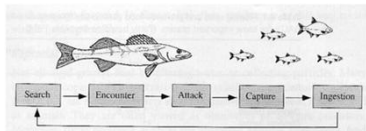


Predaatio

Predaatio sykli



- E/N kohtaamistodennäköisyys (*encounter rate*)
 A/E hyökkäämistodennäköisyys (*attack rate*)
 C/A saalistusmenestys (*capture success*)

Vain A/E sisältää pedon aktiivista valintaa!

Petojen saalistusstrategiat

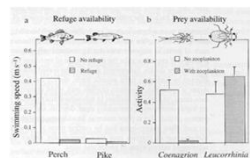
Kyttäystaktiikka ('sit-and-wait', 'ambush')

- liikkuvat saaliit
- energeettisesti edullinen, mutta kohtaamistodennäköisyys riippuu saaliiden tiheydestä ja liikkuvuudesta

Hakutaktiikka ('active search', 'cruising predators')

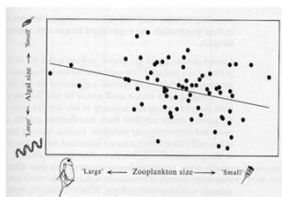
- sekä liikkuvat että paikallaan pysyvät saaliit
- energeettisesti vaativa, mutta kohtaamistodennäköisyys suurempi

-- *habitaatin kompleksisuus* (onko saalisrefugiota?) ja *vaihtoehdoisen saaliin saatavuus* vaikuttavat valittuun strategiaan



Valikoiva saalistus

-- voi vaikuttaa saalislajien rinnakkaiseloon, jos preferoitu saalis on kilpailullisesti dominantti



Lake Ringsjön (Hansson et al. 1998) neljän vuoden aineisto

Suolen sisällön analyysi (havaittu dieetti)

-- mitä kertoo pedon preferenssistä? Ei kovin paljon...

Suolen sisällön analyysin ongelmia

1. miten arvioida saaliiden saatavilla olevuutta maastossa?
2. saalislajit sulavat suolessa erilaisella nopeudella ('*gut evacuation rate*')
3. saalislaji saattaa puuttua pedon suoletta siksi, että peto preferoi voimakkaasti ko. saalista(!)
 -- esim. kiiskien oletettiin olevan generalistinen benthivori; todellisuudessa preferoi voimakkaasti kotiloita, kunnes näitä on enää vähän jäljellä
4. ei sovellu lainkaan joillekin pedoille (esim. kudostenesteitä imevät pedot)
5. ei kerro mitään saaliin valinnan mekanismeista eikä siten todellisesta preferenssistä
 → tarvitaan käyttäytymiskokeita, joissa tarkkaillaan yksittäisiä petoja ja saaliita, usein laboratoriossa

Hiilen ja typen isotooppien analyysi (Stable isotope analysis)

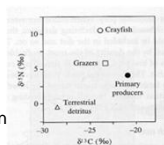
- $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ kertoo hiilen lähteen, esim. onko se peräisin järven makrofyytien yhteyttämisestä vai onko se alloktonista detritusta?
- $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ kasvaa trofiatason mukana; jos tiedetään perustuottajatasen "isotooppijälki", voidaan arvioida ravintoverkossa ylempänä olevien organismien trofiataso

Esim. **ravun** trofiatason määrittäminen (Nyström et al. 1999):

-- tiedettiin, että rapu syö sekä detritusta, levää, makrofyyttejä että selkärangattomia

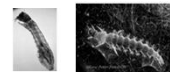
-- analyysi osoitti, että rapu on huippupeto, jonka kasvu perustuu lähinnä pohjaeläinten syöntiin

-- menetelmän heikkoutena alhainen taksonominen resoluutio

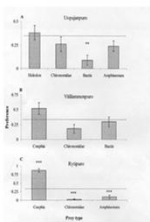


Rhyacophila vesiperhospedon saaliin valinta

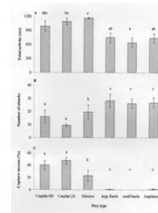
(Muotka et al., 2006)



Kenttäpreferenssi



Saaliin valinnan mekanismit



Saaliin haavoittuvuus ('*prey vulnerability*') ratkaiseva tekijä, pedon valinnalla ei merkitystä

Pedon habitaatin valinta

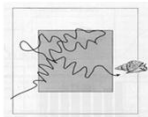
Missä kannattaa saalistaa?

-- saaliit sijaitsevat yleensä laikuttaisesti (aggregoitunut tilajakauma); miten paikallistaa parhaat laikut (aggregatiivinen vaste)?

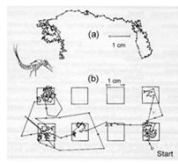
-- esim. aluerajoitteinen etsintä ('area-restricted search')

-- kun peto paikallistaa hyvän laikun, se hidastaa kulkunopeuttaan ja kääntyy jyrkemmissä kulmissa

→ pysyy pitkään hyvässä laikussa



Lymnaea

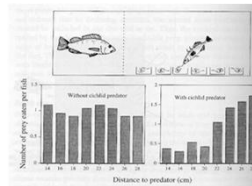


Baetis

Miten saalistaa ja välttää saaliiksi joutumista?

Eläimet kykenevät arvioimaan eri toimintojen suhteellisia hyötyjä ja kustannuksia → tekevät kompromisseja ('trade-offs')

-- pedon läsnäolo vaikuttaa saalistuskäyttäytymiseen, esim. kolmiipiikki (Miilnski, 1985)



-- saalistajan oma tila vaikuttaa: näikäinen yksilö ottaa suuremman riskin kuin kylläinen

Saaliin näkökulma: predaation välttämiskäyttäytyminen

Ensisijaiset mekanismit ('primary defences')

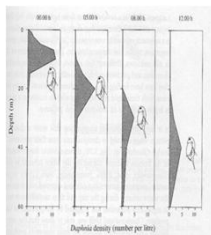
Kohtaamisen välttäminen

-- saalis aktiivinen eri ympäristössä, eri ajankohtana kuin peto

Esim. eläinplanktonin vuorokaudenaikainen vertikaalivaellus (diel vertical migration, DVM)

Kustannus: päivällä menetettyjä ruokailumahdollisuuksia, vaeltaminen kuluttaa runsaasti energiaa

Hyöty: hengissä säilyminen ja vähintään kohtuulliset ruokailumahdollisuudet



DVM on sopeuma visuaalisesti saalistavien kalapetojen välttämiseksi

- kemiallisesti indusoituva mekanismi
- **kairomoni**, jonka kemiallista koostumusta ei tunneta
- luotettava kalapedon läsnäolon indikaattori
- myös monilla muilla pelagiaalisilla selkärangattomilla on DVM; esim. *Chaoborus*



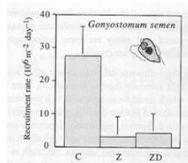
• *Chaoborus* läsnäolo laukaisee eräässä Copepoda-äyriäisessä käänteisen DVM:n: siirtyä päivällä vesipatsaan yläosaan, yöllä alusveteen → kemiallisesti indusoituva sopeuma *Chaoborus* predaation välttämiseen

• matalissa järvisä *horisontaalinen* siirtymä ulpalta vesikasvillisuuden sekaan

Vaelluksia predaation välttämiseksi esiintyy myös kasviplanktereilla

-- eräät flagellaatit pysyttelevät pohjan tuntumassa, jos eläinplanktonitiheys vapaassa vedessä on korkea

-- *Gonyostomum*: pysyy koeoloissa sedimentin pinnalla, jos eläinplanktoni läsnä; sama reaktio myös kuolleeseen eläinplanktoniin → ei laidunnuksen suoraa vaikutusta



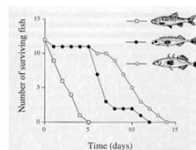
Hansson (1996)

Sekundaariset puolustusmekanismit ('secondary defences', 'post-encounter defences')

Kohtaamisen jälkeen tapahtuva saaliin puolustautuminen

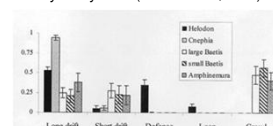
-- mm. pako, aktiivinen puolustautuminen, vetäytyminen piilopaikkaan l. refugioon

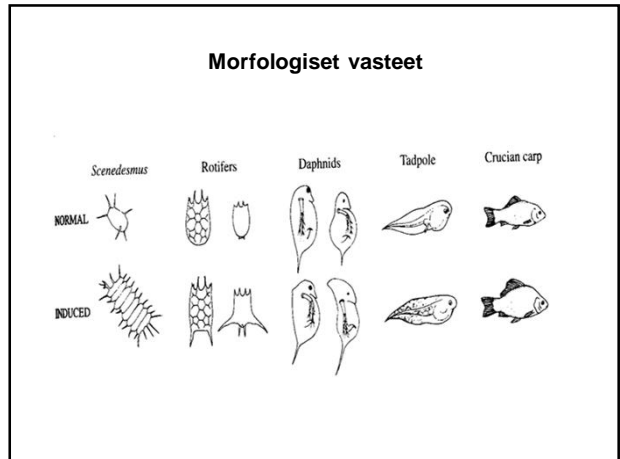
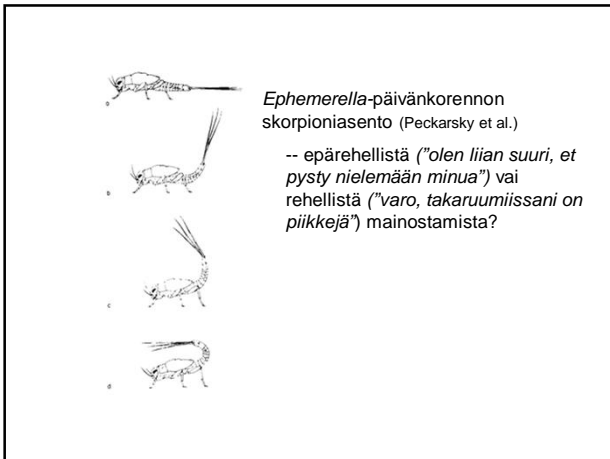
-- puolustautumista voi tapahtua vielä kiinni joutumisen jälkeenkin: hankala käsiteltävyys → pitkät käsitelyajat, liian suuri energieettinen panostus pedolle



Hauki suosii mutua (Hoogland et al. 1957)

saalistajien vasteet *Rhyacophilan* hyökkäyksille (Muotka et al., 2006)





Indusoituvat vai fiksoituneet vasteet?

Milloin saaliin vaste voi olla indusoituva?

1. Predaatoririski vaihtelee ajallisesti ja/tai paikallisesti
2. Saaliin täytyy pystyä luotettavasti arvioimaan petoriskin tasoa (esim. kemialliset indikaattorit)
3. Saaliille on hyötyä indusoituvasta puolustuksesta (hyöty suurempi kuin kustannus)
4. Indusoituvaan vasteeseen liittyy fitness-kustannus (hitaampi kasvu; huonompi lisääntymismenestys), muuten ko. mekanismi olisi *fixattu* (aina kaikilla yksilöillä)

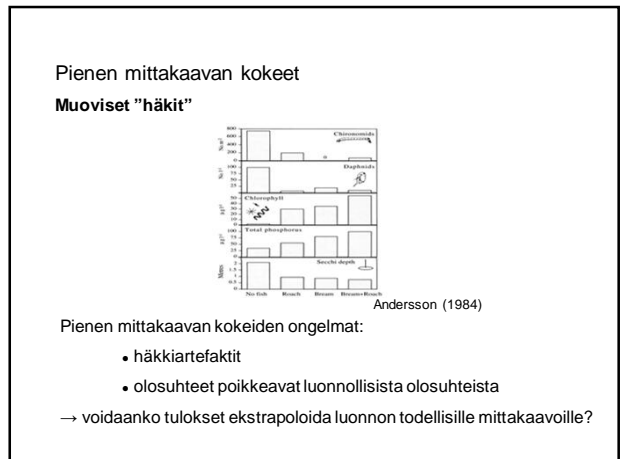
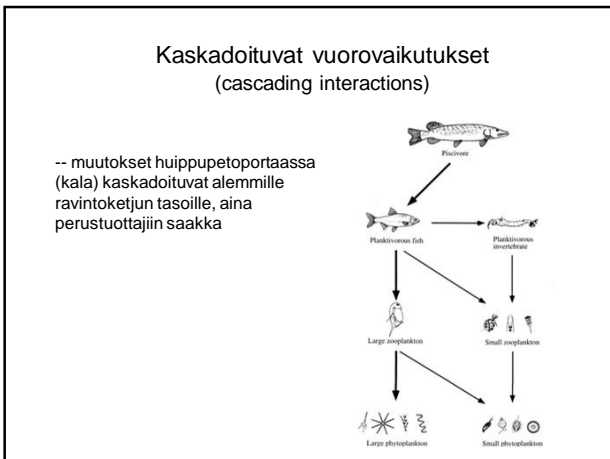
Trofiatasojen väliset vuorovaikutukset

Miksi maailma on niin vihreä?
Hairston, Smith & Slobodkin (1960)

Rajoittava tekijä vaihtelee trofiatason mukaan:

HSS-malli:

FOOD WEB	LIMITING FACTOR	STRUCTURING FORCE
Predator	Resources	Competition
↓		
Herbivore	Predators	Predation
↓		
Plants	Resources	Competition



Suuren mittakaavan kokeet

Kahden järven manipulaatio (+ 1 kontrollijärvi) Michiganissa
(Carpenter & Kitchell 1993)

Tuesday Lake: ei piskivoreja, runsaasti planktivorisia mutuja

-- 90% muduista poistettiin, sijalle basseja (piskivori)

→ eläinplanktonin dominanssi siirtyi isoihin Cladocera-lajeihin

→ kasviplanktonin biomassa laski



Peter Lake: bassi dominoiva laji

-- bassit poistettiin (90%), sijalle 49 601 mutua

→ ei muutosta eläinplanktonissa, suuret Cladocera-lajit dominoivat edelleen, kasviplanktonbiomassa alhainen

- jäljelle jääneet bassit kontrolloivat erittäin tehokkaasti mutuja

-- muutos vasta myöhään kesällä, jolloin uusi, voimakas ikäluokka basseja toimi planktivoreina → odotetut vasteet