhmäytymisestä saatava hyöty (Stensland ym., 2003). Esimerkiksi kojoottien (*Canis latrans*) ja

Amerikanmäyrän (*Taxidea taxus*) on havaittu kulkevan ja saalistavan maaoravia (*Spermophilus armatus*) lähellä toisiaan, sillä mäyrä voi saalistaa maan alla kojootin odotellessa maan pinnalla, jolloin maaoravan pyrkiessä maan alta pois, joutuu se kojootin saaliiksi tai välttellessään pinnalla odottavaa kojootia, joutuu se Amerikanmäyrän saaliiksi. Yhdessä saalistamisen on havaittu lisäävän kojootin saalistusosaa, mutta vaikutuksia mäyrälle ei ole havaittu toistaiseksi, jolloin vuorovaikutussuhde saattaa olla itseasiassa olla kommensalistinen (Thornton ym., 2018). Vaikkei tutkittua tietoa vielä juurikaan ole, teoriassa myös Euroopan boreaalisen alueen pedoilla voi olla samankaltaisia mutualistisia vuorovaikutussuhteita kuin kojooteilla ja Amerikanmäyrillä. Stenslandin ym. (2003) mukaan, vaikka lihansyöjälajit ovat usein sosiaalisia, eivät ne välttämättä tee yhteistyötä esimerkiksi ravintoa hankkiessaan, sillä ryhmässä metsästäminen on monimutkaista.

Ryhmäytymisestä voidaan saada hyötyjä myös lisääntymiseen, sosiaalisuuteen ja kilpailuun liittyen. Reviirin puolustaminen voi olla helpompaa sekalajiryhmissä, ja lisääntymiskumppanin löytäminen voi helpottua kilpailun vähentyessä. Sekalajiryhmissä eri lajit voivat myös esimerkiksi leikkiä toistensa kanssa, sekä hoitaa toisiaan (Stensland ym., 2003). Kuitenkin nisäkäspetojen välisistä mutualistisista vuorovaikutussuhteista ja niiden vaikutuksista tarvitaan vielä paljon lisää tietoa.

2.5. Kommensalismismi

Mutualismi voi olla epäsymmetristä, jolloin puhutaan usein kommensalismista (Saggiomo ym., 2017). Kommensalismissa killan sisäiset vuorovaikutukset ovat hyödyllisiä toiselle lajille (Koskela, 2013, s. 19) ja sillä yleensä tarkoitetaan tilannetta, jossa organismi tuottaa resursseja toiselle organismille, mutta ei itse hyödy tai kärsi siitä (Saggiomo ym., 2017). Esimerkiksi mäyrä usein helpottaa ketun ja supikoiran selviytymistä, sillä nämä kaksi hyödyntävät mäyrien suuria pesäkoloja suojana, sekä lisääntymispaikkana. Etenkin supikoirat hyötyvät mäyrien pesäkoloista talvisin, jolloin mäyrät ovat talviunilla luolaverkostonsa yhdessä osassa, ja supikoirat voivat hyödyntää luolaston toista puolta suojautuakseen kylmältä ja saalistukselta ilman vaaraa joutua negatiiviseen vuorovaikutukseen mäyrän kanssa. Tällainen vuorovaikutussuhde lisää supikoirien selviytymistodennäköisyyttä, mutta ei vaikuta mäyräpopulaatioon (Kowalczyk ym., 2008). Epäsuorassa kommensalismissa taas jokin dominoiva peto tukahduttaa toista petoa hyödyttäen näin epäsuorasti tämän pedon kilpailijoita (Glen & Dickman, 2005).

Kommensalistisissa ravinnonhankintatilanteissa on usein ”seuraajalaji”, joka pyrkii

seuraamaan ”johtajalajia” ja hyödyntämään tämän löytämiä tai hyödyntämiä resursseja (Thornton ym., 2018). Esimerkiksi raadonsyöjälajit, karhu ja ahma, ilmentävät kommensalismia ruokailemalla muiden, tehokkaampien saalistajien tappamalla ruhoilla (Koskela, 2013). Ketut ja todennäköisesti myös naalit hyötyvät susien läsnäolosta ilman, että niillä olisi ainakaan merkittävää vaikutusta susipopulaatioihin, sillä sudet tarjoavat näille merkittävän ruoanlähteen raatojen muodossa. Ainakin kettujen populaatiokoot ovat useassa tapauksessa kasvaneet, kun ne ovat eläneet susien kanssa samalla alueella (Ballard ym., 2003). Myös ahmat saattavat asuttaa samoja alueita kuin sudet, koska kyseisillä alueilla on suurempi ruhojen saatavuus (Koskela, 2013). Petolajit myös usein eroavat toisistaan raatojen hyödyntämiskyvyssä, jolloin jonkin petoeläimen hylkäämässä ruhossa voi olla hyödynnettävää vielä jollekin toiselle pedolle. Peto voi esimerkiksi jättää saaliinsa luut hyödyntämättä, jolloin toinen peto voi halkaista ne päästäkseen käsiksi luuytimeen, ja kolmas peto voi hyödyntää vielä loput luusta (Macdonald ym., 2004).

2.6. Amensalism

Amensalismissa organismi aiheuttaa haittaa toiselle organismille, vaikkei se vaikuta siihen itseensä positiivisesti, eikä negatiivisesti. Amensalismista ylipäänsä tiedetään vielä melko vähän, joten amensalismista lihansyöjien välillä tiedetään vielä vähemmän (Saggiomo ym., 2017). Amensalistiset vuorovaikutussuhteet ovat kuitenkin potentiaalisesti tärkeitä yhteisörakenteiden ymmärtämiseksi, joten tutkimustietoa tarvitaan lisää (Townsend ym., 2002).

Amensalism kahden lajin välillä voi ilmetä esimerkiksi niin, että jokin laji tuhoaa toisen lajin elinympäristöä tai muuten vahingoittaa jotakin toista lajia tahattomasti (Townsend ym., 2002). Muun muassa selkärangaiset kasvinsyöjät voivat syödessään tuhota jonkin selkärangattoman elinympäristöä, mutta amensalismia voi kuitenkin esiintyä myös taksonomisesti läheisempien lajien keskuudessa (Saggiomo ym., 2017). Esimerkiksi jotkin lintulajit voivat sulkea toisia lintulajeja pois alueelta, ilman että siitä on niille itselleen hyötyä tai haittaa (Townsend ym., 2002).

Amensalismia voi olla haastavaa erottaa esimerkiksi kilpailusta. Tutkijat ovat usein selittäneet kahden ekologisesti samankaltaisen lajin alueellista eristäytymistä kilpailulla, mutta todisteet kilpailusta ekologisten lokeroitten toteutumisen eroja selittävänä tekijänä ovat heikkoja (Townsend ym., 2002). Esimerkiksi ketut voivat sulkea naaleja pois alueilta, jotka olisivat naaleille tärkeitä selviytymisen ja lisääntymisen kannalta. Ketuilla siis on osoitettu

olevan negatiivisia vaikutuksia naalipopulaatioihin (Tannerfeldt ym., 2002), mutta ei ole todisteita siitä, että ketut erityisemmin hyötyisivät naalien poissaolosta. Lisäksi Selonen ym. (2022) raportoivat susien ja ilvesten vaikuttavan negatiivisesti supikoirapopulaatioihin, sillä nämä tappavat supikoiria, mutteivat useinkaan syö näitä. He eivät kuitenkaan raportoineet vuorovaikutuksella olevan mitään vaikutusta susiin tai ilveksiin. Amensalismen tutkiminen voisi luoda uudenlaista pohjaa suurten petoeläinten ekologisen roolin tutkimiselle (Saggiomo ym., 2017).

3. Mesopetojen vapautumishypoteesi (mesopredator release hypothesis)

Ekosysteemirakenne määräytyy alhaalta ylös- (eng. bottom up) ja ylhäältä alas-prosessien (eng. top down) välisten vuorovaikutusten perusteella. Alhaalta ylös-prosessit liittyvät alkutuotantoon eli ravinteisiin (Pasanen-Mortensen ym., 2017). Maaperän ravinteet siis säätelevät eliöyhteisöä, sillä ravinteet säätelevät kasvien, kasvit puolestaan kasvinsyöjien ja kasvinsyöjät petojen runsautta (Krebs, 2009). Ylhäältä alas-prosessit taas liittyvät kuluttamiseen ja häirintäkilpailuun, ja niiden tärkeys on paljastunut huippupetojen vähenemisen myötä, sillä huippupetojen häviäminen voi johtaa mesopetojen vapautumiseen (eng. mesopredator release) (Pasanen-Mortensen ym., 2017). Tutkimuksissa on vahvasti painotettu lihansyöjien saalispopulaatioihin kohdistamia ylhäältä alas-vaikutuksia ja vastaavasti hyvin vähän petojen vaikutuksia toisiinsa (Linnell & Strand, 2000).

Yhden lihansyöjälajin yksilömäärän muuttaminen voi johtaa suoraan muiden petojen määrän kasvuun tai vähenemiseen, ja sitä kautta vaikuttaa monimutkaisesti saalispopulaatioihin (Linnell & Strand, 2000). Esimerkiksi jonkin suurpedon katoaminen alueelta voi johtaa mesopetojen vapautumiseen aiheuttaen lisää painetta saalispopulaatioon (Palomares & Caro, 1999). Mesopetojen vapautumishypoteesin (en. mesopredator release hypothesis) mukaan mesopetojen määrän lisääntymisellä vähentyneen killansisäisen kilpailun ja saalistamisen myötä voi olla negatiivisia vaikutuksia saalispopulaatioihin (Pasanen-Mortensen ym., 2013). Suuret lihansyöjät siis rajoittavat mesopetojen populaatiokokoa tehokkaammin kuin ihmiset (Prugh & Sivy, 2020) ja hyödyttävät saalispopulaatioita kontrolloimalla mesopetoja (Palomares & Caro, 1999). Esimerkiksi ilveksen on havaittu säätelevän kettujen määrää. Kettujen määrä voi laskea huomattavasti ilvesten määrän ollessa runsaimmillaan. Ilveksen poissa ollessa ketut vapautuvat saalistuksesta ja ylhäältä alas-prosessien sijaan niitä rajoittaakin enää vain alhaalta ylös-prosessit, kuten ravinnon saatavuus (Pasanen-Mortensen ym., 2017).

4. Yhteenveto

Suur- ja mesopetojen väliset vuorovaikutukset voivat olla niin positiivisia, negatiivisia kuin neutraalejakin. Jotkut lajit ovat toistensa ”ystäviä” ja toiset ”vihollisia”. Näillä vuorovaikutussuhteilla on vahvoja vaikutuksia ryhmiin, populaatioihin, yhteisöihin ja koko ekosysteemeihin (Saggiomo ym., 2017), jolloin lajien välisiin vuorovaikutussuhteisiin vaikuttavien mekanismien ymmärtäminen on yhä tärkeämpi osa monien eläinten suojelua (Krofel & Jerina, 2016). Lajien selviytyminen voi riippua vuorovaikutussuhteista muiden lajien kanssa, jolloin näiden vuorovaikutussuhteiden tarkempi tuntemus olisi tärkeää todistepohjaisten suojelukeinojen kehittämiseksi (Saggiomo ym., 2017). Petopopulaatioiden hallinta voikin olla halpa ja tehokas keino joidenkin saalislajien runsauden lisäämiseen. Lisäksi dominoivien petojen tärkeyden ja niiden saaliseläimiin kohdistamien positiivisten, epäsuorien vaikutusten tunteminen voi tarjota perustan joidenkin uhanalaisten lajien suojelulle (Palomares & Caro, 1999).

Vierasperäisiä petoja pidetään tärkeimpänä lajien taantumista ja sukupuuttoja, sekä biodiversiteetin vähenemistä aiheuttavana tekijänä (Salo ym., 2007), ja ne voivat lisätä kilpailua mesopetojen välillä (Selonen ym. 2022). Selosen ym. (2022) mukaan huippupedet vaikuttavat vierasperäisiin mesopetoihin voimakkaammin, kuin kotoperäisiin mesopetoihin, ja ne voivat vaikuttaa vierasperäisiin mesopetoihin vähentäen voimakkaasti näiden esiintyvyyttä, vaikka niillä ei olisi juuri vaikutusta kotoperäisten mesopetojen esiintyvyyteen. Suomessa esimerkiksi ketut ja mäyrät kilpailevat Euroopan Unionin alueella haitalliseksi vieraslajiksi listatun supikoiran kanssa, joka on Etelä- ja Keski-Suomen yleisin mesopeto (Saggiomo ym., 2017; Selonen ym., 2022). Kilpailun lisäksi mäyrät ainakin osittain jakavat elinalueensa ja pesäkolonsa supikoiran kanssa (Selonen ym., 2022). Myös huippupedet ovat vuorovaikutuksessa supikoiran kanssa, sillä esimerkiksi sudet voivat säännöllisesti tutkia supikoirien pesiä, ja kohdatessaan supikoiria tappaa, ja jopa syödä ne (Ballard ym., 2003). Myös esimerkiksi ilvesten on havaittu ainakin tappavan supikoiria (Selonen ym., 2022). Vierasperäisten petojen saalispopulaatioihin aiheuttamien vaikutusten ymmärtäminen onkin tärkeää vaarassa olevien saalislajien tunnistamisen ja suojelun lisäksi myös siksi, että voimme taata tehokkaat keinot hoitaa itse ongelma (Salo ym., 2007). Esimerkiksi Euroopassa huippupetojen vähyys voi edistää supikoiran levittäytymistä, sillä ainakin sudella ja ilveksellä on vahva supikoirien esiintyvyyttä hillitsevä vaikutus. Kotoperäiset huippupedet voivatkin lisätä ekosysteemin sietokykyä vierasperäisiä mesopetoja ja ekosysteemimuutoksia vastaan (Selonen ym., 2022).

On kuitenkin otettava huomioon, että vaikka suojelutoimilla on potentiaalia muokata kokonaisia yhteisöjä, ei mahdollisia negatiivisia sivuvaikutuksia oteta yleensä huomioon (Saggiomo ym., 2017). Esimerkiksi jotkut lajit voivat jossakin elää sovussa keskenään, mutta toisaalla toinen näistä voi aiheuttaa toisen lajin sukupuuton (Linnell & Strand, 2000). Etenkin suurten nisäkäspetojen kohdalla tarvittaisiin lisää empiiristä eli tutkittua tietoa näiden lajien välisistä vuorovaikutussuhteista, sillä suuret nisäkäspedot vaikuttavat useisiin lajeihin ja maaekosysteemeihin (Krofel ym., 2016). Lisäksi ilmastonmuutos voi vaikuttaa lajien levinneisyyteen aiheuttaen kilpailua sellaisten lajien välille, jotka eivät aiemmin ole kilpailleet keskenään (Saggiomo ym., 2017). Ilmastonmuutoksen lyhentäessä esimerkiksi karhujen pesintäaika, voivat ilvespopulaatiot kärsiä lisääntyneestä kleptoparasitismista ja saaliseläinpopulaatiot lisääntyneestä saalistuspaineesta. Esimerkiksi Ruotsissa karhujen ja ilvesten välisten kleptoparastisten vuorovaikutusten määrä oli 94 % pienempi kuin Sloveniassa johtuen todennäköisimmin karhujen pienemmästä populaatiotiheydestä ja pidemmästä pesintäajasta (Krofel & Jerina, 2016). Ilmastonmuutos ja maailmanlaajuiset muutokset maankäytössä voivat johtaa myös alkutuotannon lisääntymiseen ja sitä kautta maaperän rikastumiseen. Tämä voi puolestaan johtaa kasvinsyöjien ja mesopetojen lisääntyneeseen määrään, jos suurpedot eivät voi vastata rikastumiseen ja rajoittaa näiden määrää (Pasanen-Mortensen ym., 2017). Siispä suojelutoimien huolellinen suunnittelu tutkimustuloksiin perustuen on tärkeää, jotta toimilla saadaan halutunlaisia tuloksia. Jo yhden petolajin populaatiotiheydessä tapahtuvat muutokset voivat syvästi vaikuttaa muiden lajien populaatiotiheyksiin (Linnell & Strand, 2000).

Lajienväliset vuorovaikutussuhteet ovat ekosysteemin toiminnan ydin, ja silti petojen välisiä vuorovaikutussuhteita ei useinkaan osata arvostaa (Saggiomo ym., 2017). Suurpedot ovat elintärkeä osa ekosysteemejä, ja niiden suojelu voi olla avain monien uhanalaisten lajien suojeluun. Suurpetojen keskinäisistä vuorovaikutussuhteista ja niiden vaikutuksista esimerkiksi mesopetoihin tarvitaan kuitenkin vielä paljon enemmän tutkimustietoa, jotta niiden roolia eliöyhteisössä voidaan arvostaa vastaavasti.

En ole käyttänyt tuottavaa tekoälyä tai tekoälyavusteista teknologiaa opinnäytetyöni suunnittelussa ja kirjoittamisessa. Otan täyden vastuun opinnäytetyöni sisällöstä.

5. Lähteet

- Allen, M. L., Elbroch, L. M., & Wittmer, H. U. (2021). Can't bear the competition: Energetic losses from kleptoparasitism by a dominant scavenger may alter foraging behaviors of an apex predator. *Basic and Applied Ecology*, *51*, 1–10.
<https://doi.org/10.1016/j.baae.2021.01.011>
- Ballard, W. B., Carbyn, L. N., & Smith, D. W. (2003). Wolf interactions with non-prey. Teoksessa *Wolves: behavior, ecology, and conservation* (ss. 259–271).
<https://digitalcommons.unl.edu/usgsnpwrc/325>
- Glen, A. S., & Dickman, C. R. (2005). Complex interactions among mammalian carnivores in Australia, and their implications for wildlife management. Teoksessa *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* (Vsk. 80, Numero 3, ss. 387–401).
<https://doi.org/10.1017/S1464793105006718>
- Hyvärinen, E., Juslén, A., Kemppainen, E., Uddström, A., & Liukko, U.-M. (2019). *Suomen lajien uhanalaisuus - Punainen kirja 2019*. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus.
- Koskela, A. (2013). *Wolverine habitat selection, diet and conservation genetics*.
<http://jultika.oulu.fi/Record/isbn978-952-62-0227-3>
- Kowalczyk, R., Jędrzejewska, B., Zalewski, A., & Jędrzejewski, W. (2008). Facilitative interactions between the Eurasian badger (*Meles meles*), the red fox (*Vulpes vulpes*), and the invasive raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Canadian Journal of Zoology*, *86*(12), 1389–1396. <https://doi.org/10.1139/Z08-127>
- Krebs, C. J. (2009). *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Teoksessa *BioScience* (6. p.). Pearson Benjamin Cummings.
- Krofel, M., Giannatos, G., Ćirović, D., Stoyanov, S., & Newsome, T. M. (2017). Golden jackal expansion in Europe: a case of mesopredator release triggered by continent-wide wolf persecution? *Hystrix, Italian Journal of Mammalogy*, *28*(1), 9–15.
<https://doi.org/10.4404/hystrix-28.1-11819>
- Krofel, M., Hočevár, L., Fležar, U., Topličanec, I., & Oliveira, T. (2022). Golden jackal as a new kleptoparasite for Eurasian lynx in Europe. *Global Ecology and Conservation*, *36*(January). <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02116>
- Krofel, M., & Jerina, K. (2016). Mind the cat: Conservation management of a protected dominant scavenger indirectly affects an endangered apex predator. *Biological Conservation*, *197*, 40–46. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.02.019>
- Lima, S. L. (1998). Nonlethal Effects in the Ecology of Predator-Prey Interactions. *BioScience*, *48*(1), 25–34. <https://doi.org/10.2307/1313225>
- Linnell, J. D. C., & Strand, O. (2000). Interference interactions, co-existence and conservation of mammalian carnivores. *Diversity and Distributions*, *6*(4), 169–176.
<https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00069.x>

- Macdonald, D. W., Creel, S., & Mills, M. G. L. (2004). Society: Canid Society. Teoksessa *The Biology and Conservation of Wild Canids* (ss. 85–106). Oxford University Press. <https://academic.oup.com/book/8191>
- Metsähallitus. (2015). *Suomen suurpetolajit*. <https://www.suurpedot.fi/lajit.html>
- Palomares, F., & Caro, T. M. (1999). Interspecific killing among mammalian carnivores. *American Naturalist*, *153*(5), 492–508. <https://doi.org/10.1086/303189>
- 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>
- Polis, G. A., Myers, C. A., & Holt, R. D. (1989). The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual review of ecology and systematics*. Vol. 20, 20, 297–330. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.001501>
- Prugh, L. R., & Sivy, K. J. (2020). *Enemies with benefits: integrating positive and negative interactions among terrestrial carnivores*. <https://doi.org/10.1111/ele.13489>
- Ritchie, E. G., & Johnson, C. N. (2009). Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters*, *12*(9), 982–998. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01347.x>
- Saggiomo, L., Picone, F., Esattore, B., & Sommesse, A. (2017). An overview of understudied interaction types amongst large carnivores. *Food Webs*, *12*, 35–39. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2017.01.001>
- Salo, P., Korpimäki, E., Banks, P. B., Nordström, M., & Dickman, C. R. (2007). Alien predators are more dangerous than native predators to prey populations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *274*(1615), 1237–1243. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0444>
- Selonen, V., Brommer, J. E., Holopainen, S., Kauhala, K., Krüger, H., Poutanen, J., Väänänen, V. M., & Laaksonen, T. (2022). Invasive species control with apex predators: increasing presence of wolves is associated with reduced occurrence of the alien raccoon dog. *Biological Invasions*, *24*(11), 3461–3474. <https://doi.org/10.1007/s10530-022-02850-2>
- Stensland, E., Angerbjörn, A., & Berggren, P. (2003). Mixed species groups in mammals. *Mammal Review*, *33*(3–4), 205–223. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2907.2003.00022.x>
- Suomen riistakeskus. (2014). *Suomen petoeläimet*. <https://riista.fi/riistatalous/riistakannat/elaimet/petoelaimet/>
- Tallian, A., Ordiz, A., Metz, M. C., Zimmermann, B., Wikenros, C., Smith, D. W., Stahler, D. R., Wabakken, P., Swenson, J. E., Sand, H., & Kindberg, J. (2022). Of wolves and bears:

- Seasonal drivers of interference and exploitation competition between apex predators. *Ecological Monographs*, 92(2), 1–21. <https://doi.org/10.1002/ecm.1498>
- Tannerfeldt, M., Elmhagen, B., & Angerbjörn, A. (2002). Exclusion by interference competition? The relationship between red and arctic foxes. *Oecologia*, 132(2), 213–220. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0967-8>
- Thornton, D., Scully, A., King, T., Fisher, S., Fitkin, S., & Rohrer, J. (2018). Hunting associations of American badgers (*Taxidea taxus*) and coyotes (*Canis latrans*) revealed by camera trapping. *Canadian Journal of Zoology*, 96(7), 769–773. <https://doi.org/10.1139/cjz-2017-0234>
- Townsend, H. M., Huyvaert, K. P., Hodum, P. J., & Anderson, D. J. (2002). Nesting distributions of Galápagos boobies (Aves: Sulidae): An apparent case of amensalism. *Oecologia*, 132(3), 419–427. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0992-7>