

Saalistusriskin vaikutukset saalislajeihin

Sara Tanskanen

LuK-tutkielma

Biologian tutkinto-ohjelma

Oulun yliopisto

Huhtikuu 2024

Sisällysluettelo

Tiivistelmä	3
1. Johdanto	4
2. Saalistusriskin vaikutusmekanismit	5
2.1 Stressi.....	7
2.2 Käyttäytyminen	9
2.3 Lisääntymisstrategiat.....	11
2.4 Levittäytymispäätökset.....	12
2.5 Habitaatin valinta.....	14
2.6 Demografiset parametrit	16
3. Yhteenveto.....	17
4. Lähteet	18

Tiivistelmä

Petojen saalistus aiheuttaa voimakkaan valintapaineen saalislajeihin, ja sitä kautta pedot vaikuttavat voimakkaasti saalislajien evoluutioon. Saalistusriski vaikuttaa saalislajeihin lähes jokaisessa niiden elämänvaiheessa. Tässä kirjallisuuskatsauksessa perehdyn tutkimuksiin, joissa on selvitetty saalistusriskin vaikutusmekanismeja stressiin, käyttäytymiseen, habitaatin valintaan, levittäytymispäätöksiin, lisääntymisstrategioihin sekä demografiaan. Saalistusriski aiheuttaa saalislajeille stressiä. Henkeä uhkaavalla kokemuksella voi olla elämänmittaisia vaikutuksia yksilön aivoihin ja sitä kautta esimerkiksi käyttäytymiseen. Pelkoon liittyy myös korkeamman tason kognitiivista tiedonkäsittelyä. Esimerkiksi oppiminen ja muisti ovat yhteydessä siihen millaisia vaikutuksia pelolla on yksilöihin. Saalislajit muuttavat käyttäytymistään pedon läheisyydessä. Saalislajeilla on esimerkiksi useita erilaisia puolustusstrategioita petoja vastaan. Ryhmissä elävät lajit käyttävät varoitusääniä kertoakseen toisille yksilöille pedon lähestymisestä. Tämän lisäksi useat saaliseläimet muuttavat ravinnonhakukäyttäytymistään saalistusriskin ollessa korkea ja piilottelevat enemmän. Saalistusriski vaikuttaa laaja-alaisesti saalislajien lisääntymiseen. Se voi vaikuttaa mm. lisääntymistodennäköisyyteen. Jotkin lajit saattavat jättää lisääntymisen kokonaan, kun petoja on paljon. Linnuilla saalistusriski vaikuttaa samaan tapaan myös uusintapesinnän todennäköisyyteen. Saalislajit saattavat myös vähentää panostustaan jälkeläisiin. Tämä näkyy mm. siinä, että korkealle saalistusriskille altistuminen vähentää mm. varpuslintujen pesyekokoa. Tämän lisäksi saalistusriski voi vaikuttaa myös jälkeläisten selviytymiseen, sillä pelokkaat vanhemmat ruokkivat jälkeläisiään vähemmän. Saalistusriskillä voi siis olla voimakas vaikutus lintujen pesinnän onnistumiseen jo ilman saalistuksen aiheuttamaa pesien tuhoutumista. Saalistusriski vaikuttaa myös saalislajien habitaatin valintaan. Osaltaan tieto pedoista lisää levittäytymistodennäköisyyttä, ja tämä näkyy voimakkaasti mm. epäonnistuneen pesinnän vaikutuksena levittäytymispäätöksiin. Eläimet käyttävät ympäristöstä kerättyä tietoa valitessaan pesimäalueita, ja usein välttelevät alueita, joissa on merkkejä pedoista. Ne saattavat mm. valita alueita, jotka sijaitsevat kauempana petolinnun pesästä. Koska saalistusriski vaikuttaa demografisiin parametreihin, se voi aiheuttaa paikallisia muutoksia saalispopulaatioiden kasvukertoimiin.

1. Johdanto

Petoeläimet vaikuttavat saalislajeihin suoraan tappamalla (Cresswell, 2011). Saalistuksen vaikutuksesta saalislajien yksilöitä kuolee, jonka seurauksena syntyy voimakas valintapaine (Lima & Dill, 1990). Saalistus kehittää saalislajien puolustusstrategioita, joka puolestaan aiheuttaa valintapaineen petoeläimiin ja luonnonvalinnan seurauksena petoeläinten saalistustehokkuus kasvaa (Mäkeläinen ym., 2014). Tästä seuraa saalistajan ja saaliin välinen jatkuva evolutiivinen kilpavarustelu (Mäkeläinen ym., 2014). Saaliseläimille on kehittynyt useita sopeumia, jotka pienentävät riskiä joutua petoeläimen saaliiksi. Tällaisia sopeumia voivat olla esimerkiksi suoja-, ja varoitusvärit, kemiallinen puolustus tai suojaava panssari (Lima & Dill, 1990). Hyvät puolustusmekanismit lisäävät yksilön kelpoisuutta. Myös useat käyttäytymisen piirteet, kuten petojen välttäminen ovat luonnonvalinnan seurausta saalistukseen. Pelkkä saalistusriski vaikuttaa eläimiin kokonaisvaltaisesti lähtien stressireaktioista vaikuttaen yksilöiden päätöksiin ja menestykseen sekä lopulta jopa saaliseläinpopulaatioiden rakenteeseen ja populaatioiden kasvunopeuteen (Allen ym., 2022). On hyvin tärkeää tietää miten saalistusriski vaikuttaa saaliseläimiin, jotta ymmärrämme ominaisuuksissa ja populaatioissa esiintyvää vaihtelua.

Petoeläimet vaikuttavat epäsuorasti saalisyksilöihin esimerkiksi aiheuttamalla stressiä tai pelkoa. Pelko vaikuttaa usein yksilöiden kykyyn lisääntyä ja säilyä elossa, ja sitä kautta pelolla voi olla vaikutusta myös saalislajien populaatioihin ja yhteisöihin (Cresswell, 2011). Saalistusriski vaikuttaa saaliin päätöksentekoon melkein jokaisessa sen elämänvaiheessa (Mäkeläinen ym., 2014). Useilla saalislajeilla on erilaisia puolustusstrategioita petoeläimiä vastaan (Allen ym., 2022). Petoeläimet aiheuttavat muutoksia erityisesti saalislajien käyttäytymisessä. Saaliseläimet usein esimerkiksi välttelevät ravinnonhaussa alueita, joissa saalistusriski on korkea (Ibáñez-álamo ym., 2015). Eläimillä on myös erilaisia tapoja varoittaa saman lajin yksilöitä lähestyvistä pedosta (Ibáñez-álamo ym., 2015). Linnut esimerkiksi käyttävät erilaisia varoitusääniä viestiessään muille vaarasta.

Saalistusriski vaikuttaa myös suoraan päätöksiin, jotka vaikuttavat eläinten lisääntymismenestykseen. Petoeläinten aiheuttama pelko voi vaikuttaa saalislajien ravinnonhankintaan ja jälkeläisten hoitoon, ja tällä on voimakas vaikutus yksilön

menestykseen, koska vanhempien hoiva on usein erittäin tärkeää jälkeläisten selviytymiselle (Dudeck ym., 2017). Eläimet usein keräävät tietoa potentiaalisista pesimäpaikoista, koska silloin ne voivat tehdä informoituja ja optimaalisia päätöksiä, jotka maksimoivat menestyksen (Reed ym., 1999). Tietoa kerätään suorilla havainnoilla ympäristöstä, mutta myös lajitovereilta ja muiden lajien edustajilta (Thomson ym., 2006). Eläimet hyötyvät siitä, että ne tekevät tiedon perusteella päätöksiä tärkeistä yksilön menestyksen määrittelevistä vaiheista kuten esim. lisääntymisestä, levittäytymisestä sekä habitaatin valinnasta (Forsman ym., 2013; Hakkarainen ym., 2001). Esimerkiksi, koska saalistus vaikuttaa saalislajien menestykseen voimakkaasti, saalistusriski yleensä vaikuttaa habitaatin valintaan yhdessä resurssien ja kilpailun kanssa (Fontaine & Martin, 2006). Naaraiden tulisi valita jälkeläisten kasvatusta varten elinympäristö, jossa esimerkiksi kilpailusta ja saalistuksesta koituvat kustannukset olisivat mahdollisimman pienet (Fontaine & Martin, 2006).

Tässä kirjallisuuskatsauksessa selvitän saalistusriskin vaikutusmekanismeja saalislajeihin linnuilla ja nisäkkäillä. Perehtymällä yksilö- ja populaatiotasojen tutkimuksiin selvitän saalistusriskin vaikutuksia saaliseläinten 1) kokemaan stressiin, 2) käyttäytymiseen, 3) habitaatin valintaan, 4) levittäytymispäätöksiin, 5) lisääntymisstrategioihin ja 6) demografiaan.

2. Saalistusriskin vaikutusmekanismit

Saalistusriski vaikuttaa saaliseläimiin kokonaisvaltaisesti (Taulukko 1). Pedon uhka koetaan välittömänä stressitekijänä, joka johtaa muutoksiin stressihormoneissa ja käyttäytymisessä. Eläimet reagoivat saalistusriskiin kaikissa elinkierron vaiheissa. Saalistusriski vaikuttaa erityisesti lisääntymiseen liittyviin päätöksiin ja strategioihin ja niiden kautta yksilöiden menestykseen. Se ohjaa habitaatin valintaan ja levittäytymiseen liittyviä päätöksiä. Kaikilla näillä on vaikutuksia aina populaation demografisiin muuttujiin asti (Taulukko 1).

Taulukko 1. Saalistusriskin vaikutuksia saaliseläimiin, niiden elinkiertoon ja demografiaan.

Ominaisuus/muuttuja	Vaikutus	Demografinen vaikutus	Viite
Stressi	Fysiologiset muutokset	Lisääntymismenestys heikkenee	Zanette & Clinchy (2020)
Käyttäytyminen	Puolustusstrategiat	Elossasäilyvyys kasvaa	Mäkeläinen ym. (2014)
<u>Lisääntymisstrategiat:</u>			
Lisääntymispäätös	Lisääntyminen estyy	Lisääntymismenestys heikkenee	Lima (2009)
Pesyekoko linnuilla	Pesye koko pienenee	Lisääntymismenestys heikkenee	Lima (2009)
Syntyvyys	Jälkeläisiä syntyy vähemmän	Lisääntymismenestys heikkenee	Zanette & Clinchy (2020)
Uudelleenpesintä linnuilla	Pesimäpaikan vaihtaminen / pesän piilottaminen	Uusintapesintä myöhästyy	Chalfoun & Martin (2010)
	Pitkäikäiset lajit tekevät harvemmin uusintoja	Kausittainen pesimämenestys voi heikentyä	Pakanen ym. (2014)
Levittäytymispäätökset	Emigraatio lisääntyy	Populaation koko pienenee	Cote ym. (2013)
Habitaatin valinta	Korkean saalistusriskin omaavia laikkuja vältellään	Elossasäilyvyys kasvaa	Fontaine & Martin (2006)

2.1 Stressi

Petoeläimet aiheuttavat stressiä saaliseläimille (Clinchy ym., 2013). Saaliseläimet kokevat stressiä esimerkiksi pedon näkemisen, haistamisen ja etenkin hyökkäyksen kohteeksi joutumisen yhteydessä. Viimeaikaisissa biolääketieteellisissä tutkimuksissa havaittiin, että altistuminen petoeläimille tai joillekin petoeläinten vihjeille aiheutti eläimissä jatkuvaa psykologista stressiä (Clinchy ym., 2013). Eläinten kokema stressi oli verrattavissa krooniseen stressiin ihmisillä. Stressin voimakkuuteen vaikuttaa kuinka henkeä uhkaava kokemus pedon kohtaaminen oli (Zanette & Clinchy, 2020). Suurin osa petoeläinten hyökkäyksistä epäonnistuu ja saalis pääsee pakenemaan. Tilanteissa, joissa saaliseläin esimerkiksi vahingoittuu, mutta onnistuu pakenemaan pedon hyökkäystä, kokemus vaikuttaa muistiin ja käyttäytymiseen enemmän kuin esimerkiksi tilanteessa, jossa peto havaitaan ainoastaan kauempana. On havaittu, että henkeä uhkaavan kokemuksen jälkeen saaliseläin käyttää aiempaa enemmän aikaa petojen tarkkailuun ja välttelemiseen. Tämän seurauksena ravinnonhankinta vähenee sekä jälkeläisten määrä pienenee. Lisäksi eläin voi vahingoittua hyökkäyksen seurauksena pysyvästi, joka voi vaikuttaa selviytymiseen. Haavoittumisella voi olla myös sukupolven ylittäviä vaikutuksia jälkeläisten lisääntymiskykyyn tai selviytymiseen aikuisiässä (Zanette & Clinchy, 2020).

Neurobiologisissa tutkimuksissa on havaittu, että pelko on kognitiivisesti kehittyneemmillä lajeilla, kuten linnuilla ja nisäkkäillä, monimutkaisempaa kuin ainoastaan ärsyke-vaste-reaktio (Zanette & Clinchy, 2020). Mantelitumake ja hippokampus osallistuvat pelon tunteen muodostamiseen (Zanette & Clinchy, 2020). Mantelitumake on vastuussa pelon muistamisesta ja käsittelystä. Hippokampus puolestaan vastaa deklarativisesta muistista, episodisesta muistista ja spatiaalisesta muistista. Pelkoon liittyy myös korkeamman tason kognitiivista tiedonkäsittelyä, esimerkiksi oppiminen ja muisti ovat yhteydessä siihen millaisia vaikutuksia pelolla on yksilöihin (Zanette & Clinchy, 2020). Kaikki yksilöt eivät reagoi pelkoon samalla tavalla. Petoeläimen läsnäololla on havaittu olevan pitkäaikaisia vaikutuksia esimerkiksi glukokortikoidi pitoisuuksiin sekä kortikotropiinia vapauttavan hormonin pitoisuuksiin (Clinchy ym., 2011). Muutoksia on huomattu myös dendriittien morfologiassa sekä eri geenien ilmentymisessä.

Eräs tutkimus tutki pelon vaikutusta laulusirkuihin (*Melospiza melodia*) poistamalla osasta pesistä munat, jotka linnut olivat munineet (Zanette & Clinchy, 2020). Tämän lisäksi lintujen pesälähistölle asetettiin ruokintalaite. Munien poistaminen pesästä aiheutti naaraille pelkoa. Pelon vuoksi naaraat eivät esimerkiksi syöneet ruokintalaitteesta. Pelko aiheutti lisäksi fysiologista säätelyhäiriötä, jonka seurauksena naaraat munivat vähemmän munia myöhempään pesään (Zanette & Clinchy, 2020). Toisessa tutkimuksessa pelon vaikutusta laulusirkuihin tutkittiin soittamalla petoeläinten ääntelyä kolmen pesimäkauden aikana laulusirkkujen reviirillä. Tutkimuksessa selvisi, että laulusirkkujen kokema pelko vähensi munittujen munien määrää, kuoriutumisen todennäköisyyttä sekä poikasten selviytymistä. Jälkeläisten selviytymisen todennäköisyys laski niin poikasena kuin aikuisenakin (Zanette & Clinchy, 2020).

Henkeä uhkaavilla tapahtumilla voi olla elämänmittaisia vaikutuksia aivoihin sekä käyttäytymiseen (Zanette & Clinchy, 2020). Traumaperäinen eli posttraumaattinen stressihäiriö (PTSD) on yksi esimerkki siitä, kuinka stressi ja pelko vaikuttavat mieleen ja muokkaavat sitä (Clinchy ym., 2011). Eläimillä on pyritty tutkimaan posttraumaattisen stressihäiriön syitä ja tutkia siihen liittyvien neurologisia muutoksia, jotta tutkimuksesta saatuja tuloksia pystyttäisiin käyttämään ihmisten PTSD:n ymmärtämisessä. Amerikanhömötiäisillä (*Poecile atricapillus*) tutkittiin kuinka henkeä uhkaavan tilanteen kokeminen vaikuttaa muistamiseen (Zanette & Clinchy, 2020). Linnuille soitettiin petoeläimen ääntelyä kahden päivän ajan, jonka jälkeen linnut siirrettiin toiseen tarhaan, jossa osa linnuista altistettiin pedon ääntelylle ja toinen osa toimi kontrollina. Seitsemän päivän kuluttua tarhassa oleville linnuille soitettiin samaan lajiin kuuluvien yksilöiden varoitusääniä. Havaittiin, että linnut, jotka olivat aiemmin altistuneet petoeläimen ääntelylle, jähmettyivät pidemmäksi aikaa kuin kontrolliryhmän linnut. Lisäksi lintujen aivojen manteliumakkeessa ja hippokampusuksessa havaittiin FosB- proteiinin lisääntyntä erityistä. FosB- proteiini on eräs transkriptiotekijä, joka tiedettävästi muuntaa krooniseen stressiin liittyviä geenejä. Eräessä toisessa tutkimuksessa havaittiin, että saalistusriski aiheutti naaraslinnuissa fysiologisia muutoksia, joita olivat immuunisupressio, oksidatiivinen stressi, restikulosytoosi sekä glukokortikoidien erittyminen (Lima, 2009). Havaittiin myös, että naaraiden rasvan varastointi vähentyi saalistusriskin seurauksena.

2.2 Käyttäytyminen

Saalislajit reagoivat pedon läsnäoloon yleensä pyrkimällä välttelemään pedon kohtaamista tai käyttämällä erilaisia puolustusstrategioita (Mäkeläinen ym., 2014). Saaliseläimet voivat esimerkiksi jähmettyä paikoilleen, pyrkiä pakenemaan petoa mahdollisimman nopeasti tai käyttäytyä aggressiivisesti petoa kohtaan. On huomattu, että saalisajit käyttävät voimakkaampia puolustusstrategioita silloin, kun peto on erityisen vaarallinen (Mäkeläinen ym., 2014). Pedot aiheuttavat myös saalislajeissa erilaisia käyttäytymisen muutoksia esimerkiksi aktiivisuudessa, ravinnonhaussa ja lisääntymisessä.

Linnuilla on havaittu useita puolustusstrategioita petoja vastaan (Ibáñez-álamo ym., 2015). Linnut esimerkiksi käyttävät varoitusääniä varoittaakseen toisia yksilöitä lähestyvistä pedosta. Joillain lintulajeilla on havaittu olevan samankaltaiset varoitusäännet, joten myös eri lajin yksilöt voivat ymmärtää varoituksen. Lintujen poikaset reagoivat pedon läsnäoloon piiloutumalla, pakenemalla pesästä tai hälyttämällä vanhempansa apuun (Ibáñez-álamo ym., 2015). Poikanen voi kyykistyä matalalle pesän suojiin tai pysyä hiljaa, jotta lähestyvä peto ei huomaisi. Vanhemmat voivat varoittaa poikasians lähellä olevasta pedosta varoitusäänillä (Ibáñez-álamo ym., 2015). On havaittu, että talitiaisien poikaset pystyvät jopa tunnistamaan vanhempansa varoitusäänestä millainen vaara uhkaa. Varoitusäänien kertoessa lähestyvistä korpista (*Corvus corax*) poikaset kyykistyvät pesän suojiin, kunnes taas käärmestä kertova varoitusääni saa poikaset pakenemaan pesästä (Ibáñez-álamo ym., 2015). Saalistusriski näkyy myös eri tavalla saalispopulaation yksilöissä (Abbey-Lee ym., 2016). Osa yksilöistä ottaa suurempia riskejä esimerkiksi ravinnon etsinnässä kuin toiset. Tutkimuksissa on havaittu, että talitiaisista ne yksilöt, jotka tutkivat nopeasti uusia ympäristöjä olivat tavallista halukkaampia jatkamaan ympäristön tutkimista uhkaavienkin häiriöiden jälkeen (Abbey-Lee ym., 2016).

Eläimet voivat muuttaa ravinnonhankintaansa saalistusriskin mukaan (Lima & Dill, 1990). Yöllä liikkuvat ja ruokailevat eläimet mahdollisesti välttävät liikkumista kuutamon valossa, sillä ne ovat silloin näkyvissä saalistajille. Peurahiiret (*Peromyscus maniculatus*) vähensivät ravinnon hakuaan kirkkaassa kuun valossa ja myrskykeiju (*Oceanodroma leucorhoa*) vältteli palaamasta pesimäyhteiskuntaan ravinnon hankinnan jälkeen (Lima & Dill, 1990). Useat saaliseläimet hakevat ravintoa paikoista, joissa on lähettyvillä jokin suojaisa paikka, johon piiloutua pedoilta (Lima & Dill, 1990). Linnut suosivat yleensä ravinnonhankinnassa alueita, joissa saalistusriski

on alhaisempi (Ibáñez-álamo ym., 2015). Näin ollen linnut välttelevät alueita, joissa olisi runsaasti ravintoa tarjolla, jos riski joutua pedon saaliiksi on suuri. Poikasten vanhemmat pystyvät vaikuttamaan jälkeläistensä energian tarpeisiin esimerkiksi muuttamalla haudontaa tai ravinnonsaantia (Ibáñez-álamo ym., 2015).

Ryhmässä eläminen on yksi yleisimpiä strategioita petoja vastaan. Sitä esiintyy niin linnuilla kuin nisäkkäilläkin. Jones ym. (2022) tarkastelivat saalistusriskin vaikutusta paksusarvilampaisiin (*Ovis canadensis*). He huomasivat, että paksusarvilampaiden kuolleisuus laski, kun yksilöt olivat laumassa. Paksusarvilampaat lisäksi käyttivät paljon aikaa mahdollisten petoeläinten tarkkailuun.

Petolajilla voi olla vaikutus eläinten kokemaan saalistusriskiin ja lajikohtaisiin vasteisiin. Jyrsijät pystyvät tunnistamaan eri pedot hajun perusteella ja muokkaamaan käytöstään pedosta riippuen (Norrdahl & Korpimäki, 2000). Haistaessaan koiraeläimen hajun myyrät piiloutuivat tunneliin, kun taas näätäeläimen haju sai myyrät kiipeämään korkeammalle karkuun. Myyrät myös pysyivät liikkumattomina pedon läsnä ollessa ja saattoivat koittaa karkottaa pedon aggressiivisella käytöksellä, jos olivat itse turvallisessa paikassa pedon ulottumattomissa. Laboratoriossa huomattiin, että amerikanmetsämyyrä (*Myodes gapperi*) esitti kuollutta joutuessaan lumikon saaliiksi (Norrdahl & Korpimäki, 2000). Kun lumikko alkoi etsimään uutta saalista, amerikanmetsämyyrä onnistui karkaamaan.

Petoeläimet eivät ole ainoa uhka, joka aiheuttaa pelkoa saalislajeissa (Zanette & Clinchy, 2020). Ihmiset metsästävät yleisesti ottaen enemmän isompi kokoisia lintuja ja nisäkkäitä kuin petoeläimet. Lisäksi keskikokoiset pedot sekä suurpedot voivat olla myös metsästyksen kohteena. Zanette & Clinchy (2020) tutkivat ihmisten vaikutusta petoeläinten pelkoon soittamalla äänitettä ihmisten keskustelusta peuran ruhojen lähetyvillä, jossa puumat (*Puma concolor*) ruokailivat. Tulosten mukaan puumat viettivät vähemmän aikaa ruhojen lähistöllä kuullessaan nauhalta ihmisten puhetta. Toisessa tutkimuksessa äänitettä ihmisten keskustelusta soitettiin ajoittain yhden neliökilometrin suuruisella metsälohkolla useiden viikkojen ajan (Zanette & Clinchy, 2020). Ihmisistä aiheutuva pelko aiheutti muutoksia petoeläinten liikkumiseen alueella. Puumat välttelivät kyseistä aluetta sekä käyttäytyivät varovaisemmin. Ilvesten liikkuminen yöllä kasvoi sekä haisunäädän (*Mephitis mephitis*)

aktiivisuus laskee ja virginianopossumi (*Didelphis virginiana*) vähensi ravinnonhakuun. Muutokset petoeläinten käyttäytymisessä näkyivät puolestaan pienten nisäkkäiden kuten peurahiiren (*Peromyscus spp.*) lisääntyneenä ravinnonhakuna.

2.3 Lisääntymisstrategiat

Lisääntyminen lisää riskiä joutua pedon saaliiksi (Norrdahl & Korpimäki, 2000). Saalistusriski vaikuttaakin voimakkaasti nisäkkäiden lisääntymiseen ja etenkin lintujen pesintään (Lima, 2009). Saalistusriskin ollessa korkea jotkin eläimet voivat lykätä lisääntymistä, kunnes riski pedosta pienenee (Lima, 2009). Saalistusriski voi vaikuttaa myös negatiivisesti jälkeläisten syntyvyyteen (Lima, 2009). Linnuilla tehdyssä tutkimuksessa selvisi, että naaraat, jotka altistuivat saalistusriskille munivat vähemmän munia kuin ne, jotka eivät altistuneet säännöllisesti pedoille.

Linnuilla pesintä saattaa epäonnistua useita kertoja. Linnut voivat pesiä samassa pesässä epäonnistumisen jälkeen, vaihtaa pesää saman reviirin sisällä tai vaihtaa kokonaan pesimäaluetta. Saalistajat pystyvät mahdollisesti muistamaan pesien sijainnin, joten siirtyminen toiseen pesimäalueeseen voi olla hyvin hyödyllistä (Lima, 2009). Useissa tutkimuksissa on saatu selville, että linnut voivat saada tärkeää tietoa pesintäalueesta ja sen alueen pedoista tarkkailemalla muiden lintujen pesinnän onnistumista (Lima, 2009). Lyhytikäiset lajit pyrkivät lisäämään yksilön nykyistä lisääntymismenestystä ja pesivät todennäköisemmin uudestaan pesän saalistuksen jälkeen (Pakanen ym., 2014). Lyhytikäisten lajien vaste saalistusriskiin on useimmiten uusintapesien parempi piilottaminen tai siirtyminen alueille, joissa on matalampi saalistusriski (Chalfoun & Martin, 2010). Pitkäikäiset lajit panostavat tulevaisuuden lisääntymismenestykseen, ja sen vuoksi nämä lajit pesivät harvemmin uudestaan, kun saalistusriski on korkea (Pakanen ym., 2014).

Vanhemmat huolehtivat poikasistaan tuomalla niille ravintoa, mutta jälkeläisten täytyy oppia myös hakemaan itse ravintoa, tunnistamaan vaaralliset pedot sekä havaitsemaan pedon läsnäolon (Dudeck ym., 2017). Saalistusriskin vaikutusta jälkeläisten hoitoon on tutkittu sekä linnuilla että nisäkkäillä. Pesivät linnut voivat vähentää ravinnonhakuun käytettyä aikaa, jolloin petoeläimille altistuminen vähenee (Lima, 2009). Tutkimuksissa on havaittu, että linnut vähensivät jälkeläistensä ruokintakertojen määrää pedon äänen kuullessaan (Dudeck ym.,

2017). Lisäksi vanhemmat ruokkivat jälkeläisiään vähemmän kerralla. Vanhempien pelko vaikutti jälkeläisten selviytymiseen (Dudeck ym., 2017). On huomattu, että pelokkaiden vanhempien jälkeläiset kuolevat nuorena todennäköisemmin erityisesti silloin, jos jälkeläiset olivat pieni kokoisia (Dudeck ym., 2017). Pelottomien vanhempien suuremmat poikaset selvisivät kaikista todennäköisimmin (Dudeck ym., 2017). Vähän ravintoa saaneet poikaset myös kerjäsivät ruokaa kovaäänisesti mikä edesauttoi, että pedot havaitsivat poikaset helpommin (Lima, 2009).

Jyrsijät voivat reagoida pedon läsnäoloon pysymällä liikkumattomina (Norrdahl & Korpimäki, 2000). Paikoillaan oleminen kuitenkin heikentää ravinnonsaantia. Alhaisempi ravinnonsaanti on puolestaan yhteydessä eläimen energiavarastoihin ja alhainen energiansaanti voi hidastaa sukukypsyyden saavuttamista (Norrdahl & Korpimäki, 2000). Laboratoriossa tehdyssä tutkimuksella selvisi, että saalistusriski vaikutti metsämyyrien (*Myodes glareolus*) ja amerikanmetsämyyrien lisääntymisen (Norrdahl & Korpimäki, 2000). Altistuessaan nääteläimen hajulle metsämyyrä naaraiden kiima-aika lyheni. Lisäksi metsämyyrien ja amerikanmetsämyyrien jälkeläisten kasvu hidastui sekä sukukypsyys saavutettiin myöhemmin. Myöhemmin sama tutkimus toteutettiin luonnossa, jolloin viitteitä saalistusriskin vaikutuksesta alhaisempaan lisääntymiseen ei havaittu minkään tutkittavan myyrälajin kohdalla. Myyrät ovat lyhytikäisiä, jolloin lisääntyminen ihanteellisena parittelukautena on kannattavaa sillä yksilö ei selviydy suurella todennäköisyydellä seuraavaan hyvään parittelukauteen. Puolestaan lisääntymisen lykkääminen saattaisi olla hyvä valinta silloin, kun jälkeläisten eloonjääminen on uhattuna esimerkiksi ravinnonpuutteen tai kylmyyden vuoksi.

2.4 Levittäytymispäätökset

Levittäytyminen on tärkeä osa eläinten elinkiertoa (Cote ym., 2013). Yksilön levittäytymistäipumukseen vaikuttaa syntymäpaikan tai lisääntymispaikan laatu, jota voi mitata mm. sosiaalisen, ei-sosiaalisen ja geneettisen ympäristön suhteen (Danchin ym., 2008). Esimerkiksi kilpailu lisääntymiskumppaneista tai resursseista saa yksilöt vaihtamaan paikkaa (Cote ym., 2013). Saalistusriski on yksi ei-sosiaalisen ympäristön muuttuja, joka vaikuttaa eläinten levittäytymispäätöksiin (Danchin ym., 2008). Pesäsaalistus vaikuttaa voimakkaasti yksilöiden elinikäiseen lisääntymismenestykseen ja säilyvyyteen lintupopulaatioissa

(Hakkarainen ym., 2001). Pesäsaalistuksella on siten suuri vaikutus yksilön kelpoisuuteen. Lisäksi pesäsaalistus voi korreloida muidenkin tekijöiden kanssa esimerkiksi elinympäristön laadun kanssa.

Populaation yksilöt eroavat toisistaan levittäytymispäätöksen osalta (Cote ym., 2013). Yksilöt, jotka levittäytyvät uusille alueille eroavat muista käyttäytymiseltään. Lisäksi eroavaisuuksia on myös morfologisesti ja fysiologisesti. Persoonallisuuspiirteet voivat vaikuttaa levittäytymistaipumuksen lisäksi kykyyn siirtyä uudelle alueelle tai helpottamalla uuden alueen asuttamista (Cote ym., 2013). On havaittu, että tulomuuttajat ja lähtömuuttajat ovat esimerkiksi rohkeampia ja epäsosiaalisempia kuin alueen paikalliset yksilöt. Moskiittokaloilla (*Gambusia affinis*) tehdyssä tutkimuksessa huomattiin kuitenkin, että saalistusriski vaikutti voimakkaammin levittäytymiseen kuin yksilön persoonallisuuspiirre (Cote ym., 2013). Levittäytyvillä yksilöillä oli samanlaiset persoonallisuustyyppit kuin yksilöillä, jotka eivät levittäytyneet. Havaittiin kuitenkin, että epäsosiaaliset/arat yksilöt levittäytyivät vähemmän saalistusriskin ollessa voimakas kuin saalistusriskiä ei ollut lainkaan. Puolestaan sosiaaliset/rohkeat yksilöt levittäytyivät enemmän saalistusriskin ollessa korkea verrattuna saalistusriskin puuttumiseen. Rohkeat yksilöt voivat olla arkoja yksilöitä suuremmissa vaarassa, jos jäävät samaan tilaan petoeläimen kanssa.

Lukuisat tutkimukset osoittavat, että saalistusriski vaikuttaa lajien levittäytymiseen (Cote ym., 2013). Saalistusriskin kasvaessa levittäytyminen uudelle alueelle on yleisempää kuin saalistusriskin ollessa alhainen. Aina levittäytyminen uudelle alueelle ei kuitenkaan kannata. Levittäytyminen ei ole välttämättä kannattavaa silloin, jos petoeläimet ovat levittäytyneet laajalle alueelle tai jos uudelle alueelle siirtyminen vaatii suuren riskin. Linnut voivat vaihtaa pesimäaluetta toiseen esimerkiksi saalistusriskin vuoksi (Fisher & Wiebe, 2006). Pesimäalueen vaihto voi olla hyödyllistä tilanteessa, jossa aiempi pesintä epäonnistui petoeläimen tuhottua pesän ja jos saalistus on jollain tavalla ennustettavissa esimerkiksi ajallisesti. Pesimäalueen vaihto on kannattavaa vain, jos siitä on enemmän hyötyä yksilön kelpoisuudelle kuin siitä on haittaa (Fisher & Wiebe, 2006). Pesimäalueen vaihtaminen ja uuden pesän rakentaminen vaatii esimerkiksi aikaa sekä energiaa. Lisäksi lintu voi joutua saalistuksen kohteeksi, jos uusi pesimäalue sijaitsee pitkän matkan päässä edellisestä pesimäalueesta. Pesimisen epäonnistumisen on huomattu vaikuttavan siihen, kuinka kauas

lintu levittäytyy edellisestä pesästä (Fisher & Wiebe, 2006). Useat linnut levittäytyvät aikaisempaa pidemmälle, jos edellinen pesintä epäonnistui esimerkiksi saalistusriskin vuoksi. Kultatikka (*Colaptes auratus*) koiraat sekä naaraat, joiden pesä oli tuhottu petoeläimen toimesta, levittäytyivät kauemmas kuin ne linnut, joiden pesää ei ollut petoeläin tuhonnut (Fisher & Wiebe, 2006). Toisessa tutkimuksessa havaittiin, että helmipöllö (*Aegolius funereus*) vaihtoi pesimäpaikkaansa sekä siirtyi pesimään kauemmas minkin (*Mustela vison*) läsnä ollessa (Hakkarainen ym., 2001). Samanlaista muutosta pesimäpaikassa ei havaittu helmipöllöillä, joihin ei kohdistunut saalistusriskiä.

Pesäsaalistus voi saada linnun vaihtamaan pesimäaluettaan (Lima, 2009). On huomattu, että pesätappio saa heinäturpiaalin (*Dolichonyx oryzivorus*) vaihtamaan pesimäaluettaan seuraavana vuonna. Linnut saattavat kuitenkin jäädä pesimäalueelle, jos lähellä pesivät linnut eivät kärsineet saalistuksesta (Lima, 2009). Tutkimuksessa havaittiin, että pikkukajavat (*Rissa tridactyla*), jotka pesivät jyrkänkeillä, joissa saalistusriski oli pieni, eivät hylänneet pesimäpaikkaansa pedon saalistuksen jälkeen (Lima, 2009). Puolestaan kajavat, jotka pesivät alueella, joissa saalistusriski oli suuri, hylkäsivät suuremmalla todennäköisyydellä pesän saalistuksen seurauksena. Linnut pystyvät siten määrittelemään kuinka hyvä pesimäalue on (Lima, 2009). Hyvää pesimäaluetta ei jätetty pedon hyökkäyksen jälkeen.

On mahdollista, että myös ajankohta vaikuttaa lintujen levittäytymispäätökseen (Fisher & Wiebe, 2006). Lintujen ei ole välttämättä kannattavaa vaihtaa pesimäpaikkaa, jos pesimiskausi on lyhyt ja jos peto tuhoaa pesän pesimiskauden loppupuolella. Tällöin linnuilla ei jää aikaa uuden pesän rakentamiseen. Puolestaan jos linnut havaitsevat pedon jo pesimiskauden alussa pesän perustaminen uuteen paikkaan on yleensä kannattavaa. Tässä tapauksessa pesimispaikan vaihtamisen kustannukset ovat pienemmät verrattuna mahdollisesti koko lisääntymisen epäonnistumisen.

2.5 Habitaatin valinta

Saalistusriski vaikuttaa eläimen habitaatin valintaan (Fontaine & Martin, 2006). Naaraat valitsevat paikan, jossa kasvattaa jälkeläisensä. Tällä habitaatin valinnalla on vaikutuksia yksilön lisääntymismenestykseen, yhteisön rakenteeseen sekä populaatiodynamiikkaan (Fontaine & Martin, 2006). Jälkeläisten selviytymiseen voi vaikuttaa esimerkiksi resurssien

rajallisuus, kilpailu, epäsuotuisa ilmasto tai saalistus. Linnuilla saalistusriski vaihtelee esimerkiksi alueen, reviiirin ja pesäpaikan tasolla (Fontaine & Martin, 2006). Näillä voi olla merkitystä yksilön kelpoisuuteen ja sitä kautta habitaatin valintaan.

Useiden lintulajien on huomattu keräävän tietoa ympäristöstä ennen kuin päättävät jäädä alueelle pesimään (Thomson ym., 2006). Tiedetään, että yksilöt keräävät vihjeitä esimerkiksi saman lajin kuuluvien yksilöiden esiintymisestä tai tiheydestä. Ei kuitenkaan täysin tiedetä millaisia vihjeitä linnut käyttävät habitaatin valintaa tehdessään ja millaisia vaikutuksia näillä voi olla yksilön kelpoisuuteen. Linnut keräävät usein ympäristöstä vihjeitä, jotka ovat helposti saatavilla ja kertovat luotettavasti ympäristö laadusta (Fontaine & Martin, 2006). Tällaisia helposti saatavilla olevia vihjeitä ovat esimerkiksi oravan (*Sciurus vulgaris*) ja samettinärhen (*Cyanocitta stelleri*) äänimerkit. Linnut voivat hyödyntää ympäristöstä saatavia vihjeitä valitessaan elinympäristön, jossa saalistusriski on alhaisempi.

Muuttolinnuilla tehdyssä tutkimuksessa havaittiin, että muuttolintujen tiheys kasvoi alueilla, joissa pesäsaalistusriski oli alhainen (Fontaine & Martin, 2006). Tämä viittasi siihen, että linnut pystyvät arvioimaan pesäsaalistusriskin voimakkuutta ja valitsemaan elinympäristön, jossa saalistusriski on alhaisempi. Lisäksi linnut, jotka valitsivat saalistusriskiltä alhaisemman elinympäristön, lauloivat enemmän kuin linnut, jotka elivät korkeamman saalistusriskin alueella.

Thomson ym., (2006) havaitsivat, että kirjosiepot (*Ficedula hypoleuca*) valitsivat mieluummin pesäpaikan, joka sijaitsi kauempana varpushaukan (*Accipiter nisus*) pesää. Kirjosiepot pesivät lähempänä varpushaukan pesää huomattavasti harvemmin. Kaikki linnut eivät kuitenkaan valitse elinympäristöään petolintujen läheisyyden perusteella. Hömötiainen (*Poecile montanus*) esimerkiksi valitsi elinympäristönsä sattumanvaraisesti mahdollisista pedoista huolimatta. Toisinaan petolinnun lähellä pesiminen voi olla hyödyllistä (Thomson ym., 2006). Kaikki petolinnut eivät ole välttämättä uhka pesiville linnuille. Pesiminen petolinnun lähellä, joka ei ole uhka kyseiselle lajille voi suojata muilta pedoilta. Useissa tutkimuksissa on käynyt ilmi, että jotkin linnut saattavat valita pesäpaikkansa petolinnun läheltä, jotta se tarjoaisi suojaa sellaisilta pedoilta, jotka uhkaavat pesintää (Thomson ym., 2006).

Saalistusriskin on todettu vaikuttavan myös paksusarvilampaan (*Ovis canadensis*) habitaatin valintaan (Jones ym., 2022). Paksusarvilamma suosii jyrkkiä ja mäkisiä ympäristöjä, sillä ne pystyvät pakenemaan puuman hyökkäyksiltä helpommin tällaisessa ympäristössä. Paksusarvilamma ei kuitenkaan suosi välttämättä kaikista jyrkimpiä maastoja sillä ravintoa on näissä niukemmin tarjolla. Tämän lisäksi erittäin jyrkkä maasto saattaa hankaloittaa paksusarvilampaan liikkumista mikä voi puolestaan altistaa pedoille. Lisäksi on myös mahdollista, että paksusarvilampaat valitsevat sellaisen habitaatin, joka on avara. Avara ympäristö mahdollistaa petojen havaitsemisen jo kauempaa ja vähentää joutumista yllättäen hyökkäyksen kohteeksi. Naaraiden havaittiin myös suosivan jyrkkää maastoa karitsojen syntymähetkellä ja niiden kasvun aikana, vaikka ravintoa olikin niukasti tarjolla kyseisessä maastossa (Jones ym., 2022). Naaraat suosivat jyrkempää maastoa, jotta karitsat olisivat paremmassa suojassa pedoilta. Urosten havaittiin puolestaan suosivan alueita, joissa oli runsaammin ravintoa tarjolla, vaikka saalistusriski kasvoi näillä alueilla. Ravinteiden runsas määrä mahdollisti fyysisen kunnan kasvun sekä mahdollisesti paremman lisääntymismenestyksen.

Saalistusriski voi vaikuttaa eri tavalla eri yksilöiden habitaatin valintaan (Viejou ym., 2018). Metsäkaribuilla (*Rangifer tarandus caribou*) tehdyssä tutkimuksessa huomattiin, kuinka vasojen kanssa liikkuvat naaraat välttelivät enemmän petoeläimiä sekä autoteitä kuin naaraat, joilla ei ollut vasaa. Naaraat pyrkivät elinympäristön valinnalla vähentämään vasoihin kohdistuvaa saalistusriskiä.

2.6 Demografiset parametrit

Petoeläinten ja saaliseläinten väliset vuorovaikutukset käsittää populaatio- yhteisö- ja ekosysteemitason seurauksia (Clinchy ym., 2013). Petoeläimet vaikuttavat voimakkaasti saaliseläinten populaation kasvuun vähentämällä saalispopulaation yksilöitä (Zanette ym., 2014). Petoeläimet vaikuttavat saalispopulaatioihin muutenkin kuin tappamalla yksilöitä. Saalistusriski saa aikaan yksilöissä puolustusvasteen, joka voi aiheuttaa yksilölle useita fysiologisia kustannuksia, jotka voivat olla niin voimakkaita, että vaikuttavat yksilön jälkeläistuottoon ja voivat aiheuttaa kuolemia myös muista syistä esimerkiksi nälkiintymisen vuoksi.

Useissa tutkimuksissa on selvinnyt, että saalistusriskin aiheuttama pelko vaikuttaa yleisesti fekunditeettiin eli jälkeläistuottoon (Allen ym., 2022). Vaikutus ulottuu myös poikasten varhaiseen selviytymiseen sekä lisäksi poikasten syntyvyyteen (Allen ym., 2022). On havaittu, että pelko itsessään on tarpeeksi voimakas vähentämään vapaasti elävien eläinten populaation kasvua (Zanette & Clinchy, 2020). Nämä vaikutukset yltävät myös seuraavaan sukupolveen ja voivat heikentää jälkeläisten selviytymistä aikuisena.

Populaation kasvuun vaikuttaa hyvin voimakkaasti nuorten rekrytoinnin määrä sekä lisääntyvien aikuisten selviytyminen (Allen ym., 2022). Laulusirkuilla tutkittiin pelon vaikutusta populaation kasvunopeuteen. Tutkimuksessa laulusirkkujen reviirillä soitettiin erilaisten petoeläinten ääntelyä, jotka kaikki saalistivat aikuisia laulusirkkuja tai heidän poikasiaan. Kontrollina osalla reviireistä soitettiin ei petoeläinten ääntelyä. Tutkimuksessa saatiin selville, että pelko vaikutti voimakkaasti populaation kasvunopeuteen. Nuorten lintujen rekrytoituminen aikuisten pesimäpopulaatioihin väheni yli puolella. Naaras linnut, jotka altistuivat petoeläinten äänille munivat vähemmän munia sekä munia kuoriutui vähemmän. Tämän lisäksi poikasista pienempi osa selvisi lentokykyisiksi asti ja vähemmän poikasia selviytyi nuorena.

3. Yhteenveto

Saalistusriski vaikuttaa saalislajeihin läpi niiden elinkierron. Se aiheuttaa mm. stressiä ja pelkoa ja fysiologisia muutoksia. Saalistusriskillä on merkittäviä vaikutuksia esimerkiksi yksilön lisääntymismenestykseen ja siten kelpoisuuteen, ja näin ollen myös saalislajien demografiaan, populaatioiden kokoon ja populaatioiden kasvunopeuteen. Saalislajeille on kehittynyt erilaisia käyttäytymisvasteita saalistusriskiin. Saalislajit mm. muokkaavat käyttäytymistään petojen läsnäolon vuoksi. Erilaiset puolustusstrategiat pyrkivät suojaamaan saalistukselta ja lisäämään yksilön kelpoisuutta. Tähän kuuluu kirjo erilaisia käyttäytymispiirteitä liittyen mm. pesimisstrategioihin, levittäytymisen ja habitaatin valinnan päätöksiin. Ympäristöjen muuttuessa ihmisen toiminnan takia (esim. ilmastonmuutos, ylivierotus, habitaattien tuhoaminen, vieraslajit) saalistusriski voi kasvaa (Madin ym., 2016), ja tämä voi aiheuttaa ongelmia saalislajeille, jotka käyttävät saalistusriskiä merkinä habitaatin laadusta. Osaltaan se voi myös lisätä voimakkaampaa saalislajeihin kohdistuvaa valintaa ja johtaa uusiin sopeumiin.

4. Lähteet

- Abbey-Lee, R. N., Mathot, K. J., & Dingemanse, N. J. (2016). Behavioral and morphological responses to perceived predation risk: A field experiment in passerines. *Behavioral Ecology*, *27*(3), 857–864. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv228>
- Allen, M. C., Clinchy, M., & Zanette, L. Y. (2022). Fear of predators in free-living wildlife reduces population growth over generations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *119*(7). <https://doi.org/10.1073/pnas.2112404119>
- Chalfoun, A. D., & Martin, T. E. (2010). Facultative nest patch shifts in response to nest predation risk in the Brewer's sparrow: a "win-stay, lose-switch" strategy? *Oecologia*, *163*(4), 885–892. <http://www.jstor.org/stable/40859845>
- Clinchy, M., Schulkin, J., Zanette, L. Y., Sheriff, M. J., McGowan, P. O., & Boonstra, R. (2011). The neurological ecology of fear: Insights neuroscientists and ecologists have to offer one another. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, APRIL. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2011.00021>
- Clinchy, M., Sheriff, M. J., & Zanette, L. Y. (2013). Predator-induced stress and the ecology of fear. *Functional Ecology*, *27*(1), 56–65. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12007>
- Cote, J., Fogarty, S., Tymen, B., Sih, A., & Brodin, T. (2013). Personality-dependent dispersal cancelled under predation risk. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *280*(1773). <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2349>
- Cresswell, W. (2011). Predation in bird populations. *Journal of Ornithology*, *152*, S251–S263. <https://doi.org/10.1007/s10336-010-0638-1>
- Danchin, E., Giraldeau, L.-A., & Cézilly, F. (2008). *Behavioural Ecology*.
- Dudeck, B. P., Clinchy, M., Allen, M. C., & Zanette, L. Y. (2017). *Fear affects parental care, which predicts juvenile survival and exacerbates the total cost of fear on demography*. <https://doi.org/10.1002/ecy.2050>
- Fisher, R. J., & Wiebe, K. L. (2006). Breeding dispersal of Northern Flickers *Colaptes auratus* in relation to natural nest predation and experimentally increased perception of predation risk. *Ibis*, *148*(4), 772–781. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2006.00582.x>
- Fontaine, J. J., & Martin, T. E. (2006). Habitat Selection Responses of Parents to Offspring Predation Risk: An Experimental Test. *The American Naturalist*, *168*(6), 811–818. <https://doi.org/10.1086/508297>
- Forsman, J. T., Mönkkönen, M., Korpimäki, E., & Thomson, R. L. (2013). Mammalian nest predator feces as a cue in avian habitat selection decisions. *Behavioral Ecology*, *24*(1), 262–266. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars162>
- Hakkarainen, H., Ilmonen, P., Koivunen, V., & Korpimäki, E. (2001). Experimental increase of predation risk induces breeding dispersal of Tengmalm's owl. *Oecologia*, *126*(3), 355–359. <https://doi.org/10.1007/s004420000525>
- Ibáñez-álamó, J. D., Magrath, R. D., Oteyza, J. C., Chalfoun, A. D., Haff, T. M., Schmidt, K. A., Thomson, R. L., & Martin, T. E. (2015). Nest predation research: Recent findings and future perspectives. *Journal of Ornithology*, *156*, S247–S262. <https://doi.org/10.1007/s10336-015-1207-4>

- Jones, A. S., Rubin, E. S., Clement, M. J., Harding, L. E., & Mesler, J. I. (2022). Desert bighorn sheep habitat selection, group size, and mountain lion predation risk. *Journal of Wildlife Management*, 86(2). <https://doi.org/10.1002/jwmg.22173>
- Lima, S. L. (2009). Predators and the breeding bird: Behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological Reviews*, 84(3), 485–513. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00085.x>
- Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68(4), 619–640. <https://doi.org/10.1139/z90-092>
- Madin, E. M. P., Dill, L. M., Ridlon, A. D., Heithaus, M. R., & Warner, R. R. (2016). Human activities change marine ecosystems by altering predation risk. *Global Change Biology*, 22(1), 44–60. <https://doi.org/10.1111/gcb.13083>
- Mäkeläinen, S., Trebatická, L., Sundell, J., & Ylönen, H. (2014). Different escape tactics of two vole species affect the success of the hunting predator, the least weasel. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68(1), 31–40. <https://doi.org/10.1007/s00265-013-1619-1>
- Norrdahl, K., & Korpimäki, E. (2000). The impact of predation risk from small mustelids on prey populations. *Mammal Review*, 30(3–4), 147–156. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2907.2000.00064.x>
- Pakanen, V. M., Rönkä, N., Thomson, R. L., & Koivula, K. (2014). Informed reneating decisions: The effect of nest predation risk. *Oecologia*, 174(4), 1159–1167. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2847-9>
- Reed, J. M., Boulinier, T., Danchin, E., & Oring, L. W. (1999). Informed Dispersal. Teoksessa V. Nolan, E. D. Ketterson, & C. F. Thompson (Toim.), *Current Ornithology* (ss. 189–259). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-4901-4_5
- Thomson, R. L., Forsman, J. T., Sardà-Palomera, F., & Mönkkönen, M. (2006). Fear factor: Prey habitat selection and its consequences in a predation risk landscape. *Ecography*, 29(4), 507–514. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2006.04568.x>
- Viejou, R., Avgar, T., Brown, G. S., Patterson, B. R., Reid, D. E. B., Rodgers, A. R., Shuter, J., Thompson, I. D., & Fryxell, J. M. (2018). Woodland caribou habitat selection patterns in relation to predation risk and forage abundance depend on reproductive state. *Ecology and Evolution*, 8(11), 5863–5872. <https://doi.org/10.1002/ece3.4124>
- Zanette, L. Y., & Clinchy, M. (2020). *Ecology and Neurobiology of Fear in Free-Living Wildlife*. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-011720>
- Zanette, L. Y., Clinchy, M., & Suraci, J. P. (2014). Diagnosing predation risk effects on demography: can measuring physiology provide the means? *Oecologia*, 176(3), 637–651. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3057-9>

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