TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
LOODUSRESSURSSIDE ÕPPETOOL

Brit Peensoo

METSISE (*TETRAO UROGALLUS*) KOHANEMINE METSAMAASTIKU MUUTUSTEGA: MÄNGUALADE ASUKOHADÜNAAMIKA EESTIS

Magistritöö

Juhendajad: PhD Asko Lõhmus

MSc Meelis Leivits

TARTU 2015

Sisukord

1. Sissejuhatus 4
1.1. Metsamajanduse mõju parasvöötme metsaelustikule 4
1.2. Loomapopulatsioonide kohanemine ja kohastumine muutuva metsamaastikuga 5
1.3. Metsis parasvöötme metsamaastike mudelliigina 8
1.4. Magistritöö eesmärgid 10
2. Materjal ja meetodid 14
2.1. Vaatlusandmed 14
2.2. Valimite koostamine ja kaardianalüüs 16
2.3. Andmeanalüüs 18
2.3.1. Nihete toimumissageduse analüüs 18
2.3.2. Nihete keskkonnaseoste analüüs 19
3. Tulemused 23
3.1. Mängude asukohanihete sagedus ja ulatus 23
3.2. Mängude lagunemine, ühinemine ja kiire hääbumine 26
3.3. Nihete keskkonnaseoste analüüs 27
4. Arutelu 30
4.1. Metsise mängualade asukohadünaamika Eestis 30
4.2. Inimtegevuse ja keskkonna mõju mängu nihkumisele 33
4.3. Rakenduslikud järeldused mängualade kaitse osas 36
Kokkuvõte 38
Summary 40
Tänuavaldused 42
Kasutatud kirjandus 43
Lisa 1. Andmestikus esinenud mängude nihked enne ja pärast täiendavat kontrolli 55
Lisa 2. Nihkumise keskkonnaseoste analüüsi tunnuste korrelatsioonitabelid 60
Lisa 3. Nihkunud ja lagunenud mängud kujutatuna ortofotodel 62

1. Sissejuhatus

1.1. Metsamajanduse mõju parasvöötme metsaelustikule

Juba aastatuhandeid on loodusmetsad üle maailma üha kasvava majandamissurve all, mistõttu nende pindala kahaneb ja killustub ning elurikkus metsades väheneb (Butchart jt 2010; Hansen jt 2013). Viimase 300 aasta jooksul on maailma metsadest hävinud umbes 20% (Richards 1990). Selle peamisteks põhjusteks on nende asendamine põllumaaga ning majandamine puidu tootmiseks. Parasvöötmes on metsasus küll viimastel aastakümnetel suurenenud, kuid valdavalt on need põllumajandusmaadele kasvanud või istutatud liigivaesed puistud (FAO 2010; Kuemmerle jt 2011). Et metsad on elupaigaks rohkem kui pooltele kõigist maismaaliikidest (Millennium Ecosystem Assessment 2005), on üha rohkem hakatud tähelepanu pöörama metsade liigirikkuse säilitamisele (Hunter 1999).

Metsade majandamine puidu saamiseks muudab neid loodusmetsadest erinevaks nii puistu kui ka maastiku tasemel (Lindenmayer & Franklin 2002). Puidutootmise optimeerimiseks kujundatakse majandusmetsad struktuurilt homogeensed: sageli on need üherindelised ning koosnevad üht liiki ja ühevanustest puudest (Puettmann jt 2009). Majandusmetsas leidub ka vähem suuri elusaid ja surnud puid (Siitonen 2001; Lindenmayer jt 2014), mistõttu napib nendega seonduvaid mikroelupaiku (nt puuõõnsusi) (Michel & Winter 2009; Remm & Lõhmus 2011; Bütler jt 2013). Loodusmetsas tekib surnud või surevaid puid juurde suktsessiooni käigus või häiringute tulemusel, majandusmetsas aga langetatakse puud juba kasvu aeglustumise faasis (Lindenmayer & Franklin 2002). Maastiku mastaabis on majandusmetsades loodusmetsadest vähem erineva vanuse ja suurusega puistusid (Kuuluvainen 2002). Majandusmetsad on ka raiesmike ja metsaveoteede tõttu killustatumad, mistõttu puistud on isoleeritumad ja servaefekt on suurem. Tekkinud väiksemad elupaigalaigud ei pruugi olla varasemate populatsioonide säilimiseks piisavalt suured ja ühendatud. Nii metsa üldise fragmenteerituse kui ka teede mõju võib aga ühtedele liikidele olla positiivne ja teistele negatiivne (Forman & Alexander 1998; Debinski & Holt 2000; Fahrig 2003).

Parasvöötmes on oluliseks metsi muutvaks ja metsaelustikku mõjutavaks teguriks ka soometsade ja soode kuivendus. Kuivenduskraavide rajamise tagajärjel muutub ala hüdroloogiline režiim, veetase langeb ja turvas hakkab lagunema. Sellest tulenevalt paranevad puude kasvutingimused, mistõttu metsamajanduse seisukohast muutub ala tootlikumaks (Peltomaa 2007). Kuivenduse tagajärjel teiseneb ajapikku kogu elustik, üldjoontes asenduvad

sooliigid metsaliikidega (Laine jt 1995). Kuivendusjärgselt kujunenud kõdusoometsas ei pruugi olla varasemast vähem liike, ehkki liigiline koosseis erineb märkimisväärselt kuivenduseelse koosluse omast (Remm jt 2013). Sealhulgas on kõdusoometsadest leitud ka ohustatud liike (Remm jt 2013). Kuivenduskraavid ise võivad mõjuda elustikule negatiivselt maismaaelupaikade killustamise ja muudetud hüdroloogia või vee-elupaikade kvaliteedi halvenemise tõttu (Ludwig jt 2008; Suislepp jt 2011; Rosenvald jt 2014).

Kuigi loodusmetsades on liigirikkus üldiselt suurem kui majandusmetsades, erineb majandamise mõju liikide vahel märkimisväärselt (Paillet jt 2010; Bogdziewicz & Zwolak 2014). Negatiivne mõju avaldub peamiselt liikidele, kes vajavad suurt elupiirkonda, on halva levimisvõimega, sõltuvad surnud puidust, suurtest puudest või majanduslikult mittesoositud puuliikidest (Esseen jt 1997; Bengtsson jt 2000; Gregory jt 2007). Mõju tugevust võib olla raske hinnata, kuna halvenenud elupaigas võib liigirikkus säilida mõnda aega endisel tasemel, ehkki demograafiliselt on populatsioonid väljasuremisele määratud – nn väljasuremisvõlas (Hanski 2000). Vältimaks väljasuremisvõla realiseerumist, tuleb taastada sobivaid elupaiku. Selleks soositakse majandusmetsades metsaalade ühendatuse tagamist, säilikpuude ja rohkema kõdupuidu jätmist raiesmikele ning looduslike häiringurežiimide jäljendamist (Kouki jt 2001; Martikainen 2001; Mielikäinen & Hynynen 2003; Lindenmayer jt 2006; Fedrowitz jt 2014; Rudolphi jt 2014). Nende meetodite pikaajaline tulemuslikkus vajab aga jätkuvaid uuringuid, niisamuti ka see, kuidas majandada metsi kõige optimaalsemalt, et tagada nii majanduslik tulu kui ka liigirikkuse säilimine (Lindenmayer jt 2012).

1.2. Loomapopulatsioonide kohanemine ja kohastumine muutuva metsamaastikuga

Looduskaitse seisukohast on oluline mõista, mil määral suudab metsaelustik muutunud tingimusi taluda, nendega kohaneda või kohastuda – see on teema, mille kohta on siiani veel palju teadmata. Oluline on välja selgitada, millised liigid ja populatsioonid ei suuda metsamajandusest tulenevate muutustega üldse toime tulla ja vajavad seetõttu spetsiaalseid kaitsemeetmeid ning milliste meetmetega on võimalik kohanemist ja kohastumist toetada. Et vanade loodusmetsade vähenemine on üks olulisemaid muutusi parasvöötme metsamaastikel, siis pakuvad erilist huvi juhtumid, mil terved populatsioonid, kes on arvatud sõltuvat vanadest loodusmetsadest, võtavad kasutusele nooremaid ja inimese poolt kujundatud metsi (sh istandikke). Põhjus võib olla selles, et need liigid on arvatust paindlikumad või sõltuvad mõnest vanale loodusmetsale iseloomulikust struktuurielemendist või mikroelupaikadest. Näiteks paljud ohustatud puidumardikaliigid (*Coleoptera*) tulevad toime ka raiesmikel ja

noorendikes eeldusel, et seal leidub sobivaid mikroelupaiku (Martikainen 2001). Samuti on Poolas leitud vana metsa spetsialistliike valgeselg-kirjurähni (*Dendrocopos leucotos*) ja laanerähni (*Picoides tridactylus*) majandusmetsa neis piirkondades, kus on piisavalt surnud puid (Kajtoch jt 2013).

Isendite võime kohaneda muutustega ümbritsevas keskkonnas on erinev ja sõltub fenotüübilisest plastilisusest (Pigliucci 2001). Inimtegevus põhjustab ka tugevat valikusurvet ja võib soosida põlvkondade vältel toimuvate kohastumuste küllaltki kiiret teket (Ashley jt 2003; Stockwell jt 2003). Kuna metsamajandusest tulenevad muutused on kiired, on lühiajalises plaanis negatiivse mõju leevendamisel suurem roll isendi eluea jooksul toimuval kohanemisel (Williams jt 2008). Liigikaitse planeerimise juures tuleb aga arvesse võtta, et eri populatsioonid võivad olla kohastunud erinevate keskkonnatingimustega ja nende elupaigakasutus võib piirkonniti erineda (Väli jt 2004; Treinys jt 2008). Nende erinevustega arvestamine on tõhusa kaitse korraldamise eelduseks.

Inimmõjuga kohastumise potentsiaali võivad näidata nii muutused isendite käitumises (sh sigimiskäitumises) kui ka füsioloogias (tabel 1). Nende muutuste levimisel populatsioonis, kas geneetiliselt või õppimise kaudu, võib esmane tugev inimmõju asurkonnale oluliselt leeveneda. Sellekohaseid näiteid leidub peamiselt hästiuuritud selgroogsete – lindude ja imetajate – kohta. Näiteks on loodusmetsade pindala vähenemise tõttu paljud linnupopulatsioonid hakanud pesitsema uudsetes paikades: põllumaal, raiesmikel, istandikes ja intensiivselt majandatavas metsas (Lõhmus & Väli 2001; Treinys jt 2008; Wilson jt 2009; Nájera & Simonetti 2010; Silva jt 2012; Santangeli jt 2013) või jahti pidama avamaastikul (nt põllumaadel) (Newton 1996; Lõhmus & Väli 2001). Varem metsalagendikke asustanud puidumardikaliigid on aga levinud ka raiesmikele (Kaila jt 1997). Uute jahipidamis- või toitumisaladega või varasemate saakloomade vähenemisega on kaasnenud muutused nii lindude kui ka imetajate toiduvalikus (Lõhmus & Väli 2001; Abbas jt 2011; Tornberg jt 2014), käitumises (nt kiskjate vältimiseks) (Jepsen & Topping 2004) ning füsioloogias (Serrano Ferron jt 2012; Tornberg jt 2014). Killustunud metsamaastikus võib olla vaja läbida ka pikemaid vahemaid, mistõttu on Põhja-Ameerikas muutunud ka lindude tiivakuju (Desrochers 2010).

Tabel 1. Näited tõenäoliselt metsamajanduse mõjul toimunud muutustest loomade käitumises või elupaigakasutuses.

Liik	Piirkond	Tunnus	Muutus	Allikas
Väike-konnakotkas *(Aquila pomarina)*	Eesti	Pesapaiga valik, jahi-pidamine, toiduvalik	Hakanud pesitsema ja jahti pidama põllumaal, seetõttu vahetanud peamist toiduobjekti	Lõhmus & Väli 2001
Must-toonekurg (*Ciconia nigra*)	Leedu	Pesapaiga valik	Hakanud pesitsema nooremates metsades ja metsaservadele lähemal	Treinys jt 2008
Välja-loorkull (*Circus cyaneus*)	Iirimaa	Pesapaiga valik	Hakanud pesitsema raiesmikel	Wilson jt 2009
Erinevad linnuliigid	Erinevad riigid	Pesapaiga valik	Hakanud pesitsema istandikes	Nájera & Simonetti 2009
Rasvatihane (*Parus major*)	Portugal	Pesapaiga valik	Hakanud pesitsema nii männi- kui ka eukalüptiistandikes	Silva jt 2012
Merikotkas (*Haliaeetus albicilla*)	Soome	Pesapaiga valik	Hakanud pesitsema majandus-metsades	Santangeli jt 2013
Raudkull (*Accipiter nisus*)	Suurbritannia	Jahipidamine	Hakanud jahti pidama avamaastikul	Newton 1996
Puidumardikad (*Coleoptera*)	Soome	Elupaigavalik	Levinud raiesmikele	Kaila jt 1997
Metskits (*Capreolus capreolus*)	Prantsusmaa	Käitumine, toiduvalik, füsioloogia	Elab avamaastikus suuremate rühmadena; toitub rohkem kultuur-taimedest, mistõttu seedeelund-konna mass on vähenenud	Jepsen & Topping 2004; Abbas jt 2011; Serrano Ferron jt 2012
Kanakull (*Accipiter gentilis*)	Soome	Toiduvalik, füsioloogia	Kanaliste arvukuse languse tõttu hakanud rohkem toituma väike-lindudest, millega on kaasnenud muudatused füsioloogias	Tornberg jt 2014
Laululinnud (21 liiki)	Põhja-Ameerika	Tiivapikkus	Killustunud metsaaladel tiivad pikenenud, taasmetsastunud aladel lühenenud	Desrochers 2010
Hunt (*Canis lupus*)	Soome	Jahipidamine	Eelistab jahti pidada killustunud metsamaastikus	Gurarie jt 2011
Tumehunt (*Canis rufus*)	Ameerika Ühendriigid	Elupaiga-kasutus	Eelistab elupaigana põlde ja raiejärgseid noorendikke	Dellinger jt 2013
Nahkhiired (7 liiki)	Ameerika Ühendriigid	Jahipidamine	Hakanud toituma tuletõrje veevõtu-tiikide ja kuivenduskraavide kohal	Vindigni jt 2009
Kahepaiksed (6 liiki)	Iirimaa, Eesti	Sigimispaiga valik	Hakanud sigima kuivenduskraavides ja rattaroobastes	Dibner jt 2014; Remm jt 2015
Harilik külmavaksik (*Operophtera brumata*)	Suurbritannia	Toidutaime valik	Levinud okaspuuistandikes võõrpuuliikidele	Vanbergen jt 2003
Puidumardikad (*Coleoptera*)	Prantsusmaa	Toidutaime valik	Levinud okaspuuistandikes võõrpuuliikidele	Bertheau jt 2009

Loomad võivad metsamaastikus uudseid (nt kaevatud tiike või rattaroopaid) või killustunud elupaiku koguni looduslikele eelistada või kasutada neid paremate elupaikade puudumisel (tabel 1). Näiteks eelistavad mõned kiskjad elupaiga või jahialana killustunud metsamaastikku, põlde või noorendikke (Gurarie jt 2011; Dellinger jt 2013). Majandamise käigus metsamaastikku tekkinud uudsed veekogud võivad nahkhiirte jaoks kujutada head jahipidamiskohta ning kahepaiksetele alternatiivset sigimispaika (Vindigni jt 2009; Dibner jt 2014; Remm jt 2015). Selgrootute jaoks võivad aga okaspuuistandikes kasvavad võõrpuuliigid olla uudseteks toidutaimedeks (Vanbergen jt 2003; Bertheau jt 2009). Mõnel juhul võib majandusmetsas asuv uudne elupaik aga osutuda ökolõksuks: näiliselt heaks, kuid tegelikult ebakvaliteetseks elupaigaks (Robertson & Hutto 2007; Hedin jt 2008; Suislepp jt 2011).

1.3. Metsis parasvöötme metsamaastike mudelliigina

Metsis (*Tetrao urogallus*) on parasvöötme metsade suurim kanaline, kes asustab spetsiifilisi elupaiku ja vajab suurt kodupiirkonda (Rolstad jt 1988; Picozzi jt 1992; Storch 1995). Tegu on polügaamse liigiga, kelle vastassugupooled kohtuvad kevaditi metsisekukkede seltsingulistes mängudes. Metsis on tundlik nii puistu kui ka maastiku tasandil toimuvatele muutustele ja teda on soovitatud metsade looduskaitse nn katusliigiks (Suter jt 2002; Pakkala jt 2003). Katusliigi (ingl *umbrella species*) jaoks tingimusi säilitades või luues kaitstakse ühtlasi paljusid teisi liike, kes jagavad sama elupaika (Roberge & Angelstam 2004). Eelneva tõttu uuritakse metsist kui parasvöötme okasmetsade seisundit peegeldavat mudelliiki.

Euroopas on metsise arvukus paljudes piirkondades langenud (Storch 2007). Selle põhjusteks peetakse eeskätt metsamajandusest tulenevat elupaikade hävimist ja killustumist ning kisklussurve suurenemist (Kurki jt 2000; Storch 2007; Ludwig jt 2008; Wegge & Rolstad 2011). Eestis on metsis II kategooria kaitsealune liik, kelle arvukus väheneb jätkuvalt hoolimata sellest, et tema traditsioonilisi mängualasid on aastakümneid kaitstud. 1950ndatel loendati mängudes kuni 10 000 kukke (Kumari 1954), uusimate andmete põhjal hinnatakse kukkede arvuks vaid 1100–1200 (Keskkonnaagentuur 2014). Metsise tõttu on Eestis kaitse alla võetud suured metsaalad, kõigist maismaa püsielupaikadest (liigikaitselistel põhjustel kaitstavatest aladest) moodustavad metsise omad pindalalt 80% (64 292 ha) (Keskkonnateabe Keskus 2012).

Metsist on valdavalt peetud vanade okasmetsade spetsialistliigiks, ehkki paljud uuringud ei toeta sellist lihtsustatud seisukohta. Metsise ning eriti tema mängualade seost vanade

(vähemalt 60–70 a vanuste) okasmetsadega on Euroopas ulatuslikult dokumenteeritud (Wegge & Rolstad 1986; Rolstad & Wegge 1987b; Picozzi jt 1992; Storch 1993; Zizas jt 2012). Samas lisandub üha enam andmeid metsisemängude kohta ka noortes, 25–40 aasta vanustes männikutes ja okaspuuistandikes (Picozzi jt 1992, 1996; Gjerde jt 2000; Rolstad jt 2007; Valkeajärvi jt 2007; Kortland & Findlay 2010; Wegge & Rolstad 2011). Skandinaavias seostub metsise esinemine pigem metsa üldkatvuse, mitte niivõrd vana metsaga (Miettinen jt 2008; Sirkiä jt 2010, 2011b). Seetõttu on võimalik, et metsa vanus polegi esmatähtis ning sobiva puistu struktuuri ja piisava hulga toidu olemasolul sobivad metsisele ka nooremad metsad. Vanade männikute eelistus võib tuleneda sellest, et neis on hea nähtavus ja piisavalt ruumi ohu korral lendu tõusmiseks, vanu puid, mille tugevatel okstel ohutult ööbida ja toituda, ning rikkalikult toitu (männiokkaid ja mustikataimi) (Rolstad & Wegge 1987b; Storch 1993; Summers jt 2004; Gregersen & Gregersen 2008; Miettinen jt 2008; Borchtchevski 2009). On avaldatud arvamust, et Kesk-Euroopas võib noorte metsade kasutamist piirata see, et sealsed metsad on märksa tihedamad kui Skandinaavias ja nende alustaimestik on hõre (Storch 1993).

Metsise mänguaegset elupaigakasutust võib vaadata kahes ruumimastaabis: mänguala (kus mängivad kuked ja toimub paaritumine) ja seda ümbritsev mänguaegne elupaik. Täiskasvanud kukkede mänguterritooriumid asuvad mängualal 60–200 m vahega (Wegge jt 2013). Päevasel ajal puhkavad ja toituvad kuked kuni 1 km raadiuses mänguala keskmest, kusjuures kukkede väikese arvu korral kattuvad nende mänguaegsed elupaigad vähe (Wegge & Larsen 1987), suurtes mängudes aga suures ulatuses (Wegge jt 2003). Mida vähem leidub mänguala ümbruses sobivaid elupaiku, seda suuremad on kukkede päevaterritooriumid (Wegge & Rolstad 1986). Mängualade vahekaugus maastikus on umbes 2 km (Wegge & Rolstad 1986; Viht 1991; Picozzi jt 1992; Мамонтов 2012) ning distants on seda suurem, mida suurem on kukkede arv mängus (Rolstad jt 2009). Kukkede arvul on aga mitmes uurimuses leitud positiivne seos vana metsa osakaaluga mänguaegses elupaigas (Wegge & Rolstad 1986; Picozzi jt 1992).

Metsise mängualad on üldiselt väga püsivad: stabiilsete tingimuste korral võivad need asuda samas kohas aastakümneid (Rolstad & Wegge 1989a). Seetõttu võib osa praegu vanades metsades paiknevaid mängualasid olla tekkinud juba siis, kui metsad olid nooremad (Rolstad jt 2007). Täiskasvanud kuked ja kanad külastavad aastast aastasse sama mänguala (kuked kasutavad ka sama mänguaegset päevaterritooriumi), noored kuked aga võivad külastada mitut mänguala ja mängida ka väljaspool neid (Wegge & Larsen 1987; Gjerde jt 2000; Wegge

jt 2003; Eliassen & Wegge 2007). Uute mängualade teket peetakse haruldaseks sündmuseks, mida on enamasti dokumenteeritud läheduses paikneva mängu hävimise järel. Leidub andmeid, et uus mänguala võib tekkida ka siis, kui noored kuked mängivad uues asukohas (sageli kanade talvistel toitumisaladel) ning neil õnnestub seal kanadega paarituda (Gjerde jt 2000; Rolstad jt 2007). Mänguala ja seda ümbritseva maastiku kvaliteet on mänguasurkonna säilimise seisukohalt väga oluline. Ka ülejäänud osa aastast veedavad nii kuked kui ka kanad üldiselt 3–4 km raadiuses mängu keskmest (Storch 1995).

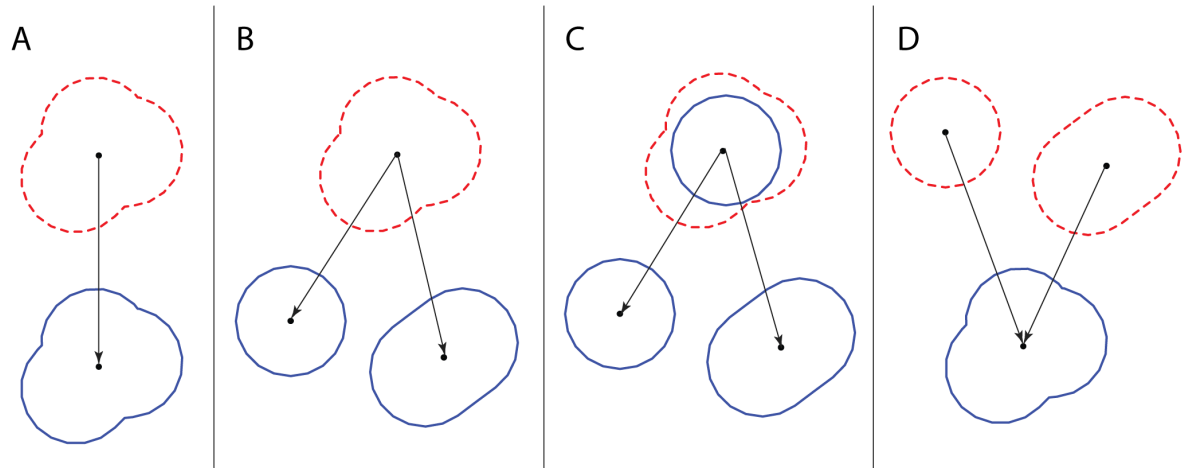
Liigikaitse seisukohast on seega oluline mõista, mil määral suudab metsis toime tulla inimtegevusest tulenevate muutustega mängualal ja seda ümbritsevas maastikus. Raie järel võivad muutuda nii mänguplatside kui ka kukkede päevaterritooriumide asukohad, kuked võivad hakata rohkem üksinda mängima ning mäng võib koguni hävida (Rolstad & Wegge 1989b). Väikesepindalaline lageraie või harvendus ümbritsevas maastikus ei põhjusta mänguala hülgamist (Rolstad 1989; Valkeajärvi jt 2007) – need võivad sarnaneda metsise levikualal esinenud looduslikele häiringutele (Gjerde jt 2000). Seevastu suured raiesmikud või liiga hõredaks raiutud mets võivad muuta mänguala sobimatuks, mille tagajärjel võivad kuked hakata mängima uues asukohas (Rolstad & Wegge 1987a, 1989b; Gjerde jt 2000; Valkeajärvi jt 2007; Wegge & Rolstad 2011). Tõenäoliselt võib ala sobivust mõjutada ka kuivendus, kuna kuivenduskraavide tõttu võib tõusta kisklusrisk (Ludwig jt 2008). Ühtlasi võib kuivendatud mets muutuda ajapikku liiga tihedaks. Liiga tihe alusmets halvendab nähtavust ning selle tagajärjel võidakse mänguala hüljata (Brzeziecki jt 2012). Et aga mitmed tegurid võivad mõjuda koos ja mängu hääbumine võib võtta aastaid, on konkreetsete mõjude eristamine sageli keeruline.

1.4. Magistritöö eesmärgid

Käesoleva magistritöö eesmärk on olemasolevate vaatlusandmete põhjal kirjeldada metsise mängualade asukohadünaamikat Eestis. Mängude asukohamuutused maastikus viitavad metsiste suutlikkusele kohaneda mängualal ja selle ümbruses toimuvate muutustega. See puudutab nii võimet leida mängualale uus asukoht, kui vana muutub ebasobivaks, kui ka asustada uusi alasid, mis on kas suktsessiooni või looduskaitselise taastamise tulemusel sobivaks muutunud. Magistritöö aluseks on kaasaegne ja ajalooline info mängude asukohtade kohta aastatest 1935–2014. Põhjalikumad andmed pärinevad inventuuridest, mis viidi läbi aastatel 1991–2000 (Viht & Randla 2002) ja 2009–2012 (teostaja Eesti Ornitoloogiaühing). Seonduvatest teemadest on Eestis viimastel aastatel analüüsitud metsise metapopulatsiooni

ruumilist struktuuri (Leivits 2014) ning metsamajanduse mõju mängude suurusele (Paju 2013).

Mängualade asukohadünaamika võimalused võiks lihtsustatult jagada kolmeks: niheteks, lagunemisteks ja ühinemisteks (joonis 1). Siinkohal tuleb silmas pidada, et mänguala on ruumiline nähtus: konkreetne asukoht, kuhu linnud kogunevad. Mänguala asukoha muutuse põhjustab eeldatavasti kukkede liikumine. Mänguala asukoha **nihkumise** korral muutub mänguala asukoht maastikus (joonis 1A). Mänguala **lagunemise** käigus hajuvad kuked lähedalasuvatesse mängudesse või rajavad vana mängu ümbruses uued mängualad, mis võivad olla nii ajutised kui ka püsivad. Seejuures võib mäng vanas kohas sootuks kaduda (joonis 1B) või jääda senisest väiksemana alles (joonis 1C). Vähemalt teoreetiliselt on võimalik ka mängude **ühinemine**, mille korral rajavad mitmest mängust pärit kuked koos suurema mängu või liituvad juba olemasoleva mänguga (joonis 1D).



Joonis 1. Mänguala asukohadünaamika võimalused maastikul. A) asukoha nihkumine; B) mängu lagunemine ja vana mängu hävimine; C) mängu lagunemine ja vana mängu säilimine senisest väiksemana; D) mängude ühinemine. Mängu algne asukoht on tähistatud punase katkendjoonega, hilisemad asukohad sinise pidevjoonega. Noolega on kujutatud kukkede liikumissuund.

Eeltoodud dünaamikavõimalustest leidub kirjanduses kõige rohkem andmeid mängude asukohanihete kohta, kuid nende toimumissagedust pole hinnatud. Mängualade kaitse korraldamise seisukohast (nt püsielupaiga piiride ajakohasena hoidmiseks) on see aga oluline teadmine. Eri allikates võib nihkeid olla dokumenteeritud mitmeti, mis tuleneb sellest, et üldjuhul ei jälgita konkreetseid kukkesid. Seetõttu võib leida nii kirjeldusi mängu asukoha nihkumisest (Rolstad & Wegge 1989a; Valkeajärvi jt 2007) kui ka vana mängu hääbumisest

ja uue tekkest läheduses (Gjerde jt 2000), mis võivad sisuliselt kujutada sama olukorda. Eristamine lähtub sel puhul tõenäoliselt mängualade vahekauguse subjektiivsest tõlgendusest. Arvestatavaid valimipõhiseid uurimusi on nihete kohta kõigest kaks: Norras vaadeldi 24 mänguga toimunud muutusi aastatel 1930–1985 (Rolstad & Wegge 1989a) ning Venemaal Arhangelski oblastis 14 mängu aastatel 1990–2010 (Мамонтов 2012). Suuruselt kolmandas uuringus on käsitletud viie mänguala liikumiste seost raietega Soomes aastatel 1979–2004 (Valkeajärvi jt 2007). Eelnevates uuringutes on aga dokumenteeritud kõigest asukohti muutnud mängude üldarv, kuid pole hinnatud, kui suur on tõenäosus, et mäng aasta jooksul nihkub. Pole ka uuritud, kas mängu nihkumistõenäosus sõltub mängu suurusest, st kas suurte mängude asukohad on väikesest stabiilsemad. Ülejäänud mängude nihkumisele keskendunud uurimused põhinevad kahe-kolme mängu vaatlustel seoses eksperimentaalsete raietega (Rolstad 1989; Rolstad & Wegge 1989b).

Ehkki metsise mängualade nihkumist on dokumenteeritud nii Skandinaavias kui ka Venemaal, pole siiani täpselt teada, mis põhjustel mäng võib asukohta vahetada ja kui pikad võivad olla nihked. Rakenduslikust seisukohast on see oluline hindamaks, millistes tingimustes paiknevate mängude nihkumisoht on suurim ning kui kaugelt tasuks mängu kadumise järel otsida võimalikke uusi mängualasid. Kuigi mängude liikumist mõjutavate tegurite uurimise vajalikkusele on varemgi tähelepanu juhitud (Miettinen jt 2005), on senini asukohamuutuse põhjusena kaalutud peamiselt raiet. Seejuures leidub viiteid nii mängu lageraiealast eemale kolimise kohta (Rolstad & Wegge 1989a, 1989b; Gjerde jt 2000; Valkeajärvi jt 2007; Wegge & Rolstad 2011) kui ka harvendatud alale või raiesmiku servale liikumise kohta (Rolstad 1989). Seoseid muude potentsiaalsete mõjuteguritega (nt kuivenduse või looduslike tingimustega) pole analüüsitud, kuigi mängualade liikumist on täheldatud ka metsamaastikes, kus märgatav inimmõju puudub (Valkeajärvi jt 2007; Бугаев 2011; Мамонтов 2012). Skandinaavias peetakse mängu keskme aastast liikumist paarisaja meetri ulatuses tavaliseks ning seda seostatakse alles kujuneva mänguala või juhtisase vahetumisega (Rolstad & Wegge 1989b; Valkeajärvi jt 2007). Venemaal Mordvas on aga mängu asukoht mõnikord nihkunud isegi 1,5–2 km aastas (Бугаев 2011). Lisaks on avaldatud teateid selle kohta, et mäng on pärast nihkumist naasnud varasemasse asukohta (Rolstad & Wegge 1989a; Valkeajärvi jt 2007; Мамонтов 2012), tõenäoliselt seetõttu, et kõnealune piirkond on metsise jaoks uuesti sobivaks muutunud.

Mängude lagunemiste kohta leidub kirjanduses vähem andmeid ning ühinemiste kohta ei õnnestunud tõendeid leida. Lagunemisi on dokumenteeritud telemeetriliste uuringute käigus

konkreetsete kukkede hajumist jälgides, kusjuures tekkinud mängude hulgas leidub nii ajutisi kui ka püsivaid (Rolstad & Wegge 1989b; Gjerde jt 2000; Wegge & Rolstad 2011). Vähesed andmed lagunemiste ja ühinemiste kohta võivad tuleneda sellest, et nende tuvastamine eeldab kukkede jälgimist või mingi piirkonna põhjalikke aastatepikkuseid inventuure. Nihkumist on võimalik aga hinnata mängualade asukohtade võrdlemisel ka pikema ajaperioodi järel. Sellegipoolest võib kirjandusele tuginedes eeldada, et nihked võiksid olla kõige sagedamini esinev asukohadünaamika protsess.

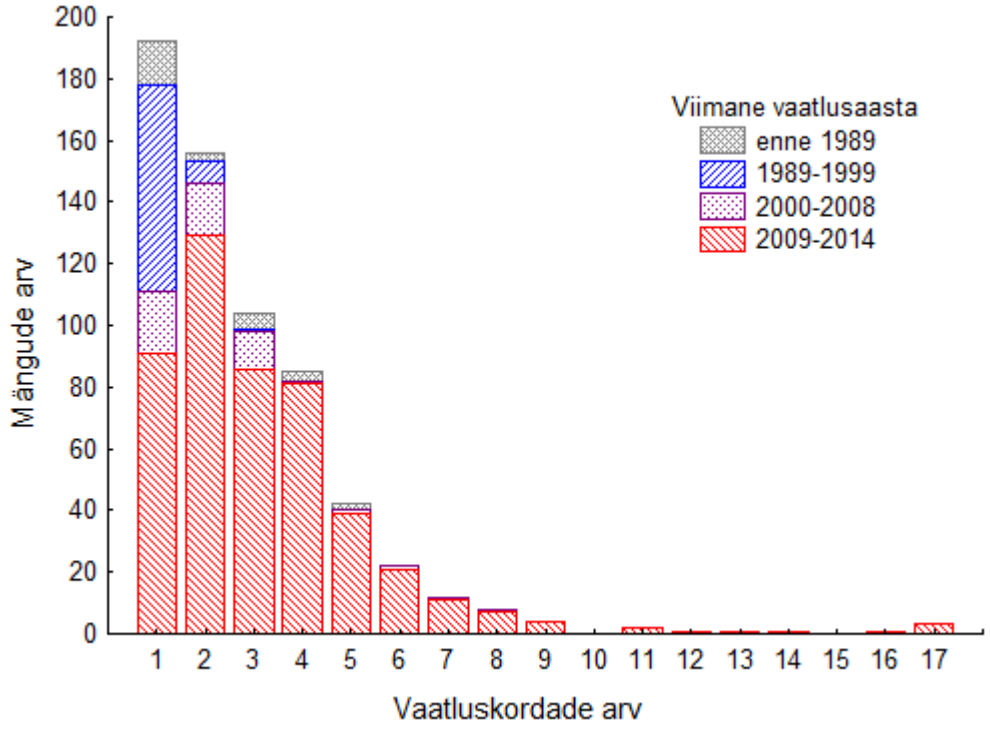
Käesoleva magistritöö käigus kontrolliti eespool toodud kontseptuaalset mudelit metsise mängualade asukohadünaamika võimaluste kohta Eesti andmestiku põhjal ja anti hinnang erinevate dünaamikavõimaluste sagedusele. Nihete puhul otsiti vastuseid järgmistele küsimustele.

1. Kui paljud Eesti metsisemängudest on vaatlusperioodi (mediaan 15 a) jooksul nihkunud? Kui pikad on toimunud nihked?
2. Kui suur on mängu aastane nihketõenäosus ja kas see oleneb mängu suurusest?
3. Millistes tingimustes paiknevad mängud nihkuvad?

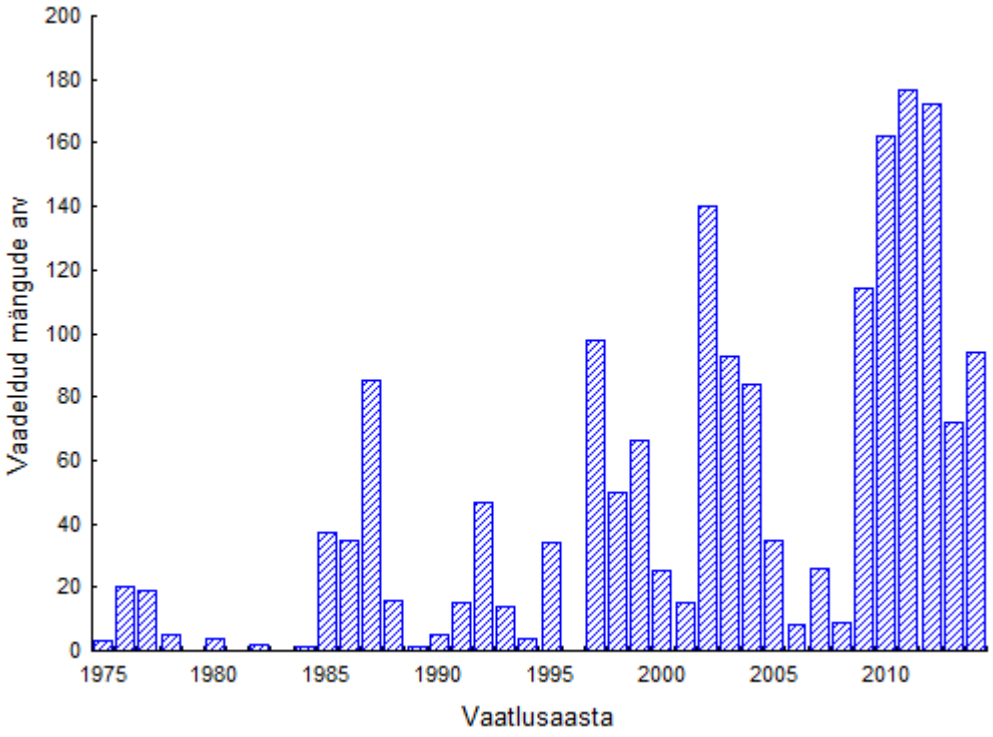
2. Materjal ja meetodid

2.1. Vaatlusandmed

Magistritöö aluseks olev metsise mängualade ruumiandmestik pärineb Keskkonnaagentuurilt (M. Leivitsa käest). Tegu on elusloodu se mitmekesisuse ja maastike seire programmi kuuluva metsisemängude seire töövahendiga, mis sisaldab kaasaegset ja ajaloolist infot metsise mängualade asukohtade ja suuruste kohta (inventuuride aruannetest, loendusankeetidelt). Mängualade asukohad ja nimed kontrolliti magistritöö algusjärgus üle, vältimaks seda, et samas kohas paiknev mäng oleks eri aegadel kantud baasi eri nime all. Kokku oli andmebaasis pärast korrastamist 1810 vaatlust 634 mängu kohta aastatest 1935–2014 (sh 23 vaatlust 1935.–1974. a). Vaatluseks on ühe mängu kukkede kevadine loendus, mille kohta on andmebaasis mänguala nimi, asukoht, vaatlusaasta, asustatus ja kukkede arv (kohati vahemikuna). Kõige pikem ühe mängu vaatlusperiood on 64 aastat (Niinsoni, Surdi ja Liivoja 2 mängud, 1950–2014). Kõige rohkem on ühte mängu vaadeldud 17 korda (Paelama, Hüpassaare ja Lemmjõe 1X mängud) (joonis 2). Tihedam andmestik algab 1975. aastast (joonis 3).

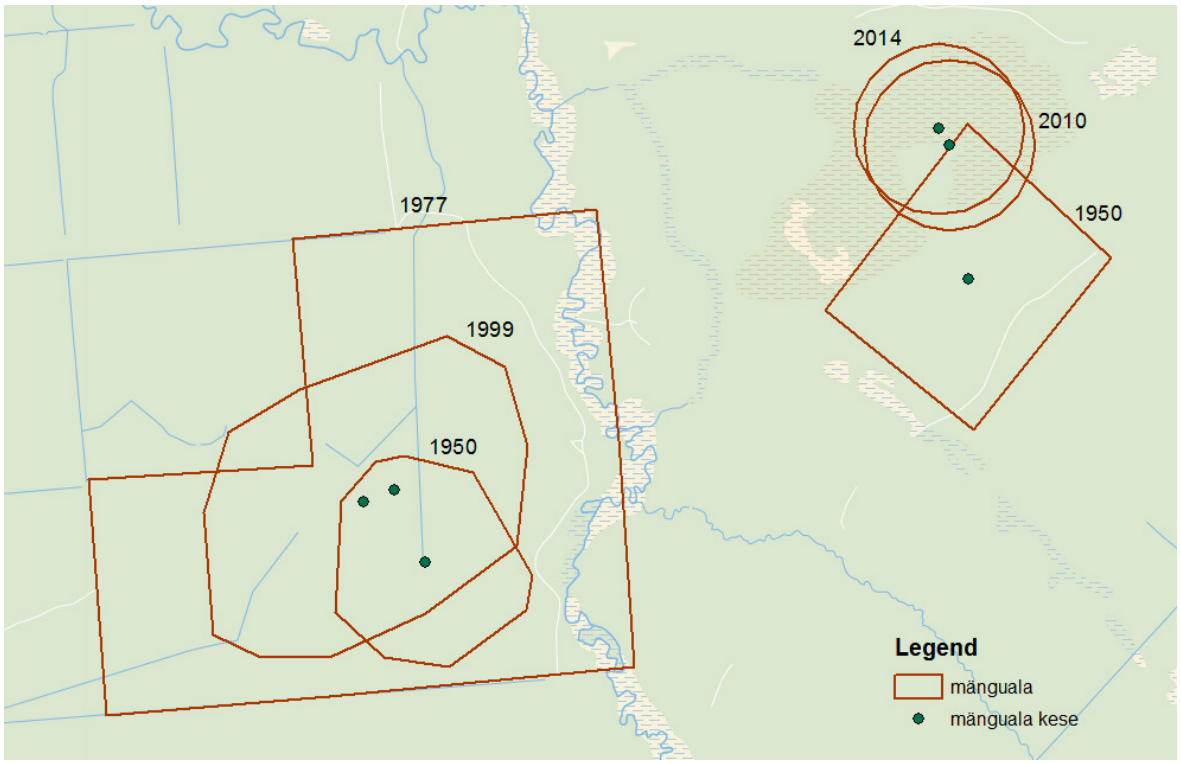


Joonis 2. Eesti metsisemängude jaotus dokumenteeritud vaatluskordade arvu järgi (N=634). Ühe vaatluskorraga mängude puhul on suures osas tegu ajalooliste, praeguseks väljasurnud mängudega.



Joonis 3. Vaatluste jaotumine aastate kaupa (1975–2014; N=1787).

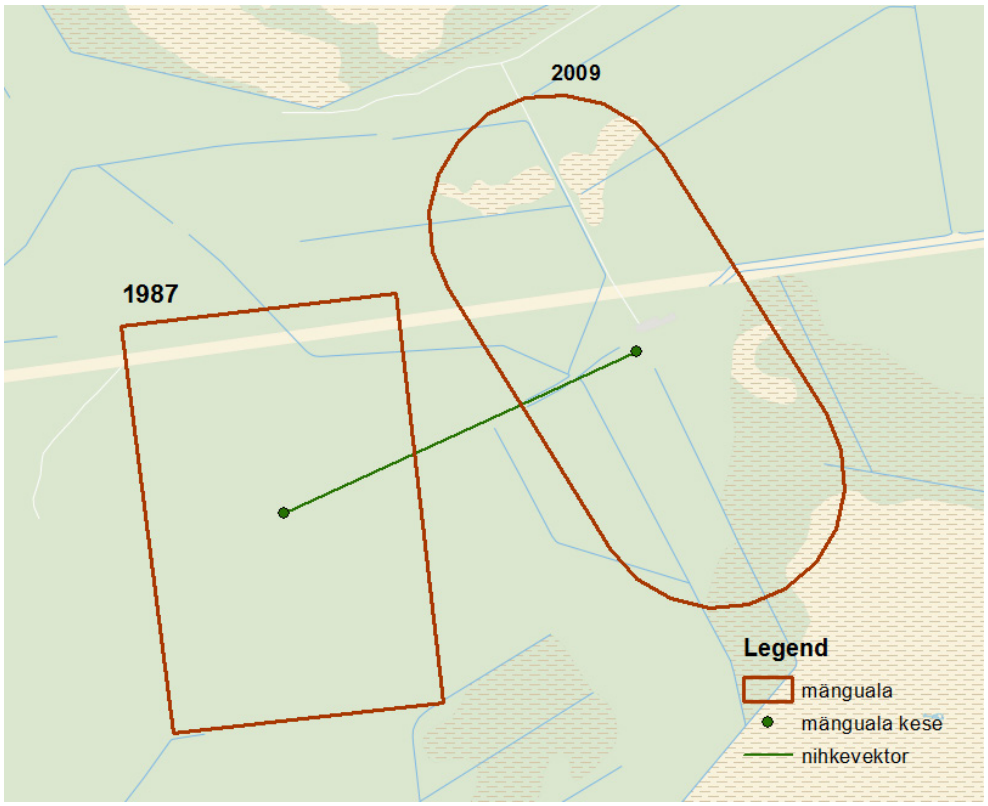
Kuigi tegu on täpseimate andmetega, mis on hetkel Eesti metsiseasurkonna kohta kätte saada, tuleb arvesse võtta mängualade veidi erinevat määratlemist tulenevalt metoodikast ja loendajast. Mängualade märkimismetoodika erineb enne ja pärast 2009. aastat. Varasemalt on märgitud **mängupaik** (suurem piirkond, kus mäng esineb püsivalt mingi aja jooksul) üles metsaeraldiste tasemel või **mänguplats** (mängu täpsem asukoht konkreetsel aastal) vabakäejoonega kaardil (joonis 4). Aastast 2009 on mängivad metsisekuked mängitud üles punktkoordinaatidena, millest on mänguplatsid genereeritud iga punkti ümber tekitatud 200 m raadiusega puhvrite liitmisel (joonis 4). Käesolevas töös on nii mängupaikade kui ka -platside kohta kasutatud terminit **mänguala** – see on mängu asukoht mingil ajal meie parima teadmise kohaselt. Samuti oleneb algandmestik mängu määratlemisest vaatleja poolt: näiteks kas nihkunud asukohaga mängule on antud uus nimi või sama nimi, mis varem.



Joonis 4. Näide mängualade piiritlemisest eri aegadel. 2010. ja 2014. a mängude puhul on tegu ühe mängiva kukega. Alus: Eesti põhikaart (Maa-amet).

2.2. Valimite koostamine ja kaardianalüüs

Mängu asukoha **nihkena** käsitletakse magistritöös olukorda, mil mängu kese (keskpunkt) on korduvvaatlusel nihkunud väljapoole varem piiritletud mänguala (joonis 5). Nihete tuvastamiseks tehti järgmist: 1) koostati tabel, millesse märgiti üles iga mängu (N=634) kõik vaatlused toimumisaasta järgi; 2) eristati esma- ja nullvaatlused (kukkesid ei nähtud). Kui teadaolev esmavaatlus oli nullvaatlus, märgiti tegelikuks esmavaatluseks sellele järgnev esimene positiivne vaatlus. Kogu edasine andmetöötlus viidi läbi mängudega, mille kohta oli vähemalt kaks positiivset vaatlust (edaspidi: korduvvaadeldud mängud); 3) mängu asukoht iga korduvvaatluse ajal kontrolliti üle programmis ArcGIS 10.0 (ESRI 2011) ja määrati, kas mäng oli nihkunud või mitte. Nihkena käsitleti olukorda, mil mängu kese oli eelmise või mõne varasema vaatluse mängualast välja nihkunud (viimased olid nn **aeglased nihked**). Eraldi tähistati juhtumid, mille korral mängu kese oli pärast nihet liikunud tagasi varasemasse asukohta (**edasi-tagasi nihked**). Nihkumiseks arvestati ka olukord, mil mängu hävimise järel oli selle läheduses (kuni 2 km kaugusel mängu keskmest) tekkinud uus mäng. Selliseid juhtumeid oli andmestikus kolm (Kullimaa 1 – Kullimaa 2; Laianiidu 1 – Laianiidu 2; Lepakose – Juhkreõue tee). Nihkepikkusena mõõdeti vahemaa kahe vaatluse mängualade (korduvvaatluse ja selle vaatluse, mille suhtes mäng nihkunud oli) keskmete vahel (joonis 5).



Joonis 5. Näide mängu asukoha nihkumisest aastatel 1987–2009. Nihkevektor kujutab toimunud nihke pikkust. Alus: Eesti põhikaart (Maa-amet).

Täiendava kontrolli käigus (sh geoandmebaasi kasutades) eemaldati korduvvaadeldud mängude tabelist järgmised nihked (st loeti mittenihkunuks) (lisa 1): 1) suure tõenäosusega loendusveast (nihe, mis tuleneb üksiku kuke vaatlusest uues asukohas, kui sellele eelneva ja järgneva vaatluse kõrvutamisel mängu asukoht pole muutunud) või märkimiserinevusest tulenevad nihked (nt juhul, kui mäng on algselt märgitud väga väikesel alal, tekib nihe ka siis, kui tegelik vahemaa mängukeskmete vahel on väga väike); 2) Eesti lõunapiiril asuvate mängude nihkumine Lätisse; 3) ühekukeliste mängude nihked, mis ei jäänud pärast **hüpoteetilise mängualaga** võrdlemist nihkena alles.

Viimasele pöörati kõige rohkem tähelepanu, kuna see on seotud liigi arvukuse vähenemisega (varasemale elujõulisele mängualale võib olla jäänud mängima üksainus kukk) ja potentsiaalselt kõige suurem müra allikas. Selleks genereeriti (alates 2009. a) ühekukeliste mängude keskme ümber ringina hüpoteetiline (potentsiaalne) mänguala, mille pindala oli viie lähima (samal aastal või vähemalt samal kümnendil vaadeldud) mänguala keskmine. Kui nihet niisuguse mänguala korral ei ilmnenud, loeti mäng mitte nihkunuks. Üle kontrolliti ka ühekukeliste mängude nihked enne 2009. aastat, kuid enamasti olid need mängud märgitud suuremal alal hoolimata sellest, mitu kukke loendati.

Lisaks nihetele kontrolliti andmestikus ka lagunenud mängude leidumist. Lagunemiste sagedust oli raske täpselt hinnata, mistõttu piirduti üksikjuhtumite väljatoomisega. Lagunemisena käsitleti olukorda, mil kukkede arv mängus on vähenenud, aga selle järel on mängu lähedal (kuni 2 km raadiuses) tekkinud üks või mitu uut mängu. Käsitlemata jäeti juhtumid, mille puhul ei olnud ilmne, millise vana mänguga uus seonduda võiks. Viitena asukohadünaamikale plaaniti analüüsida ka kiiresti (mõne aasta jooksul) hääbunud suurte mängudega toimunut, aga andmestiku hõreduse tõttu saadi kiire hääbumise kohta usutavad andmed ainult ühe mängu kohta (Hüpassaare).

2.3. Andmeanalüüs

2.3.1. Nihete toimumissageduse analüüs

Nihete toimumissageduse analüüsi eesmärk oli teada saada, kui suur on mängu aastane nihketõenäosus. Lisaks taheti teada, kas see oleneb mängu suurusest või vaatlusperioodist, nagu võiks eeldada märkimismetoodika muutumise või arvukuse languse progresseerumise tõttu.

Analüüs viidi läbi kolmes etapis:

1. Korduvvaadeldud mängude iga vaatlus tõlgendati nihketõenäosuseks (P_n). Kui mängu kese asus eelmise vaatluskorra mänguala sees, loeti $P_n = 0$. Nihete toimumist käsitleti kahel erineval moel: a) kasutati **vaatluslikke nihketõenäosusi** – vaatlusaastal, mil nihe oli ära toimunud (ka aeglaste nihete korral) $P_n = 1$; b) igale aastale alates eelmisest vaatlusaastast kuni aastani, mil nihe oli ära toimunud (viimane kaasa arvatud; s.o. perioodil kestusega x), omistati **tõlgenduslik nihketõenäosus** $P_n = 1/x$. Võrdne jaotus on põhjendatud sellega, et pole teada, millisel vaatluste vahele jäänud aastal nihe aset leidis. Aeglaste nihete puhul jagati nihketõenäosus kõigi aastate peale alates vaatlusest, mille suhtes keskme nihe toimunud oli. Mõlema käsitluse puhul arvutati mängu keskmine nihketõenäosus aastas.
2. Mängud jagati suurteks (≥4 kukke) ja väikesteks (1–3 kukke) esimese positiivse vaatluse kukkede arvu põhjal. Vaatluslike tõenäosuste korral kasutati suurte ja väikeste mängude nihketõenäosuste võrdlemiseks paarilist t-testi. Tõlgenduslike tõenäosuste korral polnud andmed rühmiti normaaljaotusega ja seda polnud ka võimalik saavutada, mistõttu kasutati Wilcoxoni testi.

3. Võrreldi ka aastasi nihketõenäosusi enne ja pärast 2009. aastat. Vaatluslikud tõenäosused ei olnud rühmiti normaaljaotusega, mistõttu neid võrreldi Mann-Whitney U-testiga. Tõlgenduslikke tõenäosusi võrreldi t-testiga.

Kõigiks analüüsideks kasutati ainult aastaid, mille kohta oli vähemalt 10 tõenäosust. Enne analüüse kontrolliti rühmades olevate vaatluste vastavust normaaljaotusele Shapiro-Wilki testiga. Normaaljaotuse korral võrreldi jaotuste dispersioone Levene'i testiga. Suurte ja väikeste mängude nihkepikkused logaritmiti, et saada need normaaljaotusele vastavaks, ning logaritmitud nihkepikkusi võrreldi t-testiga. Need ja kõik edasised statistilised analüüsid viidi läbi programmis Statistica 7.0 (StatSoft 2004).

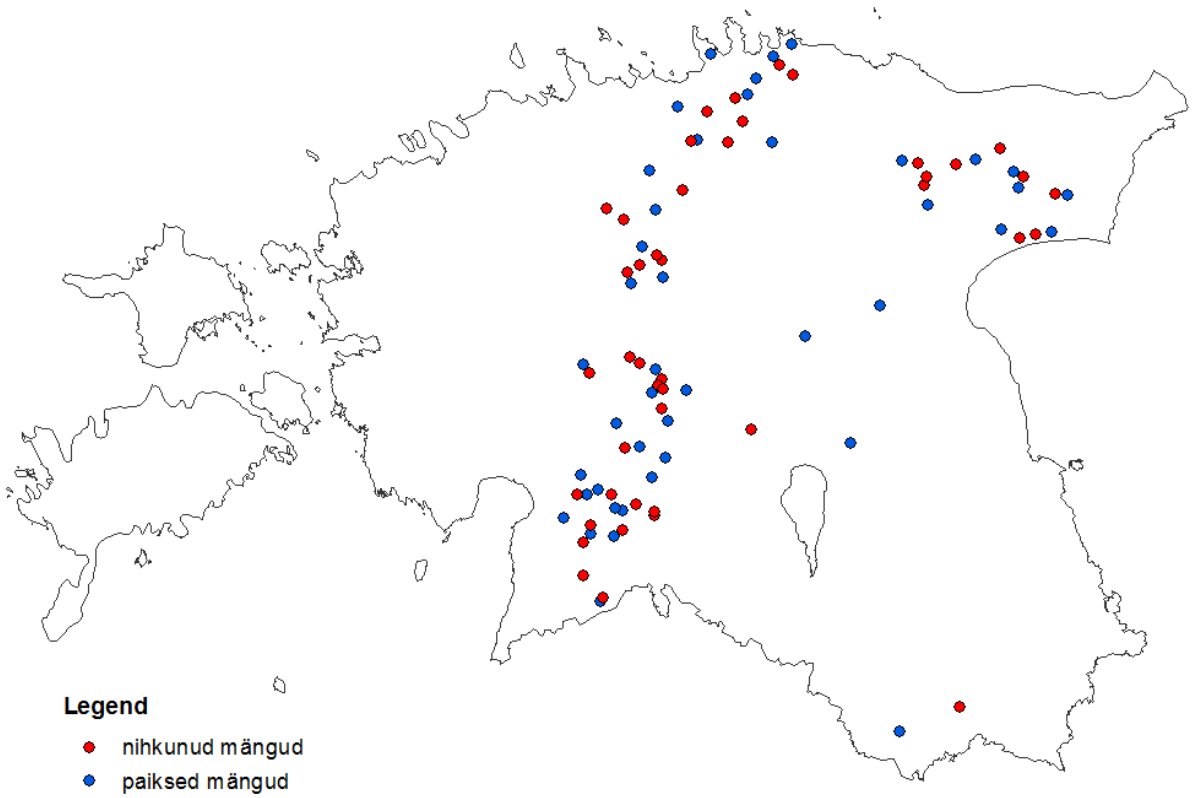
2.3.2. Nihete keskkonnaseoste analüüs

Nihete keskkonnaseoste analüüsi eesmärk oli kontrollida, kas mängu nihkumine on seotud algse mänguala või selle lähiümbruse keskkonnatingimustega: puistu omaduste, kasvukohatingimuste, inimmõju (raie, kuivenduse) või mängu isoleeritusega.

Analüüsi valim koostati korduvvaadeldud mängudest, mis olid olemas nii enne kui ka pärast 2009. aastat ning mille viimase vaatluse mänguala kese asus väljaspool esimese vaatluse mänguala (oli toimunud nihe). Selline käsitlus võimaldas vähendada loenduspanusest tulenevaid erinevusi mängude vahel, lisaks võiksid uuritavad tunnused potentsiaalselt mõjuda pika aja jooksul. Et väikeste mängude nihked võivad tuleneda nt ebatäielikest vaatlustest või üksikute lindude vahetumisest, võeti analüüsi ainult mängud, milles kukkede miinimumarv esimesel vaatlusel oli vähemalt kolm kukke. Nende hulgast jäeti välja mängud, milles kukkede miinimumarv viimasel vaatlusel oli 0–1, ning mängud, mis asusid riigipiirile lähemal kui 3 km. Kokku oli tingimustele vastavaid nihkunud mänge 43, mille asukohamuutused dokumenteeriti ortofotodel (lisa 3).

Seejärel leiti igale nihkunud mängule võrdluspaariline, milleks oli sellele lähim sama perioodi jooksul vaadeldud paikne (nihketa) mäng, milles miinimumarv esimesel vaatlusel oli eelistatult ≥3 kukke ja viimane vaatlus oli positiivne. Sobivate mängude vähesuse tõttu võeti viiel juhul paariliseks ka 2-kukeline mäng, milles arvukus oli vaatlusperioodi jooksul püsinud stabiilne või kasvanud. Kui lähim sobilik mäng oli juba märgitud mõne teise nihkunud mängu paariliseks, võeti võrdluspaariliseks kauguselt järgmine mäng. Ühtlasi peeti silmas, et võrdlusmäng asuks sarnaselt nihkunud mängule kas soo lähedal või pigem metsa sees. Kuue mängu korral ei olnud seda nõuet võimalik jälgida (Kaugoja, Kiikla, Kärsu, Rihula, Udriku-

Punasoo, Vila mäng). Paarilised asusid üksteisest 2–63 km kaugusel (53% juhtudest oli vahemaa alla 10 km) (joonis 6).



Joonis 6. Keskkonnaseoste analüüsi kaasatud mängude paiknemine Eestis (N=86).

Analüüsitavad keskkonnatunnused (tabel 2) määratleti kirjanduse põhjal ja nende väärtused mõõtis M. Leivits. Puistu mastaabis vaadati männi enamusega metsa kogupindala mängu ümbruses, kuna metsis eelistab okasmetsi (Rolstad & Wegge 1987b; Picozzi jt 1992; Leivits 2014) ning Eestis asuvad mängualad peamiselt männikutes (Viht 1998; Viht & Randla 2002). Seejuures on metsise mängualad Eestis seotud eeskätt siirdesoo- ja rabamuldadega (Leivits 2014), mida käsitleti eraldi tunnustena. Lisaks vaadati kõdusoometsade kogupindala, mis viitab metsisemängudele uudses, kuivenduse tagajärjel tekkinud metsakoosluses, ning kuivendatud ja kuivendamata turvasmuldade kogupindala. On teada, et kuivendusmõju tõttu võib elupaiga kvaliteet metsise jaoks langeda (Ludwig jt 2008), kusjuures just kraavitusel on negatiivne seos mängu suurusega (Leivits 2012). Seepärast võeti kuivenduse ulatust iseloomustavaks tunnuseks ka kraavide joonpikkus. Metsaraiet iseloomustava tunnusena võeti sisse lageraie kogupindala mängu ümbruses, kuna suured lageraiealad võivad muuta asukoha metsisemänguks sobimatuks (Rolstad & Wegge 1987a; Gjerde jt 2000; Valkeajärvi jt 2007; Wegge & Rolstad 2011). Lageraie pindala iseloomustab ühtlasi hästi ka piirkonna üldist

majandussurvet (Rosenvald & Lõhmus 2003). Lageraie tunnuse puhul tuleb arvestada, et see on arvutatud aastate 2001–2012 kohta, mistõttu see ei kata mängude kogu vaatlusperioodi.

Kõik keskkonnatunnused arvutati mängu esialgse asukoha suhtes 1, 2 ja 3 km raadiuses, et selgitada, mille poolest erinevad kohad, kust mängud ära nihkuvad ja kus püsivad paiksed. Mängu isoleeritust iseloomustavaks näitajaks võeti kukkede arv teistes mängudes 10 km raadiuses ümber vaadeldava mängu viimase asukoha (pärast 2009. a), mil vaatlusandmeid on üle Eesti ühtlasemalt ja eri mängude vaatlused on ajas kõige rohkem lähestikku.

Tabel 2. Keskkonnaseoste analüüsil kasutatud tunnused, nende lühendid, ühikud ja päritolu.

Tunnuse kirjeldus	Lühend	Ühik	Allikas
Lageraie kogupindala aastatel 2001–2012 antud raadiuses	RAIE	km^2	Globaalne metsamaa muutuste kaart (Hansen jt 2013)[1]
Männi enamusega puistute kogupindala antud raadiuses	MÄND	km^2	Riiklik Metsaregister
Kõdusoo kasvukoha metsade kogupindala antud raadiuses	KSOO	km^2	Riiklik Metsaregister
Kraavidest joonobjektide kogupikkus antud raadiuses	KRAAV	km	Eesti põhikaart[2]
Kuivendamata turvasmuldade kogupindala antud raadiuses	TMULD0	km^2	Eesti mullakaart ja Eesti põhikaart[3]
Kuivendatud turvasmuldade kogupindala antud raadiuses	TMULD1	km^2	Eesti mullakaart ja Eesti põhikaart[3]
Siirdesoomuldade kogupindala antud raadiuses	SSMULD	km^2	Eesti mullakaart
Rabamuldade kogupindala antud raadiuses	RBMULD	km^2	Eesti mullakaart
Kukkede arv 10 km raadiuses mängu viimase asukoha keskmest (pärast 2009. a)	KUKED	tk	Metsisemängude andmebaas

[1] Andmed alla laetavad internetilehelt http://earthenginepartners.appspot.com/science-2013-global-forest.

[2] Kasutati Maa-ameti Eesti põhikaardi 2011. a vektorversiooni.

[3] PEAT-projekti (http://www.norbalwet.org/projects-and-best-practices/peat-project-2013-2014/) raames Maa-ameti Eesti mullakaardilt ja Eesti põhikaardilt pärit andmete põhjal koostatud vektorkiht.

Enne keskkonnaseoste analüüsi kontrolliti tunnuste omavahelist korrelatsiooni 1, 2 ja 3 km raadiuses ümber mänguala keskme (lisa 2). Kõigis kolmes raadiuses esines väga tugev (Spearmani korrelatsioonikordaja $|r_s| \geq 0{,}7$) negatiivne korrelatsioon kraavide joonpikkuse ja kuivendamata turvasmuldade kogupindala vahel. 2 ja 3 km raadiuses esines lisaks väga tugev

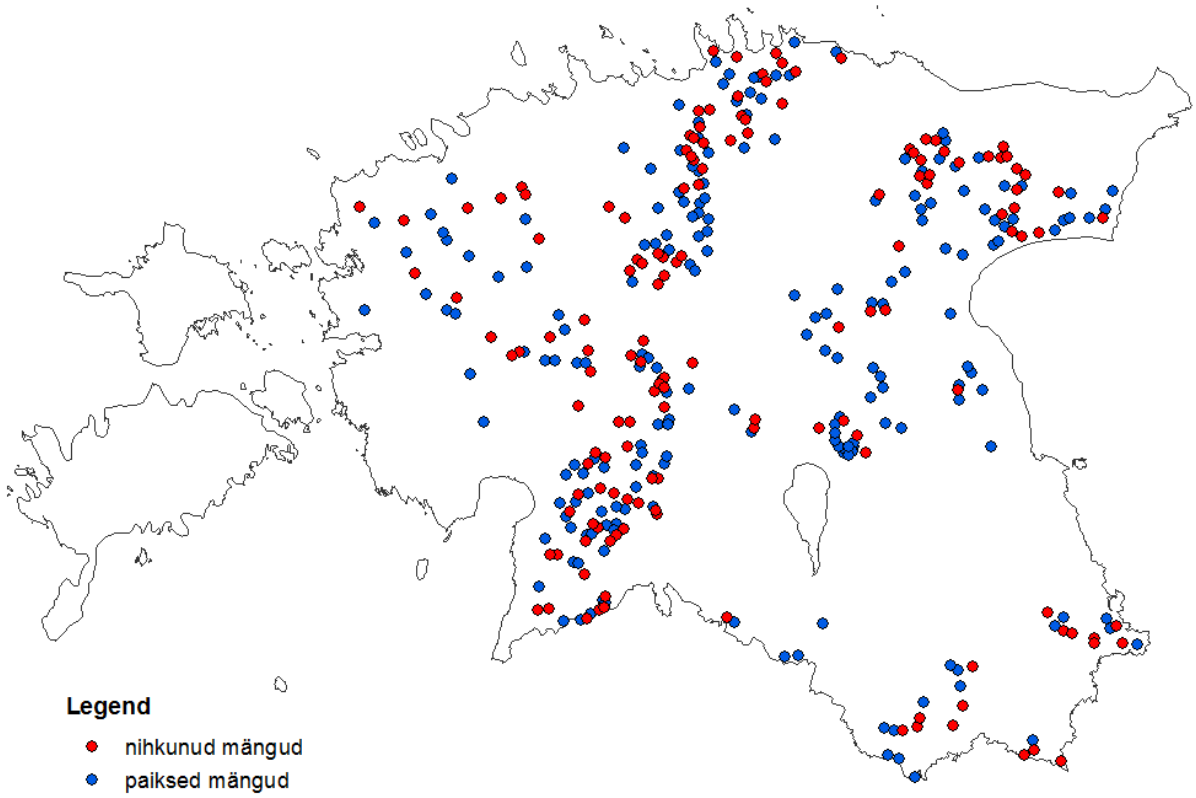
korrelatsioon kõdusoo kasvukohatüübi metsade ja kuivendatud turvasmuldade kogupindala vahel ning kuivendamata turvasmuldade ja rabamuldade kogupindalade vahel. Eelneva tõttu jäeti kõigist kolmest analüüsist (1, 2 ja 3 km) välja kraavide joonpikkus ning 2 ja 3 km analüüsidest välja kõdusoo kasvukoha metsade kogupindala ja kuivendamata turvasmuldade kogupindala.

Selleks et leida, millised keskkonnatunnused ennustavad kõige paremini mängu nihkumist, kasutati logistilist regressiooni. Sõltuvaks binaarseks tunnuseks oli mängu nihkumine (1 – nihkunud, 0 – ei ole nihkunud). Tunnuste kombinatsioonide hulgast valiti parimad mudelid välja Akaike informatsioonikriteeriumi (AIC) põhjal, kuna see meetod võimaldab mudeleid omavahel võrrelda, arvestades nii nende kirjeldusvõimet kui ka keerukust (Johnson & Omland 2004). Mudelite AIC väärtused saadi programmis Statistica ning nende põhjal arvutati väikestele valimitele kohandatud Akaike väärtused (AIC_c) (Burnham & Anderson 2002). Kandidaatmudelid järjestati AIC_c väärtuse alusel: parima mudeli AIC_c on väikseim ning mudelid, mille AIC_c väärtuse erinevus parimast mudelist (Δ_i) oli <2, loeti parimaga võrdväärseks (Burnham & Anderson 2002). Leiti ka kõigi mudelite Akaike kaalud (w_i), mille väärtus näitab suhtelist tõenäosust, et mudel *i* on kandidaatmudelitest parim (Burnham & Anderson 2002). Väikseima AIC_c väärtusega mudelite ennustusvõimet hinnati ROC-analüüsist saadud AUC (*area under the curve*) väärtuse põhjal, kasutades statistikaprogrammi R 3.0.2 (R Core Team 2013) teeki PresenceAbsence (Freeman & Moisen 2008). Mudeli ennustusvõimet peetakse suurepäraseks, kui AUC väärtus on ≥0,9, väga heaks vahemikus 0,8–0,9, rahuldavaks 0,7–0,8 ja alla 0,7 kasinaks (Hosmer & Lemeshow 2000).

3. Tulemused

3.1. Mängude asukohanihete sagedus ja ulatus

Andmebaasis oleva 634 mängu hulgas oli korduvvaadeldud (vähemalt kahe positiivse vaatlusega) mänge 347 (55%), sh 181 suurt mängu ja 166 väikest mängu. Nende vaatlusperioodi pikkused jäid vahemikku 1–64 a (mediaan 15 a, kvartiilid 10 a ja 24 a). Mänge, mille kese oli vähemalt korra vaatlusperioodi jooksul nihkunud varasema vaatluse mängualast välja, oli kokku 147 (42% kõigist korduvvaadeldud mängudest) (joonis 7 ja tabel 3).



Joonis 7. Vaatlusperioodi jooksul vähemalt ühe korra nihkunud mängude paiknemine Eestis. Kaardile on kantud kõik korduvvaadeldud mängud (N=347).

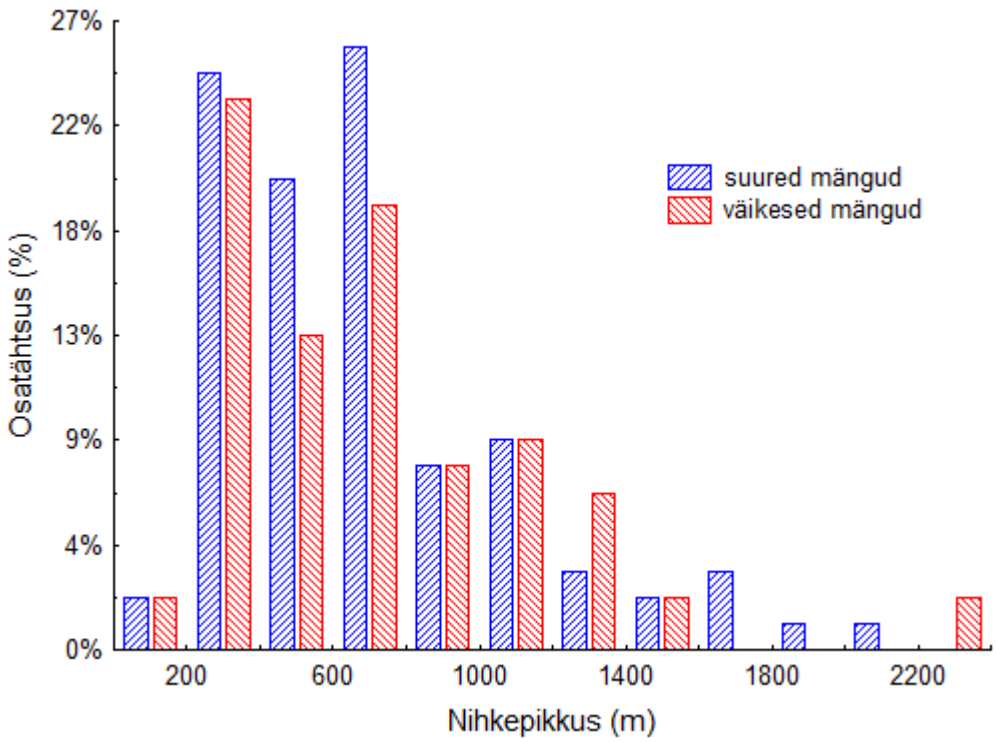
Andmestikus oli kokku 167 nihet. Ühe korra oli nihkunud 129 mängu, kaks korda 17 ja neli korda 1 mäng. Tagasinihet varasemasse asukohta esines kaks korda nihkunud mängudel 5 korda (Araste, Lümandu, Saarjõe 1, Sadramõtsa 2 ja Vanaveski mäng). Pärast nihet oli mängus olev kukkede arv eelmisest vaatlusest suurem 59 juhul (35%), väiksem 71 juhul (43%) ja sama 37 juhul (22%). Seejuures ei erinenud kukkede arvu kasvamine või kahanemine pärast nihet oluliselt võrdsest jaotusest (χ^2=1,11; df=1; p=0,33). Suurtest

mängudest oli nihkunud 77 (43% korduvvaadeldud mängudest) ja väikestest 70 mängu (42% korduvvaadeldud mängudest). Nihkepikkused jäid vahemikku 129–2233 m (mediaan 616 m; kvartiilid 382 m ja 923 m; N=167) (joonis 8), sealjuures suurte ja väikeste mängude vahel statistiliselt olulist erinevust ei leitud (t=−0,10; df=165; p=0,92).

Tabel 3. Nihkumiste osakaal kõigist korduvvaatlustest. Poolpaksus kirjas on aastad, mida kasutati vaatluslike tõenäosuste puhul keskmiste nihketõenäosuste arvutamiseks.

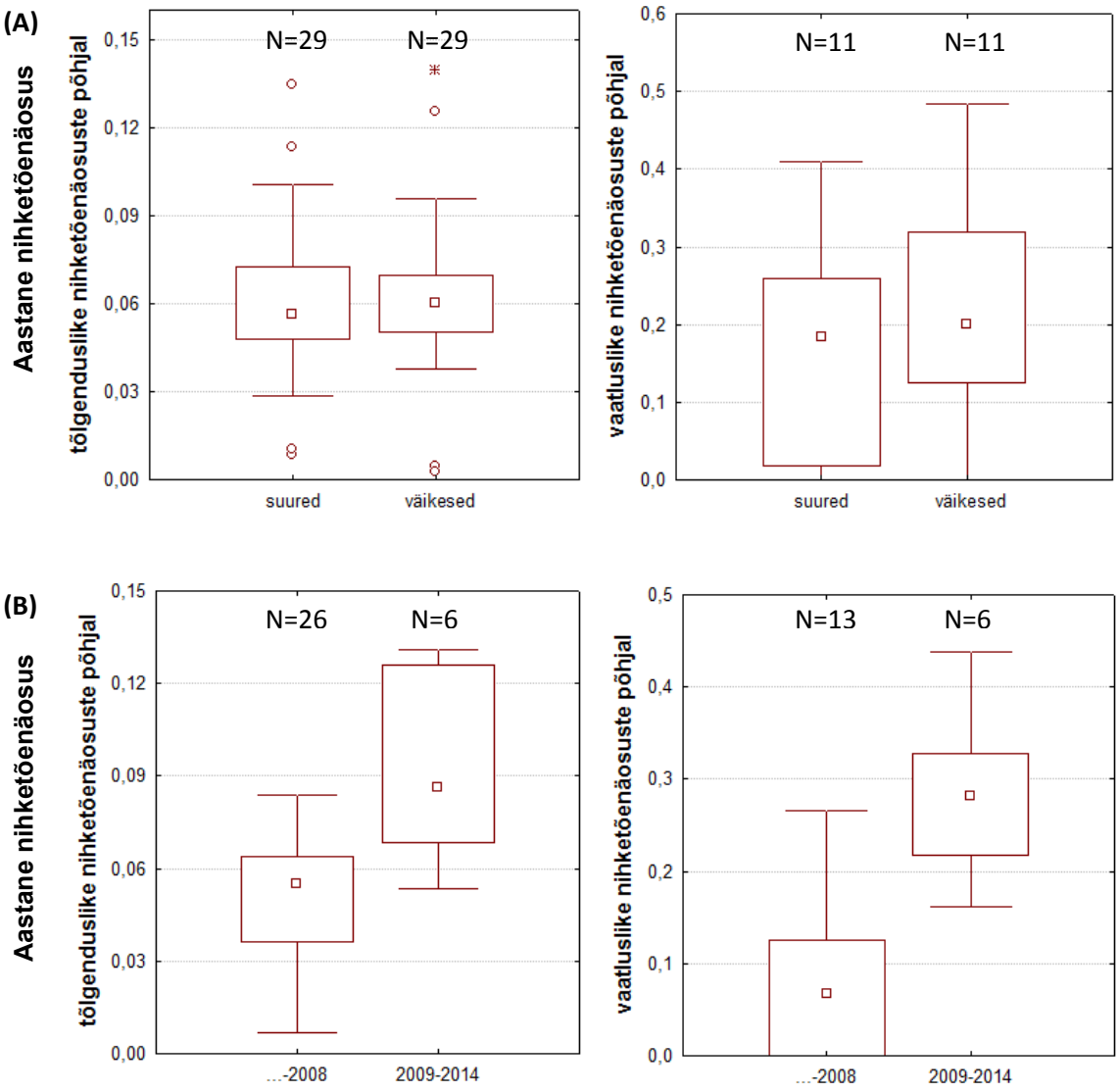
Aasta	Korduv-vaatlusi*	Nihkunud mängude osatähtsus
1977	7	29%
1985	8	13%
1986	24	0%
1987	38	0%
1988	15	0%
1992	3	33%
1994	1	100%
1995	5	20%
1997	15	27%
1998	13	8%
1999	11	9%
2000	12	0%
2001	11	0%
2002	89	7%
2003	38	13%
2004	51	18%
2005	16	13%
2006	7	0%
2007	19	5%
2008	7	0%
2009	62	16%
2010	93	23%
2011	105	31%
2012	89	44%
2013	42	26%
2014	55	33%
KOKKU	857	19%

* Lisaks oli järgmistel aastatel kuni viis vaatlust paikseks jäänud mängude kohta: 1959 (1), 1960 (1), 1969 (1), 1971 (1), 1976 (5), 1978 (2), 1980 (3), 1990 (3), 1991 (2), 1993 (2).



Joonis 8. Suurte (N=90) ja väikeste mängude (N=77) nihkepikkuste sagedushistogramm.

Mängu keskmise nihketõenäosuse hinnang olenes tõlgenduslike või vaatluslike tõenäosuste kasutamisest arvutuste alusena. Võttes arvesse aastad, mille kohta oli vähemalt 10 mängu nihketõenäosust, oli mängu keskmine nihketõenäosus (±SD) aastas tõlgenduslike tõenäosuste korral 0,06±0,03 (N=32) ja vaatluslike korral 0,14±0,13 (N=19). Suurte ja väikeste mängude keskmise nihketõenäosuse vahel ei tuvastatud statistiliselt olulist erinevust ei tõlgenduslike (Wilcoxoni test: Z=0,72; p=0,47) ega ka vaatluslike tõenäosuste korral (paariline t-test: t=−1,80; df=10; p=0,10) (joonis 9A). Keskmised nihketõenäosused pärast 2009. aastat olid aga suuremad tõenäosustest enne 2009. aastat, seda nii tõlgenduslike (t-test: t=−4,21; p<0,001) kui ka vaatluslike tõenäosuste võrdlemisel (Mann-Whitney U-test: Z_{adj}=−3,10; p=0,0020) (joonis 9B).



Joonis 9. Mängude aastase nihketõenäosuse erinevused: A) suured ja väikesed mängud; B) aastad kuni 2008. a ja pärast 2009. a. Keskpunkt tähistab mediaani, karbi piirid kvartiile ja „vurrud" kvartiilide 1,5-kordset vahemikku, ringid ja tärnid erindeid.

3.2. Mängude lagunemine, ühinemine ja kiire hääbumine

Registreeriti 9 juhtumit, mille korral on tõenäoliselt toimunud mängu lagunemine (tabel 4). Seitsmel korral oli kukkede arvukuse languse järel mängu lähiümbruses (670–1940 m; mediaan 1104 m) tekkinud üks uus mäng ning kahel juhul kaks uut mängu kuni 1,3 km kaugusel. Kuna kohati olid kukkede arvud antud vahemikuna, on lagunenud mängu minimaalne arvukuse muutus tabelis ühel juhul ka positiivne. Kolm algset mängu (Seruküla 2, Vennissaare, Rohe) on ühtlasi vaatlusperioodi jooksul nihkunud. Uutest mängudest on korduvalt vaadeldud ainult ühte (Mäliste 2). Ülejäänute kohta ei ole võimalik öelda, kas tegu on ajutiste või püsivate mängualadega. Seejuures olid viis uut mängu (45%) esmavaatlusel

ühekukelised. Rohe mängu väljatoomisel on tuginetud loendaja kommentaarile. Kõik lagunenud mängud dokumenteeriti ortofotodel (lisa 3).

Tabel 4. Metsisemängude lagunemisele viitavad andmed Eestis: algsete ja uute mängude lagunemisaegsed vaatlusaastad, arvukused ja mängukeskmete vahekaugus.

Algne mäng	Lagune-miseelne vaatlus	Lagunemis-järgne vaatlus	Kukkede arvu muutus (min; max)	Uus mäng	Esma-vaatlus	Kukkede arv	Kaugus (m)
Karumölle 2	1997	2009	−2; −5	Karumölle 3	2009	1	670
Kiikla	2003	2012	−2; −5	Arvila 3	2011	3	1701
Mäliste 3	1997	2009	−4; −7	Mäliste 2	2009	3	1422
Mölke	1997	2010	−6; −8	Mölke 2	2010	1	1062
Rohe	2002	2004	−1	Rohe?	2004	2	927
Seruküla 2	1997	2012	−2; −5	Seruküla 3	2012	1	1104
Vaki	1987	2010	−2	Vilita	2012	3	1940
Vennissaare	1997	2010	+1; −2	Vennissaare 2	2010	1	132
	...	...	...	Vennissaare 3	2010	1	1267
Virunurme	2002	2010	−4; −7	Virunurme 2	2011	2	1089
	...	...	...	Virunurme 3	2011	4	1082

Mängude ühinemist andmestikus ei esinenud ning suure mängu kiire (mõne aasta jooksul toimunud) hääbumise kohta oli kõigest üks usutav juhtum (Hüpassaare). Seda mängu vaadeldi vahemikus 1985–2007 12 korda (kukkede arv oli 3–6), 2008. aastal kukkesid enam ei nähtud. 2008–2013 toimus 5 vaatlust ja ainult 2010. aastal nähti üht kukke. Ka lähimates mängudes (Lehtsaare 1 ja 2) olid arvukused samal ajal langenud. M. Leivitsa andmetel rajati Hüpassaarde laudtee, mispeale mäng kadus vanast asukohast, kuid et ümbruses on rohkelt sobivat elupaika, pole uut mänguala seni üles leitud.

3.3. Nihete keskkonnaseoste analüüs

Mängu nihkumist seletavatest logistilise regressiooni mudelitest eristus AIC_c väärtuse põhjal 1 km raadiuses arvutatud tunnuste kombinatsioonidest viis parimat, mille $\Delta_i < 2$ (tabel 5). Kõigi alternatiivsete mudelite Akaike kaalud olid väga madalad (0,04–0,08), aga kõigis mudelites sisaldusid lageraiete ja rabamuldade kogupindalad, mis seostusid mängu nihkumisega positiivselt. Väikseima AIC_c väärtusega mudel oli: $\text{logit}(P) = -1{,}43 + 2{,}52 \times$ lageraie kogupindala $+ 1{,}26 \times$ rabamuldade kogupindala. See oli ka ainuke mudel, mille korral kõik mudelisse jäänud tunnused osutusid statistiliselt oluliseks (tabel 6). Mudeli AUC = 0,74, mille põhjal on mudeli ennustusvõime rahuldav. Alternatiivsete mudelite põhjal võib öelda, et mängud nihkusid tõenäolisemalt siis, kui 10 km raadiuses oli kukkede arvukus

suurem ning kui mängu ümbruses leidus väiksemal pindalal kõdusoometsi ja kuivendatud turvasmuldi.

Tabel 5. Parimad mängu nihkumist ennustavad mudelid 1 km raadiuses ($\Delta_i < 2$). Δ_i on AIC_c väärtuse erinevus parimast mudelist ja w_i on Akaike kaal. Ainult vabaliiget sisaldava mudeli korral −2Log(L) = 119,22. Tunnuste järel on noolega märgitud mõju suund.

Mudel	−2Log(L)	df	AIC_c	Δ_i	w_i
$RAIE^{\uparrow}$ + $RBMULD^{\uparrow}$	102,59	2	108,88	0	0,08
$RAIE^{\uparrow}$ + $RBMULD^{\uparrow}$ + $KSOO^{\downarrow}$	100,92	3	109,42	0,54	0,06
$RAIE^{\uparrow}$ + $RBMULD^{\uparrow}$ + $KUKED^{\uparrow}$	101,05	3	109,54	0,67	0,06
$RAIE^{\uparrow}$ + $RBMULD^{\uparrow}$ + $KUKED^{\uparrow}$+ $KSOO^{\downarrow}$	99,06	4	109,81	0,93	0,05
$RAIE^{\uparrow}$ + $RBMULD^{\uparrow}$+ $TMULD1^{\downarrow}$	102,10	3	110,59	1,71	0,04

Tabel 6. Väikseima AIC_c väärtusega mudelis olnud tunnused (1 km). Analüüs viidi läbi III tüüpi tõepärasuhte testiga. N=86

Tunnus	Ühik	Mediaan, kvartiilid (25%; 75%)		Log-tõepära	Hii-ruut	p
		Nihkunud mängud	Paiksed mängud			
RAIE	km^2	0,42 (0,16; 0,75)	0,13 (0,034; 0,44)	−57,48	12,38	<0,001
RBMULD	km^2	0,47 (0,05; 0,88)	0,26 (0,00; 0,53)	−54,32	6,04	0,014

2 km raadiuses arvutatud tunnuste kombinatsioonidest eristus AIC_c väärtuse põhjal kuus parimat alternatiivset mudelit (tabel 7). Parimate mudelite Akaike kaalud olid väga madalad (0,05–0,13), aga kõigis mudelites esines nihketõenäosust suurendavana lageraie kogupindala. Väikseima AIC_c väärtusega mudel sisaldabki ainult seda tunnust: logit(P) = −0,84 + 0,33 × lageraie kogupindala. Mudeli AUC = 0,61, mille põhjal võib ennustusvõimet pidada kasinaks. Lageraiete tunnus oli ka statistiliselt oluline (N=86, log-tõepära=−59,61, χ^2=5,59, p=0,018). 2 km raadiuses oli lageraie kogupindala mediaan ja kvartiilid nihkunud mängudel 2,48 km^2 (1,76 km^2; 3,54 km^2) ja paiksetel mängudel 2,11 km^2 (1,19 km^2; 3,07 km^2). Alternatiivsete mudelite põhjal võib öelda, et mängud nihkusid tõenäolisemalt siis, kui kukkede arvukus 10 km raadiuses oli suurem, mängu ümbruses leidus suuremal pindalal raba- ja siirdesoomuldi ning väiksemal pindalal kuivendatud turvasmuldi.

Tabel 7. Parimad mängu nihkumist ennustavad mudelid 2 km raadiuses ($\Delta_i < 2$). Δ_i on AIC_c väärtuse erinevus parimast mudelist ja w_i on Akaike kaal. Tunnuste järel on noolega märgitud mõju suund.

Mudel	−2Log(L)	df	AIC_c	Δ_i	w_i
RAIE$^{\uparrow}$	113,63	1	117,77	0	0,13
RAIE$^{\uparrow}$ + RBMULD$^{\uparrow}$	111,72	2	118,02	0,24	0,12
RAIE$^{\uparrow}$ + SSMULD$^{\uparrow}$	113,28	2	119,57	1,80	0,05
RAIE$^{\uparrow}$ + KUKED$^{\uparrow}$	113,40	2	119,69	1,92	0,05
RAIE$^{\uparrow}$ + TMULD1$^{\downarrow}$	113,45	2	119,74	1,97	0,05
RAIE$^{\uparrow}$ + RBMULD$^{\uparrow}$ + TMULD1$^{\downarrow}$	111,26	3	119,76	1,99	0,05

3 km raadiuses leidus AIC_c väärtuse põhjal neli parimat alternatiivset mudelit (tabel 8). Parimate mudelite Akaike kaalud olid jällegi väga madalad (0,05–0,14) ja ainus kõigis mudelites esinev tunnus oli lageraie kogupindala, mis oli positiivses seoses mängu nihkumisega. See oli ka ainus tunnus, mis sisaldus väikseima AIC_c väärtusega mudelis: logit(P) = −0,89 + 0,14 × lageraie kogupindala. Mudeli AUC = 0,61, mille põhjal võib ennustusvõimet pidada kasinaks. Lageraiete tunnus oli ka statistiliselt oluline (N=86, log-tõepära=−59,61, χ^2=4,59, p=0,032). 3 km raadiuses oli lageraie kogupindala mediaan ja kvartiilid nihkunud mängudel 6,96 km^2 (4,77 km^2; 8,85 km^2) ja paiksetel mängudel 5,70 km^2 (3,83 km^2; 7,58 km^2). Alternatiivsete mudelite põhjal võib öelda, et mängud nihkusid tõenäolisemalt siis, kui mängu ümbruses leidus suuremal pindalal raba- ja siirdesoomuldi ning väiksemal pindalal kuivendatud turvasmuldi.

Tabel 8. Parimad mängu nihkumist ennustavad mudelid 3 km raadiuses ($\Delta_i < 2$). Δ_i on AIC_c väärtuse erinevus parimast mudelist ja w_i on Akaike kaal. Tunnuste järel on noolega märgitud mõju suund.

Mudel	−2Log(L)	df	AIC_c	Δ_i	w_i
RAIE$^{\uparrow}$	114,64	1	118,78	0	0,14
RAIE$^{\uparrow}$ + RBMULD$^{\uparrow}$	113,75	2	120,04	1,26	0,07
RAIE$^{\uparrow}$ + TMULD1$^{\downarrow}$	114,04	2	120,33	1,55	0,06
RAIE$^{\uparrow}$ + SSMULD$^{\uparrow}$	114,42	2	120,71	1,93	0,05

4. Arutelu

4.1. Metsise mängualade asukohadünaamika Eestis

Kirjanduses toodud üksikjuhtumitest võib jääda mulje, et metsisemängu nihkumine on haruldane sündmus – käesoleva töö tulemused räägivad sellele vastu. Leitud aastased nihketõenäosused ning asjaolu, et 347 korduvvaadeldud mängust nihkus vaatlusperioodi (mediaan 15 a) jooksul 42%, viitavad sellele, et mängu asukoha liikumine maastikus on üks osa metsisepopulatsiooni loomulikust dünaamikast. Seda seisukohta toetavad ka väiksema andmestiku põhjal tehtud eriuuringute tulemused. Aastatel 1930–1985 Norras vaadeldud 24 mängust oli vaatlusperioodi lõpuks säilinud 11, millest 8 asukoht oli liikunud kuni 1 km kaugusele; lisaks oli tekkinud 5 uut mängu (Rolstad & Wegge 1989a), mille puhul meie käsitluse kohaselt võiks samuti olla tegu nihetega (kaugus hävinud mängust oli enamasti alla 2 km). Venemaal Arhangelski oblastis aastatel 1990–2010 vaadeldud 14 mängust nihkus vaatlusperioodi jooksul seitse (Мамонтов 2012).

Mänguala asukohadünaamika võimalustest (nihe, lagunemine, ühinemine) esineski Eesti andmestikus kõige rohkem nihkeid (167), mille kohta on ka kirjanduses kõige rohkem andmeid. Sealhulgas leidus mänge, mis olid nihkunud rohkem kui ühe korra. Asjaolu, et paljude korduvvaadeldud mängude kohta ongi ainult kaks vaatlust, ei võimaldanud hinnata, kas mõned mängud ongi liikuvamad või on rohkem nihkeid lihtsalt sagedamini vaadeldud mängudel. Eestis esines ka mängude edasi-tagasi nihkeid, mida on varem dokumenteeritud Skandinaavias ja Venemaal (Rolstad & Wegge 1989a; Valkeajärvi jt 2007; Мамонтов 2012). Arvestada tuleb siiski nihete hulga võimaliku üle- või alahindamisega. Alahindamise põhjuseks võib olla kaugele nihkunud mängu märkimine uueks mänguks, ka võivad uute mängude varasemad asukohad olla jäänud märkamata. Veidi võib alahinnata nihete arvu ka see, et lõunapiiril asuvate mängude nihkumine Lätisse ei pruugi vaatlusandmetes kajastuda; ka teadaolevad kolm nihkumisjuhtumit jäeti andmete võimaliku ebatäpsuse tõttu arvestusest välja. Ülehindamine võib tuleneda sellest, kui uues asukohas paikneval mängul pole varasemaga tegelikult seost ning tegu on varem avastamata mänguga. Populatsiooni üldist langustrendi arvestades pole kuigi tõenäoline, et varem vaadeldud mängu kadumisega samal ajal tekib lähikonnas päris uus mäng. Kui kahe vaatluse vaheline periood on väga pikk, tuleb selle võimalusega siiski arvestada.

Käesolev töö oli kogu metsise areaali ulatuses esmakordne katse hinnata mängu aastast nihkumistõenäosust. Saadud tulemused olenesid lünkliku andmestiku analüüsiloogikast

(tõlgenduslike või vaatluslike tõenäosuste kasutamisest) ja ajast (enne ja pärast 2009. aastat). Tõlgenduslike nihketõenäosuste puhul oli aasta keskmine nihketõenäosus üle kahe korra ja selle varieeruvus üle nelja korra väiksem kui vaatluslike puhul. Selle erinevuse põhjustavad andmestikus üksikud väga kõrge nihkesagedusega aastad, mil toimus suure hulga mängude kontroll pika ajavahemiku järel. Vaatluslike tõenäosuste arvutamisel omistati kõik nihked neile konkreetsetele vaatlusaastatele, aga tõlgenduslike tõenäosuste korral hajutati nihketõenäosus kogu vaatlustevahelisele perioodile. Kuna aastatevahelist varieeruvust mängude nihkumises ei saa välistada, siis on tõlgenduslik keskmine küll tõenäoliselt usaldusväärsem, aga selle varieeruvus võib olla ka alahinnatud. Mängu nihkumine võib olla tõenäolisem pärast äkilisi muutusi mänguala või selle lähiümbruse maastikus, seda nii lageraiest tulenevalt (Rolstad 1989; Rolstad & Wegge 1989b; Valkeajärvi jt 2007), aga eeldatavasti ka looduslike tegurite, näiteks tormimurru või metsapõlengu tõttu. Pujupüü (*Centrocercus urophasianus*) puhul on täheldatud ka mängu asukoha suurt liikuvust karmi talve järel (Gibson & Bradbury 1987).

Oluliselt suurem keskmine nihketõenäosus pärast 2009. aastat (tõlgenduslikes tõenäosustes kahekordne suurenemine) peegeldab ühelt poolt paljude pikka aega vaatlemata mängude korduvvaatlusi, teisalt aga seda, et enne 2009. aastat olid mängupaigad üldiselt märgitud suuremale territooriumile. Sellest tingitult tuleb hilisemal perioodil mängude asukohadünaamika küll selgemalt esile, samas aga mõjutavad tulemust ebatäielikud vaatlused või üksikute kukkede käitumine loendushommikul. Mõnelgi juhul „liikusid" hilisemal perioodil kaardistatud mänguplatsid ringi varasemate suuremal alal märgitud mängupaikade piires. Seetõttu võis mängu tegelik asukoht ka varasemal perioodil rohkem liikuda, kuid mängualade konservatiivsema piiritlemise tõttu ei tule see andmestikus esile.

Eestis registreeritud nihete pikkused jäid vahemikku 0,1–2,2 km. Nihkepikkuste ülem- ja alampiirid tulenevad nihke määratlusest: alla 200 m pikkused distantsid üldjuhul nihkena ei eristu (nt 2009. aastast on ühekukelise mänguala kokkuleppeline raadius 200 m) ja kuna mängualade keskmiseks vahemaaks peetakse 2 km (Wegge & Rolstad 1986; Picozzi jt 1992), on sellest kaugem hilisem asukoht üldjuhul märgitud uueks mänguks. Tõenäoliselt kehtivad sarnased piirangud ka teistes töödes esitatud nihkepikkuste puhul. Pikimad aastased nihked, mis olid 1,5–2 km, on mõõdetud Venemaal Mordvas (Бугаев 2011). Skandinaavias on leitud, et mängu keskme liikumine aastast aastasse kuni 350 m ulatuses on tavaline (Rolstad & Wegge 1989b; Valkeajärvi jt 2007). Käesolevas andmestikus oli kuni 350 m pikkuseid nihkeid 19%, aga tuleb arvestada, et enamasti ei ole tegu järjestikustel aastatel toimunud

vaatlustega. Kuna paljude nihkunud mängude osas on pika ajaperioodi kohta vaid kaks vaatlust, ei olnud võimalik hinnata, kas mäng oli nihkunud uude kohta ühe aastaga või oli liikumine toimunud pikema aja jooksul.

Suured ja väikesed mängud ei erinenud keskmise aastase nihketõenäosuse ega ka nihkepikkuste poolest, ehkki eeldasime väikeste mängude suuremat liikuvust. Viimast on täheldatud näiteks välupüü (*Tympanuchus phasianellus*) (Schroeder jt 2000), kuid mitte pujupüü puhul (Gibson & Bradbury 1987). Kuna populatsiooni arvukus on vaatlusperioodi jooksul langenud ja paljud mängud on muutunud väiksemaks, on mängu suurusklassi keeruline määrata. Lisaks on Norras leitud, et suurtes mängudes varieerub kukkede arv aastate lõikes rohkem, samas kui ühe-kahe kukega mängudes püsib arvukus stabiilsem (Gustafsson 2008). Hoolimata sellest, et väikeste ja suurte mängude nihkumine osutus sama tõenäoliseks, on väikeste mängude hävimisoht suurem (Rolstad & Wegge 1989a).

Lagunemisi tuvastati andmestikus ainult üheksa, kuid see võib olla alahinnatud, kuna lagunemiste määratlemine sõltub sellest, kui põhjalikult on olemasoleva mänguala ümber otsitud uusi mänge. Enamik võimaliku lagunemisega seotud uusi mänge on leitud 2009.–2012. a inventuuri ajal, mistõttu tuleb arvestada võimalusega, et tegu võib olla ka lihtsalt varem avastamata mängudega. Samuti olid peaaegu pooled uued (lagunemisjärgsed) mängud ühekukelised, mistõttu võib tegu olla ajutises kohas mängiva noore kukega (Gjerde jt 2000). Lisaks on peaaegu kõigi lagunemisjärgsete uute mängude kohta ainult üks vaatlus, mis ei võimalda hinnata nende püsivust. Neid asjaolusid aitaksid täpsustada tulevased loendused. 2015. a seire esialgsete andmete põhjal asub näiteks Vennissaare mäng jälle algses asukohas (M. Leivits, suul. andm.), mistõttu tegu võis olla ajutise lagunemisega. Pujupüü puhul on näiteks teada, et ajal, kui mängu külastab kõige rohkem emaslinde, võivad isaslinnud hajuda suurest mängust laiali, rajades väiksemaid ajutisi mänge (Gibson & Bradbury 1987; Boyko jt 2004). Uuringutes, kus on mainitud metsisemängude lagunemist häiringu tagajärjel, leidub aga viiteid nii ajutiste kui ka püsivate mängualade tekkele (Rolstad & Wegge 1989b; Gjerde jt 2000; Wegge & Rolstad 2011).

See, et metsisemängude ühinemisi Eesti andmestikus ei tuvastatud, pole populatsiooni arvukuse languse tõttu üllatav, sest ühinemine eeldaks suurema mängu teket väiksemate asemele. 2015. aasta esmaste seireandmete põhjal on aga kaks mängu (Katkusoo 1 ja Katkusoo 2) kolinud kokku nendevahelisele alale (I. Tammekänd, suul. andm.). Teadaolevalt on see esimene täpselt dokumenteeritud ühinemisjuhtum Eestis. Kuna kirjandusest ei

õnnestunud mängude ühinemise kohta andmeid leida, on tegu ilmselt haruldase sündmusega. Seega on tõenäoline, et suuremate mängude kujunemine leiab tüüpiliselt aset olemasolevate mängude suurenemisena, mis võib toimuda ka ümbritsevate mängude hääbumise arvelt, aga ei hõlma endast mängude „kokkukolimist" uude asukohta. Suurtrapi (*Otis tarda*) puhul on näiteks täheldatud, et noorlinnud ühinevad pigem suurte mängudega, väikesed mängud aga võivad kahaneda ka populatsiooni kasvades (Alonso jt 2004). See võib tuleneda asjaolust, et suuremad seltsingulised mängud on emaste jaoks atraktiivsemad (Isvaran & Ponkshe 2013).

Ehkki käesolev töö võimaldab anda esialgse hinnangu mängualade asukohamuutuste sagedusele, säilib vajadus täpsemate uuringute järele. Kasutatud andmestik ei võimaldanud eristada samade lindude ümberpaiknemist isendite vahetumisest. Samas ongi mänguala käsitletav ruumilise nähtusena: koondumispaigana, kus toimub aastate jooksul pidev metsisekukkede asendumine. Rakenduslikust (mängualade kaitse korraldamise) seisukohast pole ka tingimata oluline, kust on pärit uues asukohas mängivad kuked, vaid pigem see, kui sageli ja kui kaugele algsest asukohast võivad mängualad liikuda. Eeskätt võiks konkreetsete kukkede jälgimine telemeetriliste uuringute abil või mingi piirkonna mängude intensiivne jälgimine järjestikustel aastatel näidata mängude lagunemise sagedust, mille kohta käesolev andmestik ei võimaldanud järeldusi teha. Lisaks võimaldaks see uurida ruumilist dünaamikat põhjustavat mehhanismi. Praegu jääb teadmata, kui sageli tuleneb mänguala asukoha muutus kukkede liikumisest ja kui sageli mängivad uues kohas juba uued linnud (nt noorlinnud) ning vanas kohas mänginud linnud on mingil põhjusel hukkunud või hajunud.

4.2. Inimtegevuse ja keskkonna mõju mängu nihkumisele

Seltsinguliste mängude asukohamuutuste ja nende põhjuste kohta mänguhooaja käigus või aastate lõikes leidub kirjanduses küllaltki vähe teavet. Asukoha püsivuse eelduseks peetakse stabiilset keskkonda, millest tulenevalt püsib stabiilne ka isendite elupaigakasutus (Bradbury jt 1989; Apollonio jt 1998). Sellest lähtuvalt võib eeldada, et mängualad on liikuvamad maastikel, kus esineb rohkem häiringuid. Üksikuid käsitlusi aastate vahel toimuvate asukohanihete kohta leidub lindudest pujupüü (Gibson & Bradbury 1987) ja välupüü (Gratson 1988; Stavne 2006) ning imetajatest kabehirve (*Dama dama*) kohta (Apollonio jt 1998). Nihkumise põhjustena on välja toodud inimtegevusest tulenevaid taimkattemuutusi mänguala ümbruses (Apollonio jt 1998; Stavne 2006), liikumist emaslindude asukoha suunas (Gratson 1988) ja erakordseid ilmastikutingimusi konkreetsel aastal (Gibson & Bradbury 1987). Mõningaid andmeid leidub ka mängu asukoha nihkumise põhjuste kohta samal

mänguhooajal. Näiteks väike-preeriapüü (*Tympanuchus pallidicinctus*) eelistab põlenud rohumaid ja võib põlengu järel oma mängu asukohta muuta (Cannon & Knopf 1979). Isased kabehirved võivad aga hooaja jooksul turniiriplatsi hüljata ja uude asukohta liikuda, kui emased varasemat paika mingil põhjusel enam ei külasta (Apollonio jt 2003). Mängu asukoha muutumise põhjused mänguhooaja jooksul või aastate lõikes on seega sarnased.

Metsise puhul tuli kõigil kolmel skaalal (1, 2 ja 3 km ümber mänguala keskme) kõige selgemalt esile mängude nihkumise seos lageraie kogupindalaga. Saadud tulemus sobib Norras tehtud uurimusega, milles leiti, et mängualade asukohad, mille lähiümbruses oli teostatud lageraiet, olid teistest muutlikumad (Rolstad & Wegge 1989a). Lisaks võib lageraie järel mängukäitumine muutuda ettearvamatuks: kuked mängivad sageli üksi või suurel alal mitmes asukohas (Rolstad & Wegge 1989b; Gjerde jt 2000). Ortofotodel mängude asukohti ja 1 km raadiuses tehtud lageraiet võrreldes hakkab siiski silma, et mängu asukoht ei pruugi tingimata liikuda selgelt raiest eemale (lisa 3) ja umbes viiendikul nihetest ei tuvastatud 1 km raadiuses üldse lageraiet. Samas olid analüüsi kaasatud mängude vaatlusperioodid üldiselt pikemad kui lageraiete registreerimise (2001–2012) ja ortofotodega käsitletud periood, mistõttu kõigi mänge mõjutavate raiete mõju töös esile ei tule. Sellegipoolest on ilmne, et ehkki ulatuslik lageraie põhjustab suure tõenäosusega mängu asukoha muutumise, ei ole see sugugi ainus tegur.

Mängu suurema nihkumistõenäosusega seostus 1 km raadiuses positiivselt ka rabamuldade pindala. Sellel võib olla kaks põhjust. Esiteks võib see viidata metsisemängude liikumisele sobivasse asukohta, sest mängud asuvad Eestis sageli sooserva männikutes (Viht & Randla 2002) ja nende paiknemine on seotud siirde- ja rabamuldadega (Leivits 2014). Teisalt väldivad metsisekuked mänguaegses elupaigas lagedat raba (Finne jt 2000), kuna rabas kasvab suhteliselt vähem metsisele sobilikke toidutaimi kui metsas ja samuti napib seal metsisekukkedele varjevõimalusi kiskjate eest. Kuna kukkede mänguaegsed elupaigad ulatuvad mängu keskmest maksimaalselt 1 km kaugusele (Wegge & Larsen 1987), võib rabamuldade seos mängu nihkumisega selles raadiuses olla seotud asjaoluga, et raba ei sobi kukkedele puhkamiseks ja toitumiseks. Võimalik, et põhjus sõltub konkreetsest mängust: majandatud metsas asuv mäng võib nihkuda läheduses leiduva raba suunas ning sooalal asuv mäng sellest eemale seetõttu, et ümbruses on vähe sobilikke elupaiku.

Kuivendust iseloomustavate tunnuste ebaolulisus analüüsis võib olla seotud mängude vaatlusperioodi või kuivendamise tagajärgede keerulise mõjumehhanismiga. Eesti

kuivendussüsteemid pärinevad valdavalt 1960–1970ndatest (Etverk 2003), kuid analüüsi kaasatud mänge on vaadeldud enamasti viimased paarkümmend aastat. Seega ei kattu mängude vaatlusperiood kuivendustöödest tingitud häirimise ega kuivendusele vahetult järgnevate kiirete muutuste toimumisajaga. Mängude vaatlusperioodiks võivad kooslused (olenevalt kasvukohatüübist) olla jõudnud juba teatavasse tasakaaluseisundisse, mistõttu ei pruugi kuivenduse mõju analüüsis ilmneda. Seejuures võib kohati olla tegu kuivenduseelsete elupaikade muutumisega ajapikku sobimatuks (nt metsa tihenemise tõttu), aga teisal võivad kunagised lagedad siirde- ja madalsooalad kuivenduse tagajärjel olla arenenud või arenemas metsisemänguks sobivaks. Neid protsesse eristamata või koosluse ajalugu arvestamata võivad kuivenduse erisuunalised mõjud analüüsis välja taanduda.

Saadud parimate mudelite ennustusvõime oli madal (1 km raadiuses rahuldav, 2 ja 3 km raadiuses kasin), mistõttu on ilmne, et valitud tunnustest ei piisa mängude nihkumise selgitamiseks. Samas võib tulemustest järeldada, et mängu asukoha muutumist mõjutavad pigem lähikonnas toimuvad sündmused. Kuna arvesse võeti peamised inimmõju kirjeldavad tunnused (lageraie, kuivendus), on teadmata pigem mingid looduskeskkonda iseloomustavad tegurid. Üheks võimalikuks teguriks on kisklussurve. Ehkki ei leidu andmeid selle mõju kohta mängualade asukohamuutustele, on teada, et kisklus mõjutab nii seltsinguliste mängude moodustumist kui ka isendite mängukäitumist (Gibson jt 2002; Boyko jt 2004; Lima 2009). Kuna kisklussurve varieerub ajas ning Eesti lünklikus andmestikus pole enamasti teada, millal täpselt toimus mängu asukoha nihe, polnud tunnust võimalik käesolevasse analüüsi kaasata. Teine tegur, mille seost mängu nihkumisega tasuks edaspidi kontrollida, on metsisekanade leidumine konkreetses piirkonnas, kuna kanad ja kuked kasutavad erinevaid elupaiku (Rolstad jt 1988; Gjerde & Wegge 1989). Uute mängualade teket on täheldatud just kanade talvistes toitumispaikades (Gjerde jt 2000; Rolstad jt 2007). Ka teiste loomaliikide puhul on emasloomad olnud oluliseks mänguala liikumist mõjutavaks teguriks (Gratson 1988; Apollonio jt 2003). Mudelite madala ennustusvõime põhjuseks võib lisaks olla ka asjaolu, et eri kohtades on mängu nihkumisel erinevad põhjused.

Asukohavahetus võib võimaldada mängivatel metsisekukkedel häiringutega toime tulla, kuid mängu pikaajaline säilimine sõltub ümbritseva maastiku kvaliteedist. Eesti andmestikus ei erinenud nihke järel kukkede arvukuse kahanemine või kasvamine mängus juhuslikust jaotusest, mistõttu ei ole tõenäoline, et mängu asukoha nihkumine ise põhjustaks arvukuse langust. Seega ohustab mängu säilimist pigem see, kui ümbritsevas metsamaastikus pole sobivat kohta, kuhu kuked saaksid nihkumisajendi ilmnemisel kolida. Oletatavasti püsib mäng

sel puhul paikne ning hääbub ajapikku tingimuste halvenedes, kui vanad kuked hukkuvad ja noored enam mänguga ei liitu. See, et paiksena püsiv mäng võib viidata nii heale mängualale kui ka kehvale ümbrusele, on veel üks asjaolu, mis muudab nihkumispõhjuste korrelatiivse tuvastamise keeruliseks.

4.3. Rakenduslikud järeldused mängualade kaitse osas

Nagu käesoleva töö tulemustest järeldub, on metsise mängualade kaitse korraldamisel oluline arvestada mängude asukohadünaamikaga. Loenduste läbiviimise seisukohast rõhutab see vajadust olemasolevate mängude ümbruses otsida potentsiaalseid uusi mängualasid, eriti siis, kui teadaolevas mängus kukkesid ei nähta või on neid vähem (st mäng võib olla lagunenud). Mängualade liikumisega arvestamist peetakse tähtsaks ka välupüü seire puhul (Stavne 2006). Selleks et metsise kaitse oleks tõhus, on vaja tagada metsisemängude loomulik dünaamika nii Eestis kui ka lähiriikides (nt Lätis) loodud ulatuslikes mängualade kaitse süsteemides. Metsisemängude arvatust suurem liikuvus annab samas lootust taastamistegevuste seisukohast, kuna metsised on ilmselt suutelised tingimuste paranemisel uusi piirkondi mängualana kasutusele võtma.

Mängualade asukohadünaamikast tuleneb ühtlasi kaks probleemi väikesepindalaliste püsielupaikade kaitse jaoks. Esimene probleem on püsielupaikade piiride ajakohasena hoidmine, vältimaks tegeliku mängu sattumist väljaspoole kaitstavat ala. Sisulisem küsimus on aga väikeste püsielupaikade kaitse pikaajaline tõhusus. Kui nende ümbruses ei leidu teisi mänguks sobivaid alasid, pole häiringu korral kukkedel kuhugi kolida ning mäng võib lõplikult hävida. Lahenduseks oleks suuremate püsielupaikade loomine või kaitstavate mängualade sobitamine majandusmetsade mosaiiki, mis eeldab ümbritsevate metsade kujundamist metsisele sobivaks. Mõlema lähenemise tõhusust nii metsise kaitse kui ka majandusliku otstarbekuse seisukohast tuleks testida katsemaastikel. Tuumaladel, kus leidub rohkem sobilikke elupaiku ning ühtlasi ka suuremaid ja sidusamalt paiknevaid mänge (Leivits 2014), tasub siiski esmase ettevaatliku lähenemisena soovitada pigem suuremate püsielupaikade loomist.

Metsise tõhus kaitse võib eeldada pikaajalist maastikuplaneerimist, mis hõlmaks ka majandusmetsi. Selleks et majandatavas metsamaastikus tagada metsisele sobivad tingimused, tuleb arvestada metsise ruumikasutusega kogu aasta lõikes. Norras tehtud uuring näitas, et kui küpse metsa osakaal 1 km raadiuses (metsise mänguaegses elupaigas) langeb alla 30%, mänguala hüljatakse (Wegge & Rolstad 1986). Piisava metsasuse korral võib aga mängu

lähiümbruses teha häiluti (<50 m diameetriga) lageraiet või metsa harvendada, kusjuures mõnel juhul võib see mänguala isegi atraktiivsemaks muuta (Rolstad 1989; Rolstad jt 2007). Elujõulise mänguasurkonna säilimiseks on oluline kvaliteetsete elupaikade leidumine 3–4 km raadiuses ümber mängu keskme, kus linnud veedavad ülejäänud osa aastast (Storch 1995; Miettinen jt 2005; Sirkiä jt 2011a). Majandusmetsas metsisele sobivate tingimuste loomiseks on soovitatud liiga tihedaid metsi harvendada (40–70% puistu liituvuseni) ja heterogeensuse suurendamiseks suurtesse üherindelistesse metsadesse häile raiuda (Gjerde 1991; Broome jt 2014), kuid nende meetodite tõhusus vajab jätkuvaid uuringuid. Tagatud peaks olema ka metsaalade piisav ühendatus, et linnud saaksid mängude vahel liikuda (Bollmann jt 2011; Sirkiä jt 2012). Eelneva tõttu võib metsis olla hea suunisliik, kelle bioloogiast lähtudes on võimalik metsamaastikke tervikuna sidusamaks ja säästvamaks kujundada.

Seltsingulisi mänge omavate liikide puhul ei pruugi ainult mänguala ja selle vahetu ümbruse kaitse tuua soovitud tulemusi. Mänguala heast seisundist hoolimata võib mänguasurkond ajapikku hääbuda, kui ümbritsevas maastikus asuvad toitumis- või pesitsusalad muutuvad sobimatuks. Käesolevas töös jäi oluline osa mängude nihkepõhjustest selgusetuks – võimalik, et nende hulgas on just ümbritseva ala kvaliteediga seotud tunnuseid (nt emaslindude arvukus ja nende elupaigad). Seda, et ainult mänguala vahetu ümbruse kaitse on ebatõhus, on tõdetud näiteks india trapi (*Ardeotis nigriceps*) puhul (Dutta jt 2011). Seetõttu soovitatakse pöörata tähelepanu mänguala ümbritseva maastiku kvaliteedile suuremal pindalal ja sobivate elupaikade omavahelise ühendatuse tagamisele (Silva jt 2010; Magaña jt 2011; Sirkiä jt 2011a; White jt 2015).

Kokkuvõte

Loodusmetsade pindala vähenemise tõttu on metsade liigirikkuse säilitamine üha keerulisem. Seetõttu on oluline välja selgitada, kuidas metsi kõige optimaalsemalt majandada, et tagada nii majanduslik tulu kui ka liigirikkuse säilimine. Populatsioonide suutlikkus inimmõjulises metsamaastikus toime tulla sõltub nende kohanemisvõimest. Metsis (*Tetrao urogallus*) on parasvöötme okasmetsade kaitse ja säästliku majandamise suunisliik, kelle kohanemisele metsamaastiku muutustega viitavad muuhulgas tema mängualade asukohamuutused. Ehkki mängualade liikumist on kirjanduses dokumenteeritud, puudub täpsem teave selle toimumissageduse ja võimalike põhjuste kohta. Käesolevas magistritöös esitati kontseptuaalne mudel mängualade asukohadünaamika võimaluste kohta (nihe, lagunemine, ühinemine) ja kontrolliti seda Eesti andmestiku põhjal. Töö eesmärk oli teada saada, 1) kui sageli mängualade asukohanihked aset leiavad; 2) kui kaugele algsest asukohast võivad mängud nihkuda; 3) millistes tingimustes paiknevate mängude nihkumine on kõige tõenäolisem.

Uuringu aluseks oli metsise mängualade ruumiandmestik (Keskkonnaagentuuris arhiveeritud vaatlusandmed aastatest 1935–2014). Analüüsiti mängu aastast nihketõenäosust ja mängu nihkumise seost keskkonnatunnustega 1, 2 ja 3 km raadiuses ümber mänguala. Vaadeldavateks tunnusteks olid lageraie pindala, kuivendusmõju ulatus, männikute pindala, soostumine (muld) ja mängu isoleeritus.

Leiti, et korduvvaadeldud mängudest oli vaatlusperioodi (mediaan 15 a) jooksul nihkunud 42% (kokku 167 nihet) ning vähemalt 9 juhul esines ka mängude lagunemist mitmeks väiksemaks. Ehkki ühinemisi andmestikus ei esinenud, on andmeid, et neidki võib Eestis aset leida. Anti ka esmakordne hinnang mängu aastasele nihketõenäosusele (olenevalt metoodikast 0,06±0,03 või 0,14±0,13). Toimunud nihete pikkused jäid vahemikku 129–2233 m ning mängu nihkumine oli tõenäolisem siis, kui mänguala ümbruses (1, 2 või 3 km raadiuses) oli tehtud rohkem lageraiet või kui 1 km raadiuses leidus suuremal alal rabamuldi. Oluline osa mängude nihkepõhjustest jäi siiski selgusetuks ning vajab edasisi uuringuid.

Saadud nihketõenäosused ja vaatlusperioodi jooksul nihkunud mängude arv viitavad sellele, et mängude asukohamuutused maastikus on osa metsisepopulatsiooni loomulikust dünaamikast. See näitab, et kuked suudavad häiringu korral mängule uue asukoha leida, eeldusel et ümbruses leidub mänguks sobivaid paiku. Metsise tõhusaks kaitseks on vaja tagada mängude loomulik dünaamika nii Eestis kui ka lähiriikides (nt Lätis) loodud

ulatuslikes mängualade kaitse süsteemides. Mängualade liikuvus annab küll lootust taastamistegevuste seisukohast, kuid muudab ühtlasi küsitavaks väikesepindalaliste püsielupaikade kaitse efektiivsuse intensiivselt majandataval metsamaastikul. Metsise tõhus kaitse võib eeldada suuremate püsielupaikade loomist või pikaajalist maastikuplaneerimist, mis hõlmaks ka majandusmetsi. Metsise bioloogiast lähtudes on võimalik metsamaastikke tervikuna sidusamaks ja säästvamaks kujundada.

Summary

Adaptability of the Capercaillie (*Tetrao urogallus*) to forest landscape change: spatial dynamics of lekking sites in Estonia

The decline in natural forest cover is increasingly complicating the conservation of forest biodiversity. Therefore it is important to work out optimal forest management practices considering both the economic benefits and biodiversity. Adaptation is an important biological process for the survival of populations in managed forest landscape. The Capercaillie (*Tetrao urogallus*) is a grouse species that is considered a focal species for forest conservation. One indication of its adaptability is the change in lekking site locations, which has been repeatedly documented, but not systematically assessed for frequency and possible reasons. This study presents a conceptual model of lekking site dynamics (shift; dispersal; merging) and explores it using Estonian data. The specific aims were to assess shifts in terms of (1) frequency, (2) distance, and (3) environmental conditions (causes).

This study is based on a geodatabase of Capercaillie lekking sites in Estonia (data from 1935–2014 archived by the Estonian Environment Agency). Annual probabilities were calculated for lek site shifts, and the incidence of shift was related to environmental variables at 1, 2 and 3 km radii around the lek. The environmental variables included were clearcut, pine forest and peatland (soil) areas, drainage extent and lek isolation.

42% of all repeatedly surveyed leks had shifted during their observation period (167 shifts in total) and there were at least 9 cases when a lek had dispersed into at least two smaller leks. Although there were no merged leks in the data used, there is additional evidence for lek merging rarely taking place in Estonia. The annual probabilities for lek site shifts were 0.06±0.03 or 0.14±0.13 depending on calculation method. Shift lengths ranged from 129 to 2233 m, and shifts were more likely when clearcut areas were larger (at 1, 2 and 3 km radii around the lek centre) and in areas rich in bog soils at 1 km radius. However, most of the variation in the incidence of lek shifts remained unexplained and needs further study.

The shifting probabilities and the large number of shifted lek sites recorded suggest that spatial reorganization of lek sites is a part of natural dynamics of Capercaillie populations. Male Capercaillies can respond to disturbance by changing their lekking sites as long as there are suitable areas nearby. For effective conservation of Capercaillie it is therefore important to ensure the opportunities for natural lek dynamics in the extensive lek protection systems

developed both in Estonia and in neighboring countries (e.g. Latvia). The mobility of lek sites provides hope for habitat restoration practices, but it also challenges the effectiveness of the small-sized ’lek reserves’. Successful conservation of Capercaillie in the Baltic States may depend on creating larger reserves or enforcing long-term landscape planning that would include managed forests. Forest management based on the biology of the Capercaillie could improve the connectivity and sustainability of managed forest landscapes.

Tänuavaldused

Suurim tänu kuulub minu juhendajatele Asko Lõhmusele ja Meelis Leivitsale nende kannatlikkuse, pühendumise ja paljude heade nõuannete eest. Tänan ka Keskkonnaagentuuri metsise mängualade andmestiku jagamise eest.

Ühtlasi poleks see magistritöö saanud valmida töölt vabaks võetud kuudeta – olen tänulik oma ülemusele Ly Kriiskale vastutulelikkuse eest. Lisaks suur aitäh perele ja sõpradele, kes mind innustasid ja minus kordagi ei kahelnud.

Töö koostamist toetasid ka Eesti Teadusagentuur (projekt IUT34-7) ja Riigimetsa Majandamise Keskus.

Kasutatud kirjandus

Abbas F., Morellet N., Hewison A.J.M., Merlet J., Cargnelutti B., Lourtet B., Angibault J.-M., Daufresne T., Aulagnier S. & Verheyden H. (2011). Landscape fragmentation generates spatial variation of diet composition and quality in a generalist herbivore. *Oecologia*, 167, 401-411.

Alonso J.C., Martín C.A., Alonso J.A., Palacín C., Magaña M. & Lane S.J. (2004). Distribution dynamics of a great bustard metapopulation throughout a decade: influence of conspecific attraction and recruitment. *Biodiversity & Conservation*, 13, 1659-1674.

Apollonio M., Festa-Bianchet M., Mari F., Bruno E. & Locati M. (1998). Habitat manipulation modifies lek use in fallow deer. *Ethology*, 104, 603-612.

Apollonio M., Scotti M. & Gosling L.M. (2003). Mating success and fidelity to territories in a fallow deer lek: a female removal experiment. *Naturwissenschaften*, 90, 553-557.

Ashley M.V., Willson M.F., Pergams O.R.W., O'Dowd D.J., Gende S.M. & Brown J.S. (2003). Evolutionarily enlightened management. *Biological Conservation*, 111, 115-123.

Bengtsson J., Nilsson S.G., Franc A. & Menozzi P. (2000). Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest Ecology and Management*, 132, 39-50.

Bertheau C., Salle A., Rossi J.-P., Bankhead-Dronnet S., Pineau X., Roux-Morabito G. & Lieutier F. (2009). Colonisation of native and exotic conifers by indigenous bark beetles (Coleoptera: Scolytinae) in France. *Forest Ecology and Management*, 258, 1619-1628.

Bogdziewicz M. & Zwolak R. (2014). Responses of small mammals to clear-cutting in temperate and boreal forests of Europe: a meta-analysis and review. *European Journal of Forest Research*, 133, 1-11.

Bollmann K., Graf R.F. & Suter W. (2011). Quantitative predictions for patch occupancy of capercaillie in fragmented habitats. *Ecography*, 34, 276-286.

Borchtchevski V. (2009). The May diet of capercaillie (Tetrao urogallus) in an extensively logged area of NW Russia. *Ornis Fennica*, 86, 18-19.

Boyko A.R., Gibson R.M. & Lucas J.R. (2004). How predation risk affects the temporal dynamics of avian leks: greater sage grouse versus golden eagles. *The American Naturalist*, 163, 154-165.

Bradbury J.W., Vehrencamp S.L. & Gibson R.M. (1989). Dispersion of displaying male sage grouse: I. Patterns of temporal variation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24, 1-14.

Broome A., Connolly T. & Quine C.P. (2014). An evaluation of thinning to improve habitat for capercaillie (Tetrao urogallus). *Forest Ecology and Management*, 314, 94-103.

Brzeziecki B., Drozdowski S., Zawadzka D. & Zawadzki J. (2012). Quantification of ecological preferences of the capercaillie Tetrao urogallus by means of the habitat suitability index: a case study in the Augustow forest (NE Poland). *Polish Journal of Ecology*, 60, 805-814.

Burnham K.P. & Anderson D.R. (2002). *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer Science & Business Media.

Butchart S.H.M., Walpole M., Collen B., van Strien A., Scharlemann J.P.W., Almond R.E.A., Baillie J.E.M., Bomhard B., Brown C., Bruno J., Carpenter K.E., Carr G.M., Chanson J., Chenery A.M., Csirke J., Davidson N.C., Dentener F., Foster M., Galli A., Galloway J.N., Genovesi P., Gregory R.D., Hockings M., Kapos V., Lamarque J.F., Leverington F., Loh J., McGeoch M.A., McRae L., Minasyan A., Morcillo M.H., Oldfield T.E.E., Pauly D., Quader S., Revenga C., Sauer J.R., Skolnik B., Spear D., Stanwell-Smith D., Stuart S.N., Symes A., Tierney M., Tyrrell T.D., Vie J.C. & Watson R. (2010). Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science*, 328, 1164-1168.

Bütler R., Lachat T., Larrieu L. & Paillet Y. (2013). Habitat trees: key elements for forest biodiversity. In: *Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodiversity* (eds. Kraus D & Krumm F). European Forest Institute, pp. 84-91.

Cannon R. & Knopf F. (1979). Lesser prairie chicken responses to range fires at the booming ground. *Wildlife Society Bulletin*, 44-46.

Debinski D.M. & Holt R.D. (2000). A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology*, 14, 342-355.

Dellinger J.A., Proctor C., Steury T.D., Kelly M.J. & Vaughan M.R. (2013). Habitat selection of a large carnivore, the red wolf, in a human-altered landscape. *Biological Conservation*, 157, 324-330.

Desrochers A. (2010). Morphological response of songbirds to 100 years of landscape change in North America. *Ecology*, 91, 1577-1582.

Dibner R.R., Lawton C. & Marnell F. (2014). Reproduction of common frogs, Rana temporaria, in a managed conifer forest and bog landscape in Western Ireland. *Herpetological Conservation and Biology*, 9, 38-47.

Dutta S., Rahmani A. & Jhala Y. (2011). Running out of time? The great Indian bustard Ardeotis nigriceps—status, viability, and conservation strategies. *European Journal of Wildlife Research*, 57, 615-625.

Eliassen S. & Wegge P. (2007). Ranging behaviour of male capercaillie Tetrao urogallus outside the lekking ground in spring. *Journal of Avian Biology*, 38, 37-43.

ESRI (2011). ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.

Esseen P.-A., Ehnström B., Ericson L. & Sjöberg K. (1997). Boreal forests. *Ecological Bulletins*, 16-47.

Etverk I. (2003). Metsakuivendus ja teede-ehitus. In: *20. sajand Eesti metsades*. Eesti Metsaselts, pp. 79-91.

Fahrig L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 34, 487-515.

FAO (2010). *Global forest resources assessment 2010: Main report*. Food and Agriculture Organization of the United Nations.

Fedrowitz K., Koricheva J., Baker S.C., Lindenmayer D.B., Palik B., Rosenvald R., Beese W., Franklin J.F., Kouki J., Macdonald E., Messier C., Sverdrup-Thygeson A. & Gustafsson L. (2014). Can retention forestry help conserve biodiversity? A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 51, 1669-1679.

Finne M.H., Wegge P., Eliassen S. & Odden M. (2000). Daytime roosting and habitat preference of capercaillie Tetrao urogallus males in spring-the importance of forest structure in relation to anti-predator behaviour. *Wildlife Biology*, 6, 241-249.

Forman R.T.T. & Alexander L.E. (1998). Roads and their major ecological effects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29, 207-231.

Freeman E.A. & Moisen G. (2008). PresenceAbsence: an R package for presence-absence model analysis. *Journal of Statistical Software*, 23, 1-31.

Gibson R.M. & Bradbury J. (1987). Lek organization in sage grouse: variations on a territorial theme. *The Auk*, 77-84.

Gibson R.M., Aspbury A.S. & McDaniel L.L. (2002). Active formation of mixed–species grouse leks: a role for predation in lek evolution? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 269, 2503-2507.

Gjerde I. & Wegge P. (1989). Spacing pattern, habitat use and survival of capercaillie in a fragmented winter habitat. *Ornis Scandinavica*, 219-225.

Gjerde I. (1991). Cues in winter habitat selection by capercaillie. I. Habitat characteristics. *Ornis Scandinavica*, 197-204.

Gjerde I., Wegge P. & Rolstad J. (2000). Lost hotspots and passive female preference: the dynamic process of lek formation in capercaillie Tetrao urogallus. *Wildlife Biology*, 6, 291-298.

Gratson M.W. (1988). Spatial patterns, movements, and cover selection by sharp-tailed grouse. In: *Adaptive strategies and population ecology of northern grouse*. University of Minnesota Press, pp. 158-192.

Gregersen H. & Gregersen F. (2008). Old bilberry forest increases likelihood of capercaillie (Tetrao urogallus) lek occupancy in southern Norway. *Ornis Norvegica*, 31, 105-115.

Gregory R.D., Vorisek P., Van Strien A., Gmelig Meyling A.W., Jiguet F., Fornasari L., Reif J., Chylarecki P. & Burfield I.J. (2007). Population trends of widespread woodland birds in Europe. *Ibis*, 149, 78-97.

Gurarie E., Suutarinen J., Kojola I. & Ovaskainen O. (2011). Summer movements, predation and habitat use of wolves in human modified boreal forests. *Oecologia*, 165, 891-903.

Gustafsson P.-J. (2008). Distribution and structure of capercaillie (Tetrao urogallus) leks in a Scandinavian mountain range area. Master's thesis. Swedish University of Agricultural Sciences, p. 28.

Hansen M.C., Potapov P.V., Moore R., Hancher M., Turubanova S.A., Tyukavina A., Thau D., Stehman S.V., Goetz S.J., Loveland T.R., Kommareddy A., Egorov A., Chini L., Justice C.O. & Townshend J.R.G. (2013). High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science*, 342, 850-853.

Hanski I. (2000). Extinction debt and species credit in boreal forests: modelling the consequences of different approaches to biodiversity conservation. *Annales Zoologici Fennici*, 37, 271-280.

Hedin J., Isacsson G., Jonsell M. & Komonen A. (2008). Forest fuel piles as ecological traps for saproxylic beetles in oak. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 23, 348-357.

Hosmer D.W. & Lemeshow S. (2000). *Applied logistic regression*. John Wiley & Sons.

Hunter M.L. (1999). *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. Cambridge University Press.

Isvaran K. & Ponkshe A. (2013). How general is a female mating preference for clustered males in lekking species? A meta-analysis. *Animal Behaviour*, 86, 417-425.

Jepsen J.U. & Topping C.J. (2004). Modelling roe deer (Capreolus capreolus) in a gradient of forest fragmentation: behavioural plasticity and choice of cover. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 82, 1528-1541.

Johnson J.B. & Omland K.S. (2004). Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 101-108.

Kaila L., Martikainen P. & Punttila P. (1997). Dead trees left in clear-cuts benefit saproxylic Coleoptera adapted to natural disturbances in boreal forest. *Biodiversity and Conservation*, 6, 1-18.

Kajtoch L., Figarski T. & Pelka J. (2013). The role of forest structural elements in determining the occurrence of two specialist woodpecker species in the Carpathians, Poland. *Ornis Fennica*, 90, 23-40.

Keskkonnaagentuur (2014). Metsise mängud. Elusloodus mitmekesisuse ja maastike seire allprogrammi 2014. aasta aruanne.

Keskkonnateabe Keskus (2012). Eesti looduse kaitse aastal 2011.

Kortland K. & Findlay G. (2010). Two capercaillie leks in novel habitat in Scotland. *Grouse News*, 40, 16-19.

Kouki J., Löfman S., Martikainen P., Rouvinen S. & Uotila A. (2001). Forest fragmentation in Fennoscandia: linking habitat requirements of wood-associated threatened species to landscape and habitat changes. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 16, 27-37.

Kuemmerle T., Olofsson P., Chaskovskyy O., Baumann M., Ostapowicz K., Woodcock C.E., Houghton R.A., Hostert P., Keeton W.S. & Radeloff V.C. (2011). Post-Soviet farmland abandonment, forest recovery, and carbon sequestration in western Ukraine. *Global Change Biology*, 17, 1335-1349.

Kumari E. (1954). *Eesti NSV linnud*. Eesti Riiklik Kirjastus.

Kurki S., Nikula A., Helle P. & Linden H. (2000). Landscape fragmentation and forest composition effects on grouse breeding success in boreal forests. *Ecology*, 81, 1985-1997.

Kuuluvainen T. (2002). Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia. *Silva Fennica*, 36, 97-125.

Laine J., Vasander H. & Sallantaus T. (1995). Ecological effects of peatland drainage for forestry. *Environmental Reviews*, 3, 286-303.

Leivits M. (2012). Metsise (Tetrao urogallus L.) Eesti asurkonna elupaikade sidususe, kaitse tõhususe ja elupaikade seisundi analüüs. Keskkonnaamet, p. 109.

Leivits M. (2014). Metsise metapopulatsiooni ruumilise struktuuri kirjeldus mänguaegse elupaiga mudeli põhjal. *Publicationes Instituti Geographici Universitatis Tartuensis*, 111, 248-261.

Lima S.L. (2009). Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological Reviews*, 84, 485-513.

Lindenmayer D.B. & Franklin J.F. (2002). *Conserving forest biodiversity: a comprehensive multiscaled approach*. Island Press.

Lindenmayer D.B., Franklin J.F. & Fischer J. (2006). General management principles and a checklist of strategies to guide forest biodiversity conservation. *Biological Conservation*, 131, 433-445.

Lindenmayer D.B., Franklin J.F., Lõhmus A., Baker S.C., Bauhus J., Beese W., Brodie A., Kiehl B., Kouki J., Pastur G.M., Messier C., Neyland M., Palik B., Sverdrup-Thygeson A., Volney J., Wayne A. & Gustafsson L. (2012). A major shift to the retention approach for forestry can help resolve some global forest sustainability issues. *Conservation Letters*, 5, 421-431.

Lindenmayer D.B., Laurance W.F., Franklin J.F., Likens G.E., Banks S.C., Blanchard W., Gibbons P., Ikin K., Blair D. & McBurney L. (2014). New policies for old trees: averting a global crisis in a keystone ecological structure. *Conservation Letters*, 7, 61-69.

Ludwig G.X., Alatalo R.V., Helle P., Nissinen K. & Siitari H. (2008). Large-scale drainage and breeding success in boreal forest grouse. *Journal of Applied Ecology*, 45, 325-333.

Lõhmus A. & Väli Ü. (2001). Numbers and population dynamics of the Lesser Spotted Eagle Aquila pomarina in Estonia. *Acta Ornithoecologica*, 4, 291-295.

Magaña M., Alonso J., Alonso J., Martín C., Martín B. & Palacín C. (2011). Great bustard (Otis tarda) nest locations in relation to leks. *Journal of Ornithology*, 152, 541-548.

Martikainen P. (2001). Conservation of threatened saproxylic beetles: significance of retained aspen Populus tremula on clearcut areas. *Ecological Bulletins*, 205-218.

Michel A.K. & Winter S. (2009). Tree microhabitat structures as indicators of biodiversity in Douglas-fir forests of different stand ages and management histories in the Pacific Northwest, U.S.A. *Forest Ecology and Management*, 257, 1453-1464.

Mielikäinen K. & Hynynen J. (2003). Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe–boreal zone: case Finland. *Journal of Environmental Management*, 67, 47-54.

Miettinen J., Helle P. & Nikula A. (2005). Lek area characteristics of capercaillie (Tetrao urogallus) in eastern Finland as analysed from satellite-based forest inventory data. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 20, 358-369.

Miettinen J., Helle P., Nikula A. & Niemelä P. (2008). Large-scale landscape composition and capercaillie (Tetrao urogallus) density in Finland. *Annales Zoologici Fennici*, 45, 161-173.

Millennium Ecosystem Assessment (2005). *Ecosystems and human well-being*. Island Press Washington, DC.

Nájera A. & Simonetti J.A. (2010). Enhancing avifauna in commercial plantations. *Conservation Biology*, 24, 319-324.

Newton I. (1996). Sparrowhawks in conifer plantations. In: *Raptors in human landscapes: adaptations to built and cultivated environments* (eds. Bird DM, Varland DE & Negro JJ). Academic Press London, pp. 191-199.

Paillet Y., Bergès L., Hjältén J., Ódor P., Avon C., Bernhardt-Römermann M., Bijlsma R.-J., De Bruyn L., Fuhr M., Grandin U., Kanka R., Lundin L., Luque S., Magura T., Matesanz S., Mészáros I., Sebastià M.T., Schmidt W., Standovar T., Tóthmérész B., Uotila A., Valladares F., Vellak K. & Virtanen R. (2010). Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation Biology*, 24, 101-112.

Paju T. (2013). Raiete mõju metsiste (Tetrao urogallus L.) populatsioonile. Magistritöö. Eesti Maaülikool, p. 85.

Pakkala T., Pellikka J. & Linden H. (2003). Capercaillie Tetrao urogallus - a good candidate for an umbrella species in taiga forests. *Wildlife Biology*, 9, 309-316.

Peltomaa R. (2007). Drainage of forests in Finland. *Irrigation and Drainage*, 56, 151-159.

Picozzi N., Catt D.C. & Moss R. (1992). Evaluation of capercaillie habitat. *Journal of Applied Ecology*, 29, 751-762.

Picozzi N., Moss R. & Catt D.C. (1996). Capercaillie habitat, diet and management in a Sitka spruce plantation in central Scotland. *Forestry*, 69, 373-388.

Pigliucci M. (2001). *Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture*. JHU Press.

Puettmann K.J., Coates K.D. & Messier C.C. (2009). *A critique of silviculture: managing for complexity*. Island Press.

R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. http://www.R-project.org/.

Remm J. & Lõhmus A. (2011). Tree cavities in forests - the broad distribution pattern of a keystone structure for biodiversity. *Forest Ecology and Management*, 262, 579-585.

Remm L., Lõhmus P., Leis M. & Lõhmus A. (2013). Long-term impacts of forest ditching on non-aquatic biodiversity: conservation perspectives for a novel ecosystem. *PLOS ONE*, 8, e63086.

Remm L., Lõhmus A. & Rannap R. (2015). Temporary and small water bodies in human-impacted forests: an assessment in Estonia. *Boreal Environment Research*, 20. In press.

Richards J.F. (1990). Land transformation. In: *The earth as transformed by human action: global and regional changes in the biosphere over the past 300 years* (eds. Turner BL, Clark WC, Kates RW, Richards JF, Mathews JT & Meyer WB). Cambridge University Press Cambridge, pp. 163-178.

Roberge J.-M. & Angelstam P. (2004). Usefulness of the umbrella species concept as a conservation tool. *Conservation Biology*, 18, 76-85.

Robertson B.A. & Hutto R.L. (2007). Is selectively harvested forest an ecological trap for olive-sided flycatchers? *The Condor*, 109, 109-121.

Rolstad J. & Wegge P. (1987a). Distribution and size of capercaillie leks in relation to old forest fragmentation. *Oecologia*, 72, 389-394.

Rolstad J. & Wegge P. (1987b). Habitat characteristics of capercaillie Tetrao urogallus display grounds in southeastern Norway. *Ecography*, 10, 219-229.

Rolstad J., Wegge P. & Larsen B.B. (1988). Spacing and habitat use of capercaillie during summer. *Canadian Journal of Zoology*, 66, 670-679.

Rolstad J. (1989). Effects of logging on capercaillie (Tetrao urogallus) leks I. Cutting experiments in southcentral Norway. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 4, 99-109.

Rolstad J. & Wegge P. (1989a). Effects of logging on capercaillie (Tetrao urogallus) leks III. Extinction and recolonization of lek populations in relation to clearfelling and fragmentation of old forest. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 4, 129-135.

Rolstad J. & Wegge P. (1989b). Effects of logging on capercaillie (Tetrao urogallus) leks: II. Cutting experiments in southeastern Norway. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 4, 111-127.

Rolstad J., Rolstad E. & Wegge P. (2007). Capercaillie Tetrao urogallus lek formation in young forest. *Wildlife Biology*, 13, 59-67.

Rolstad J., Wegge P., Sivkov A.V., Hjeljord O. & Storaunet K.O. (2009). Size and spacing of grouse leks: comparing capercaillie (Tetrao urogallus) and black grouse (Tetrao tetrix) in two contrasting Eurasian boreal forest landscapes. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 87, 1032-1043.

Rosenvald R. & Lõhmus A. (2003). Nesting of the black stork (Ciconia nigra) and white-tailed eagle (Haliaeetus albicilla) in relation to forest management. *Forest Ecology and Management*, 185, 217-223.

Rosenvald R., Järvekülg R. & Lõhmus A. (2014). Fish assemblages in forest drainage ditches: degraded small streams or novel habitats? *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters*, 46, 37-44.

Rudolphi J., Jönsson M.T. & Gustafsson L. (2014). Biological legacies buffer local species extinction after logging. *Journal of Applied Ecology*, 51, 53-62.

Santangeli A., Högmander J. & Laaksonen T. (2013). Returning white-tailed eagles breed as successfully in landscapes under intensive forestry regimes as in protected areas. *Animal Conservation*, 16, 500-508.

Schroeder M.A., Hays D.W., Murphy M.A. & Pierce D.J. (2000). Changes in the distribution and abundance of Columbian sharp-tailed grouse in Washington. *Northwestern Naturalist*, 81, 95-103.

Serrano Ferron E., Verheyden H., Hummel J., Cargnelutti B., Lourtet B., Merlet J., Gonzalez-Candela M., Angibault J.M., Hewison A.J.M. & Clauss M. (2012). Digestive plasticity as a response to woodland fragmentation in roe deer. *Ecological Research*, 27, 77-82.

Siitonen J. (2001). Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins*, 11-41.

Silva J.P., Palmeirim J.M. & Moreira F. (2010). Higher breeding densities of the threatened little bustard Tetrax tetrax occur in larger grassland fields: implications for conservation. *Biological Conservation*, 143, 2553-2558.

Silva L.P.d., Alves J., Silva A.A.d., Ramos J.A. & Fonseca C. (2012). Variation in the abundance and reproductive characteristics of Great Tits Parus major in forest and monoculture plantations. *Acta Ornithologica*, 47, 147-155.

Sirkiä S., Lindén A., Helle P., Nikula A., Knape J. & Lindén H. (2010). Are the declining trends in forest grouse populations due to changes in the forest age structure? A case study of capercaillie in Finland. *Biological Conservation*, 143, 1540-1548.

Sirkiä S., Helle P., Lindén H., Nikula A., Norrdahl K., Suorsa P. & Valkeajärvi P. (2011a). Persistence of capercaillie (Tetrao urogallus) lekking areas depends on forest cover and fine-grain fragmentation of boreal forest landscapes. *Ornis Fennica*, 88, 14-29.

Sirkiä S., Nikula A., Helle P., Linden H., Norrdahl K., Suorsa P. & Valkeajärvi P. (2011b). Contemporary mature forest cover does not explain the persistence of capercaillie (Tetrao urogallus) lekking areas in Finland. *Ornis Fennica*, 88, 208-216.

Sirkiä S., Lehtomäki J., Lindén H., Tomppo E. & Moilanen A. (2012). Defining spatial priorities for capercaillie Tetrao urogallus lekking landscape conservation in south-central Finland. *Wildlife Biology*, 18, 337-353.

StatSoft (2004). STATISTICA (data analysis software system), version 7. http://www.statsoft.com/.

Stavne R.B. (2006). Sharp-tailed grouse lek surveys, northwestern Alberta, 2005. Alberta Conservation Association, p. 11.

Stockwell C.A., Hendry A.P. & Kinnison M.T. (2003). Contemporary evolution meets conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 94-101.

Storch I. (1993). Habitat selection by capercaillie in summer and autumn: is bilberry important? *Oecologia*, 95, 257-265.

Storch I. (1995). Annual home ranges and spacing patterns of capercaillie in central Europe. *Journal of Wildlife Management*, 59, 392-400.

Storch I. (2007). *Grouse: status survey and conservation action plan 2006-2010*. Gland, Switzerland: IUCN and Fordingbridge, UK: World Pheasant Association.

Suislepp K., Rannap R. & Lõhmus A. (2011). Impacts of artificial drainage on amphibian breeding sites in hemiboreal forests. *Forest Ecology and Management*, 262, 1078-1083.

Summers R.W., Proctor R., Thorton M. & Avey G. (2004). Habitat selection and diet of the capercaillie Tetrao urogallus in Abernethy Forest, Strathspey, Scotland: capsule woodland characteristics are important for fully grown birds and for broods. *Bird Study*, 51, 58-68.

Suter W., Graf R.F. & Hess R. (2002). Capercaillie (Tetrao urogallus) and avian biodiversity: testing the umbrella-species concept. *Conservation Biology*, 16, 778-788.

Tornberg R., Liuska L., Rytkönen S., Mutanen M. & Välimäki P. (2014). Diet shift induced rapid evolution of size and function in a predatory bird. *Oecologia*, 176, 781-788.

Treinys R., Lõhmus A., Stončius D., Skuja S., Drobelis E., Šablevičius B., Rumbutis S., Dementavičius D., Naruševičius V., Petraška A. & Augutis D. (2008). At the border of

ecological change: status and nest sites of the Lithuanian black stork Ciconia nigra population 2000-2006 versus 1976-1992. *Journal of Ornithology*, 149, 75-81.

Valkeajärvi P., Ijäs L. & Lamberg T. (2007). Capercaillie display grounds move – short and long term observations. *Suomen Riista*, 53, 104-120.

Vanbergen A.J., Raymond B., Pearce I.S., Watt A.D., Hails R.S. & Hartley S.E. (2003). Host shifting by Operophtera brumata into novel environments leads to population differentiation in life-history traits. *Ecological Entomology*, 28, 604-612.

Viht E. (1991). Size and forest structure of display grounds of capercaillie Tetrao urogallus pleskei at Alutaguse, North-East Estonia in 1979-89. *Ornis Scandinavica*, 22, 294-294.

Viht E. (1998). Hoidkem metsise metsi. *Eesti Mets*, 6-7.

Viht E. & Randla T. (2002). Metsis. Eesti asurkonna seisund ja säilimise väljavaated. *Hirundo Supplementum*, 5, 1-48.

Vindigni M.A., Morris A.D., Miller D.A. & Kalcounis-Rueppell M.C. (2009). Use of modified water sources by bats in a managed pine landscape. *Forest Ecology and Management*, 258, 2056-2061.

Väli Ü., Treinys R. & Lõhmus A. (2004). Geographical variation in macrohabitat use and preferences of the lesser spotted eagle Aquila pomarina. *Ibis*, 146, 661-671.

Wegge P. & Rolstad J. (1986). Size and spacing of capercaillie leks in relation to social behavior and habitat. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19, 401-408.

Wegge P. & Larsen B.B. (1987). Spacing of adult and subadult male common capercaillie during the breeding season. *The Auk*, 481-490.

Wegge P., Kvålsgard T., Hjeljord O. & Sivkov A.V. (2003). Spring spacing behaviour of capercaillie Tetrao urogallus males does not limit numbers at leks. *Wildlife Biology*, 9, 283-289.

Wegge P. & Rolstad J. (2011). Clearcutting forestry and Eurasian boreal forest grouse: long-term monitoring of sympatric capercaillie Tetrao urogallus and black grouse T. tetrix reveals unexpected effects on their population performances. *Forest Ecology and Management*, 261, 1520-1529.

Wegge P., Rolstad J. & Storaunet K.O. (2013). On the spatial relationship of males on "exploded" leks: the case of capercaillie grouse Tetrao urogallus examined by GPS satellite telemetry. *Ornis Fennica*, 90, 222-235.

White P.J.C., Warren P. & Baines D. (2015). Habitat use by black grouse Tetrao tetrix in a mixed moorland-forest landscape in Scotland and implications for a national afforestation strategy. *Bird Study*, 62, 1-13.

Williams S.E., Shoo L.P., Isaac J.L., Hoffmann A.A. & Langham G. (2008). Towards an integrated framework for assessing the vulnerability of species to climate change. *PLOS Biology*, 6, e325.

Wilson M.W., Irwin S., Norriss D.W., Newton S.F., Collins K., Kelly T.C. & O'Halloran J. (2009). The importance of pre-thicket conifer plantations for nesting hen harriers Circus cyaneus in Ireland. *Ibis*, 151, 332-343.

Zizas R., Shamovich D., Kurlavičius P., Belova O. & Brazaitis G. (2012). Radio-tracking of capercaillie (Tetrao urogallus L.) in North Belarus. *Baltic Forestry*, 18, 270-277.

Бугаев К. (2011). Глухарь (Tetrao urogallus L.) Мордовского природного зароведника. *Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича*, 22.

Мамонтов В. (2012). Смещение токовищ обыкновенного глухаря (Tetrao urogallus) в малонарушенной тайге Архангельской области. *Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства*, 1.

Lisa 1

Tabel 9. Andmestikus esinenud mängude nihked enne ja pärast täiendavat kontrolli. Mängu suurusklassid: väike: 1–3 kukke, suur: ≥4 kukke.

Mängu nimi	Nihke-eelne vaatlus	Nihkejärgne vaatlus	Nihke-pikkus (m)	Mängu suurusklass	Kontrollis eemaldatud
Aesoo	2009	2010	218,39	suur	
Ahekõnnu	2009	2014	536,59	väike	
Andi 2	2010	2011	392,65	väike	
Araste	2003	2009	354,57	suur	
Araste	2009	2013	685,32	suur	
Arvila 1	2002	2013	680,59	suur	
Arvila 2	2010	2012	269,3	väike	
Elsijärve	1976	1985	206,82	suur	+
Hara	1976	1985	333,05	suur	
Harakajärve	1999	2003	147,44	suur	
Hino	1999	2012	818,13	väike	
Hurda	2002	2011	509,15	väike	
Höbringi	1987	2009	2195	suur	
Jaama	2002	2011	628,83	väike	
Jaluse	1987	1998	853,83	suur	
Jaluse	2003	2012	1138,72	suur	
Juba	2002	2011	382,38	väike	
Jõevärava ehk Vetla Suurmäng	1952	1999	162,95	suur	+
Jüssi 2	2004	2012	615,77	suur	
Jüssi 3	2004	2012	1018,84	väike	
Kaasiksoo 2	2002	2012	587,95	suur	
Kaasiku	1987	2013	1002,15	väike	
Kalda	1997	2010	1655,51	suur	
Karumölle 2	2009	2014	609,72	suur	
Katkusoo 1	1997	2010	1013,05	suur	
Katkusoo 2	1997	2010	372,54	väike	
Kaugoja	1997	2012	1077,63	suur	
Kauksi	2009	2014	1523,94	suur	
Kauni	2010	2012	1342,05	väike	
Kiikla	2003	2012	764,15	suur	
Kivinõmme (lõunapoolne)	1993	2009	841,15	väike	
Kliima	2009	2014	728,71	väike	
Koemetsa	2011	2012	277,57	suur	
Kohtru	1999	2012	668,88	väike	
Kolgu	1995	2012	1122,8	väike	
Koolma	2002	2011	630,5	suur	
Kotka	1985	2014	1210,64	väike	
Kullikünka	1987	2002	494,68	väike	
Kullimaa 1 – Kullimaa 2	1997	2010	1493,55	suur	

Mängu nimi	Nihke-eelne vaatlus	Nihkejärgne vaatlus	Nihke-pikkus (m)	Mängu suurusklass	Kontrollis eemaldatud
Kuresilma	1987	2013	662,42	väike	
Kuru	2002	2013	671,63	suur	
Kõnnumaa-Väätsa 2	2009	2014	530,45	suur	
Kõnnumaa-Väätsa 3	2009	2014	556,87	väike	
Kõnnumaa-Väätsa 7	1987	2004	721,92	väike	
Kõrgraba	2010	2011	693,57	väike	
Kõrsa	1997	2011	109,18	väike	+
Kõrve II	1977	2013	878,21	väike	
Kõrvenurga 2	2009	2014	230,21	väike	+
Kõvera	1992	1994	1139,09	väike	
Kõveri	1997	2014	237,76	suur	
Kärbatammi	2009	2014	573,5	suur	
Kärsu	1986	1997	347,12	suur	
Laianiidu 1 – Laianiidu 2	1997	2011	1723,24	suur	
Laisi	2002	2012	393,37	suur	
Laiusevälja	2002	2004	1567,17	väike	
Laukasoo 4	1987	2010	308,95	väike	+
Laviku	1987	2010	324,22	suur	
Lebavere-Rünga 2	2010	2011	315,4	väike	
Leetva	1997	2010	1156,95	väike	
Lemmjõe 1X	1988	2009	707,65	suur	
Lepakose – Juhkreõue tee	1988	2011	1231,52	väike	
Leterma	2010	2011	521,97	suur	
Leva	1987	2007	652,25	suur	
Liivoja 2	1950	2010	317,72	suur	
Linajärve	2009	2013	1053,14	väike	
Linnuraba	2012	2014	678,6	väike	
Loibu II	1977	2004	1842,29	suur	
Loibu II	2009	2014	271,72	suur	+
Lutsu	1987	1997	383,31	väike	
Lõmmelu	2010	2011	318,45	suur	
Lümandu	2004	2005	495,57	suur	
Lümandu	2005	2011	438,85	suur	
Maalema	1987	2011	1160,02	väike	
Maapaju	2004	2013	769,16	suur	
Massiaru	2009	2014	364,87	väike	
Mustraba 1	1987	1997	664,91	väike	
Mädara 1	1997	2010	899,56	suur	
Mähuste	2007	2011	1407,95	väike	
Mäliste 2	2009	2010	224,34	väike	
Männikvälja 2	1987	2011	569,51	väike	
Nigula	1997	2003	299,95	väike	
Niinsoni	1977	2004	433,63	suur	
Nimetu 1	2004	2012	621,1	väike	
Nõmmitsa 1	1987	2012	663,7	väike	
Oissaare	1997	2009	899,97	väike	+

Mängu nimi	Nihke-eelne vaatlus	Nihkejärgne vaatlus	Nihke-pikkus (m)	Mängu suurusklass	Kontrollis eemaldatud
Oissaare	2009	2014	763,87	väike	+
Oodsipalo	1993	2002	280,31	väike	
Orava	1990	2011	299,81	väike	
Orelluuska 2	1992	2002	250,83	väike	
Orujärve	2009	2013	392,21	suur	
Oruveski	1976	1987	228,14	väike	+
Oruveski	2010	2011	494,77	väike	
Paanikse	2004	2012	368,9	väike	
Palase	2009	2013	643,91	väike	
Parika 2	1988	2012	1183,23	suur	
Parmu	1992	1999	689,17	suur	
Parmu	1999	2002	404,35	suur	
Peenarsoo	1997	2012	2233,44	väike	
Piiumetsa	1987	2010	923,02	väike	
Pikasilla soo	2002	2012	1348,52	suur	
Pikkmetsa	1987	2012	476,87	suur	
Pikva	2003	2004	352,41	väike	
Pikva	2011	2012	402,44	väike	
Pohlaaru	1995	2002	304,16	väike	
Pohlaaru	2004	2011	1256,14	väike	
Punasoo 2	1987	2012	1019,29	suur	
Põrgujärve 2	2009	2010	411,53	suur	
Pöörikaasiku	2011	2012	641,3	suur	
Ratva	2009	2014	452,39	suur	
Rihula	1987	2011	1138,43	väike	
Rihula 2	1987	2011	1254,03	väike	
Riisa	1997	2011	1252,5	suur	
Rohe	2004	2011	411,5	väike	
Rongu-Idaserva	1997	2003	185,57	väike	
Rongu-Idaserva	2009	2014	1186,86	väike	+
Rongu-Kotkapesa	2003	2011	952,55	suur	
Rongu-Ürgmetsa	1997	2003	79,52	väike	+
Roostoja	2010	2011	269,43	suur	
Roostoja	2011	2012	234,74	suur	
Ruila	2003	2004	386,26	suur	
Ruunakünka	1987	1995	793,92	suur	
Ruunakünka	2004	2011	792,78	suur	
Räksi	2008	2010	1216,07	suur	
Räksi	2010	2013	1323,83	suur	+
Räksi	2013	2014	1373,81	suur	+
Saara	1987	2009	153,52	väike	+
Saarjõe 1	1988	2004	566,31	suur	
Saarjõe 1	2004	2012	296,39	suur	
Saarjõe 2	1987	2012	450,1	suur	
Sadramõtsa 2	1999	2009	437,9	väike	
Sadramõtsa 2	2011	2012	666,4	väike	

Mängu nimi	Nihke-eelne vaatlus	Nihkejärgne vaatlus	Nihke-pikkus (m)	Mängu suurusklass	Kontrollis eemaldatud
Salutaguse X	1987	2009	610,51	suur	
Sandre soo	1997	2003	313,96	väike	
Sandre soo	2009	2014	374,35	väike	
Sandre-Metsavahi	2003	2009	815,14	suur	+
Sandre-Metsavahi	2009	2014	439,51	suur	+
Selisoo 1	2009	2014	320,81	suur	
Seljaküla	2009	2011	436,15	suur	
Seljamäe	1987	2009	612,11	suur	
Seruküla 2	1997	2012	1760,64	suur	
Seruküla 4	2004	2012	340,92	suur	
Sookuninga-Suursoo	1997	2003	129,05	suur	
Sookuninga-Suursoo	2009	2014	614,62	suur	
Sooääre	1993	2004	438,26	väike	
Surdi	1950	1977	709,51	suur	
Surdi	1977	2010	461,7	suur	
Suru	1999	2004	176,08	väike	
Suru	2004	2012	995,93	väike	
Särgla	2004	2012	352,79	suur	
Taarikõnnu 1	1997	2011	572,5	suur	
Taga-Põlliku	1987	2011	613,3	väike	
Tammikmäe	1987	2010	412,96	väike	
Tapi	1960	1977	1129,16	suur	
Tedremäe	2002	2012	723,45	suur	
Torniraba	2001	2014	625,97	suur	
Tuksmani	1976	2010	942,94	suur	
Tõramaa	1997	2011	956,68	suur	
Tõramaa	2011	2012	836,62	suur	
Ubajärve	1999	2002	608,92	väike	
Udriku-Punasoo	1987	2009	631,93	suur	
Uuemõisa 1	1987	2010	777,9	väike	
Uuemõisa 3	2010	2011	845,69	väike	
Vabriku	1997	2011	1307,43	väike	
Vaki	1987	2010	274,1	suur	
Valgeraba	2009	2014	291,99	väike	+
Valgesoo	2002	2012	886,54	suur	
Vanaveski	1988	2010	450,63	väike	
Vanaveski	2010	2012	366,97	väike	
Venemurru soo	2012	2014	651,45	väike	
Vennissaare	1997	2010	1130,01	suur	
Vikipalu	2005	2009	1043,96	suur	
Vikipalu	2009	2010	303,76	suur	
Vikipalu	2010	2011	651,92	suur	
Vikipalu	2011	2012	437,42	suur	
Vila	1987	2012	458,34	suur	
Villike	2002	2012	280,87	väike	+

Mängu nimi	Nihke-eelne vaatlus	Nihkejärgne vaatlus	Nihke-pikkus (m)	Mängu suurusklass	Kontrollis eemaldatud
Viluvere	1997	2009	201,15	väike	
Vinso	1990	1992	367,58	suur	
Võheru	2004	2005	313,72	suur	
Väike-Pungerja	2009	2014	662,52	suur	
Väljaküla	1987	1997	330,56	väike	
Väljaküla	2010	2011	289,76	väike	
Öördi 2	2010	2012	580,48	väike	
Ülesoo 1	1987	2013	2218,3	väike	
Ülesoo 2	1987	2012	930,82	väike	

Lisa 2

Nihkumise keskkonnaseoste analüüsi tunnuste korrelatsioonitabelid.

Tabel 10. Vaadeldud tunnuste vahelised Spearmani korrelatsioonikordajad 1 km raadiuse korral (N=86). Statistiliselt olulised korrelatsioonid on poolpaksus kirjas. Lühendite tähendused leiab tabelist 2.

Tunnused	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.
1. RAIE	–								
2. MÄND	0,07	–							
3. KSOO	0,20	−0,03	–						
4. KRAAV	**0,32**	−0,01	**0,29**	–					
5. TMULD0	**−0,35**	**−0,28**	−0,03	**−0,76**	–				
6. TMULD1	−0,01	**−0,21**	**0,62**	**0,39**	0,04	–			
7. SSMULD	**−0,22**	−0,05	0,10	−0,04	**0,30**	**0,42**	–		
8. RBMULD	−0,04	**−0,37**	−0,01	**−0,31**	**0,62**	**0,28**	0,19	–	
9. KUKED	0,11	0,14	0,15	0,18	**−0,34**	−0,09	−0,14	−0,10	–

Tabel 11. Vaadeldud tunnuste vahelised Spearmani korrelatsioonikordajad 2 km raadiuse korral (N=86). Statistiliselt olulised korrelatsioonid on poolpaksus kirjas.

Tunnused	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.
1. RAIE	–								
2. MÄND	0,04	–							
3. KSOO	0,09	−0,07	–						
4. KRAAV	**0,27**	0,13	0,21	–					
5. TMULD0	**−0,32**	**−0,36**	−0,01	**−0,75**	–				
6. TMULD1	−0,03	**−0,25**	**0,72**	0,12	0,20	–			
7. SSMULD	−0,20	−0,01	0,15	−0,16	**0,36**	**0,37**	–		
8. RBMULD	**−0,23**	**−0,25**	−0,03	**−0,43**	**0,75**	**0,28**	**0,40**	–	
9. KUKED	**0,22**	**0,32**	0,15	**0,21**	**−0,32**	−0,04	−0,01	−0,09	–

Tabel 12. Vaadeldud tunnuste vahelised Spearmani korrelatsioonikordajad 3 km raadiuse korral (N=86). Statistiliselt olulised korrelatsioonid on poolpaksus kirjas.

Tunnused	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.
1. RAIE	–								
2. MÄND	0,10	–							
3. KSOO	0,08	−0,03	–						
4. KRAAV	**0,32**	0,19	0,19	–					
5. TMULD0	**−0,41**	**−0,44**	−0,004	**−0,73**	–				
6. TMULD1	−0,05	**−0,27**	**0,77**	<−0,001	**0,28**	–			
7. SSMULD	−0,18	−0,02	**0,25**	−0,16	**0,42**	**0,42**	–		
8. RBMULD	**−0,33**	**−0,36**	−0,03	**−0,46**	**0,84**	**0,30**	**0,41**	–	
9. KUKED	**0,34**	**0,41**	0,19	**0,33**	**−0,32**	−0,01	0,06	−0,17	–

Lisa 3

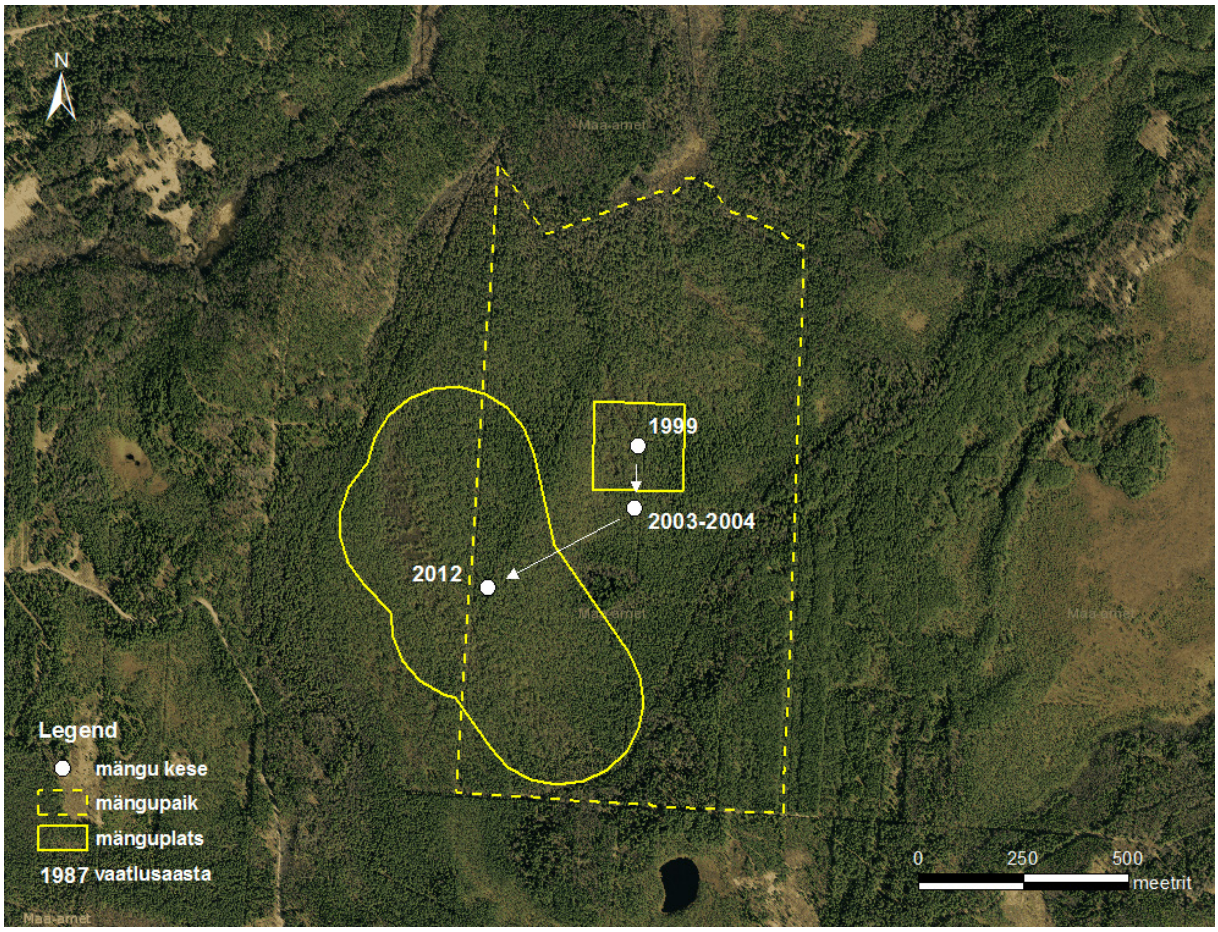
Nihkunud ja lagunenud mängud kujutatuna ortofotodel.

Joonised 10–52 – keskkonnaseoste analüüsi kaasatud nihkunud mängud (vt ptk 2.3.2).

Joonised 53–58 – lagunenud mängud (vt ptk 3.2). Lagunenud mängud, mis on ühtlasi nihkunud, on joonistel 17, 41 ja 49.

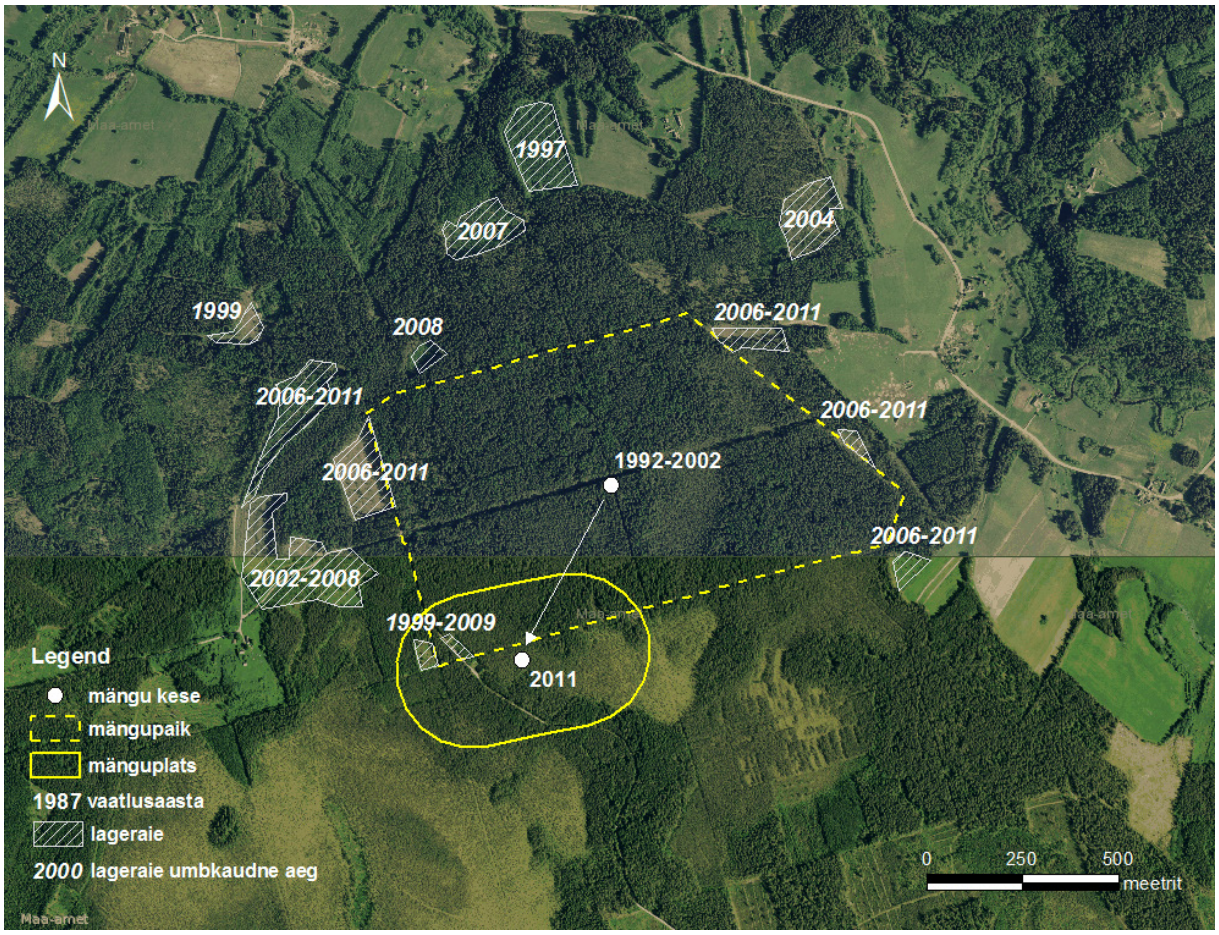
Mängude lähiümbruses (u 1 km raadiuses) on kaardistatud viimase 15–20 aasta jooksul tehtud lageraied. Nende asukohad on tuvastatud ja digitaliseeritud tuginedes Maa-ameti ortofotode võrdlusele (vanimad olenevalt asukohast aastatest 1993–2000 ja uusimad aastast 2013) ja Metsaregistri metsaeraldiste piiridele. Ligikaudne teostusaeg on määratud ortofotode ja Metsaregistri takseerandmete põhjal.

Legendis kasutatud eristus: mängupaik – piirkond, kus mäng esineb püsivalt mingi aja jooksul (üldiselt märgitud suuremal alal); mänguplats – mängu asukoht konkreetsel aastal (täpsem kui mängupaik).



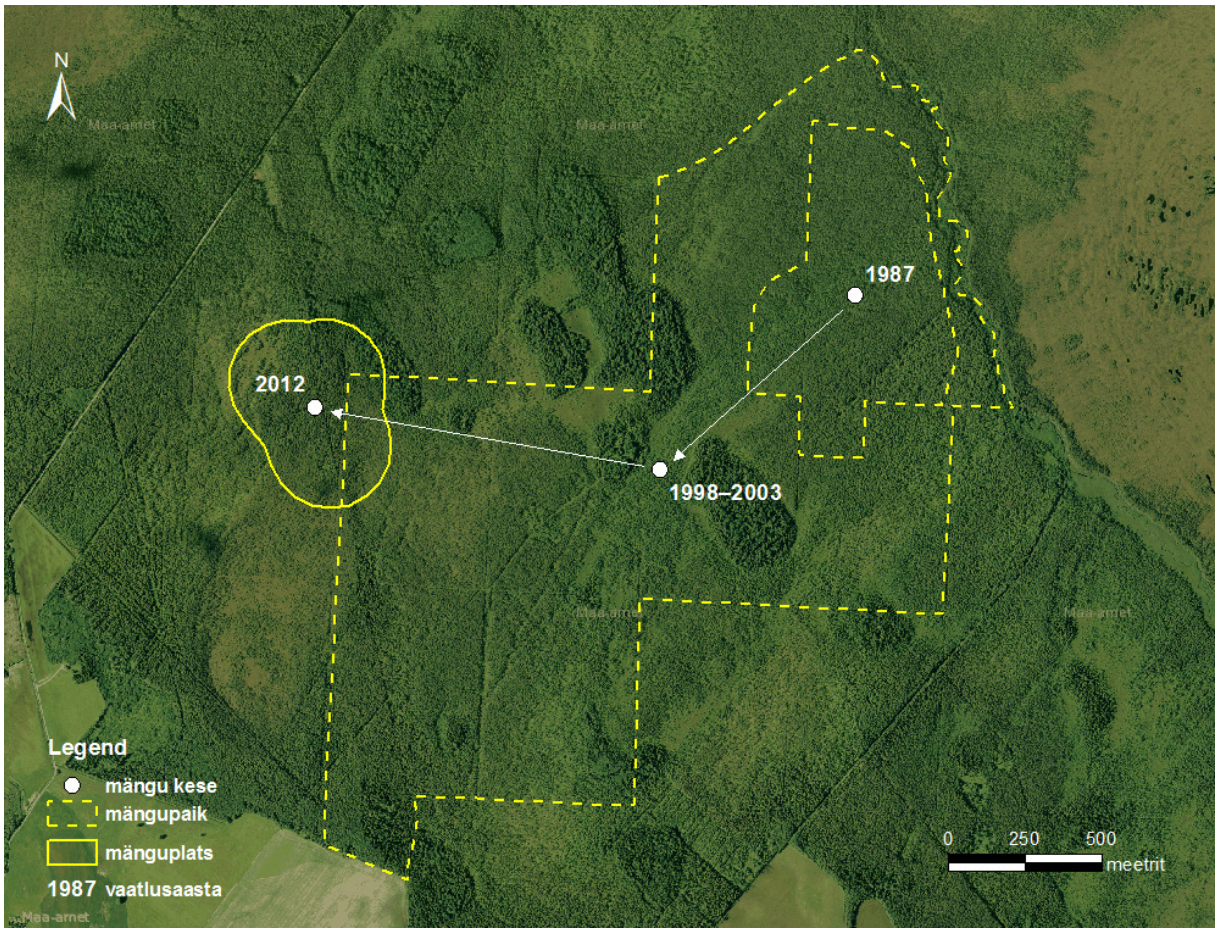
Joonis 10. Harakajärve mängu nihkumine aastatel 1999–2012. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaad: 147 m (1999–2003), 397 m (2004–2012). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Rõõsa.

Aasta	Kukkede arv
1999	5
2003	7
2004	7
2012	5



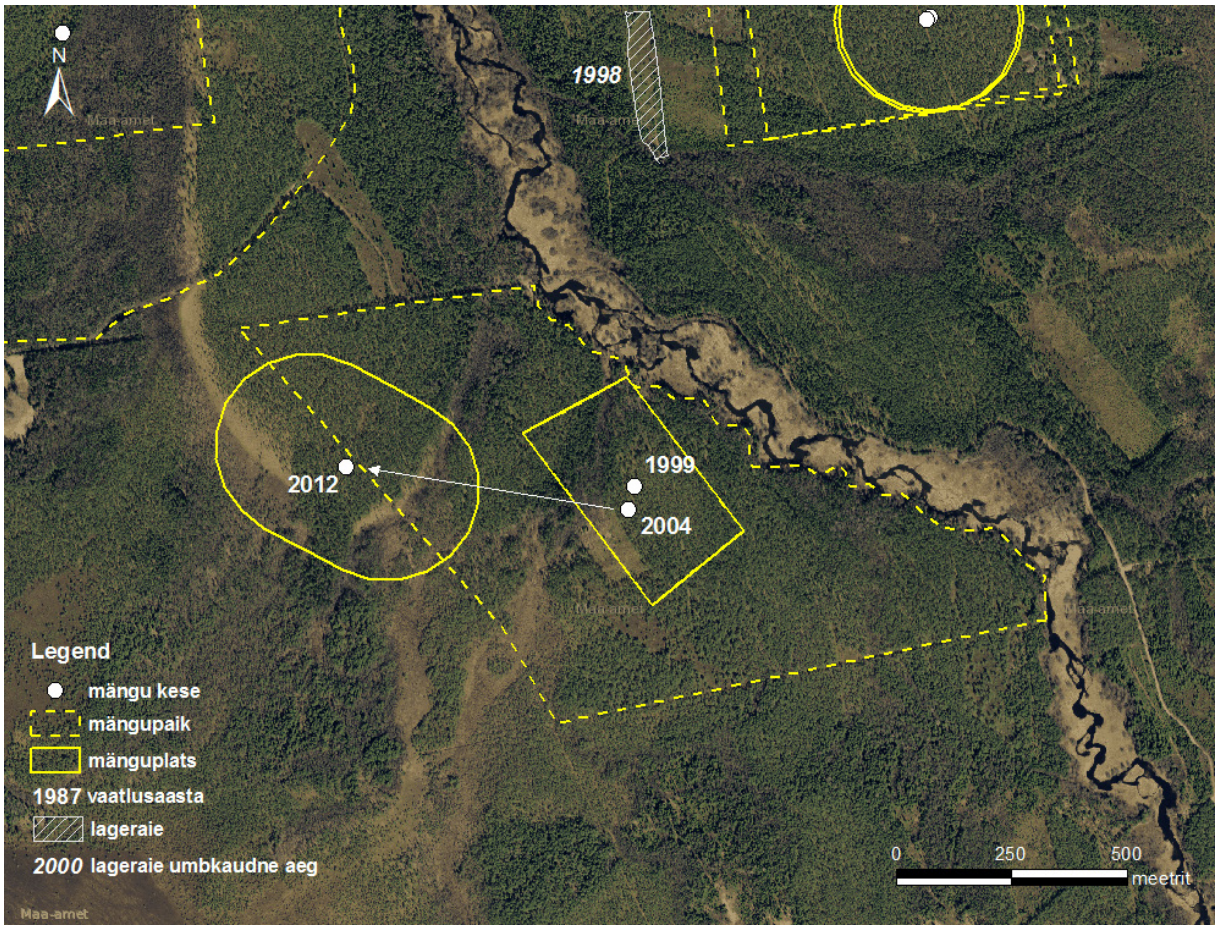
Joonis 11. Hurda mängu nihkumine aastatel 1992–2011. Alus: 2011 ja 2013. a ortofotod (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaa: 509 m (2002–2011). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Koemetsa.

Aasta	Kukkede arv
1992	3
1999	1–2
2002	1–2
2011	2



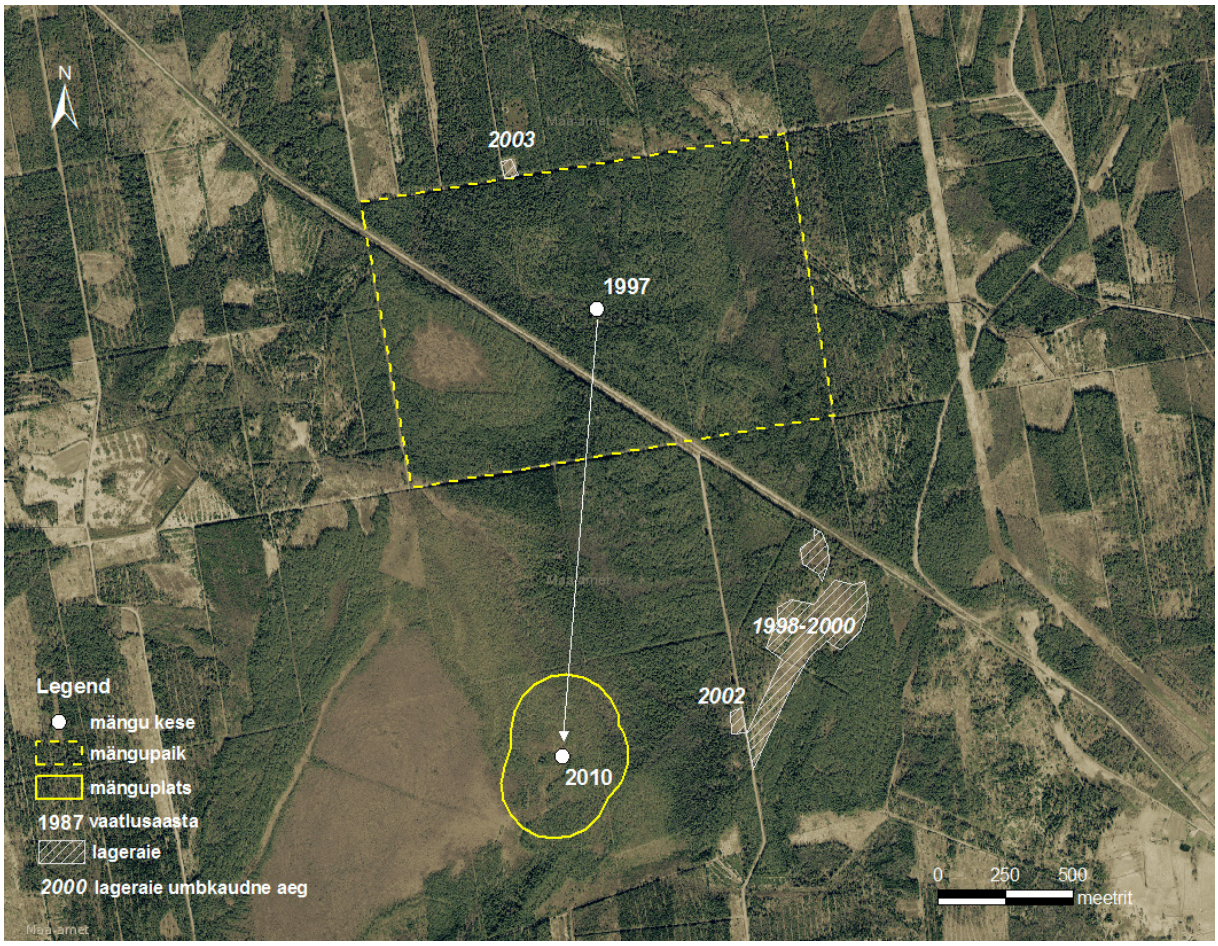
Joonis 12. Jaluse mängu nihkumine aastatel 1987–2012. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaad: 854 m (1987–1998), 1139 m (2003–2012). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Kiigemäe.

Aasta	Kukkede arv
1987	4
1998	10
1999	10
2003	6
2012	4



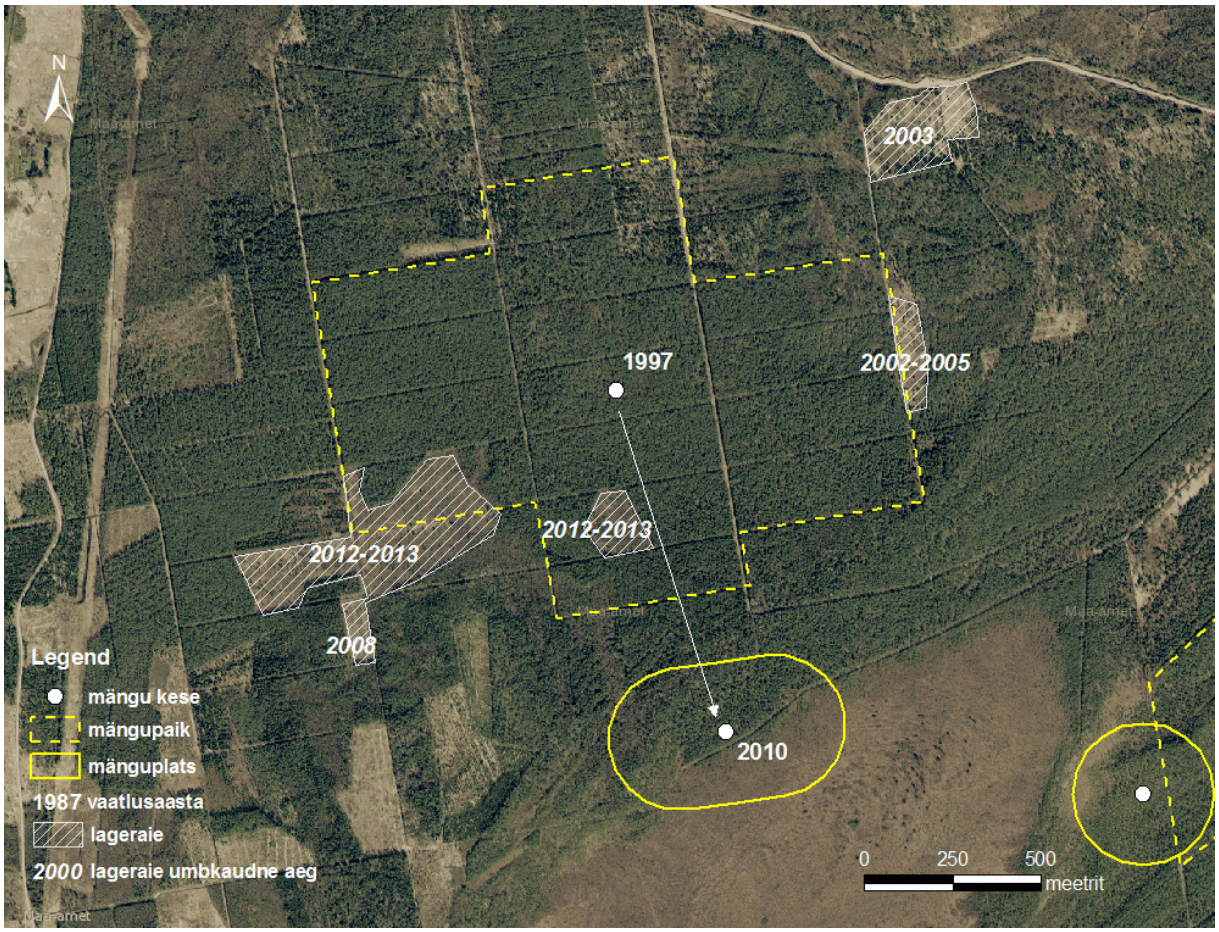
Joonis 13. Jüssi 2 mängu nihkumine aastatel 1999–2012. Sellest kirdes asuv Jüssi 1 on püsinud aastatel 2002–2013 paikne, loodes asuv Jüssi 3 on aastatel 1999–2012 nihkunud. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaad: 52 m (1999–2004), 616 m (2004–2012). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Uuemõisa 2.

Aasta	Kukkede arv
1999	5
2004	5–8
2012	2



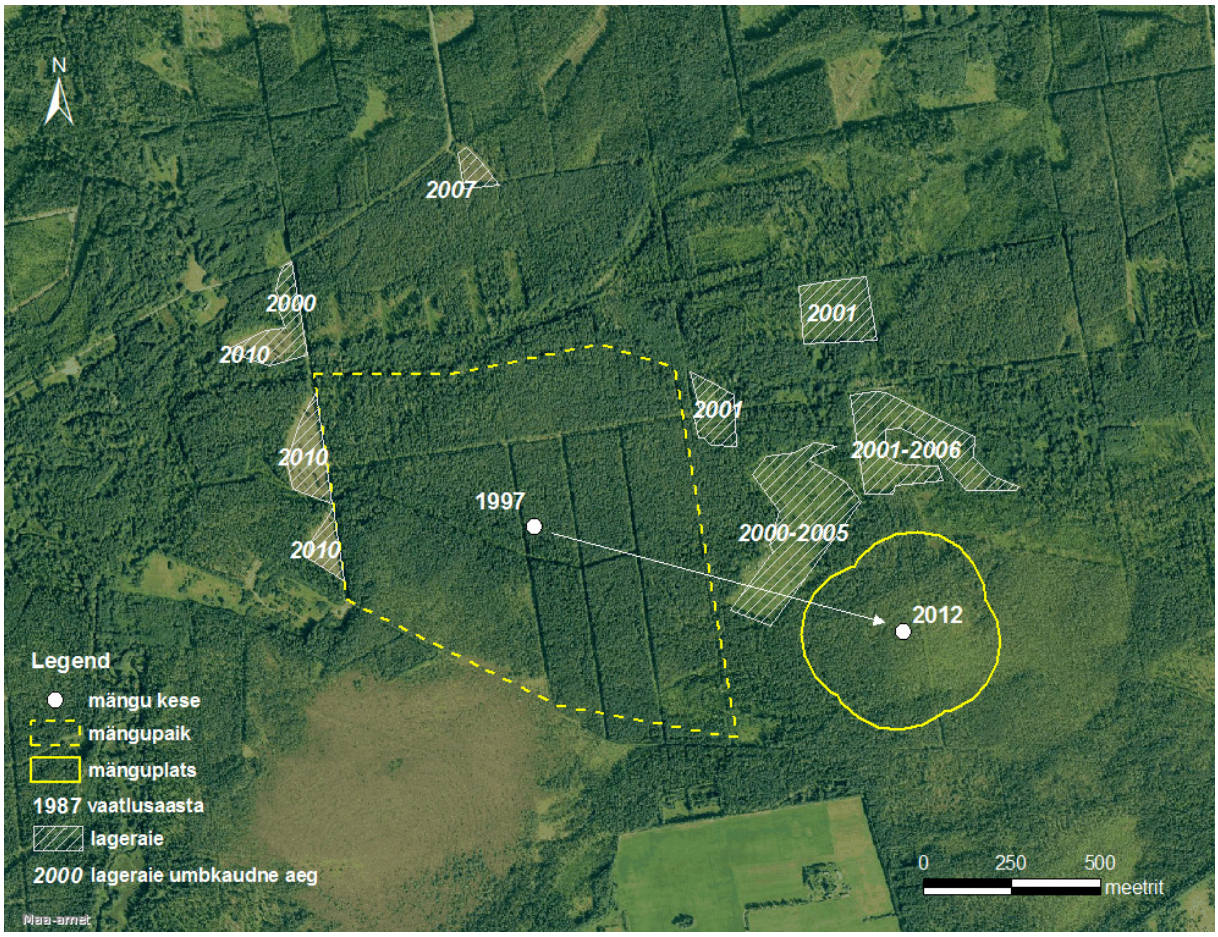
Joonis 14. Kalda mängu nihkumine aastatel 1997–2010. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaa: 1656 m (1997–2010). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Jaamaküla.

Aasta	Kukkede arv
1997	8–10
2010	3



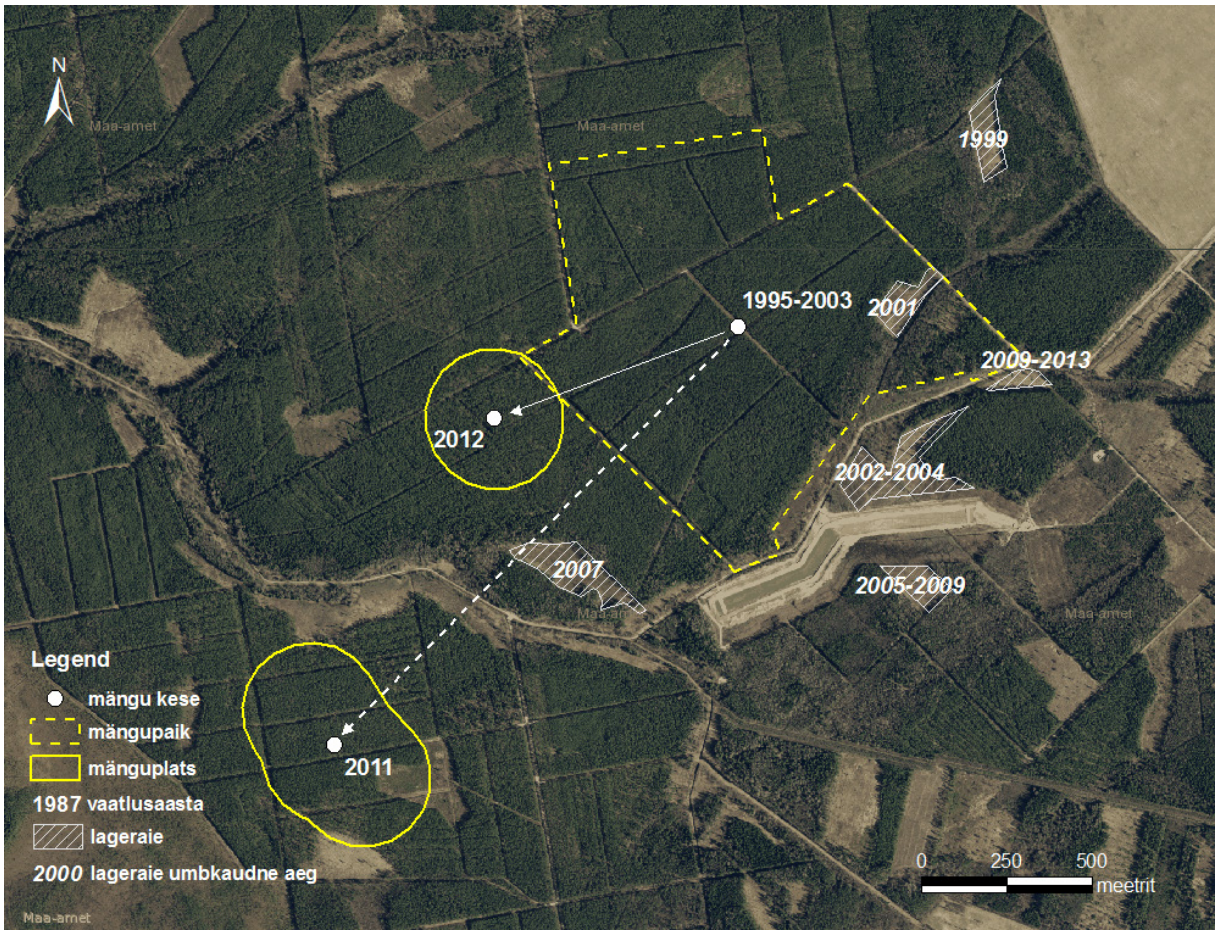
Joonis 15. Katkusoo 1 mängu nihkumine aastatel 1997–2010. Sellest kagus asuv Katkusoo 2 on aastatel 1997–2010 samuti nihkunud. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaa: 1013 m (1997–2010). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Kivilaane.

Aasta	Kukkede arv
1997	4–7
2010	2



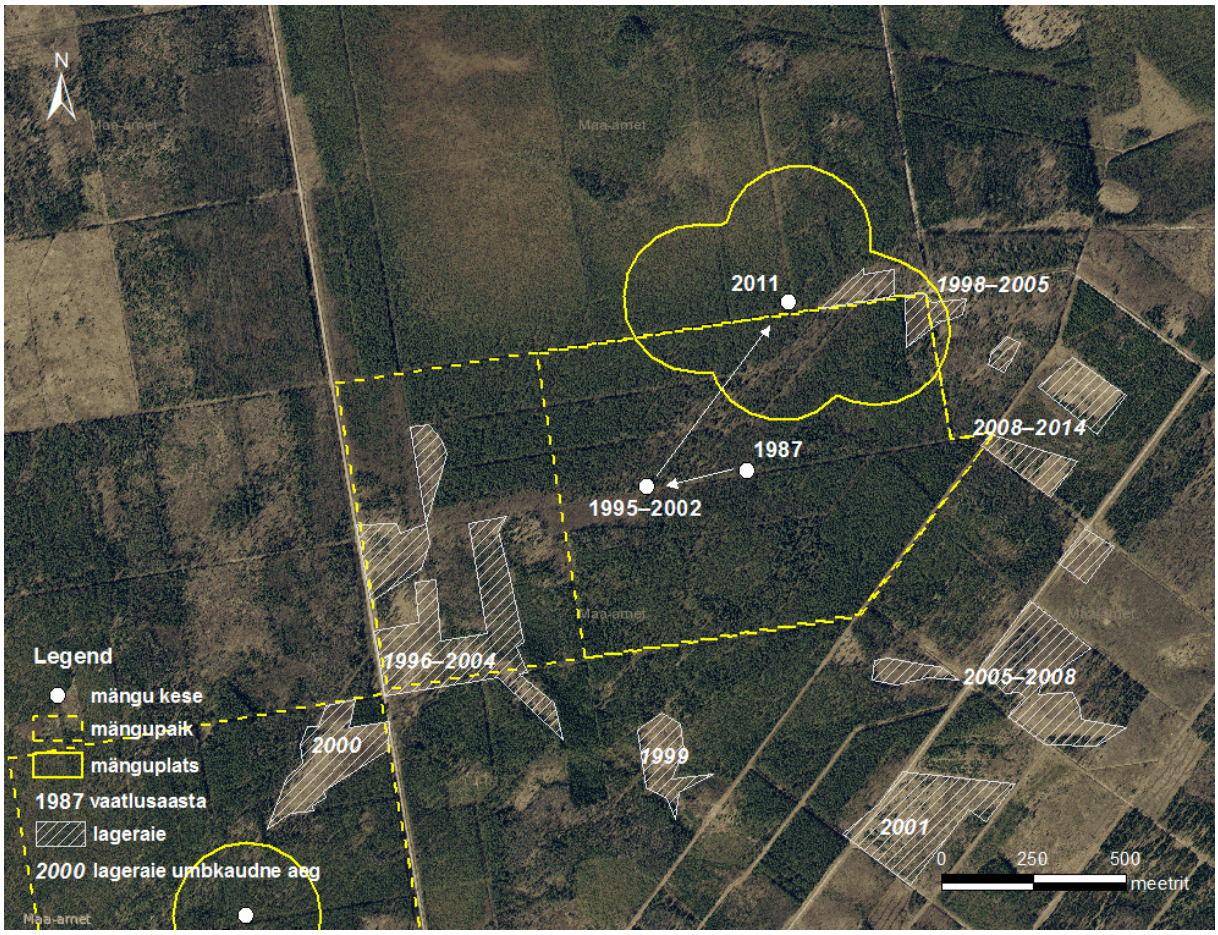
Joonis 16. Kaugoja mängu nihkumine aastatel 1997–2012. Alus: 2011.a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaa: 1078 m (1997–2012). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Reinse 2.

Aasta	Kukkede arv
1997	4–7
2012	4



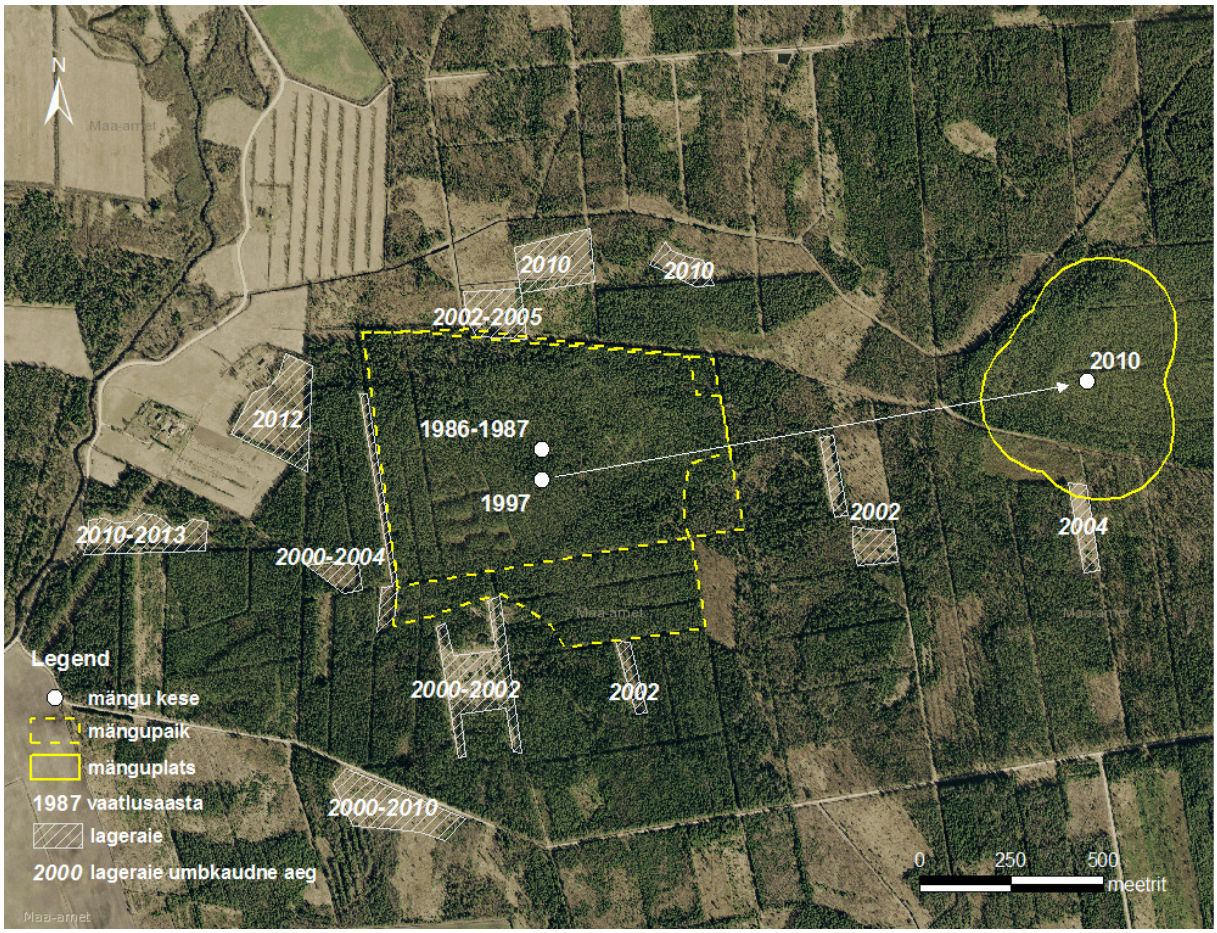
Joonis 17. Kiikla mängu nihkumine 1995–2012. Mäng on ka lagunenud, sest ehkki mängu peamine asukoht on liikunud läände (2012), asub edelas lisaks 2011. aasta Arvila 3 mäng (3 kukke). Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaa: 764 m (2003–2012). Arvila 3 kaugus Kiikla 2003. a mängualast: 1702 m. Paikne võrdlusmäng analüüsis: Ratva.

Aasta	Kukkede arv
1995	4–7
2002	4
2003	4–7
2012	2



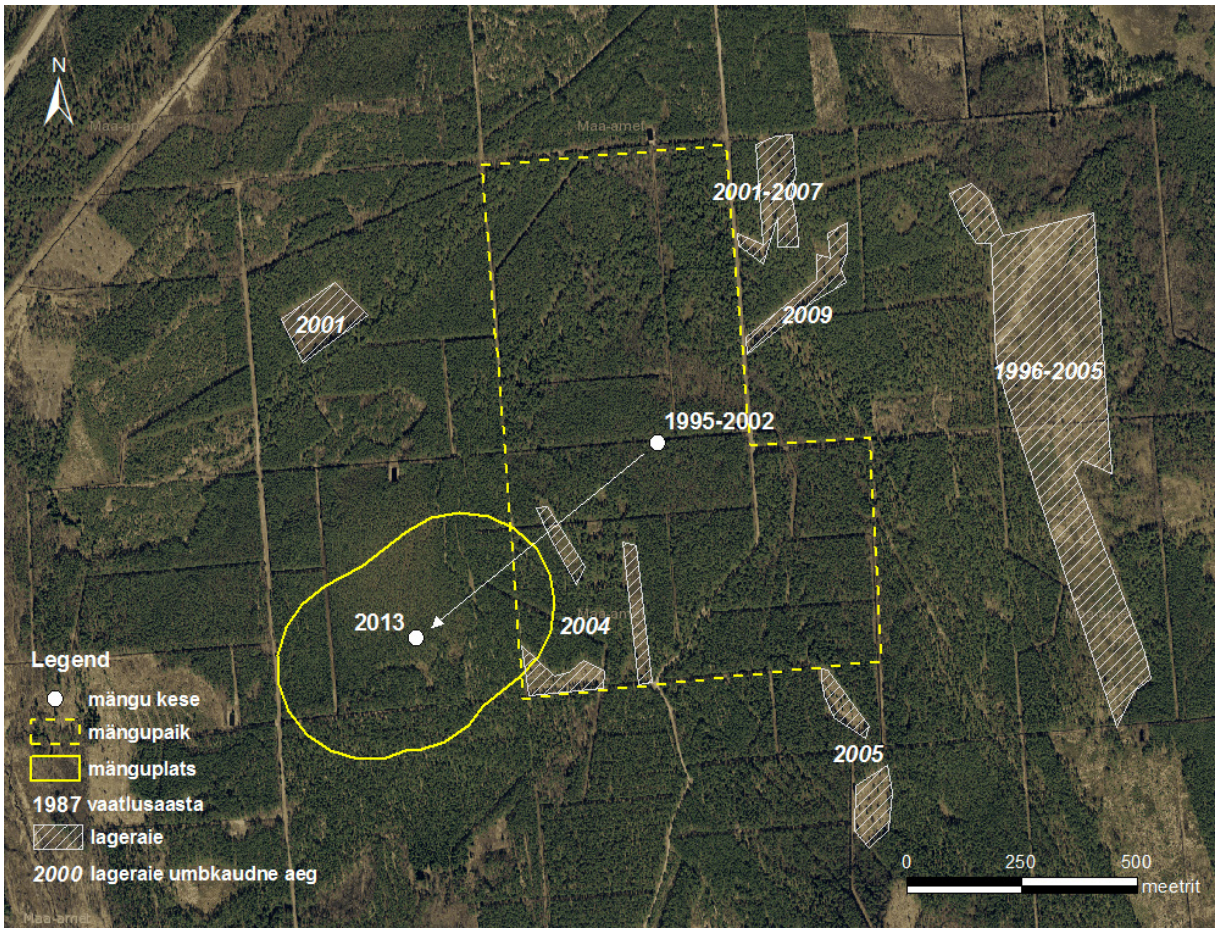
Joonis 18. Koolma mängu nihkumine aastatel 1987–2011. Sellest edelas asuv Koolma 1 on aastatel 1995–2011 püsinud paikne. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Koolma mängu keskmete vahemaad: 276 m (1987–1995), 631 m (2002–2011). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Kaasiksoo 1.

Aasta	Kukkede arv
1987	8
1995	4–7
2002	4
2011	6



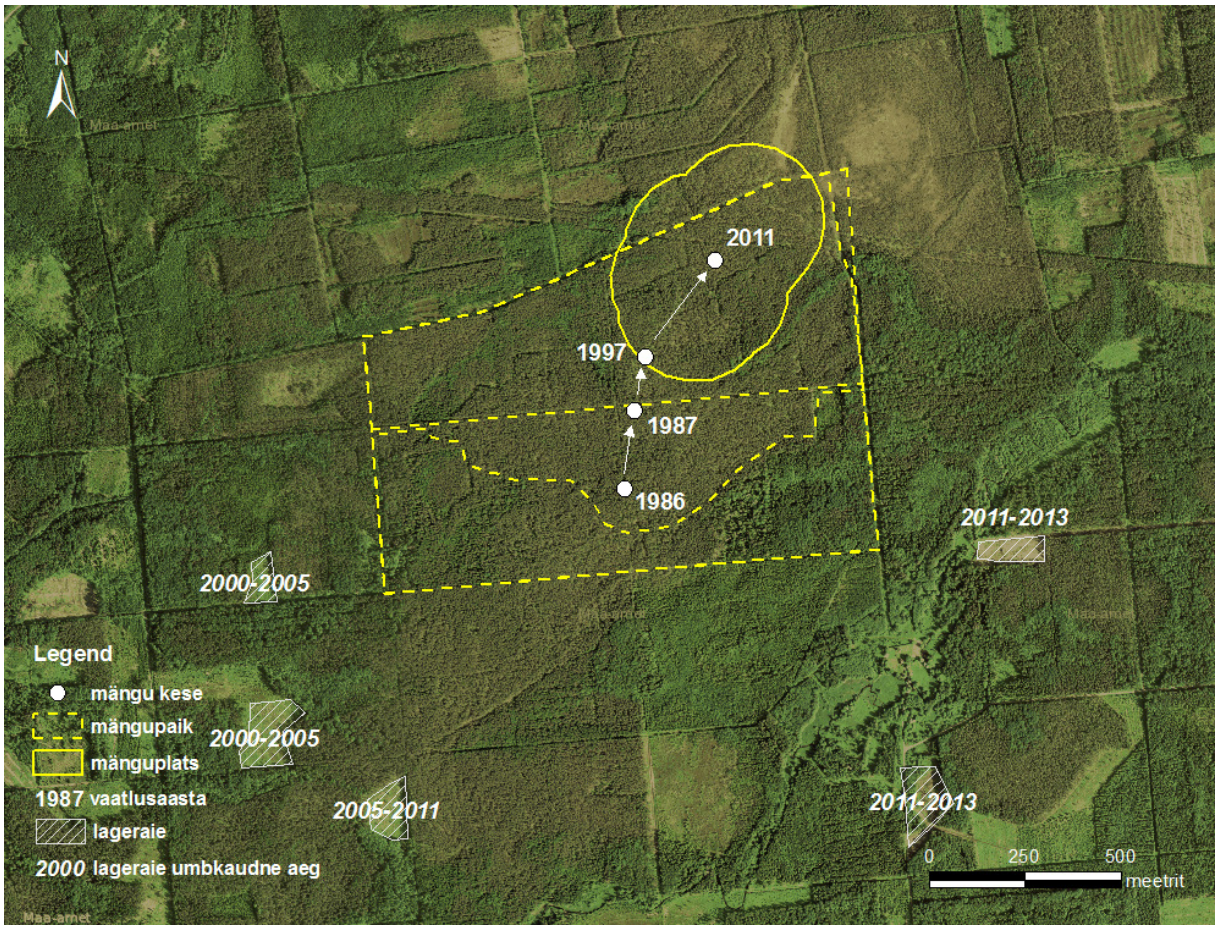
Joonis 19. Kullimaa 1 mängu nihkumine aastatel 1986–2010. 2010. a asukoht on nimetatud Kullimaa 2 mänguks; Kullimaa 1 algses asukohas 2010. ja 2011. a nullvaatlused. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaad: 83 m (1987–1997), 1507 m (1997–2010). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Kurgja.

Aasta	Kukkede arv
1986	10
1987	4
1997	4–7
2010	5



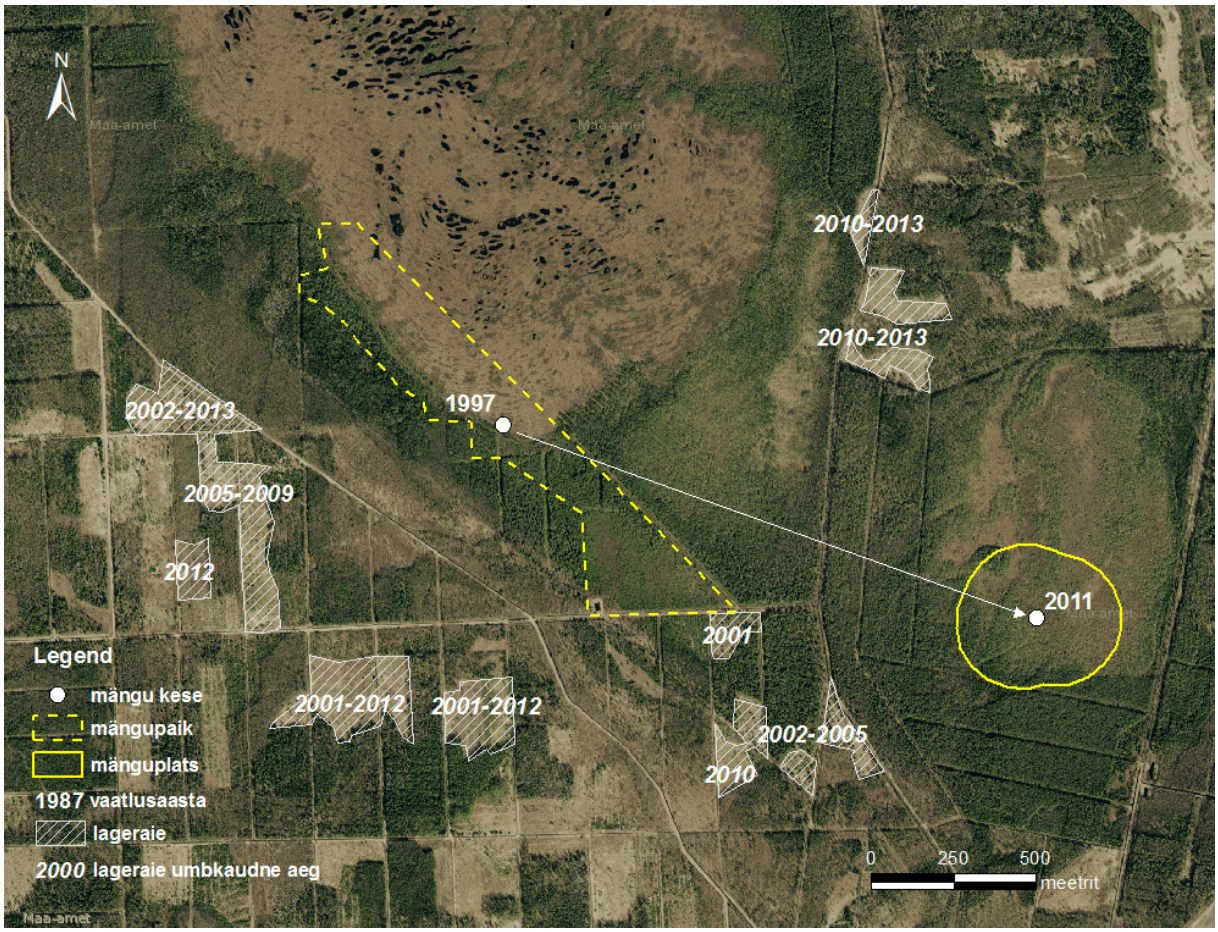
Joonis 20. Kuru mängu nihkumine aastatel 1995–2013. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaa: 672 m (2002–2013). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Ristikivi.

Aasta	Kukkede arv
1995	4–7
2002	3
2012	0
2013	3



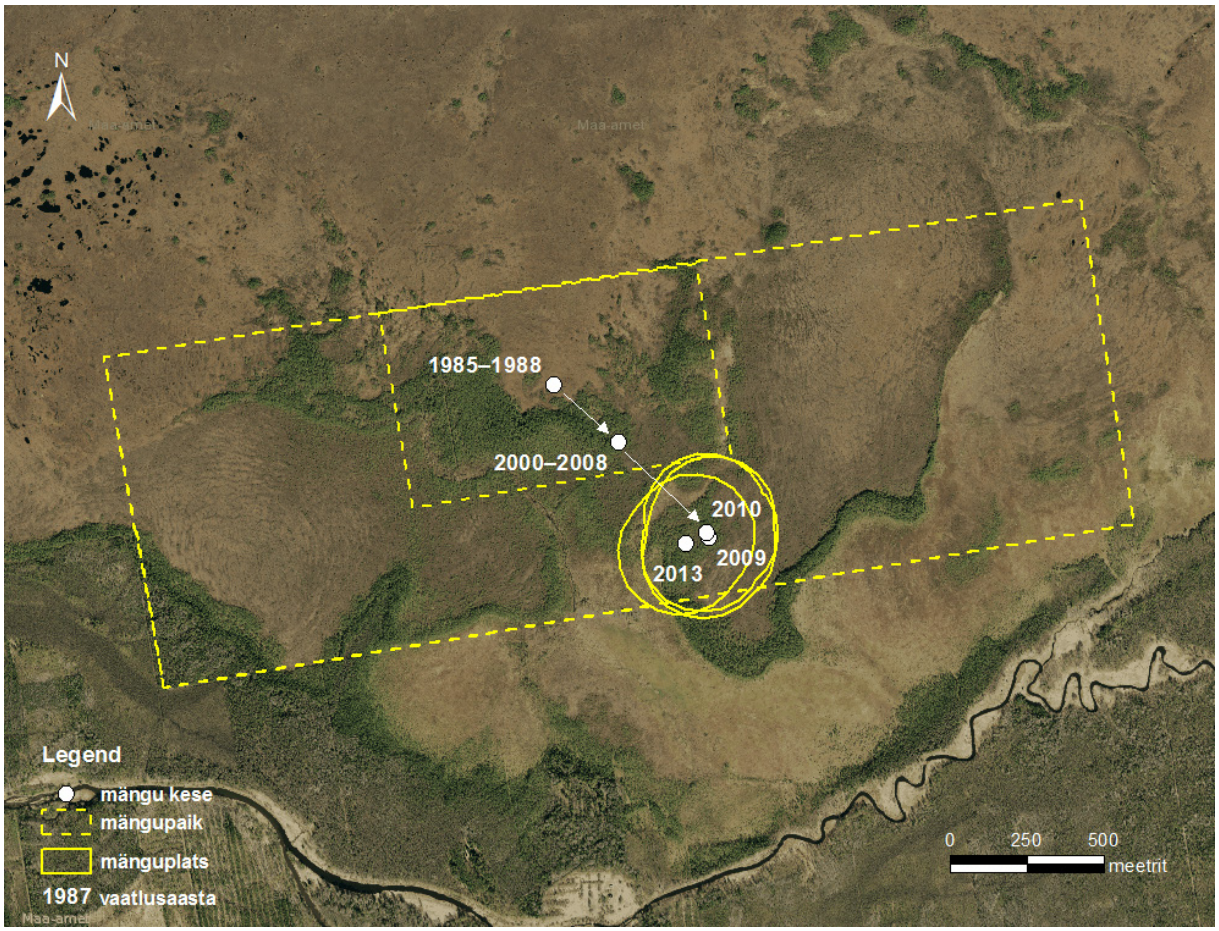
Joonis 21. Kärsu mängu nihkumine aastatel 1986–2011. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaad: 205 m (1986–1987), 142 m (1987–1997), 311 m (1997–2011). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Vanaveski 2.

Aasta	Kukkede arv
1986	4–5
1987	2
1997	4–7
2011	5



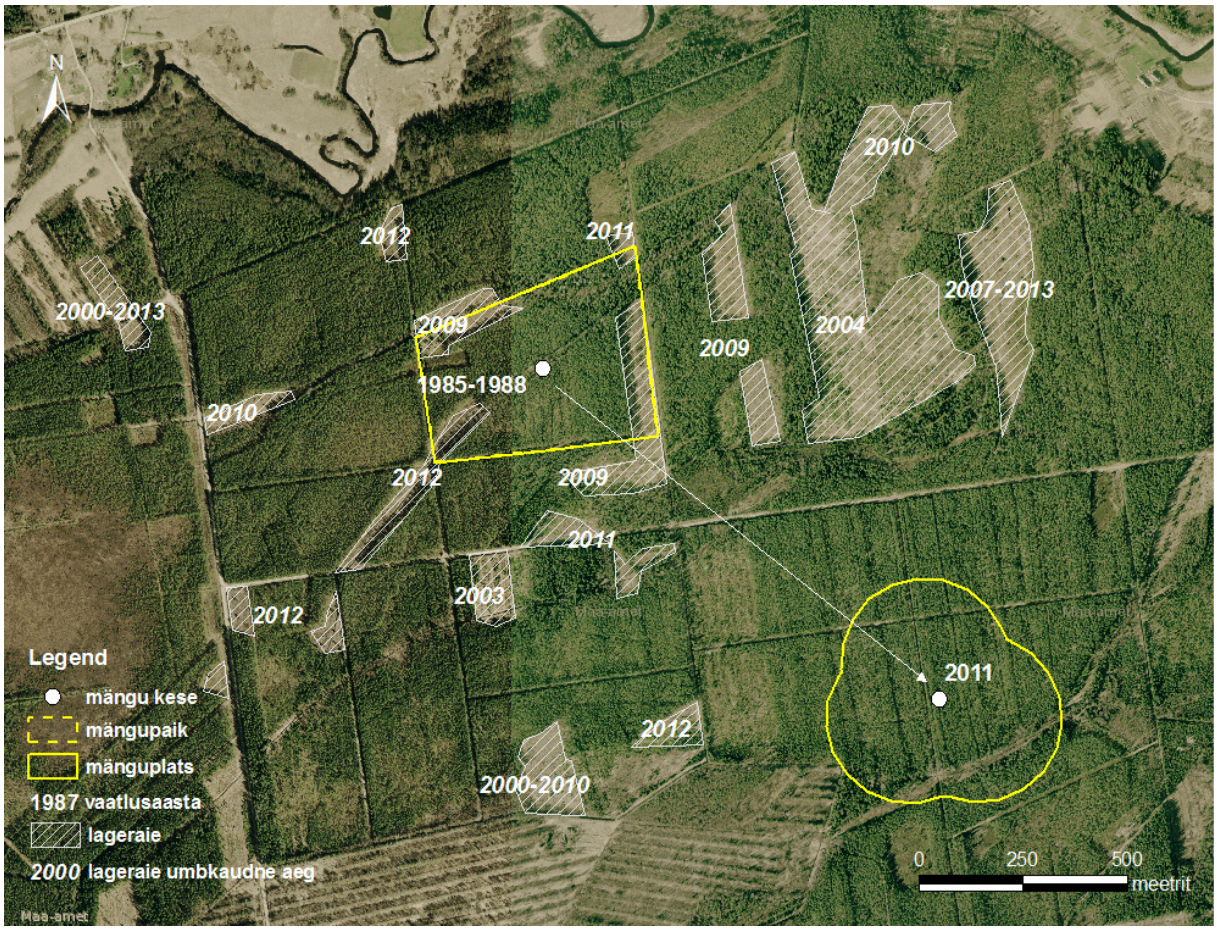
Joonis 22. Laianiidu 1 mängu nihkumine aastatel 1997–2011. 2011. a asukoht on nimetatud Laianiidu 2 mänguks, Laianiidu 1 algses asukohas samal ajal nullvaatlus. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaa: 1507 m (1997–2011). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Taarikõnnu.

Aasta	Kukkede arv
1997	4–7
2011	3



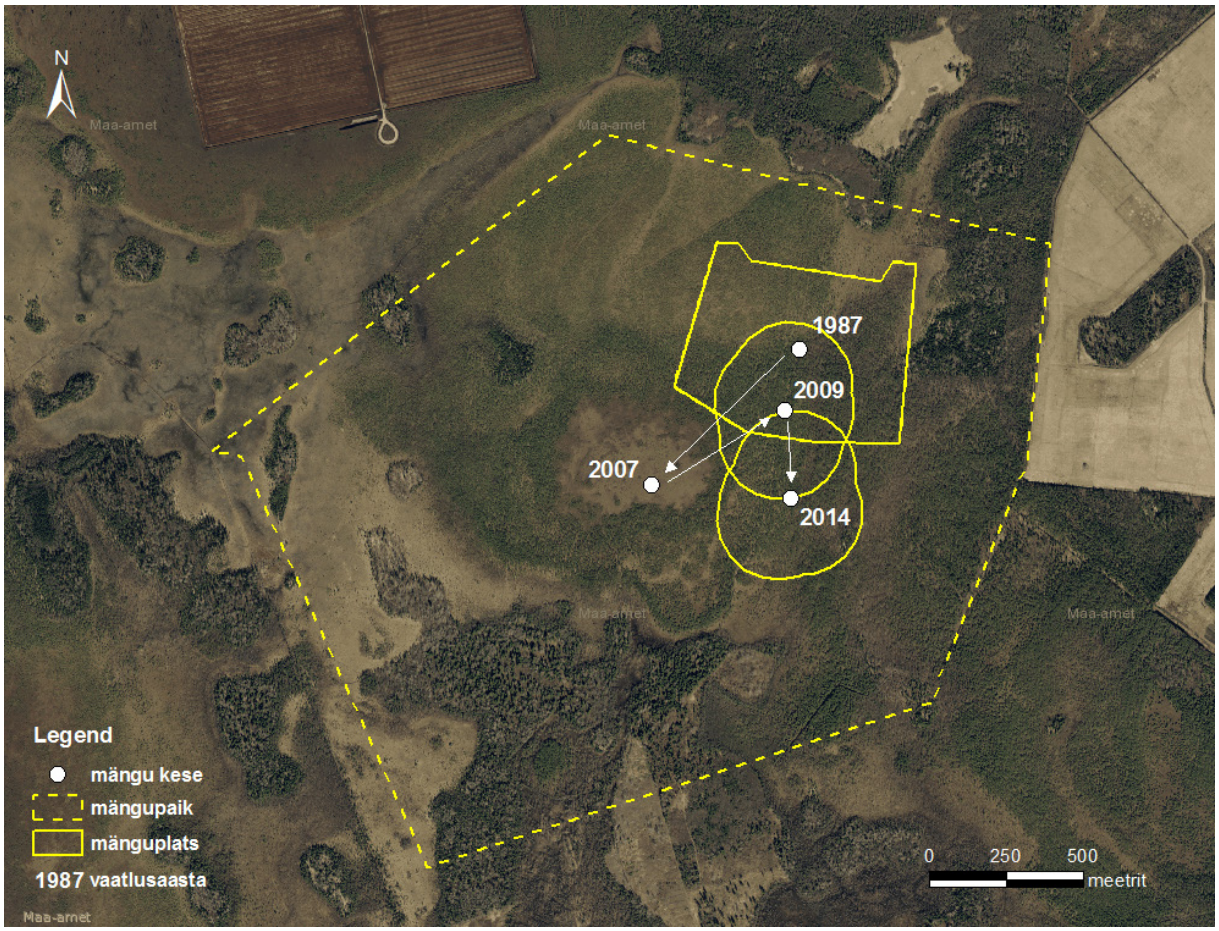
Joonis 23. Lemmjõe 1X mängu nihkumine aastatel 1985–2013. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaad: 282 m (1988–2000), 427 m (2008–2009), 18 m (2009–2010), 76 m (2010–2013). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Lemmjõe 2X.

Aasta	Kukkede arv
1985	7
1986	8
1987	4
1988	3
2000	7
2001	4
2002	4
2003	4–6
2004	4–5
2005	5
2006	5
2007	4
2008	4
2009	4
2010	3
2012	0
2013	2



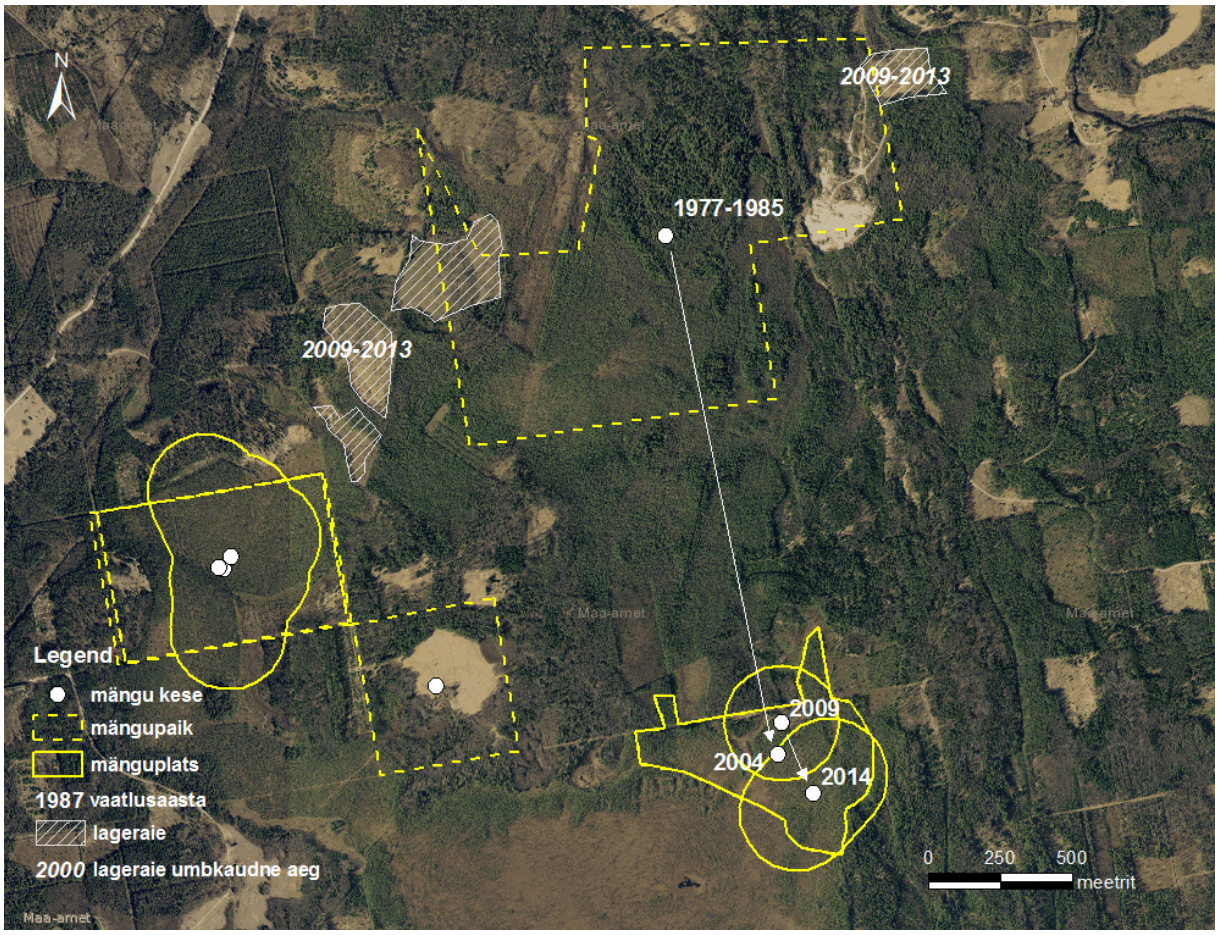
Joonis 24. Lepakose mängu nihkumine aastatel 1985–2011. 2011. a asukoht on nimetatud Juhkreõue tee mänguks, Lepakose algses asukohas 2011., 2012. ja 2013. a nullvaatlused. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaa: 1231 m (1988–2011). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Paelama.

Aasta	Kukkede arv
1985	3
1986	4
1987	4
1988	2
2011	5



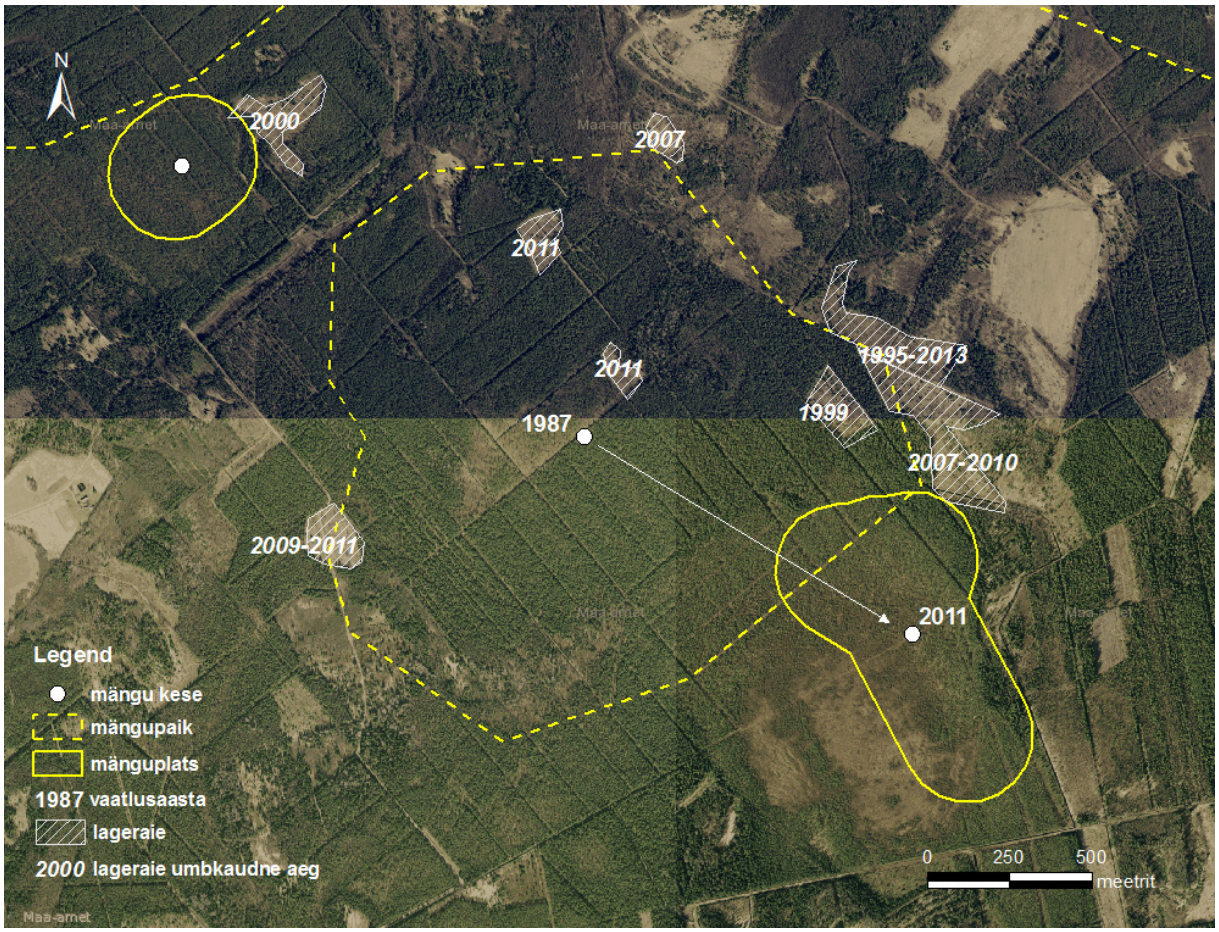
Joonis 25. Leva mängu nihkumine aastatel 1987–2014. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaad: 652 m (1987–2007), 494 m (2007–2009), 286 m (2009–2014). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Kädva.

Aasta	Kukkede arv
1987	4
2007	2
2009	6
2014	4



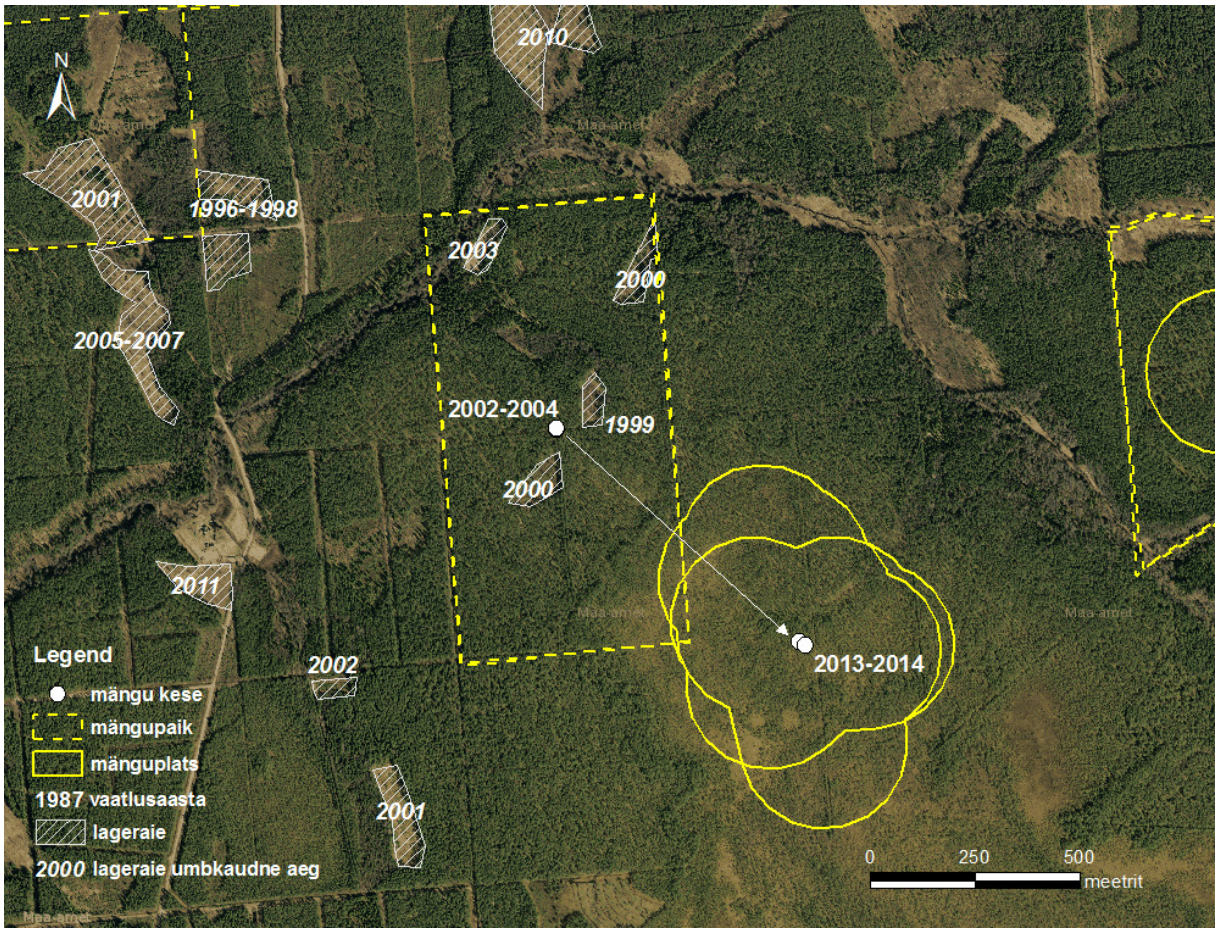
Joonis 26. Loibu II mängu nihkumine aastatel 1977–2014. Sellest edelas asuvatest mängudest on Rihma aastatel 2000–2011 püsinud paikne ning Nimetu 21 kohta on andmed perioodist 1977–1985. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaad: 1842 m (1977–2004), 113 m (2004–2009), 272 m (2009–2014). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Perila-Esku.

Aasta	Kukkede arv
1977–1985	5–7
2002	0
2004	3
2009	1
2014	2



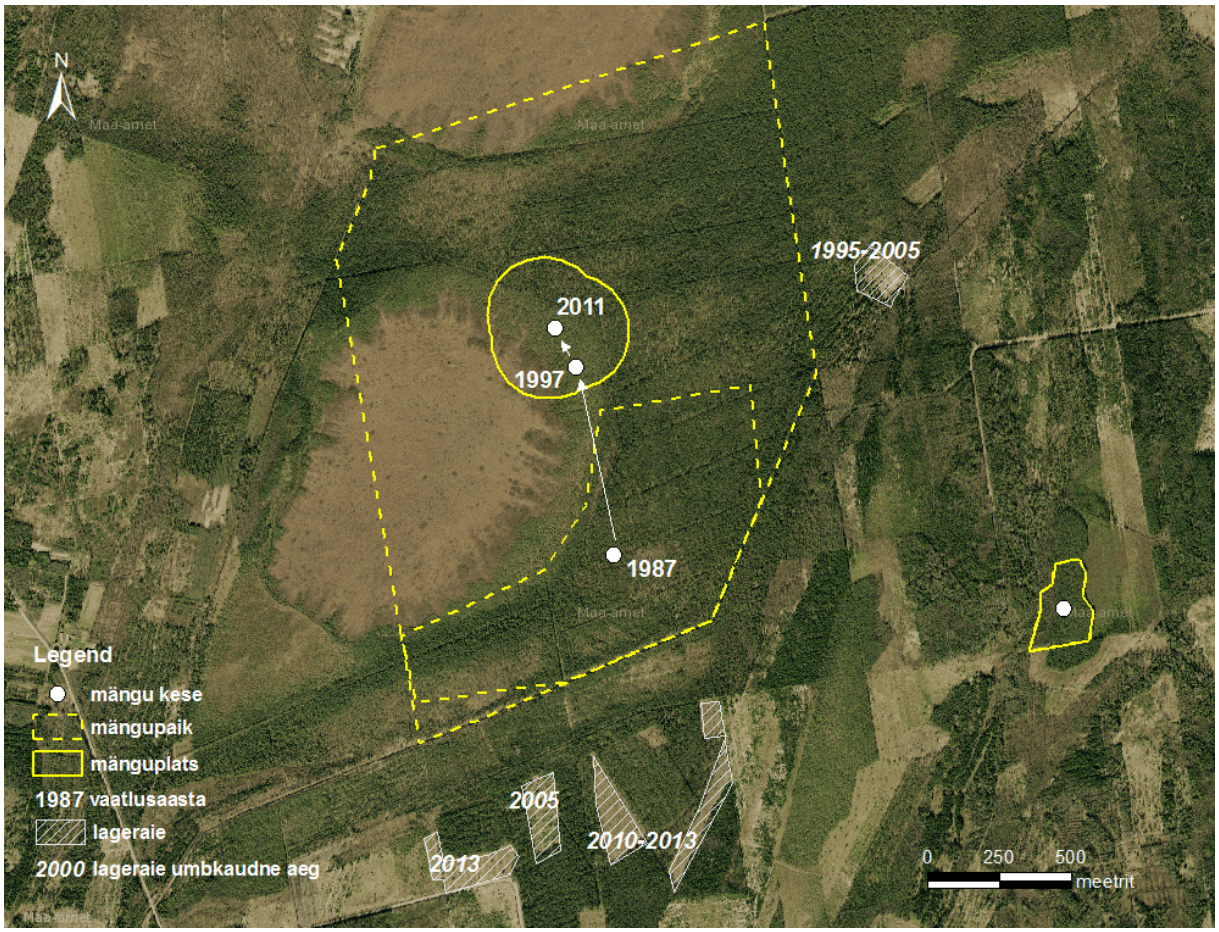
Joonis 27. Maalema mängu nihkumine aastatel 1987–2011. Sellest loodes asuv Taga-Põlliku on aastatel 1987–2011 samuti nihkunud. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaa: 1160 m (1987–2011). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Kõnnumaa-Väätsa 7.

Aasta	Kukkede arv
1987	3–4
2011	4



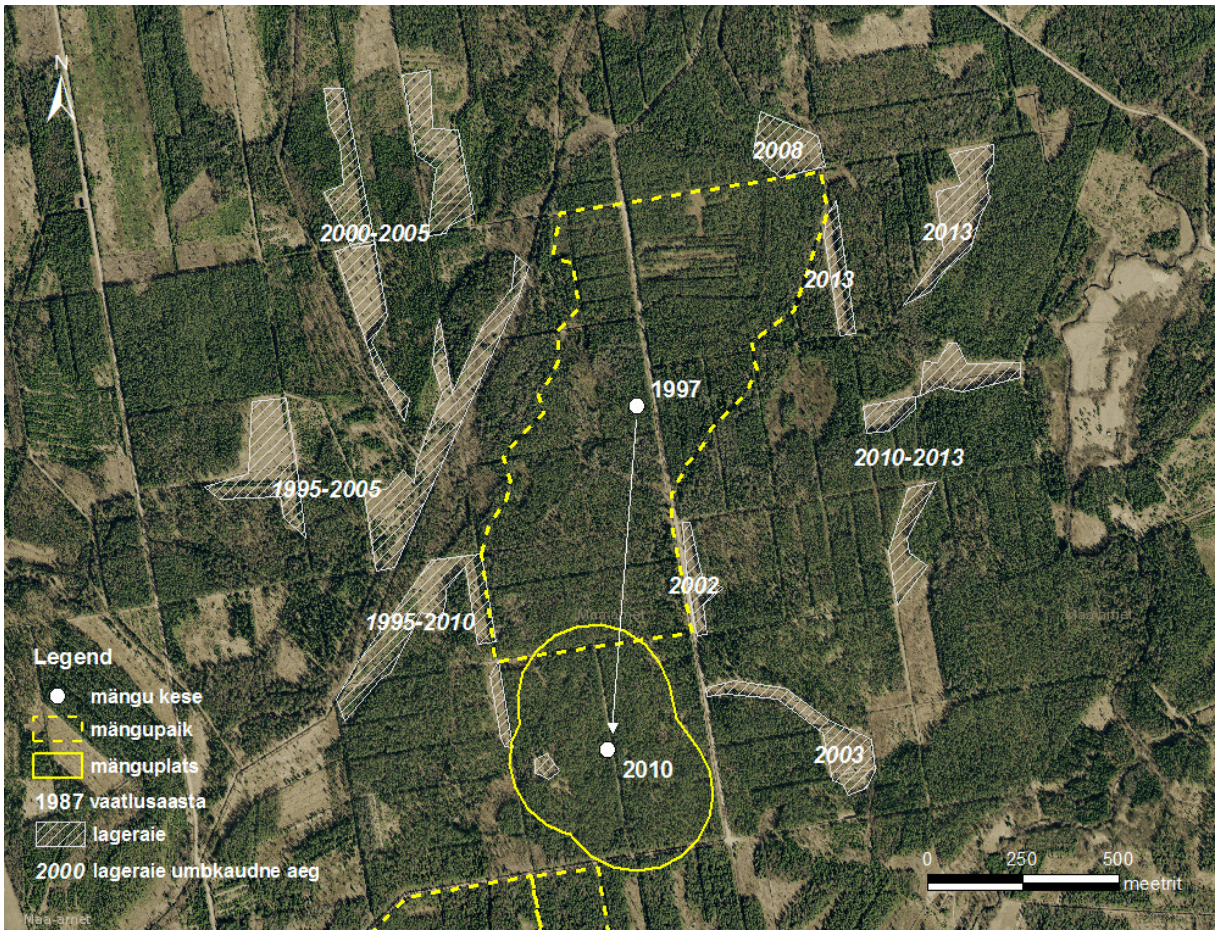
Joonis 28. Maapaju mängu nihkumine aastatel 2002–2014. Sellest idas asuv Pillapalu mäng on aastatel 2002–2013 püsinud paikne. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaad: 769 m (2004–2013), 17 m (2013–2014). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Pillapalu.

Aasta	Kukkede arv
2002	6
2003	3
2004	5
2005	0
2013	11
2014	8–9



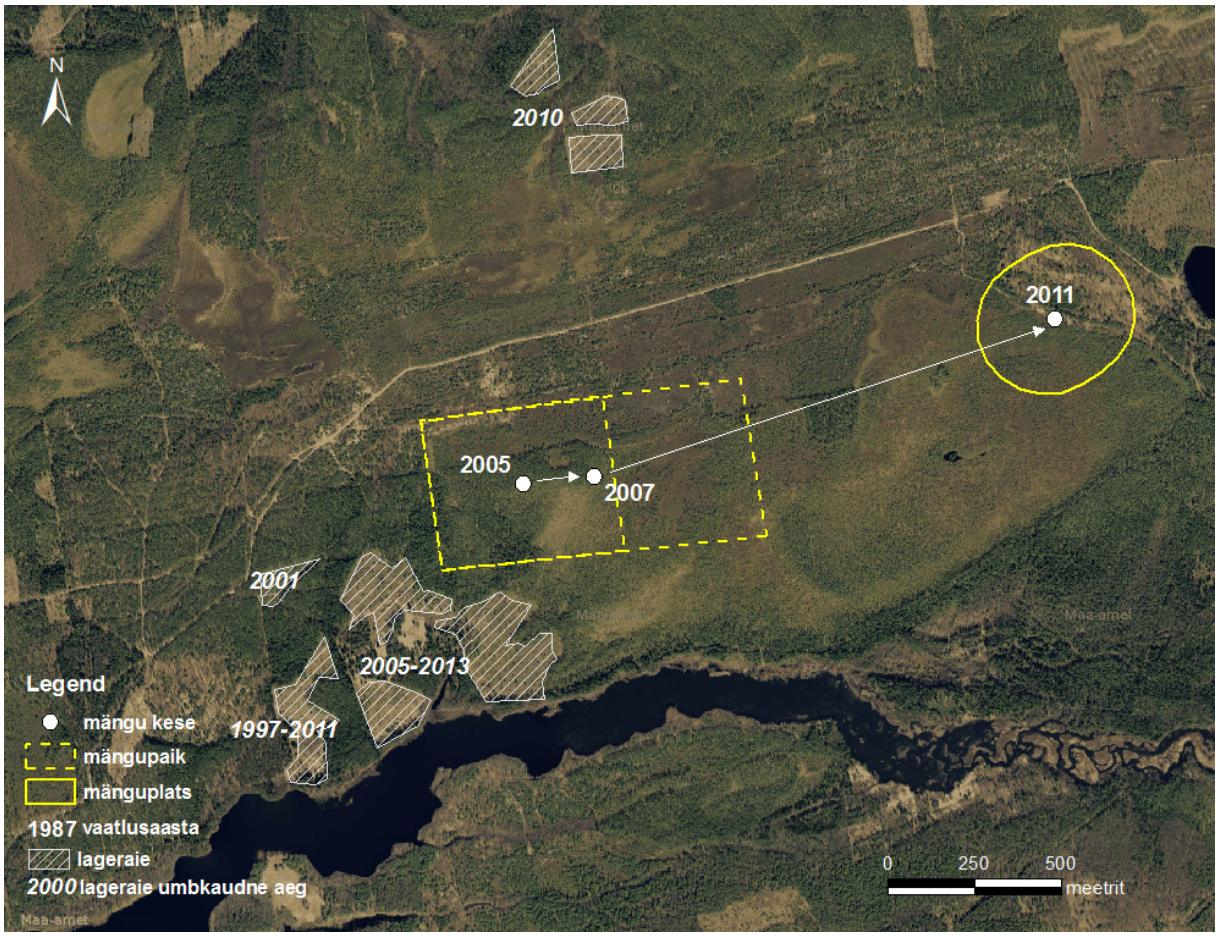
Joonis 29. Mustraba 1 mängu nihkumine aastatel 1987–2011. Sellest kagus asuv Mustraba 2 on aastatel 1997–2011 hävinud. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaad: 665 m (1987–1997), 155 m (1997–2011). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Põlendmaa.

Aasta	Kukkede arv
1987	3
1997	4–7
2011	3



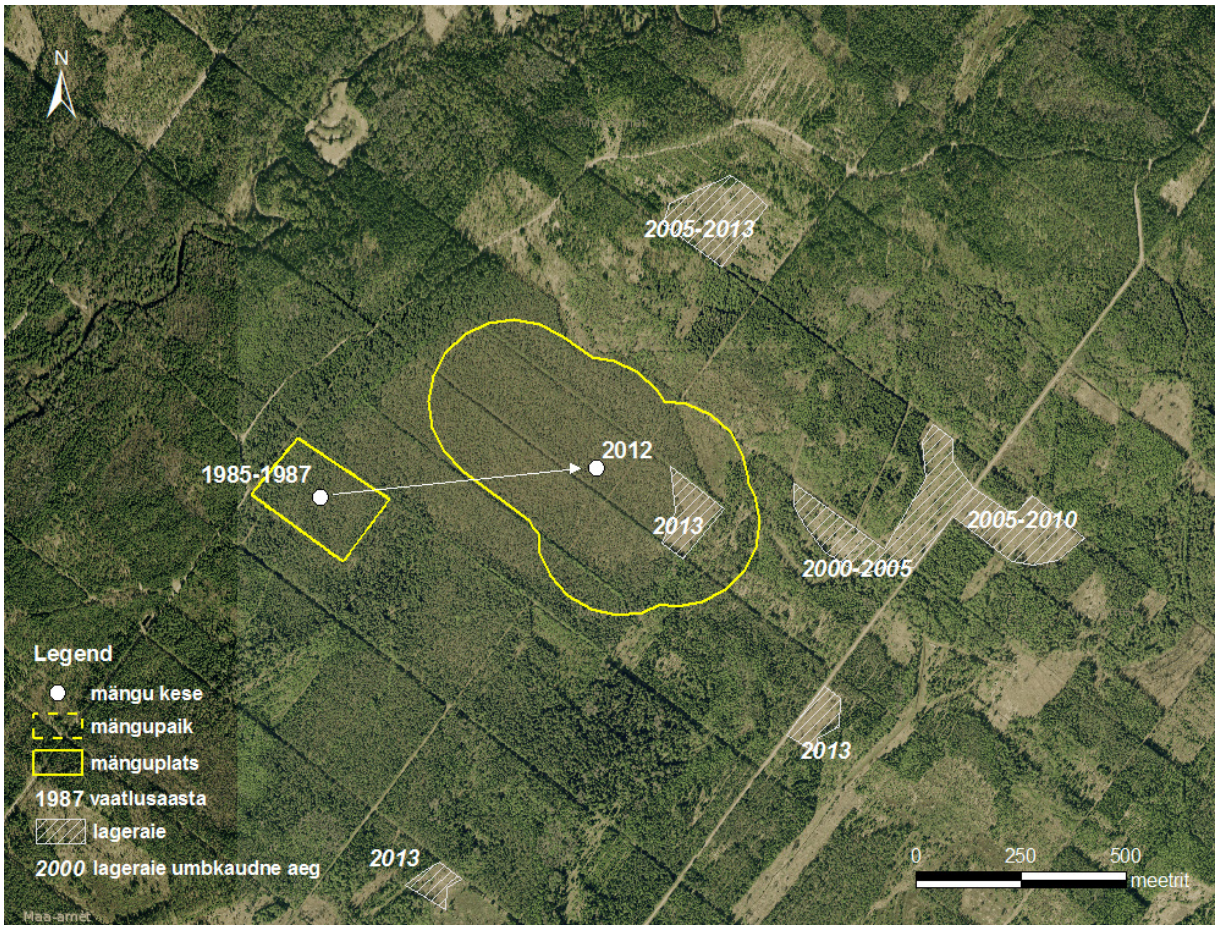
Joonis 30. Mädara 1 mängu nihkumine aastatel 1997–2010. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaa: 900 m (1997–2010). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Aesoo.

Aasta	Kukkede arv
1997	4–7
2010	3–4



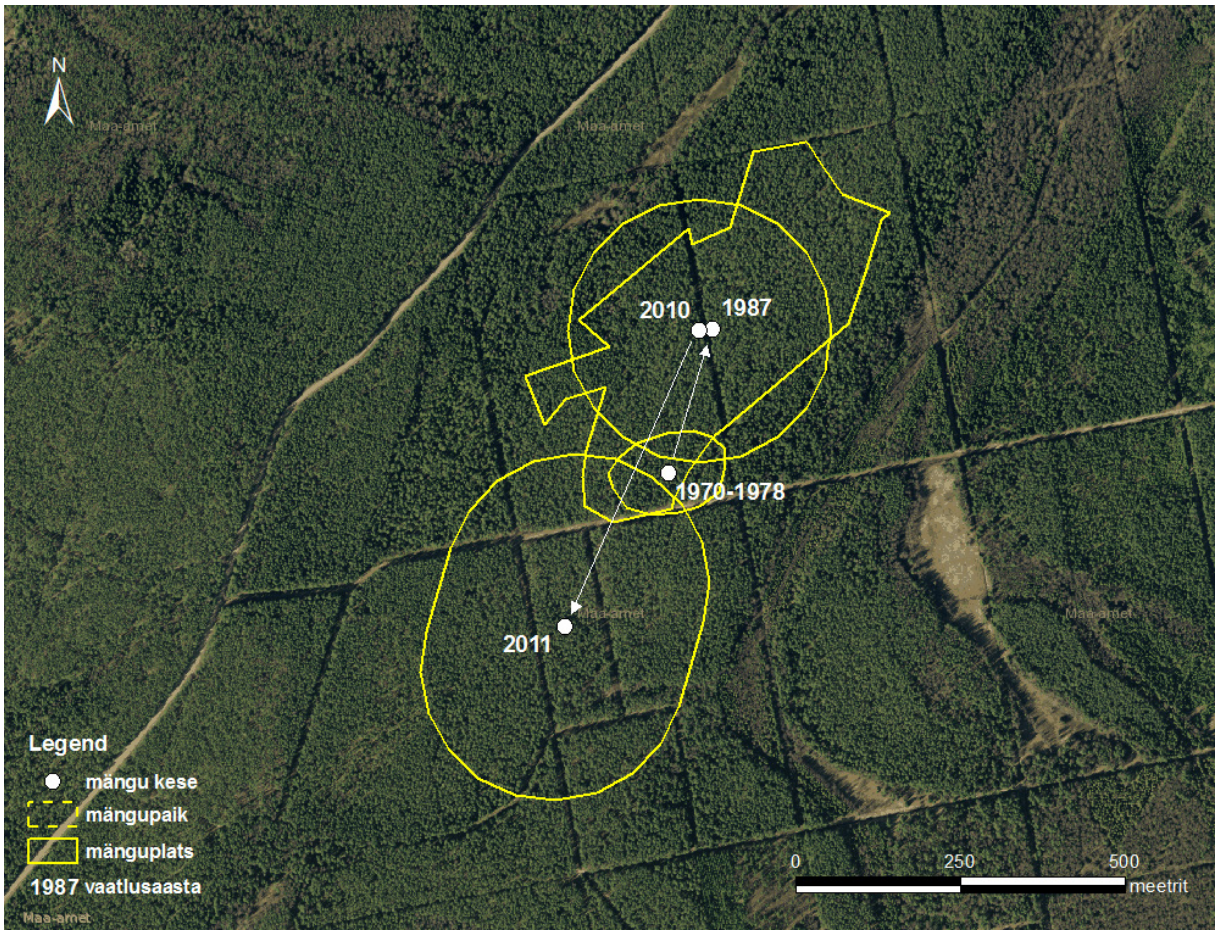
Joonis 31. Mähuste mängu nihkumine aastatel 2005–2011. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaad: 206 m (2005–2007), 1408 m (2007–2011). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Litsemäe 2.

Aasta	Kukkede arv
2005	3
2007	3–4
2011	2



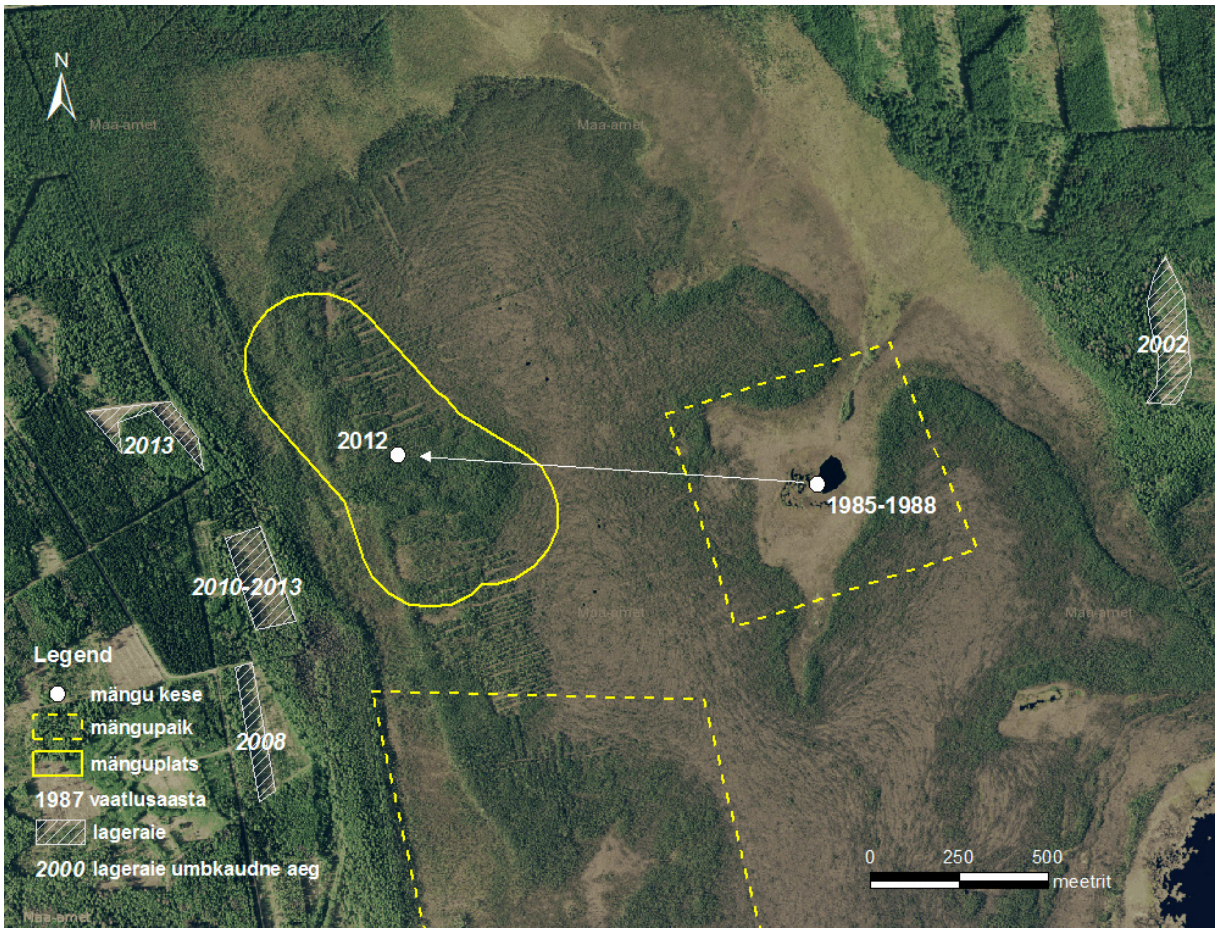
Joonis 32. Nõmmitsa 1 mängu nihkumine aastatel 1985–2012. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaa: 664 m (1987–2012). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Lehtsaare 1.

Aasta	Kukkede arv
1985	3
1986	3
1987	3
2012	10



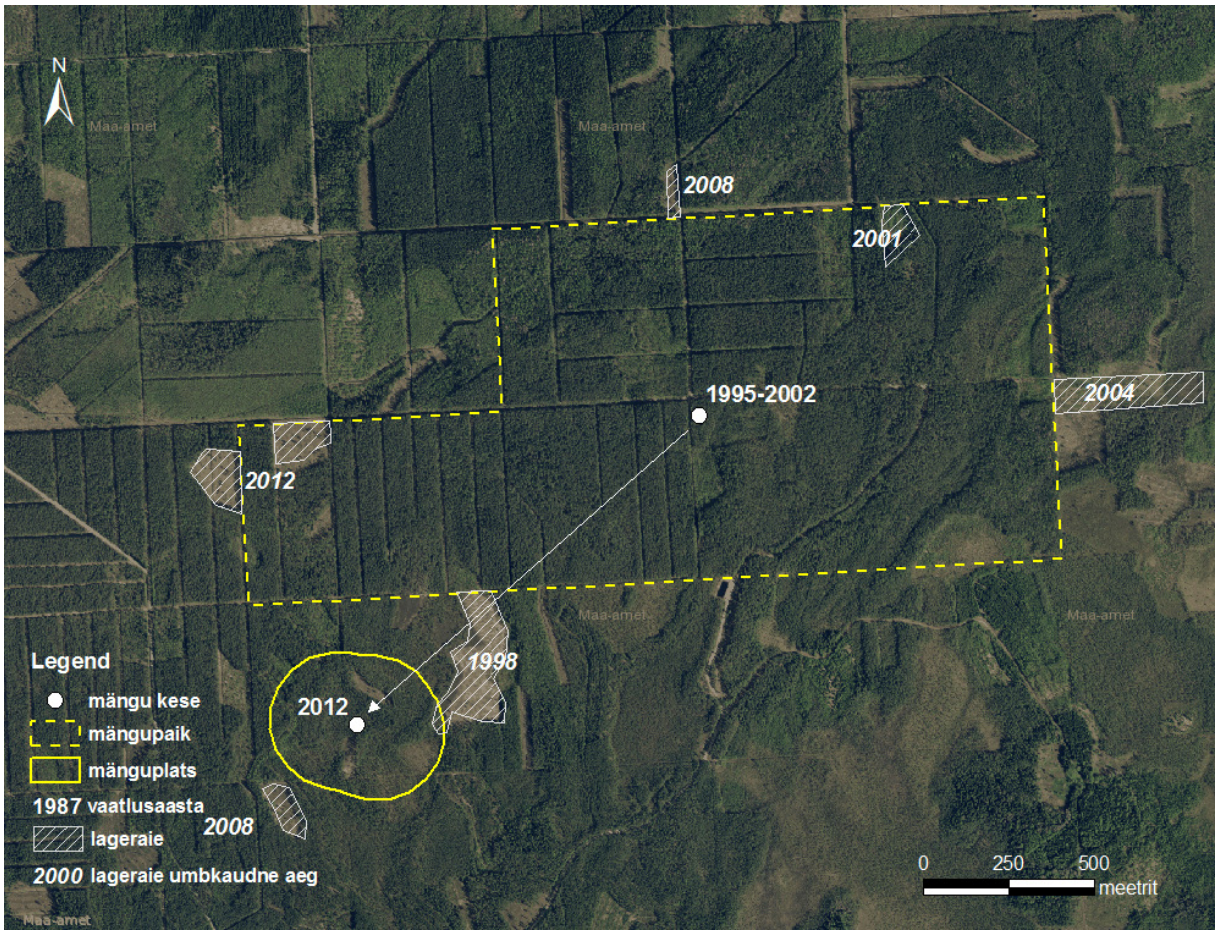
Joonis 33. Oruveski mängu nihkumine aastatel 1970–2011. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaad: 228 m (1978–1987), 20 m (1987–2010), 495 m (2010–2011). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Vergi.

Aasta	Kukkede arv
1970–1976	3–7
1976–1978	1–2
1987	1–3
2010	1
2011	2



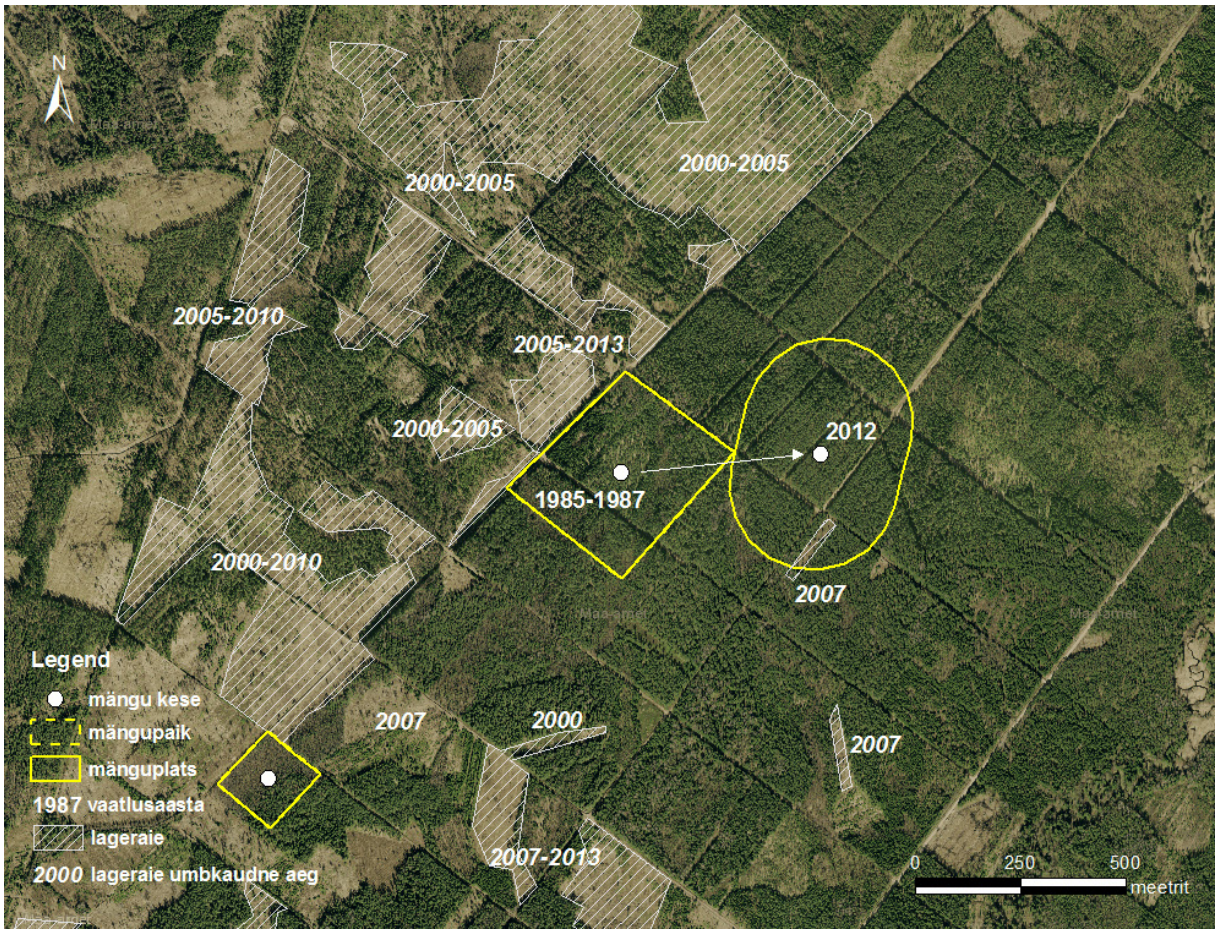
Joonis 34. Parika 2 mängu nihkumine aastatel 1985–2012. Lõunapool asub Parika 4 mäng (vaadeldud 1985–1988). Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaa: 1183 m (1988–2012). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Kallissaare.

Aasta	Kukkede arv
1985	5
1986	3
1987	4
1988	4
2012	4



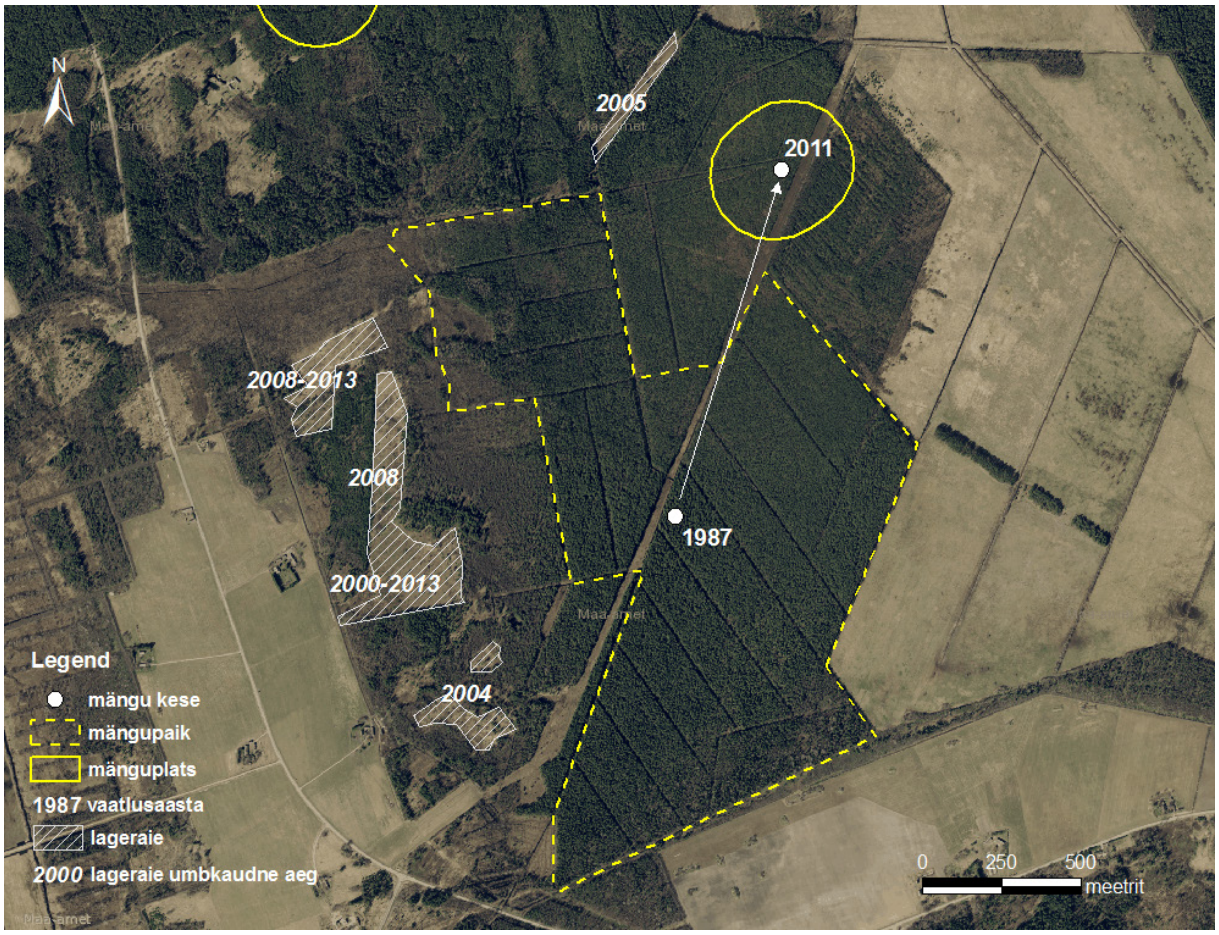
Joonis 35. Pikasilla soo mängu nihkumine aastatel 1995–2012. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaa: 1349 m (2002–2012). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Kõnnu.

Aasta	Kukkede arv
1995	8–10
2002	10
2012	4



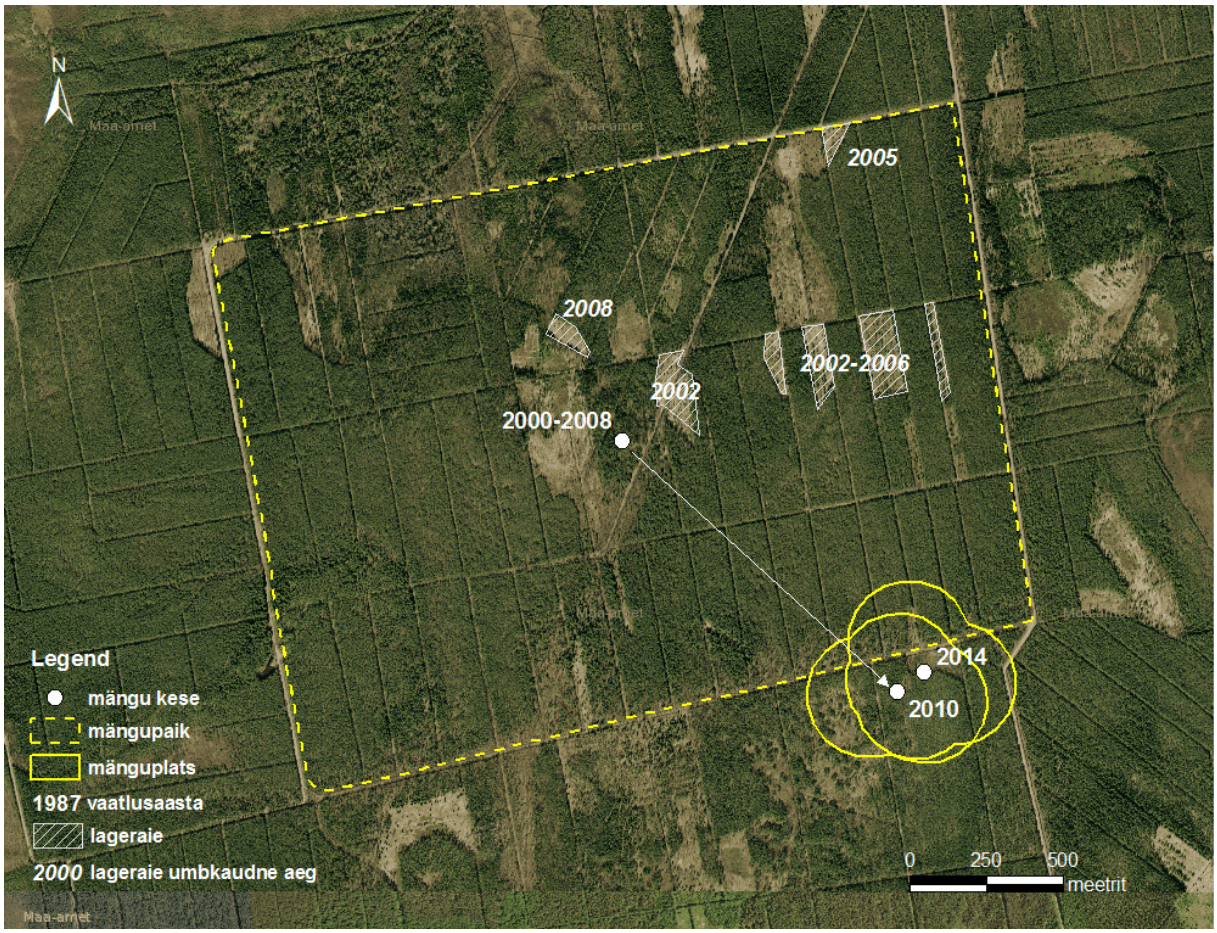
Joonis 36. Pikkmetsa mängu nihkumine aastatel 1985–2012. Edelas asub Rammussaare mäng (vaadeldud 1985–1987). Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaa: 477 m (1987–2012). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Kauru.

Aasta	Kukkede arv
1985	4
1986	2
1987	4
2012	2



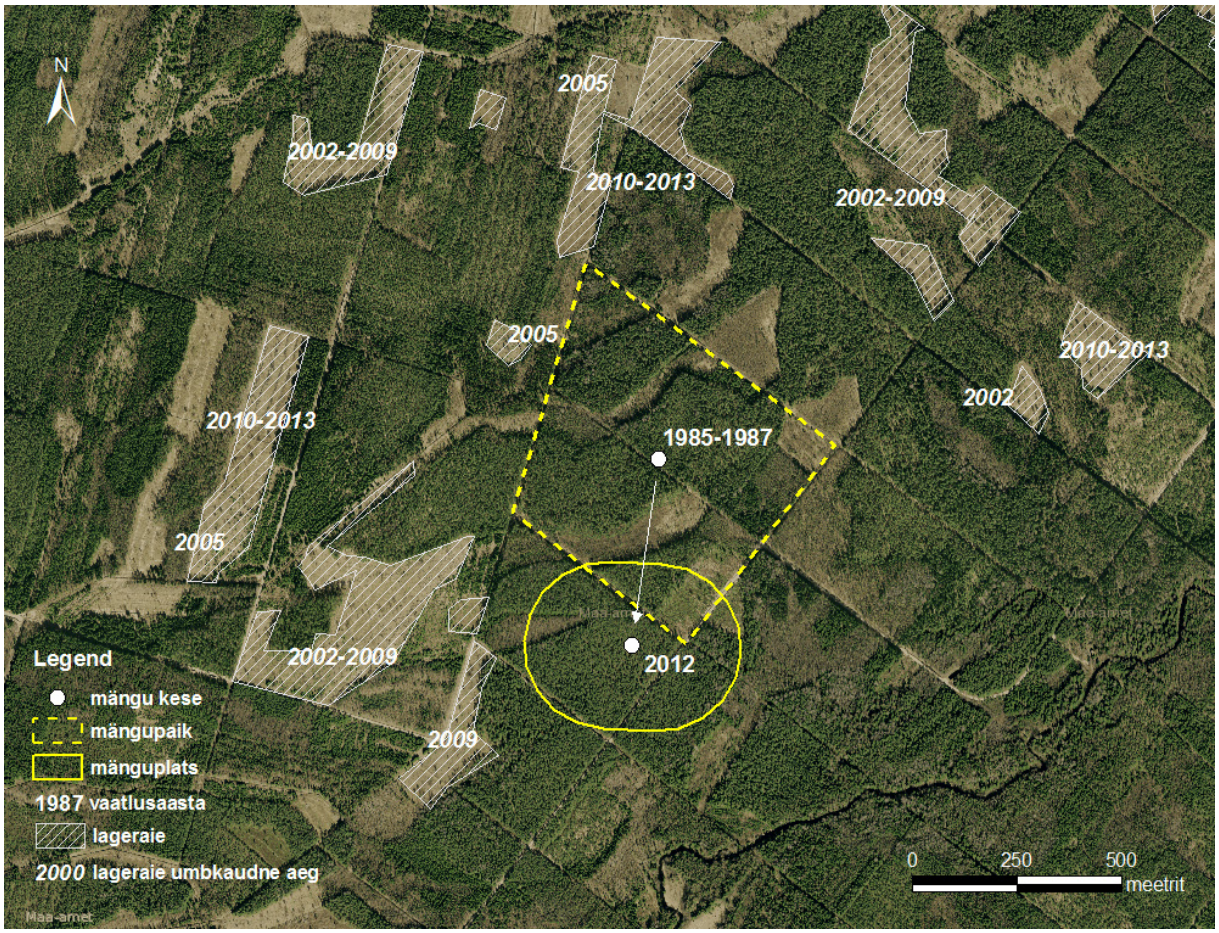
Joonis 37. Rihula mängu nihkumine aastatel 1987–2011. Loodes paistab Rihula 2 mäng. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaa: 1138 m (1987–2011). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Sakussaare.

Aasta	Kukkede arv
1987	3
2011	2



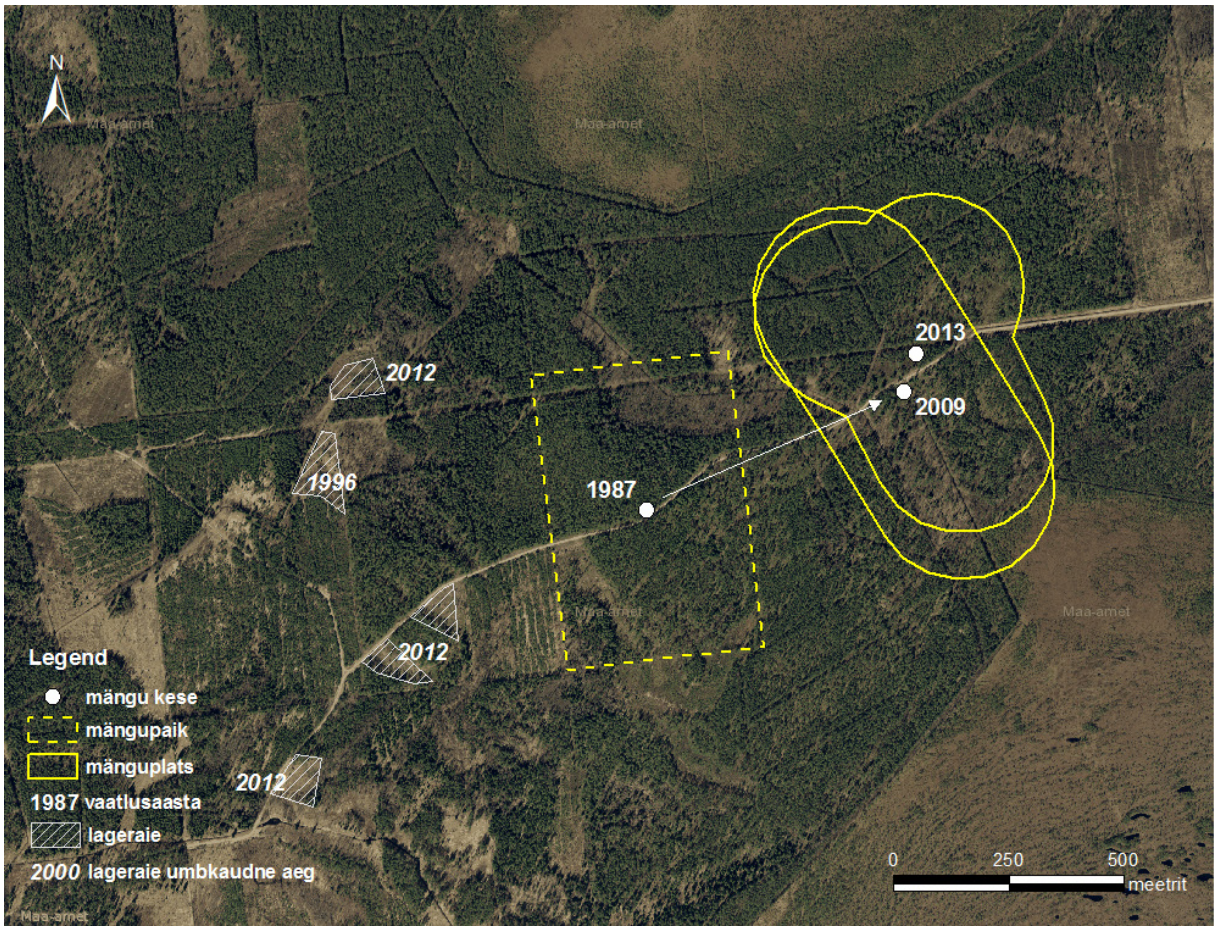
Joonis 38. Räksi mängu nihkumine aastatel 2000–2014. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaad: 1216 m (2008–2010), 110 m (2010–2014). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Mustraba 3.

Aasta	Kukkede arv
2000	4
2001	2–3
2002	2
2003	3
2004	3
2005	3
2006	5
2007	2
2008	1
2009	0
2010	3
2014	6



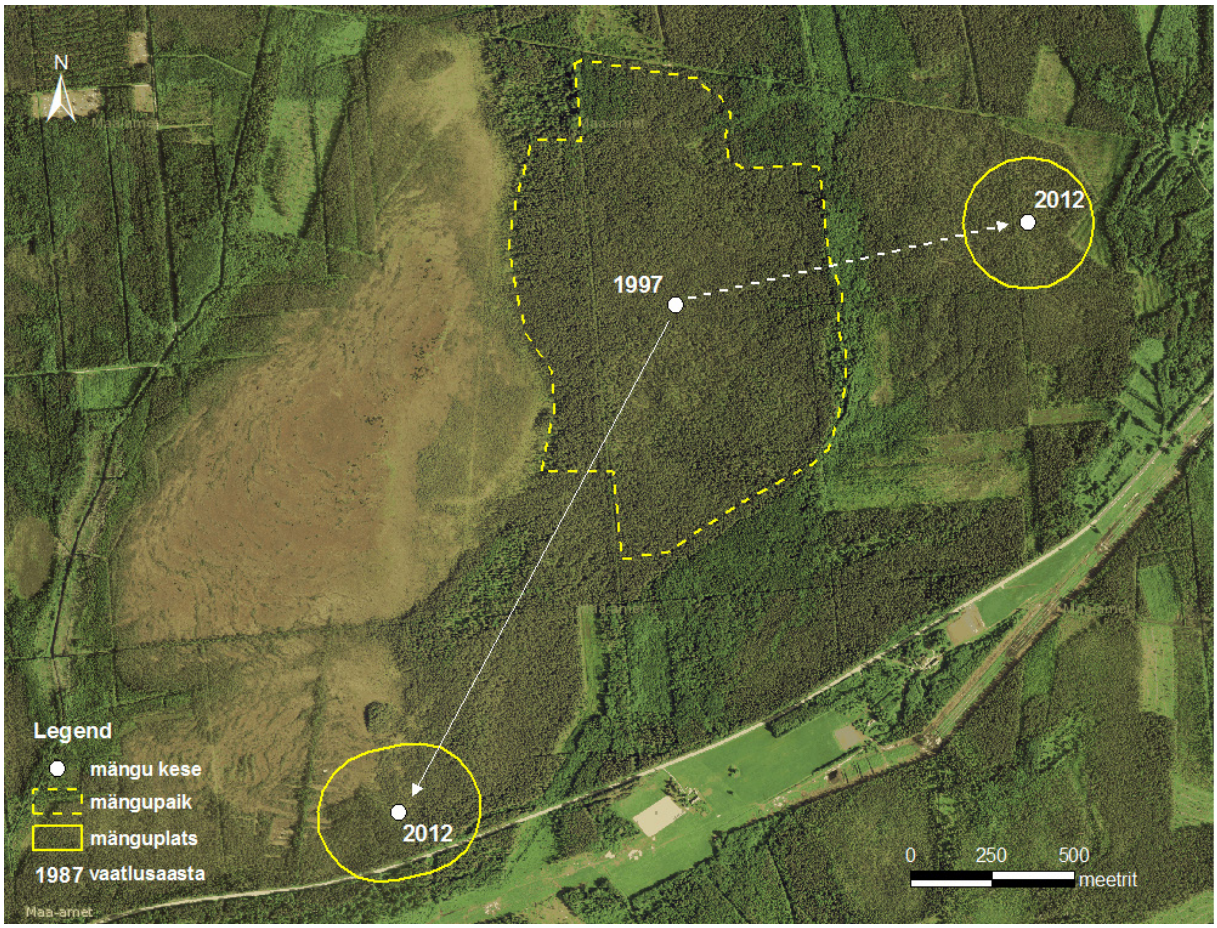
Joonis 39. Saarjõe 2 mängu nihkumine aastatel 1985–2012. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaa: 450 m (1987–2012). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Saarjõe 1.

Aasta	Kukkede arv
1985	4
1986	3
1987	4
2012	2



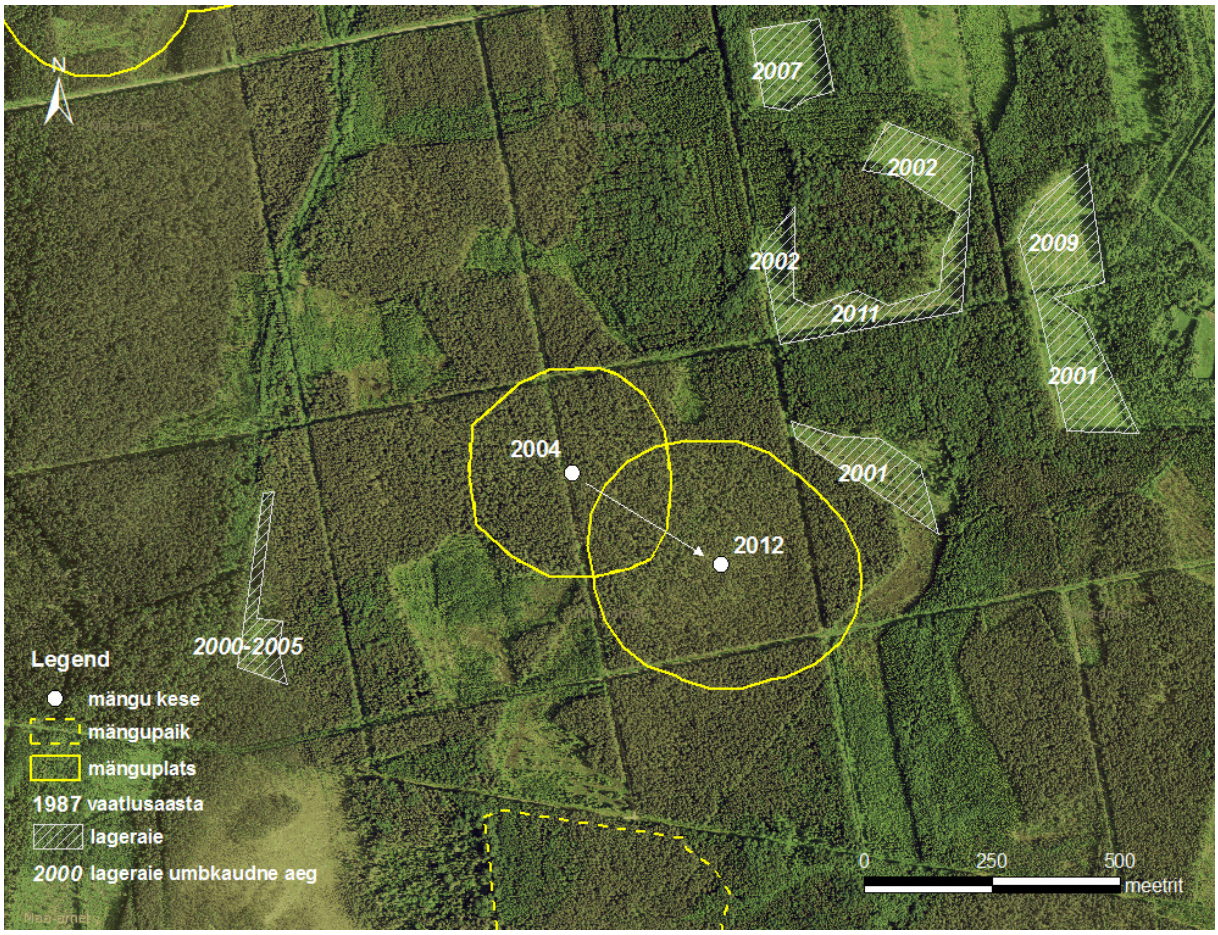
Joonis 40. Seljamäe mängu nihkumine aastatel 1987–2013. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaad: 612 m (1987–2009); 86 m (2009–2013). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Suigu.

Aasta	Kukkede arv
1987	5–7
2009	2
2013	3



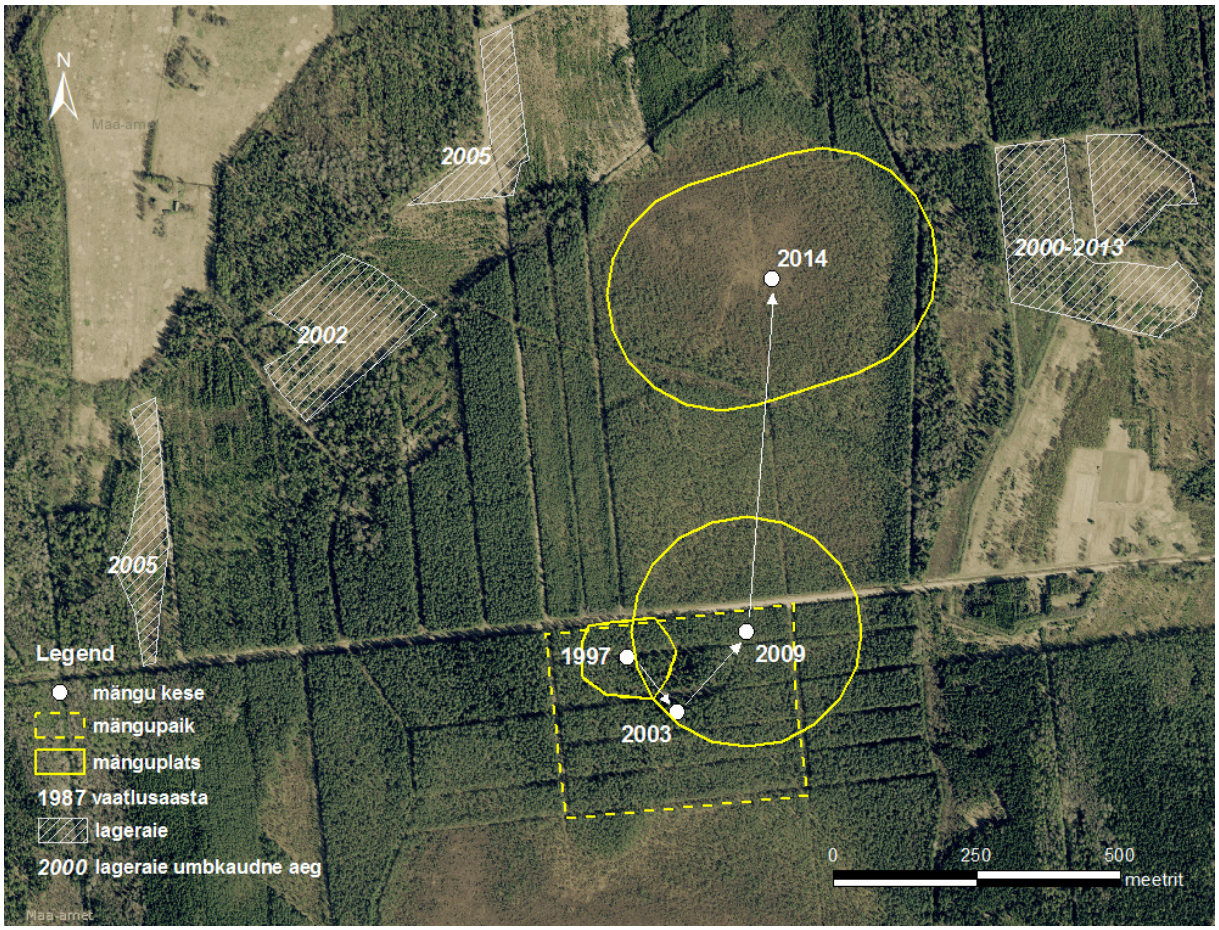
Joonis 41. Seruküla 2 mängu nihkumine 1997–2012. Mäng on ka lagunenud, sest ehkki mängu peamine asukoht on liikunud edelasse (2012), asub idas lisaks 2012. a Seruküla 3 mäng (1 kukk). Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaa: 1130 m (1997–2010). Seruküla 3 kaugus Seruküla 2 1997. a mängualast: 1104 m. Paikne võrdlusmäng analüüsis: Karumölle 2.

Aasta	Kukkede arv
1997	4–7
2012	2



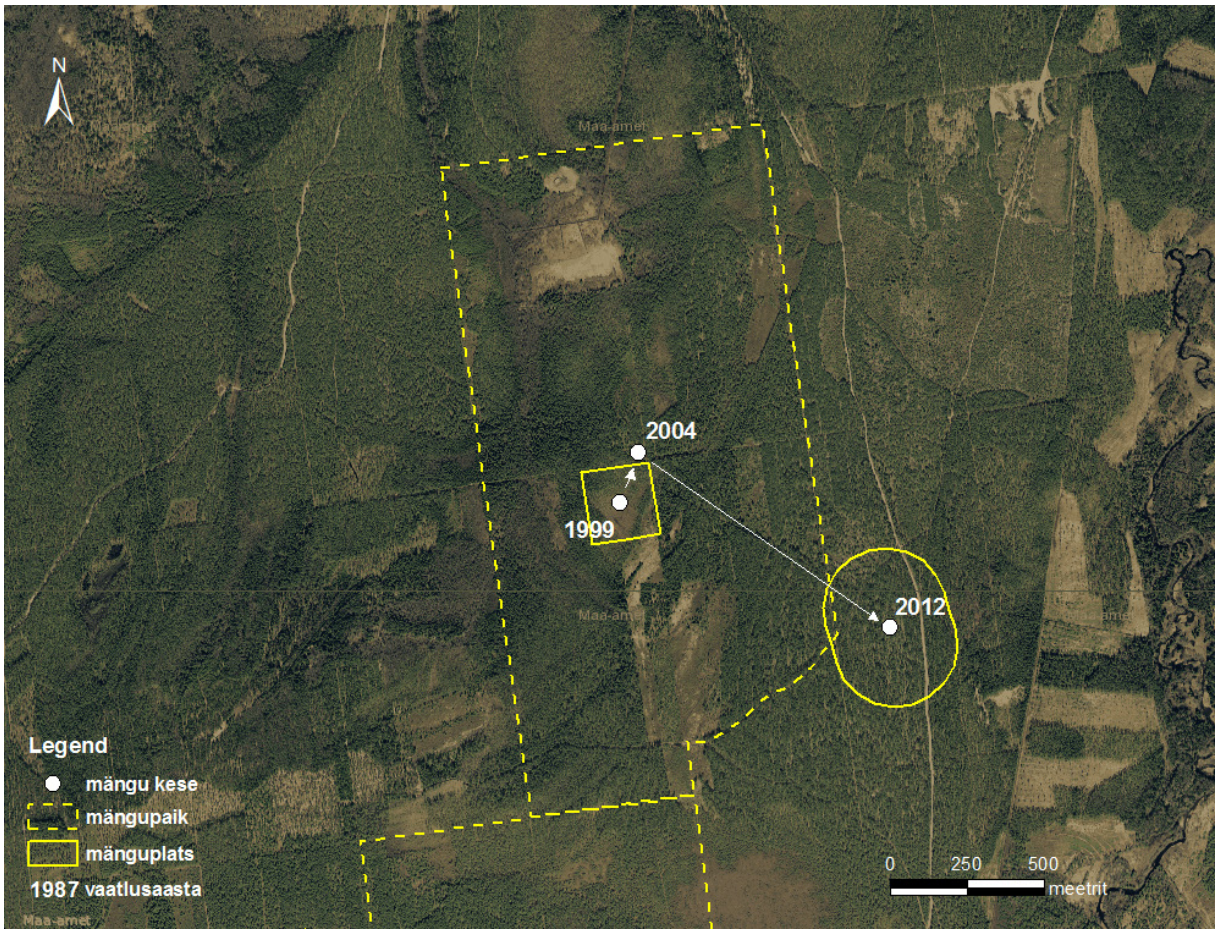
Joonis 42. Seruküla 4 mängu nihkumine aastatel 2004–2012. Mängust lõunas paistab Seruküla 2 mäng ja loodes Seruküla 1 mäng. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaa: 341 m (2004–2010). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Pöörikaasiku.

Aasta	Kukkede arv
2004	5
2012	6



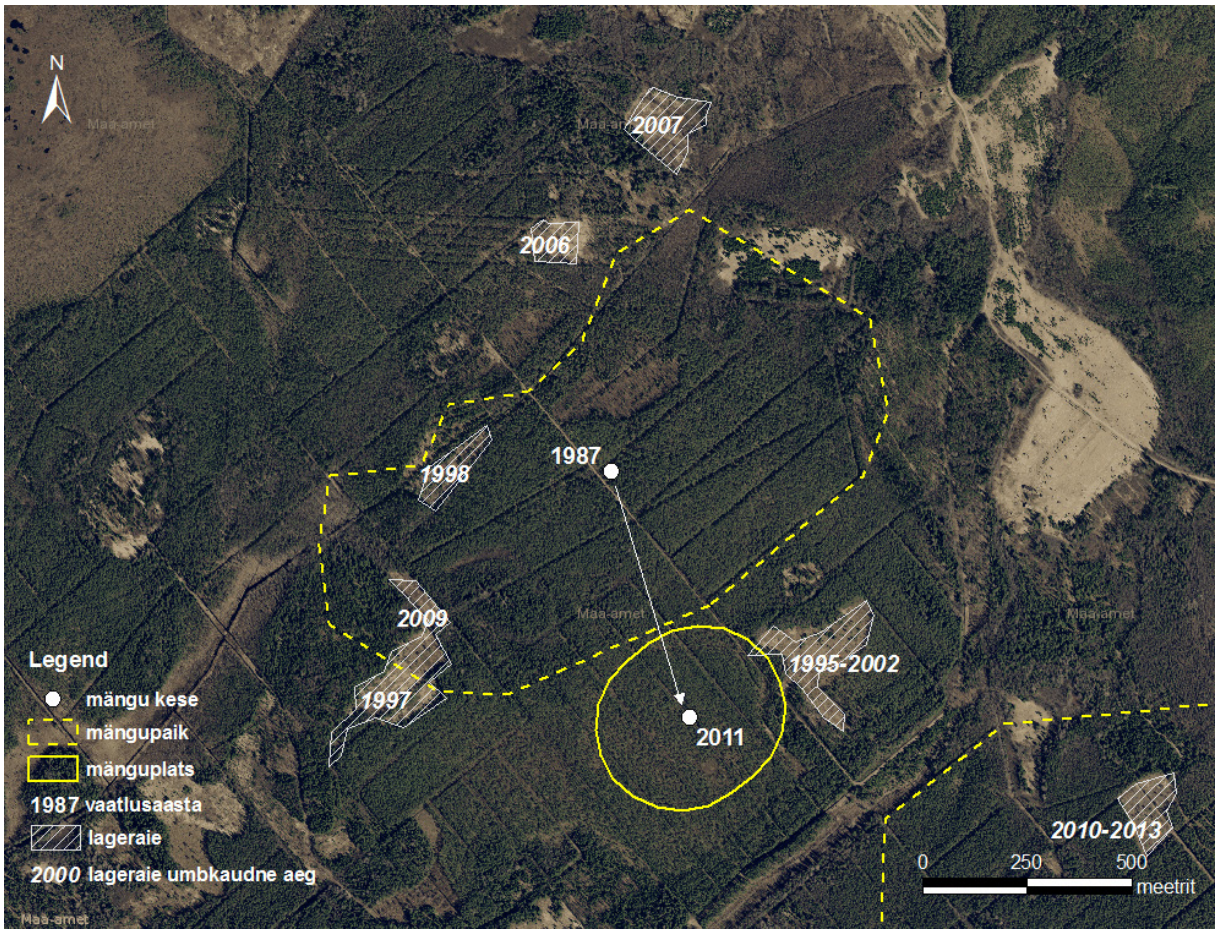
Joonis 43. Sookuninga-Suursoo mängu nihkumine aastatel 1997–2014. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaad: 129 m (1997–2003), 185 m (2003–2009), 615 m (2009–2014). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Sookuninga-Väikesoo.

Aasta	Kukkede arv
1997	24
2003	6–8
2009	1
2014	2



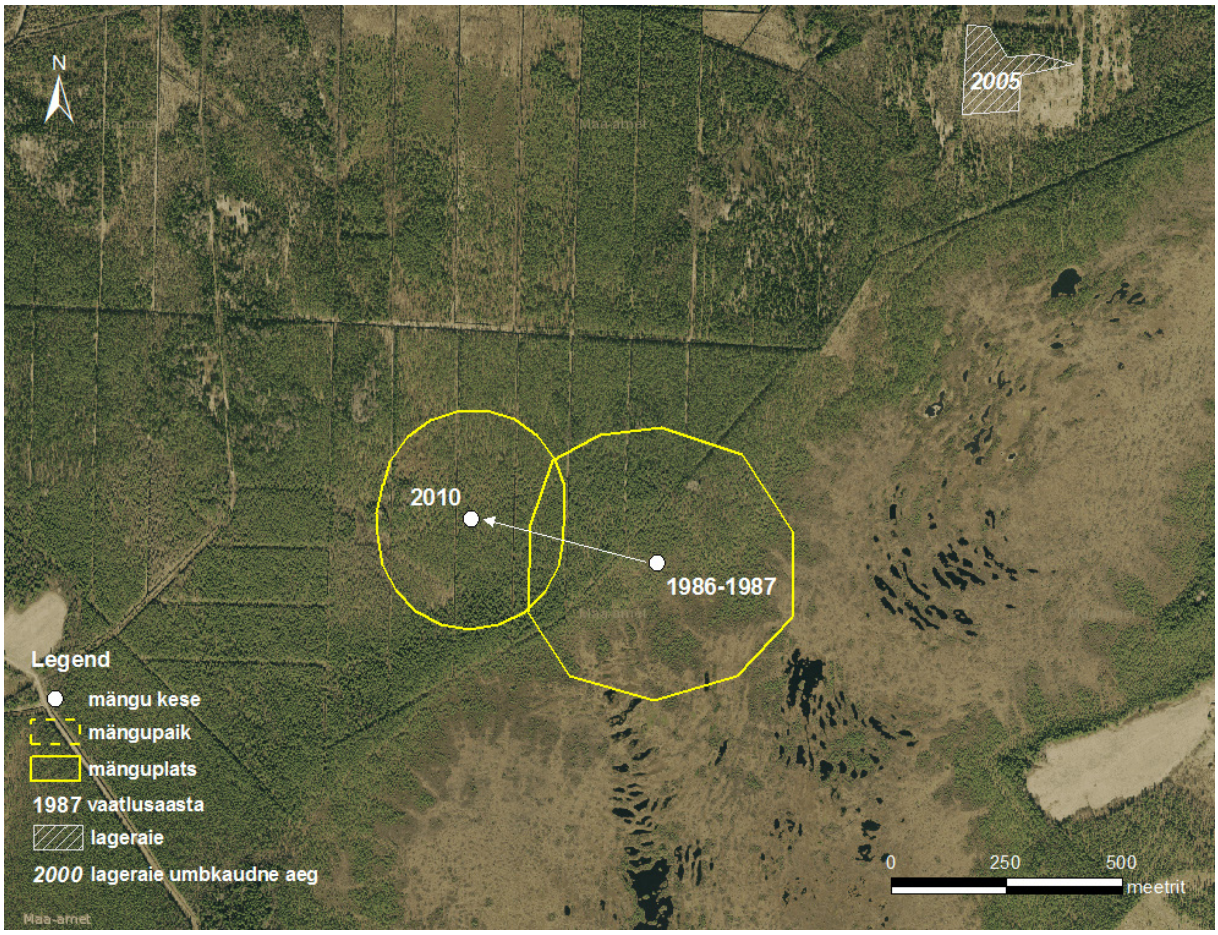
Joonis 44. Suru mängu nihkumine aastatel 1999–2012. Mängust lõunas paistab Suru (lõunapoolne) mäng, mida on vaadeldud aastatel 1999–2004. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaad: 176 m (1999–2004), 996 m (2004–2012). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Hara.

Aasta	Kukkede arv
1999	3
2004	3
2012	2



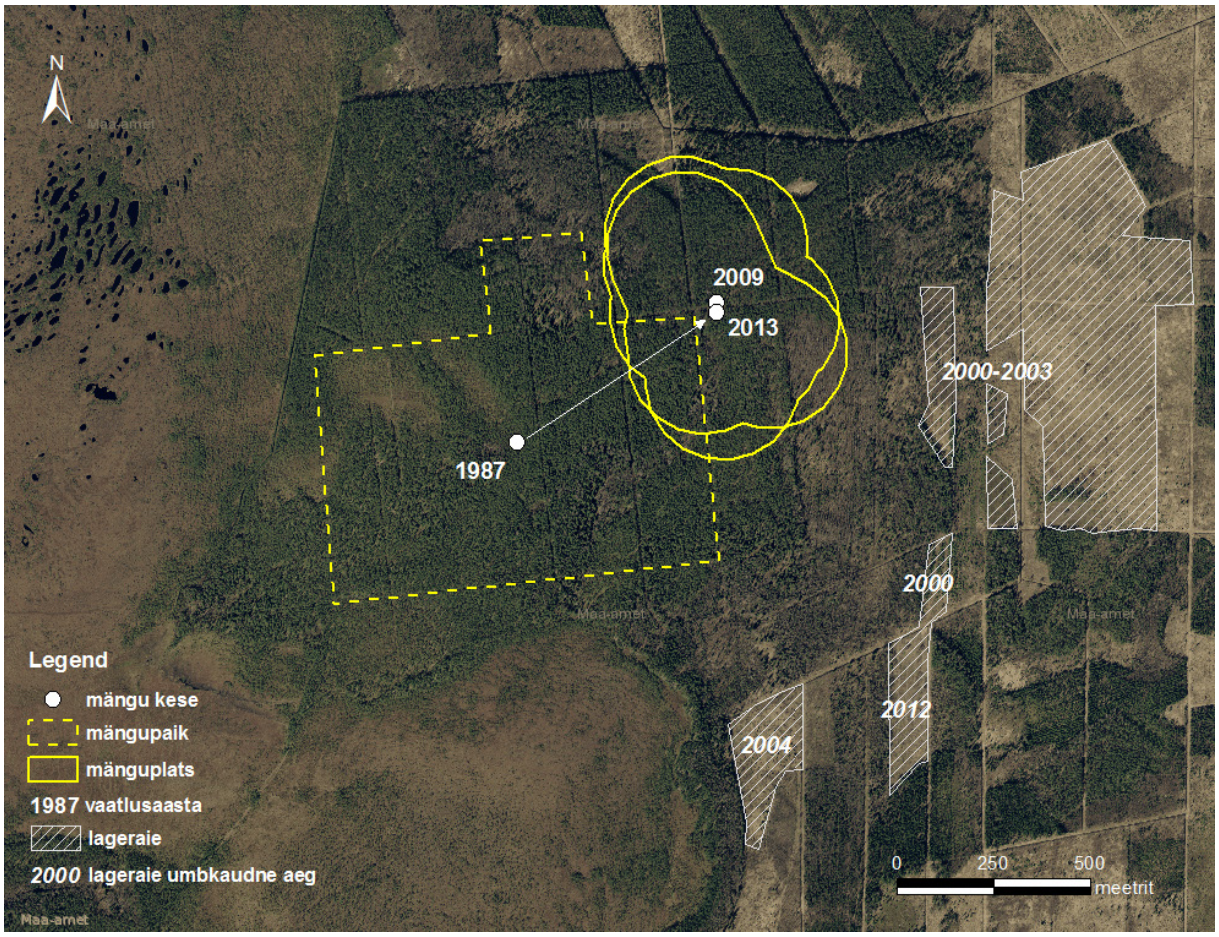
Joonis 45. Taga-Põlliku mängu nihkumine aastatel 1987–2011. Mängust kagus paistab Maalema mäng. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaa: 613 m (1987–2011). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Rehesaare.

Aasta	Kukkede arv
1987	3
2011	2



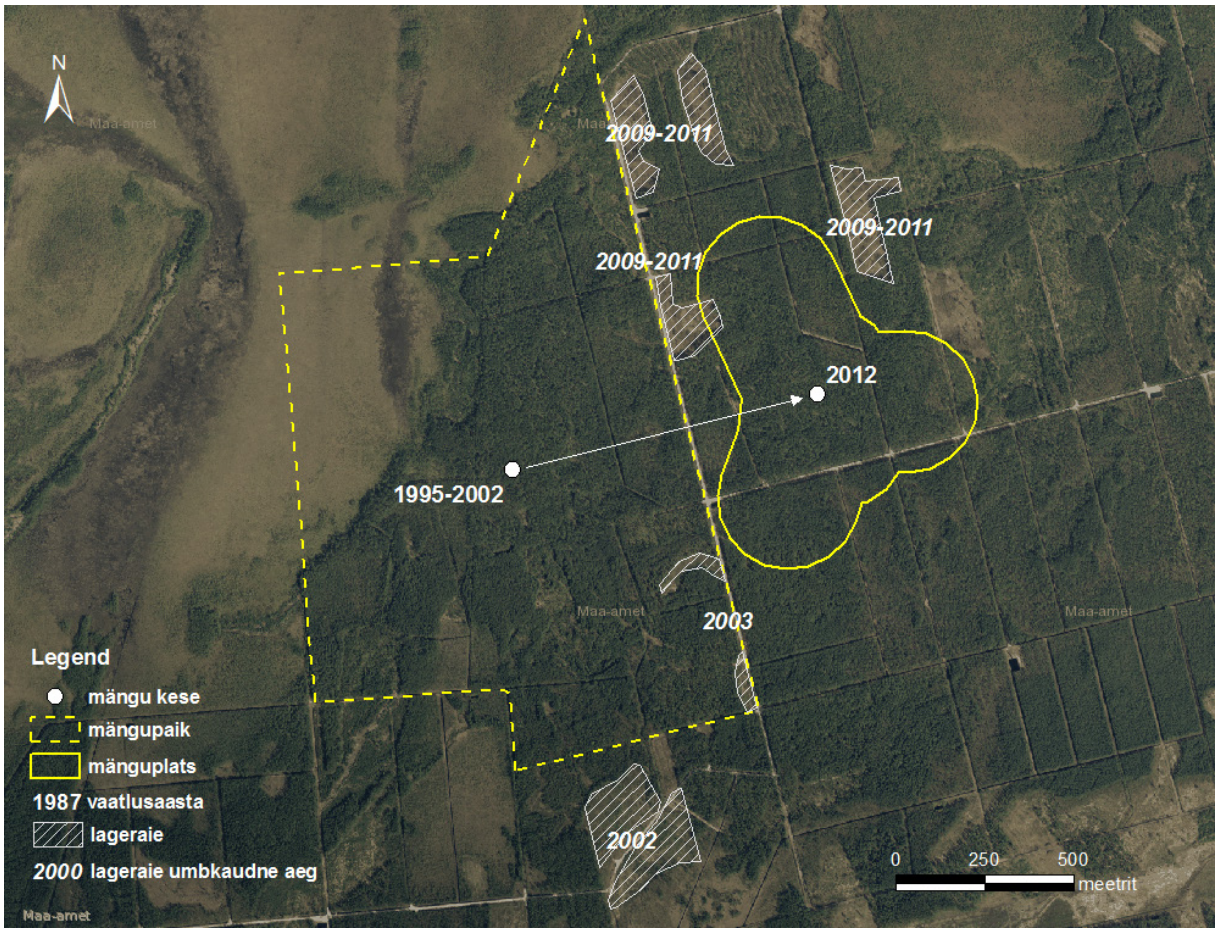
Joonis 46. Tammikmäe mängu nihkumine aastatel 1986–2010. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaa: 413 m (1987–2010). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Võllaskatku I.

Aasta	Kukkede arv
1986	3
1987	3
2003	0
2010	3



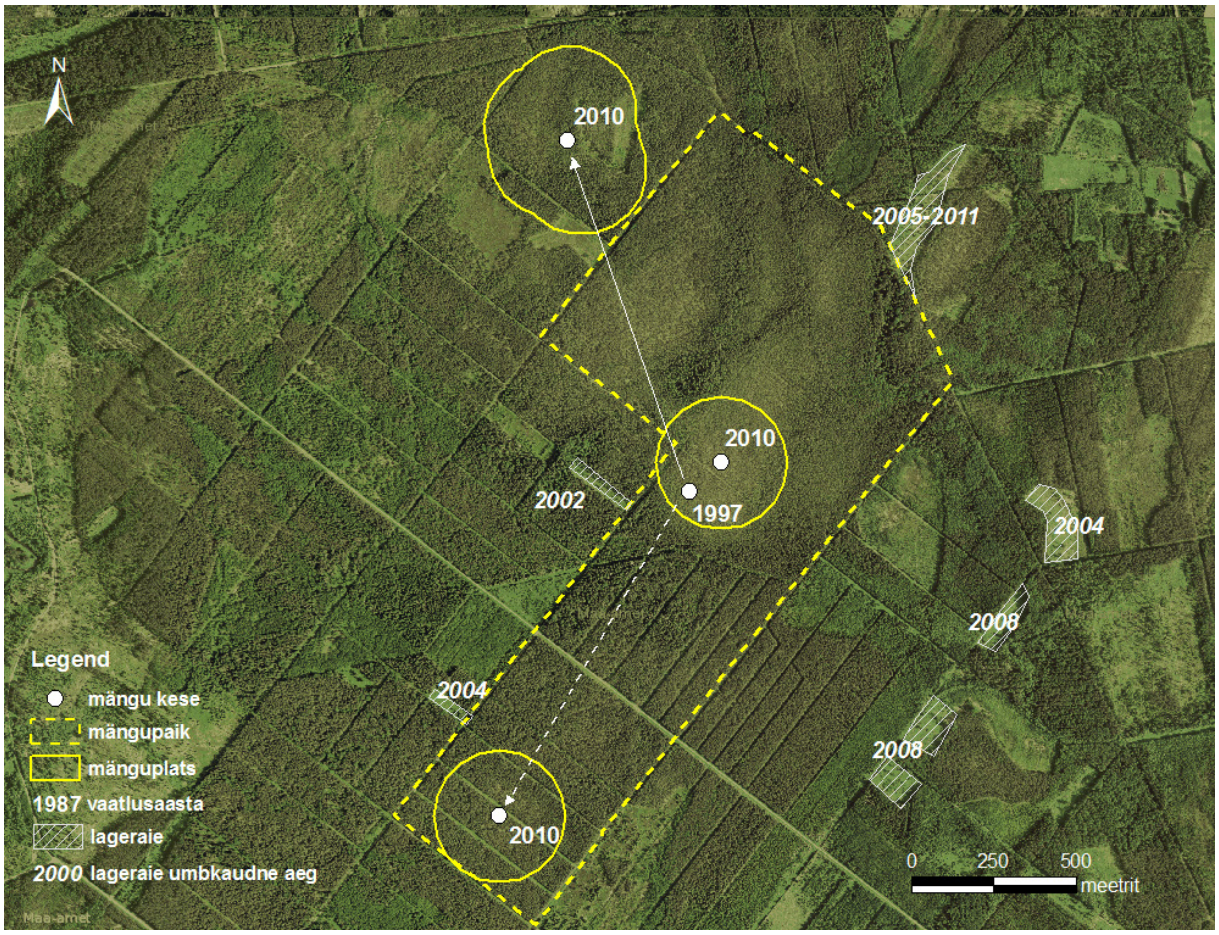
Joonis 47. Udriku-Punasoo mängu nihkumine aastatel 1987–2013. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaad: 632 m (1987–2009); 25 m (2009–2013). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Võhunõmme.

Aasta	Kukkede arv
1987	4
2009	7
2013	5



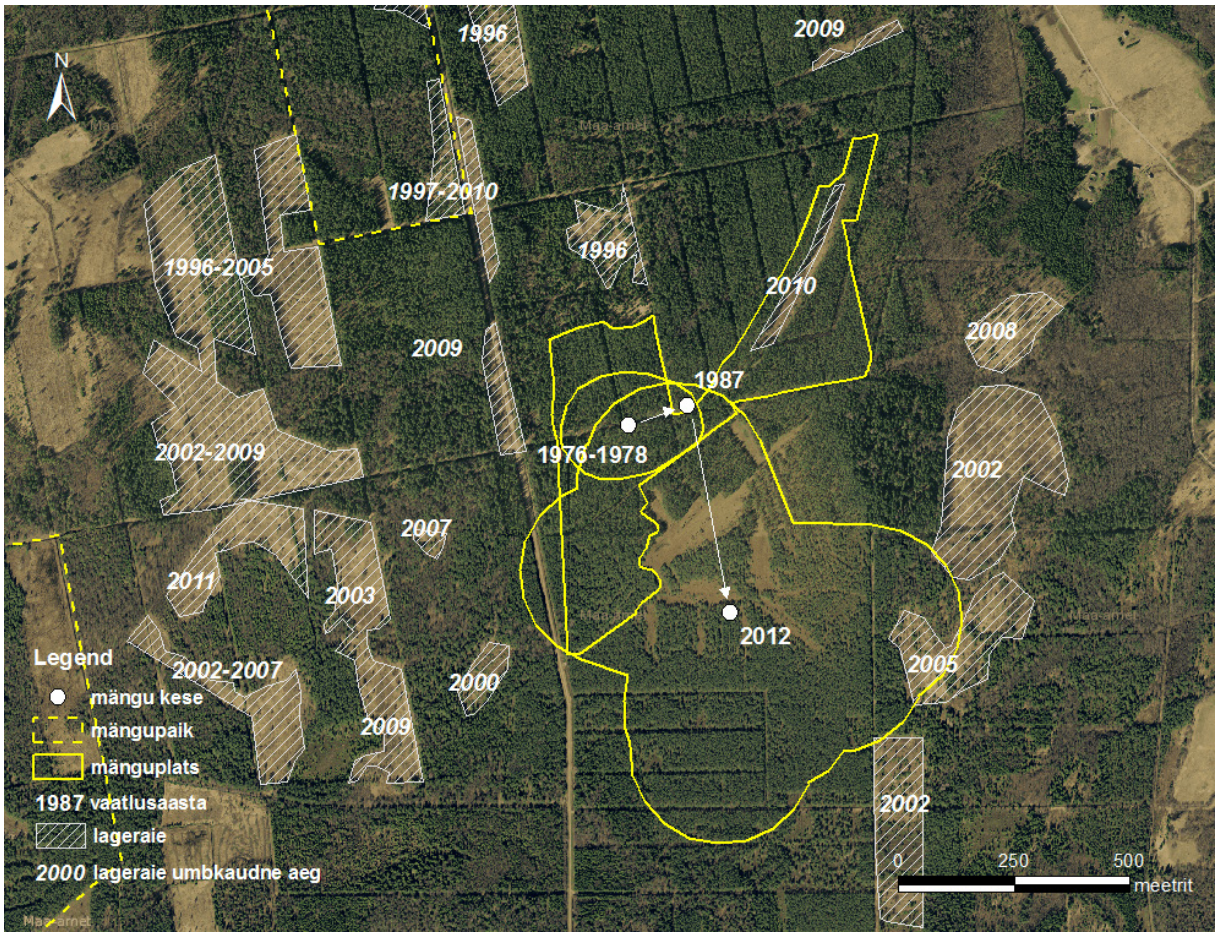
Joonis 48. Valgesoo mängu nihkumine aastatel 1995–2012. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaa: 887 m (2002–2012). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Alajõe.

Aasta	Kukkede arv
1995	8–10
2002	4
2012	6



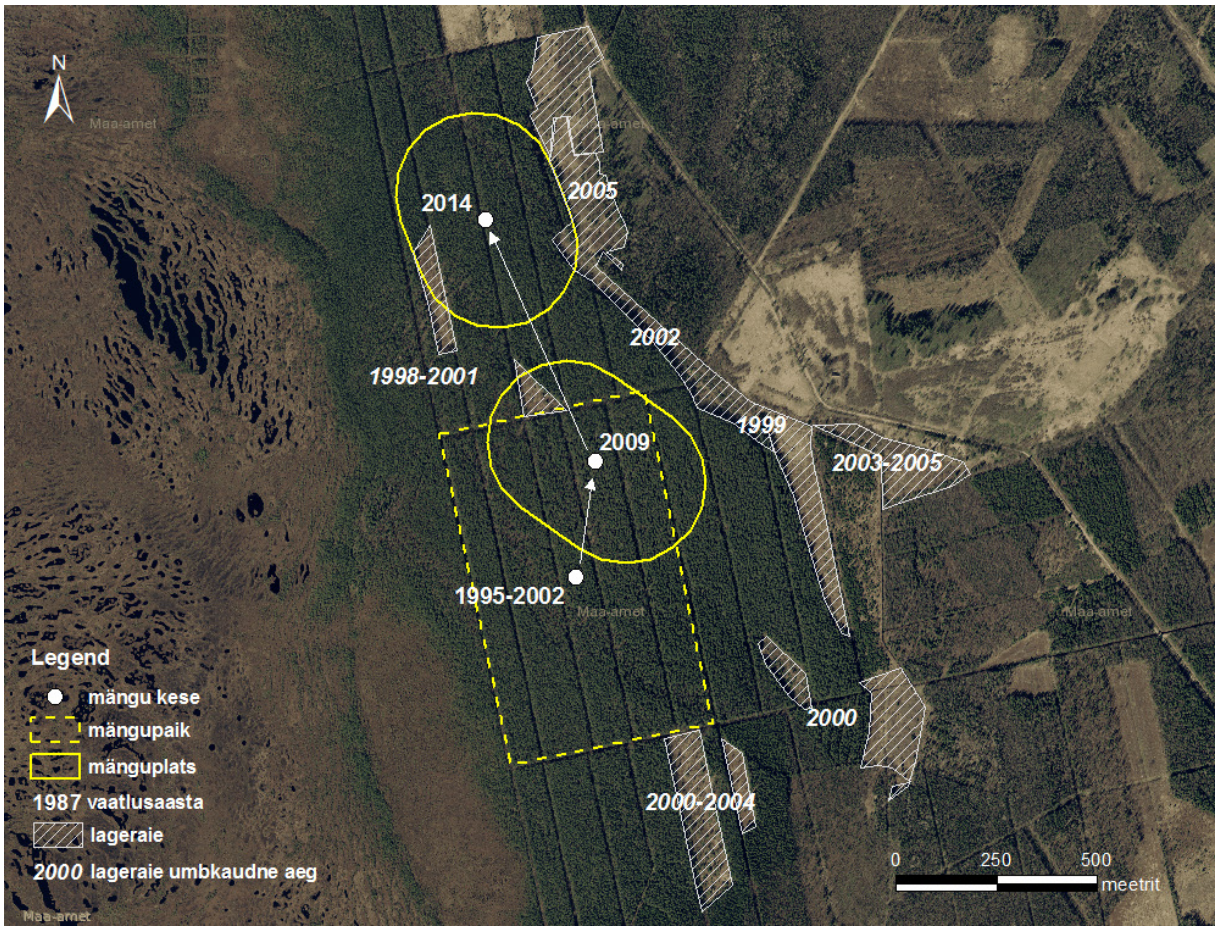
Joonis 49. Vennissaare mängu nihkumine aastatel 1997–2010. Mäng on ka lagunenud, sest ehkki mängu peamine asukoht on liikunud loodesse (2010), asub algse (1997. a suurel alal märgitud) mängupaiga keskme lähedal 2010. a Vennissaare 2 mäng (1 kukk) ning mängupaiga edelaosas Vennissaare 3 mäng (1 kukk). Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaa: 1130 m (1997–2010). Vennissaare 2 kaugus Vennissaare (1997) mänguala keskmest: 132 m, Vennissaare 3 kaugus 1141 m. Paikne võrdlusmäng analüüsis: Reinse 1.

Aasta	Kukkede arv
1997	4–7
2010	5



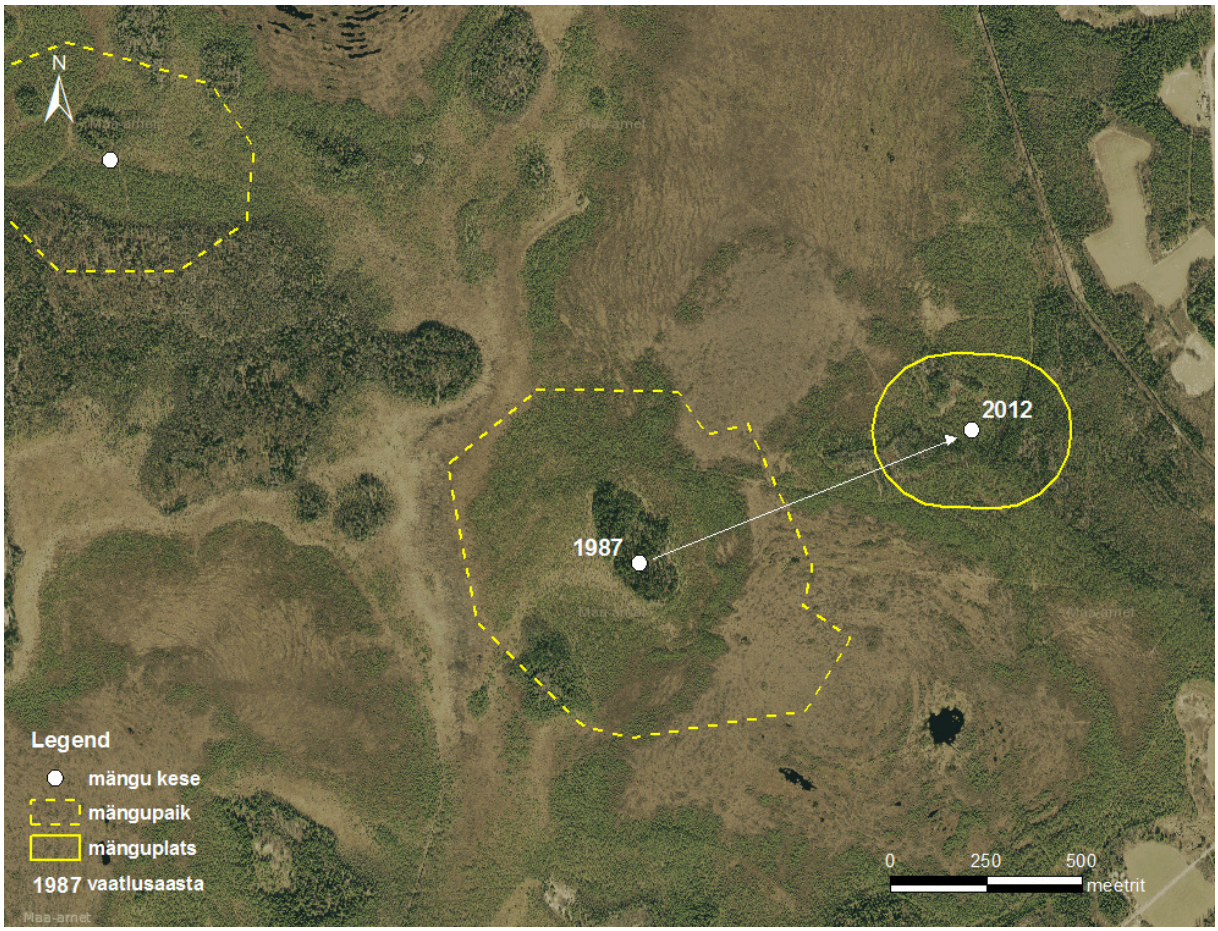
Joonis 50. Vila mängu nihkumine aastatel 1976–2012. Loodes paistab Nimetu 13 mäng ja edelas Nimetu 15 mäng. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaad: 133 m (1978–1987); 458 m (1987–2012). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Laviku.

Aasta	Kukkede arv
1976–1978	5–7
1987	3
2012	11



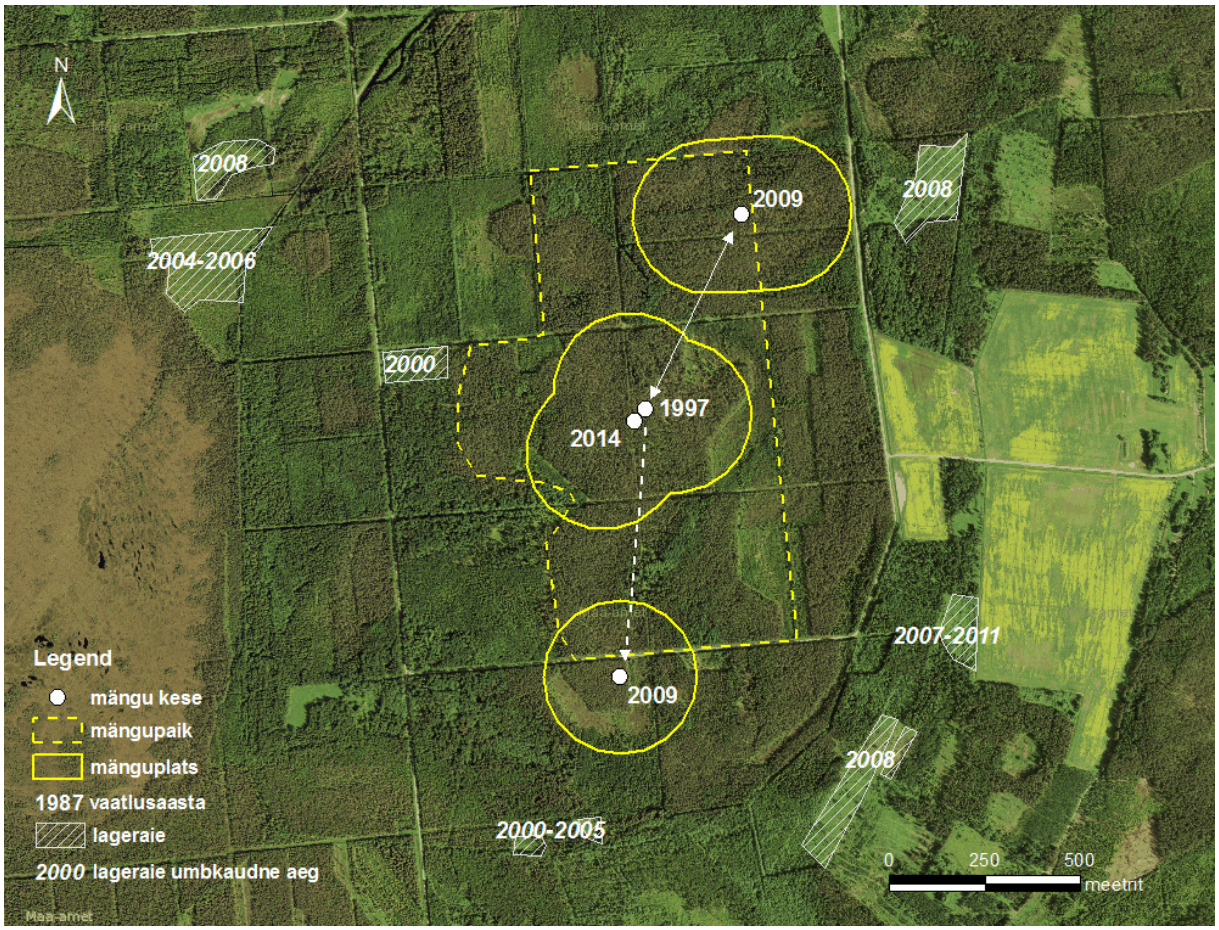
Joonis 51. Väike-Pungerja mängu nihkumine aastatel 1995–2014. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaad: 293 m (2002–2009); 663 m (2009–2014). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Selisoo 2.

Aasta	Kukkede arv
1995	4–7
2002	4
2009	2
2014	2



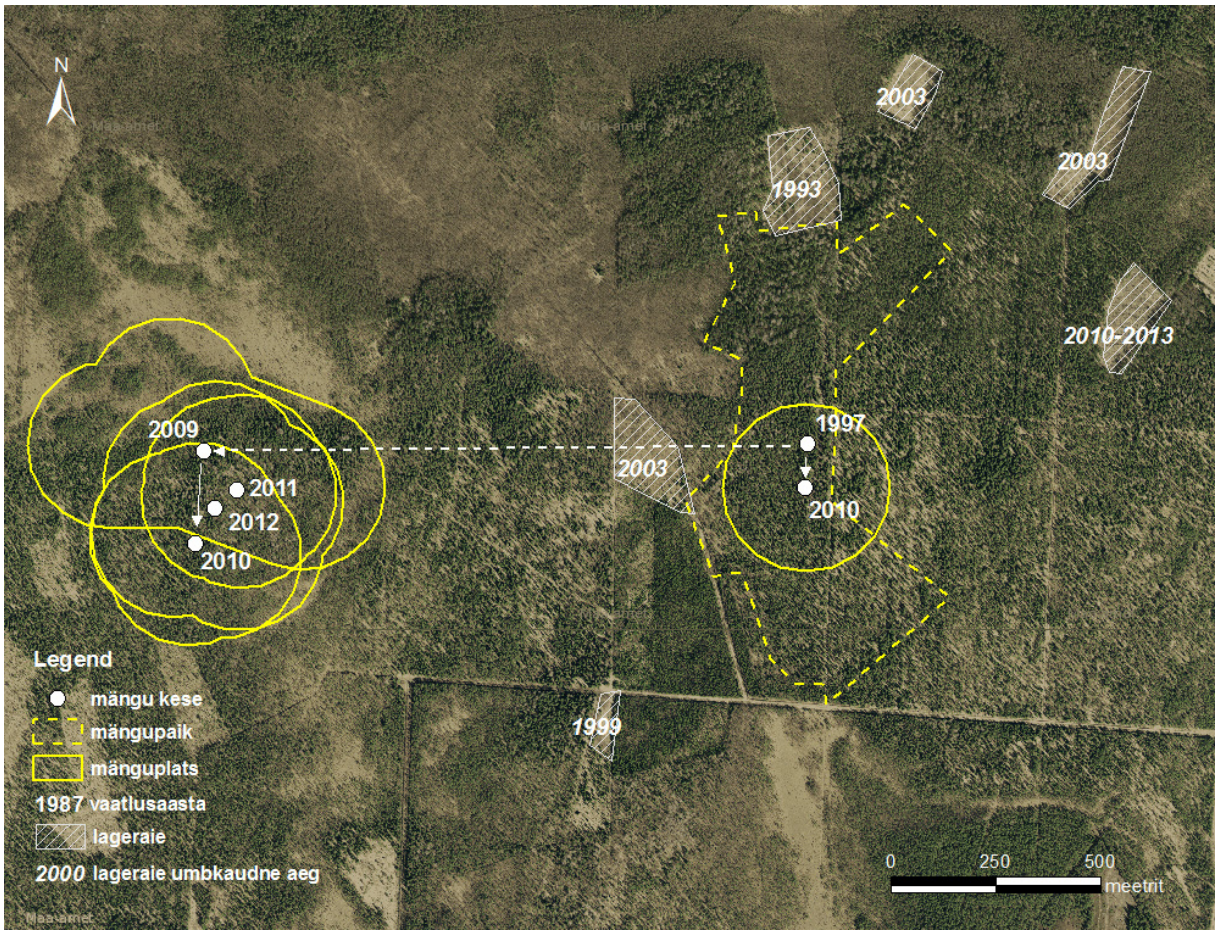
Joonis 52. Ülesoo 2 mängu nihkumine aastatel 1987–2012. Sellest loodes asub Ülesoo 1, mis aastatel 1987–2013 samuti kolis. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaa: 931 m (1987–2012). Paikne võrdlusmäng analüüsis: Valgejõe.

Aasta	Kukkede arv
1987	3–4
2012	2



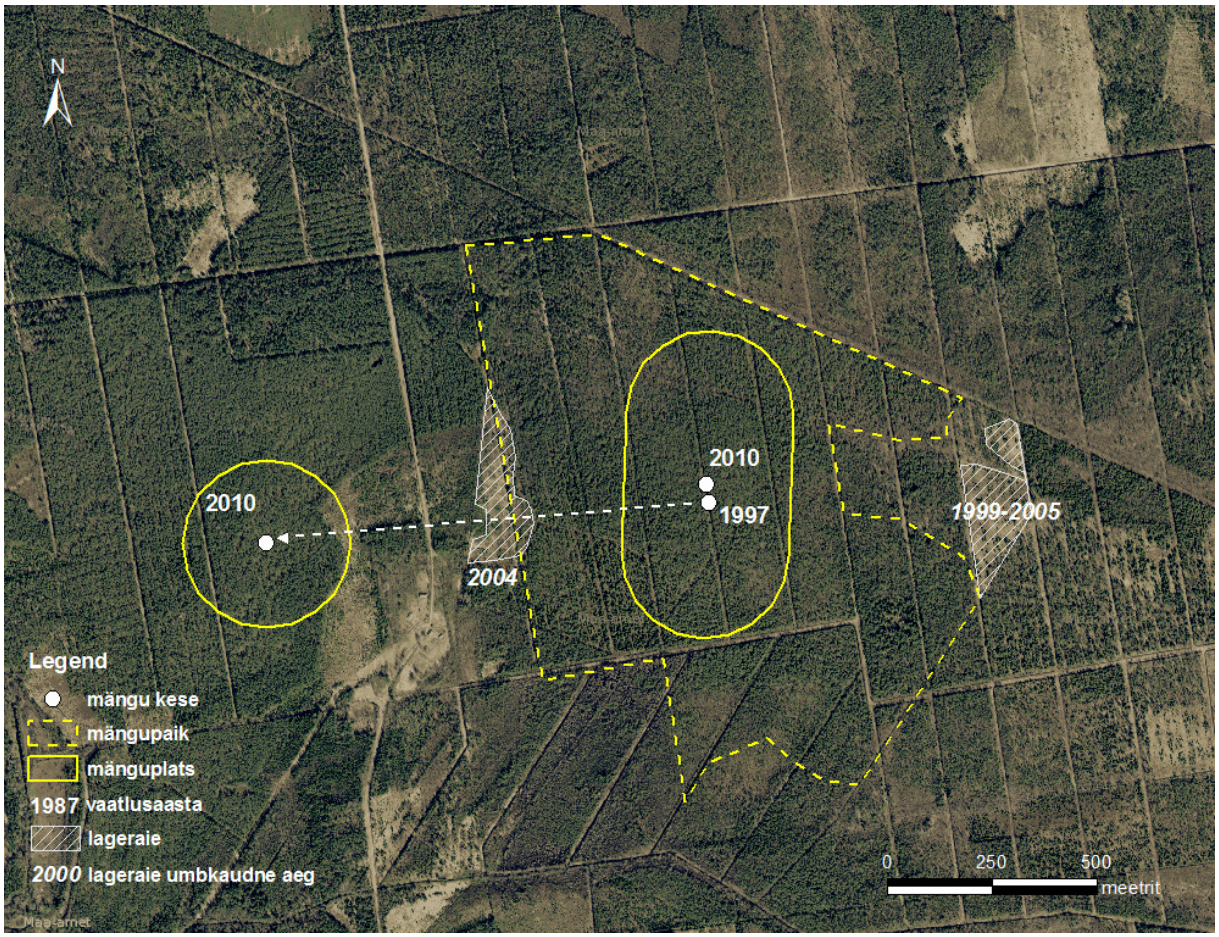
Joonis 53. Karumölle 2 mängu lagunemine. Aastal 2009 on mängu peamine asukoht liikunud kirde suunas, lisaks on samal aastal loendatud lõunas Karumölle 3 mäng (1 kukk). Aastaks 2014 on mäng liikunud tagasi varasemasse asukohta. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaad: 568 m (1997–2009), 610 m (2009–2014). Karumölle 3 kaugus Karumölle 2 1997. a mängualast: 670 m.

Aasta	Kukkede arv
1997	4–7
2009	2
2014	2–3



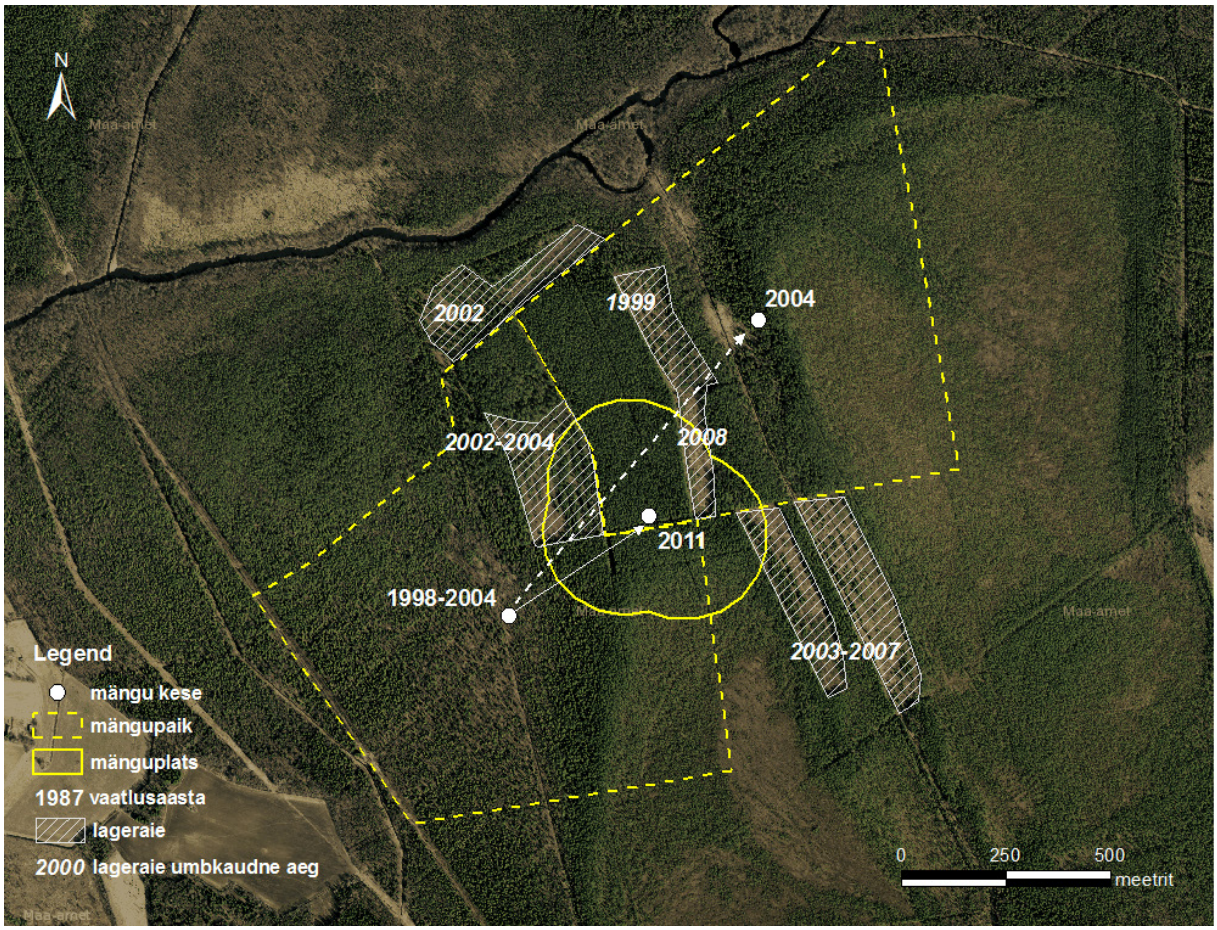
Joonis 54. Mäliste 3 mängu lagunemine. Aastal 2010 on vanas asukohas loendatud ainult üks kukk, aga 2009. aastal on 1440 m kaugusel läänes loendatud Mäliste 2 mäng. Mäliste 2 mängu arvukused: 3 (2009), 5 (2010), 6 (2011), 6 (2012). Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mäliste 3 mängu keskmete vahemaa: 103 m (1997–2010). Mäliste 2 mängu keskmete vahemaad: 224 m (2009–2010), 163 m (2010–2011), 69 m (2011–2012).

Aasta	Kukkede arv
1997	4–7
2009	0
2010	1



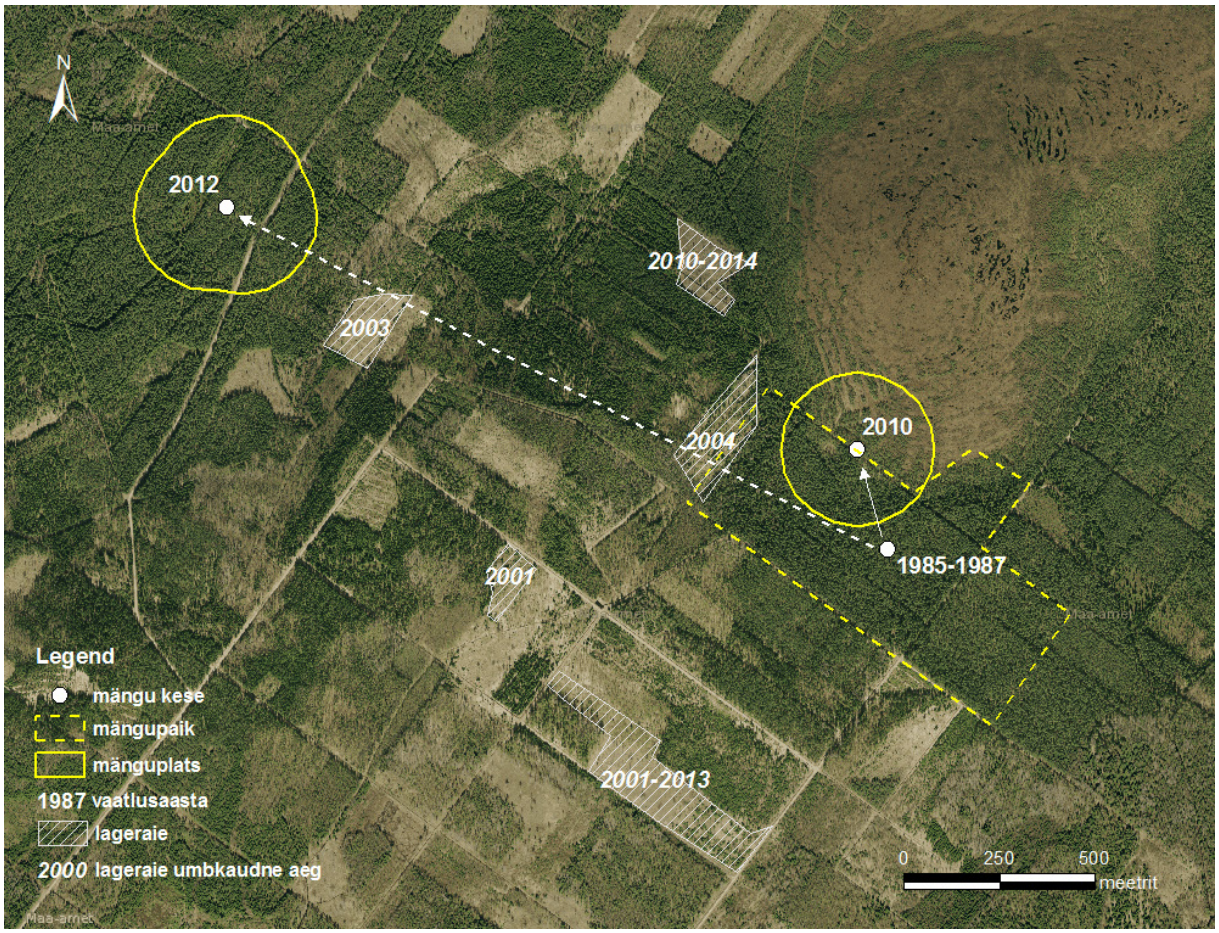
Joonis 55. Mölke mängu lagunemine. Lisaks loendusele vanas asukohas on aastal 2010 lääne pool loendatud Mölke 2 mäng (1 kukk). Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mölke mängu keskmete vahemaa: 46 m (1997–2010). Mölke 2 mängu kaugus Mölke 1997. a mängualast: 1062 m.

Aasta	Kukkede arv
1997	8–10
2010	2



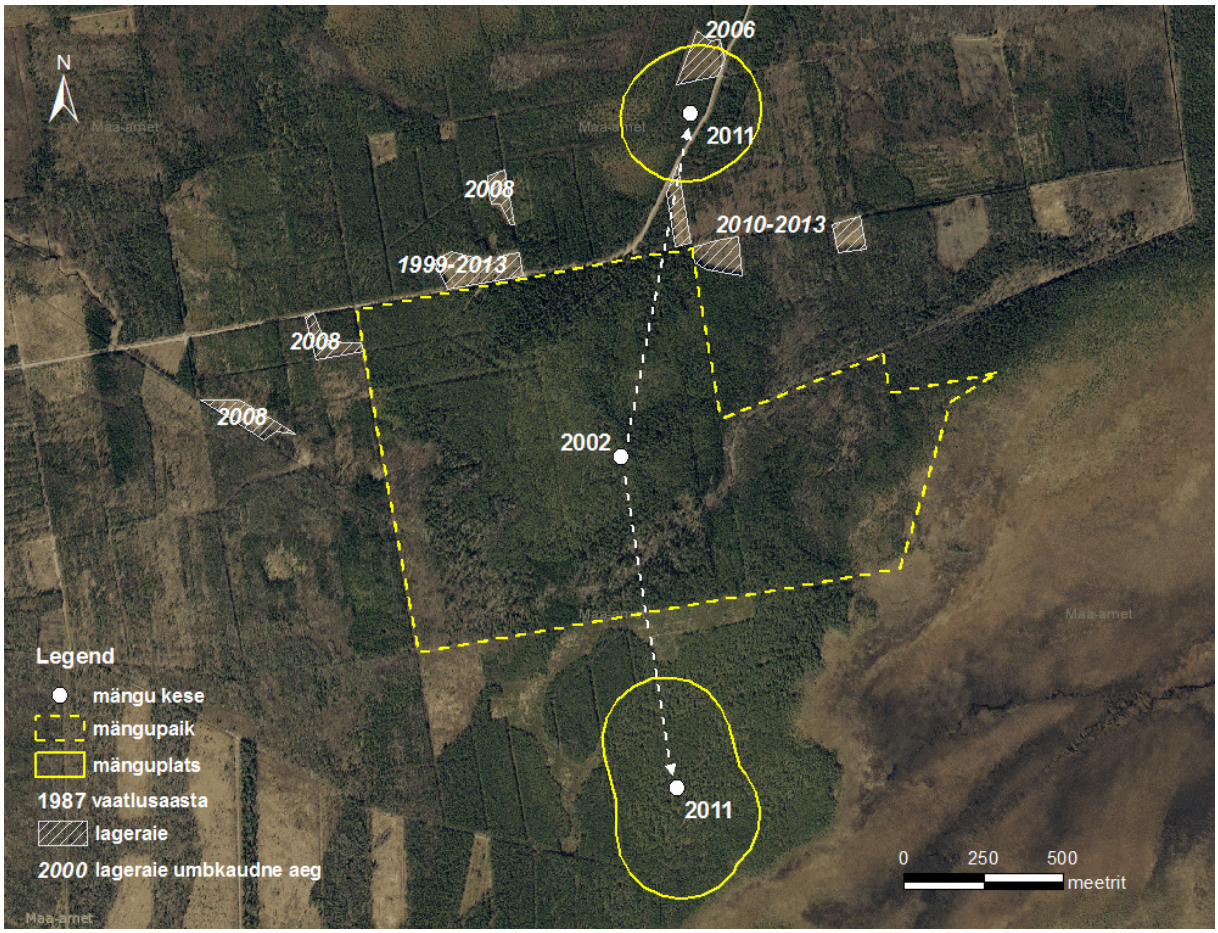
Joonis 56. Rohe mängu lagunemine. Aastal 2004 oli lisaks algsele mängule loendatud kirdes Rohe? mäng (2 kukke). Aastaks 2011 on Rohe mängu asukoht nihkunud. Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaad: 411 m (2004–2011). Rohe? mängu kaugus Rohe 1998. a mängualast: 927 m.

Aasta	Kukkede arv
1998	2
2002	3
2004	2
2011	3



Joonis 57. Vaki mängu lagunemine. Aastal 2010 on mängu peamine asukoht nihkunud põhja suunas, lisaks on 2012. aastal loendatud loodes Vilita mäng (3 kukke). Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Mängu keskmete vahemaa: 274 m (1987–2010). Vilita mängu kaugus Vaki 1987. a mängualast: 1941 m.

Aasta	Kukkede arv
1985	5
1986	3
1987	3
2010	1



Joonis 58. Virunurme mängu lagunemine. Aastatel 2010–2011 algses asukohas kukkesid ei nähtud. 2011. aastal loendati algsest mängust põhjas Virunurme 2 mäng (2 kukke) ja lõunas Virunurme 3 mäng (4 kukke). Alus: 2013. a ortofoto (Maa-amet). Virunurme 2 mängu kaugus Virunurme 2002. a mängualast: 1094 m; Virunurme 3 kaugus 1053 m.

Aasta	Kukkede arv
2002	4–7
2010	0
2011	0

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Brit Peensoo,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

   „Metsise (*Tetrao urogallus*) kohanemine metsamaastiku muutustega: mängualade asukohadünaamika Eestis”,

   mille juhendajad on Asko Lõhmus ja Meelis Leivits,

1.1. reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

1.2. üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace´i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, 25.05.2015