

**TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
LOODUSRESSURSSIDE ÕPPETOOL**

Martin Jürgenson

**SUGULINE DIMORFISM NASTIKUTE ELUPAIGAVALIKUT
MÕJUTAVA TEGURINA**

Magistritöö

Juhendajad: Riinu Rannap

Giedrius Trakimas

TARTU 2015

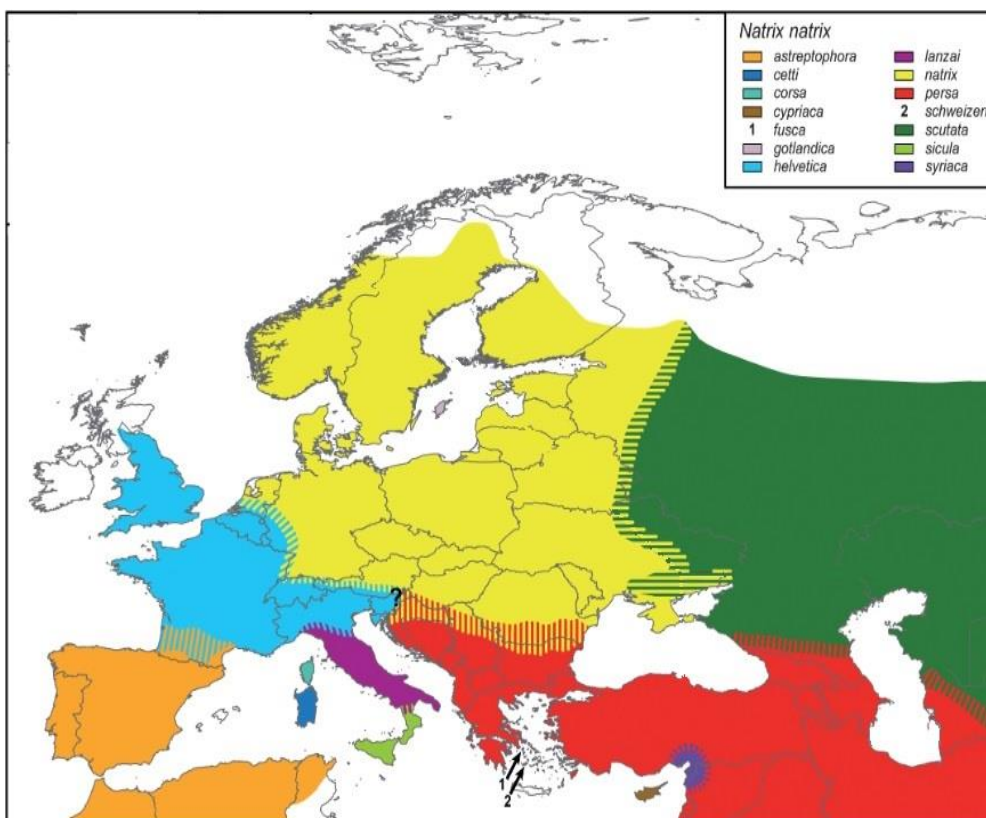
Sisukord

1. Sissejuhatus ja kirjanduse ülevaade.....	5
2. Materjal ja meetodika.....	10
2.1 Uurimisala ja välitööd.....	10
2.2 Nastikute ja nende elupaikade kirjeldamine.....	11
2.3 Andmeanalüüs.....	12
3. Tulemused.....	14
3.1 Suguline dimorfism nastikutel ja selle mõju peesituskoha valikule.....	14
3.2 Kehapikkuse seos peesituskoha kaugusega varjest.....	15
3.3 Kehakaalu seos peesituskoha kaugusega varjest.....	16
3.4 Mitmefaktoriline elupaigamudel.....	18
3.5 Peesitamisstrateegia – üksi või hulgakesi?.....	18
4. Arutelu.....	19
4.1 Liigi üldine morfoloogia.....	19
4.2 Suguline dimorfism peesituskoha valikul.....	20
4.2.1 Kehapikkus peesituskoha kaugust metsast mõjutava tegurina.....	20
4.2.2 Kehapikkus peesituskoha kaugust kõrgest rohostust mõjutava tegurina.....	21
4.2.3 Kehakaal peesituskoha valikut mõjutava tegurina.....	22
4.3 Elupaigamudel.....	23
4.4 Peesitusstrateegia üksi või grupis?.....	24
5. Kokkuvõte.....	26
6. Kasutatud kirjandus.....	28
7. Summary: Sexual dimorfism as a habitat selection factor for Common Grass Snake (<i>Natrix natrix</i>).....	31
8. Tänuavaldused.....	33

1. Sissejuhatus ja kirjanduse ülevaade

Eestis elav harilik nastik (*Natrix natrix*; LINNAEUS, 1758) kuulub soomuseliste seltsi (*Squamata*) maoliste alamseltsi (*Serpentes*) kõige liigirikkamasse sugukonda – nastiklased (*Colubridae*) (Pyron et al. 2013). Nastikute perekonna (*Natrix*) esindajad eelistavad elada veekogude läheduses, kus leidub piisavalt süüa kahepaiksete, kui nende peamiste saakloomade, aga ka limuste ja isegi kalade näol (Mertens 1995, Meister et al. 2012). Nastik on ovipaarne madu, kes järglaste saamiseks muneb munakurna. Erinevalt teisest Eestis elavast maoliigist – rästikust (*Vipera berus*; LINNAEUS, 1758), kes on eluspoegija, piirab nastiku elupaigavalikut munemiseks sobivate kohtade olemasolu. Viimase sajandi jooksul on Euroopas koduloomade pidamine väikemajapidamistes oluliselt vähenenud ning ka majapidamisjätmeid komposteeritakse üha vähem, mistõttu ei leidu nastikutele piisavalt sõnniku- ega kompostihunnikuid, mis genereerivad soojust ning on seetõttu munakurnale ideaalseks arengupaigaks. Viimane on ka üks oletatavatest põhjustest, kuidas nastik nii kaugele põhja on saanud levida. Looduslikeks munemispaiakadeks nastikutele on mahalangenud kõdunevad puud ja lehehunnikud, suurte herbivooride sõnnikuhunnikud ning mereäärsetel aladel ka adruvallid (Löwenborg et al. 2010, Löwenborg 2012).

Harilik nastik on nii oma sugukonna kui ka kogu maailma kõige põhjapoolsema levikuga ovipaarne madu, kelle levila ulatub Lääne-Euroopast Baikali järveni ning Põhja-Soomest kuni Sahara kõrbest põhja poole jäävate aladeni. Samas võib teisi nastiklaste sugukonna esindajaid leida kõikidelt mandritelt peale Antarktise (Bauer 1998). Ajalooliselt oli harilikul nastikul eristatud neli alamliiki (Guicking et al. 2006), kuid hiljuti on liik jaotatud tervelt 14 alamliigiks (Kindler et al. 2013) (Joonis 1). Põhja-Euroopas, sealhulgas Eestis, on levinud alamliik *Natrix natrix natrix*. Kuigi harilik nastik on väga laialt levinud liik, kes oma levila piires on enamasti ka üsna tavaline ja arvukas, on seda maoliiki väga vähe uuritud. Vajadus roomajaid puudutavate uuringute järele on aga suur, sest käesolevaks ajaks on umbes 20% Euroopa roomajatest ohustatud, kusjuures roomajate hulgas on ohustatud liikide osakaal tunduvalt suurem kui näiteks lindudel või imetajatel (Löwenborg 2012).



Joonis 1. Nastiku alamliikide levikukaart (Kindler et al. 2013).

Nastiku elupaigavalikut on Euroopas uuritud äärmiselt vähe. Mõned Eestile geograafiliselt lähedal paiknevatel aladel tehtud uuringud on läbi viidud Rootsis (Madsen 1984), Lätis (Ceirāns 2002, 2004, 2007) ja Saksamaal (Mertens 1995), kaugeimad aga Iraanis (Ahmadzadeh et al. 2011). Enamus nastikut puudutavatest uuringutest on läbi viidud Suurbritannias (Gregory 2004, Reading & Jofré 2009, Gilbert & Compton 2013). Senitehtud uuringutes on keskendutud liigi üldise elupaiga kirjeldamisele, et välja selgitada, millistes biotoopides nastikud peamiselt esinevad. Individuaalsest ja soolisest aspektist lähtuvaid uuringuid nastikutel tehtud ei ole. Samas annaksid sellised teadmised meile parema arusaamise liigist ning teeksid vajadusel liigi kaitsekorralduse oluliselt tõhusamaks. Sedalaadi uuringuid on ka teiste maoliikide hulgas võrdlemisi vähe läbi viidud. Suur osa senistest uuringutest on keskendunud kas populatsioonide langustrendi põhjuste (Bonnet et al. 1999) või erinevate metsakoosluste eelistuse väljaselgitamisele (Ceirāns 2002, 2004). Lätis tehtud uuringud keskendusid siiski peamiselt sisalike elupaigavalikule ning nastikute osa oli neis vaid marginaalne. Kindlasti on oma roll nii nastikute kui ka teiste madude vahesel uuritusel nii nende eraklikul ja varjatud eluviisil kui peidulisel välimusel, samuti

nende suhteliselt väikestel mõõtmel, mis teeb keeruliseks telemeetriliste meetodite kasutamise madude elupaigaelistuse või liikumisteede uurimisel.

Uuringud, mis on tehtud nastiku levila erinevates osades, näitavad liigi elupaigatingimuste suurt varieeruvust. Selline suur erinevus annab omakorda põhjust uurida liigi põhjapoolsemaid (näiteks Eestis asuvaid) populatsioone, mis võivad lõunapoolsetest olla vägagi erinevad. Nii erineb nastiku kodupiirkonna suurus Suurbritannias ja Šveitsis 34 korda (vastavalt 0,18 – 9,41 ha ja 15,1 – 120,5 ha; Reading & Jofré 2009). Teistest madudest, kelle levila eri osades on kodupiirkonna suurus uuritud, on Ameerika Ühendriikides leiduval rästiklasel *Sistrurus catenatus catenatus* levila lõunapoolsetel aladel kodupiirkonnad oluliselt väiksemad kui põhjapoolsetel aladel – vastavalt 1 ha ja 25 ha (Degregorio et al. 2011). Mõned uurijad on roomajate põhjapoolsete populatsioonide kodupiirkondade suurenemise põhjusteks toonud asjaolu, et laiuskraadide suurenemisega väheneva bioproduktiooni ehk sama toidukoguse saamiseks on maol vaja suuremat kodupiirkonda (Harestad & Bunnell 1979). Sama efekt ilmneb ka kõrguste suurenemisel merepinnast, mis seletab Suurbritannias elavate nastikute väiksemaid kodupiirkondi võrreldes lõunapoolsete, kuid oluliselt merepinnast kõrgemal asuvate populatsioonidega Šveitsis.

Nagu varasemast kirjandusest teada, on madudel, nagu paljudel teistelgi roomajatel, suguline dimorfism vastupidine näiteks imetajatel esinevaga. Nii on madudel emasloomad enamasti isasloomadest suuremad (Gregory 2004). Sugulise dimorfismi selgituseks on pakutud mitmeid hüpoteese. Esiteks, kuna isendi kehapiikkus ja -kaal mõjutavad madudel pea suurust, siis on oletatud, et eristumine vähendab liigisisest toidukonkurentsi. Emasloomad söövad isasloomadega võrreldes suuremaid ja energiarikkamaid saakloomi (Zuffi et al. 2010). Suurem energiakulu on vajalik nii suurema kehamassi kui loodete arengu jaoks. Teiseks on isasloomadel kehapiikkusega võrreldes suhteliselt pikemad sabad, mis soodustab madudel kopuleerumist, kuna nii on isendil suuremad hemipeenise sirgutaja lihaseid (Luiselli 1996, Sadeghi et al. 2014). Samas ei täheldatud hariliku nastiku sugulist dimorfismi Iraanis läbi viidud uuringus (Ahmadzadeh et al. 2011), kus leiti, et isendite kehapiikkused sugude lõikes ei erinenud ning isasloomad olid emasloomadest isegi pisut raskemad. Seega on erinevused levila põhja- ja lõunapoolsete populatsioonide vahel väga suured. Sellist suurt varieeruvust arvesse võttes on hariliku nastiku ökoloogiat seni ebapiisavalt uuritud.

Vaid ühes uuringus on vaadeldud nastikute kehasuuruse mõju elupaiga valikule (Gilbert & Compton 2013), kuid tegemist oli kahe sümpatrilise maoliigi: nastiku ja rästiku peesituskohtade erinevusi võrdleva uuringuga, kus leiti, et kehasuurusel pole mõju nastiku peesituskohta kaugusele varjekohtadest. Samuti ei ole üheski senises uuringus käsitletud nastiku soost sõltuvat elupaigavalikut, mis näitaks, kas erinevad sood kasutavad elupaiku samamoodi või on neis erinevusi – põhiküsimus, millele antud töös püütakse vastust leida. Teiste maoliikide hulgas on selline aspekt kindlaks tehtud näiteks Kanadas, kus metsas elutseva *Elaphe obsoleta obsoleta* emasloomad eelistavad asustada metsade servaalasid just vahetult enne munemisaega. Isased maod ja need emased maod, kes sel hooajal munemisvalmis ei ole, ei kasuta servaalasid statistiliselt oluliselt enam kui ülejäänud metsaala (Blouin-Demers & Weatherhead 2001). Ka USA-s tehtud uuringus leiti, et maol *Pituophis melanoleucus* erinesid sooti nii varjepaikade lähedus peesituspaigale kui varjete suurus (Burger & Zappalorti 1989). Sarnaselt antud tööle, uuriti rästiklase *Bothrops asper*’i elupaigavalikut ka Costa Ricas, Kesk-Ameerikas. Ka selles uuringus mõõdeti madude leiukohtade kaugusi erinevatest varjetest nagu mahalangenud puud, kasvavad suured puud ja põõsad ning püüti leida erinevusi sugudevahelises elupaigavalikus, mida aga ei leitud (Wasko & Sasa 2010). Samuti ei leitud sugulisest dimorfismist põhjustatud elupaigavaliku erinevusi uurimuses, mis viidi läbi Taiwanis sealse rästiku sugukonna esindajaga *Trimeresurus steinegerj steinegerj*. Tegu on arboreaalse (puude võras elutseva) maoliigiga ning suurematel emastel ei olnud mingit eelistust okste kõrguse või jämeduse osas pisemate isastega võrreldes (Tu et al. 2000). Seega võib kokkuvõtteks öelda, et madude elupaigavaliku seost sugulise dimorfismiga on väga vähe uuritud.

Lisaks ei leidnud ma ühtegi madudega tehtud uuringut, kus oleks püütud välja selgitada madude mitmekesi koos või üksi peesitamise põhjuseid. Üldiselt on teada, et enamasti on maod hulgakesi koos talvitudes ning vahetult pärast talvitumise lõppu, mil toimub ka paaritumine (Williams et al. 2014). Hilisema aktiivsuseperioodi ajaks aga hajutakse laiali. Mõned maod on teadaolevalt ka territoriaalsed, mis madude puhul on üldiselt haruldane ning harilikul nastikul ei ole seda täheldatud. Ometi koonduvad maod ka peesitusajal rühmadesse. Osa madusid eelistab peesitada rühmana ning osa üksikult. Siiani on teadmata, kas isased ja emased nastikud peesitavad meelsamini üksi või mitmekesi ning kas selline koos või eraldi peesitamine sõltub liigi soost või kehasuurusest. Kas väiksemad

nastikud eelistavad peesitada koos suurematega kaitse eesmärgil või moodustavad väiksemad maod omavahel peesitusgruppe, et oleks julgem ja lihtsam kiskjat märgata? Eeldada võiks, et kehapikkuselt lühemad nastikud eelistavad peesitada pigem grupis ja suuremad maod üksikult, kuna kehamõõtmelt suurematel madudel on vähem vaenlasi kui väikestel. Paraku on tegelikult sellise koondumise põhjused teadmata.

Elupaigavalik ja elupaikade kasutamine on iga liigi ökoloogia tähtsaim osa. Madude jaoks võib nii makro- kui mikroelupaiga valik otseselt mõjutada isendi ellujäämist, paljunemist ning käitumist nii termoregulatsiooni kui ka toitumise seisukohalt (Wasko & Sasa 2010). Käesolev magistritöö põhineb nastikute (42 isendi) suvise elupaigavaliku väljaselgitamisel ning seda just peesituspaikade kindlaks tegemise ja valikukriteeriumite väljaselgitamise põhjal. Uuringus keskenduti järgmistele uurimusküsimustele: (1) kas suguline dimorfism on nastikutel elupaigavalikut mõjutavaks teguriks ning, kas nastikute kehapikkus mõjutab peesituskohta kaugust varjest; (2) kas elupaigavalikul on olulisem peesituspaikade või varjealade olemasolu; (3) kas kõik varjet pakkuvad elemendid (näiteks kõrge rohustu, mets) on nastikute jaoks võrdse tähtsusega; (4) kas suuremad isendid peesitavad pigem üksinda ning väiksemad hulgakesi, et hõlbustada kiskjate märkamist.

2. Material ja metoodika

2.1 Uurimisala ja välitööd

Käesoleva töö jaoks kogusin materjali 2014. aasta suvel 3. juunist kuni 14. juulini.

Uurimisalad paiknesid Lääne-Eestis, Puhtu-Laelatu looduskaitsealal ja Puhtu laiul (Joonis 2).

Need alad valisin välja 2013. a suvel toimunud pilootuuringu käigus, mil just neis paigus kohtasin suurel hulgal madusid.



Joonis 2. Uurimisalad ja nende paiknemine Eestis (A – Puhtu-Laelatu looduskaitse ala; B – Puhtu laid).

Joonisel 2 toodud uurimisalad A ja B jagasin omakorda väiksemateks üksusteks: Puhtu laiu jagasin kaheksaks osaks ning Puhtu-Laelatu kaitseala neljaks osaks, saades kokku 12 nastikute püügipiirkonda. Püügipiirkonnad käisin läbi süsteemselt, igaihes täpselt sama arv kordi – 9 korda päevas. Neis piirkondades mõõtsin ära madude leiukohtade kaugused erinevatest varjupaikadest ja liikumistakistustest (näiteks veepiirist ja lagedatest aladest). Uurimisalal mõõtsin ära ka täielikult (lagedal alal paikneva) ja osaliselt päikesepaistel oleva (rohu või puude varjus) pinnase temperatuurid, kasutades selleks digitaalset termomeetrit, mille asetasin maapinnale sobivasse kohta.

Püügimeetodiks oli kahe inimese aktiivne liikumine uurimisalal ja madusid püüti kätega. Püügiajaks oli ajavahemik päikesetõusust pärastlõunani (kõige hiljem 16:30-ni), mil seni päikesepaistel olnud alad jäid varju. Püüke teostasid vaid päikeseliste ilmadega, sest vihmaste ilmadega maod oma peidupaigast välja ei tule, kuna mahajahtumise korral pole neil võimalik end uuesti üles soojendada (Luiselli & Capizzi 1997).

2.2 Nastikute ja nende elupaikade kirjeldamine

Kokku püüdsin 42 erinevat nastikut, neist 21 emast ja 21 isast. Nastikuid nähti mõlemal uurimisalal oluliselt rohkem kui kätte saadi, kusjuures minu valimis esines korduspüüki vaid ühel korral (analüüsides jäeti korduv püügikord välja). Kõigil kinnipüütud nastikutel mõõtsin nii kehapikkuse (TL; *Total Length*), tüvepikkuse (SVL; *Snout-Vent Length*) kui ka sabapikkuse. Lisaks kaalusin kõik püütud isendid ja määrasin nende soo. Soo määramisel kasutasin nii isendi suhtelist sabapikkust: sabapikkus jagatud kehapikkusega, mis isasloomadel on suurem kui emastel, kui ka keha sabaks üleminekut. Isasloomadel läheb emastega võrreldes keha sabaks üle sujuvalt, kuna saba juurel on neil hemipeenise lihased, mis keha sabaks üleminekut ühtlustavad (Meister et al. 2012). Isendite eristamiseks ja kordusmõõtmiste vältimiseks pildistasin üles iga püütud looma kõhualuse mustrid, kaelapealsed kollased laigud ja muud iseäralikud tunnused (armid, soomuste defektid ja teised vigastustest tekkinud eripärad; Gregory 2004). Välitöökaardile märkisin konkreetse koha, kus madu esmakordselt nägin, mitte koha, kus isendi kinni püüdsin (enne kinnipüüdmist õnnestus neil enamasti mõni meeter liikuda). Lõpuks märkisin üles iga isendi

vaatluse kuupäeva ja kellajaaja ning mõõtsin ära isendi peesituskoha kaugused erinevatest varjepaikadest ja liikumistakistustest.

Varjepaikadeks lugesin, baseerudes kirjanduses leiduvatele andmetele, kõrge rohustu ja metsa (Wasko & Sasa 2010, Gilbert & Compton 2013) ning iga püütud mao puhul mõõtsin leiukoha kauguse neist. Kõrge rohustu miinimumkõrguseks valisin vähemalt pool meetrit, et see pakuks piisavalt varjet ja kaitset nastikule kiskluse eest. Kõik nastikud lasin pärast mõõtmisi ja pildistamist lahti võimalikult püüdmispaiga lähedal.

Kõigi nastikute leiukoha punktid digitaliseerisin MapInfo tarkvara kasutades ning iga leiukoha ümber arvestasin 15-meetri raadiusega elupaigakompleksi. Varem tehtud uuringutes on just 15-meetrist vahemaad peetud madude elupaiku eristavaks kauguseks (Blouin-Demers & Weatherhead 2001). Lisaks toetas 15-meetrise raadiusega elupaigakompleksi valikut ka nastikute püügiaegne käitumine. Põgenema hakkasid maod siis, kui püüdja jõudis neist ligikaudu 15 meetri kaugusele. Kolmekümne meetrise diameetriga ala on piisavalt suur selleks, et madu leiaks päikselise peesituskoha ja sobiva varjepaiga. Kaugemal asuvast varjest oleks põgenemise korral vähe abi kuna selleni jõudmise tõenäosus oleks väga väike. Seega sai elupaigakompleksiks valitud ala, mille piiresse jäävad eeldatavasti kõik nastiku peesituspaiga valikut mõjutanud keskkonnatunnused. Elupaigakompleksi sees mõõtsin ära metsa (mille alla arvestasin ka üksikud puud, millel oli olemas arvestatav võra ning mis pakkusid maapinnale täielikku varju), kõrge rohustu ning lageda ala esinemisprotsendid. Madal rohi ei paku madudele piisavalt kaitset kiskluse eest, mistõttu kaugust sellisest taimestikust ma uuringusse ei kaasanud. Kokku mõõtsin seitse elupaigatunnust (kõik pidevad tunnused): kaugus kõrge rohust, metsast, lagedast alast ja veest ning metsa, kõrge rohustu ja lageda ala osakaal elupaigakompleksis. Lisaks mõõtsin ka keskpäevase (kell 13:00) temperatuuri erinevuse otseses päikesepaistes oleva kivi peal (32,6 °C) ja puude all rohu sees (23,7 °C).

2.3 Andmeanalüüs

Andmete statistilise analüüsi viisin läbi programmiga STATISTICA 10.0. Analüüsis, kus kasutasin madude kehapiikkusi, jätsin välja ühe emase isendi, kellel enamus sabast puudus (arvatavasti kiskluse tagajärjel) või kasutasin kehapiikkuse asemel isendite tüvepiikkusi

(SVL). Nastikute sabade suhteliste pikkuste ja sugude kehapikkuste erinevused arvutasin t-testiga, kuna andmete jaotus vastas normaaljaotusele.

Nastikute elupaiganõudluse kohta koostasid mitmefaktorilisel regressioonanalüüsil põhineva mudeli, kus sõltuvaks tunnuseks oli nastiku kehapikkus. Analüüsi kaasasin nii leiukohtades mõõdetud tunnused kui ka elupaigakompleksi sees mõõdetud erinevate maastikuelementide osakaalud. Mudeli koostamisel analüüsisin esmalt kõiki tunnuseid ühekaupa. Seejärel vaatlesin kõiki selliseid tunnuseid, mille olulisus oli väiksem kui 0,15 (säilitamiseks tunnuseid, mis võivad olulisust saavutada teiste tunnustega kombinatsioonis) ja nendevahelisi korrelatsioone. Tunnustevaheliste seoste olulisusväärtused leidsin Spearmani astakorrelatsiooniga. Seejärel valisin mitmetunnuselisse analüüsi kombinatsiooni tunnustest, mis omavahel ei korreleerunud. Selles etapis kasutasin olulisusväärtust $p \leq 0,05$.

Et uurida isendi kehapikkuse seost peesituskoha kaugusega varjepaigast, kasutasin Spearmani astakorrelatsioonanalüüsi, kuna kaugused kõrgest rohustust ega metsast ei vastanud normaaljaotusele. Sama seose uurimiseks isendi kaalu arvestades kasutasin samuti Spearmani astakorrelatsiooni, kuna isendite kaalude jaotus ei vastanud normaaljaotusele. Mõlema korrelatsioonitesti korral võtsin arvesse ka looma sugu, et selgitada välja, kas sugude vahel on selles aspektis mingeid erinevusi.

Selgitamiseks välja, kas peesituskoha valik sõltub nastikutel lähedalolevatest liigikaaslastest ning soolisest dimorfismist, tegin logistilise regressioonanalüüsi grupi suuruse sõltuvuse kohta nii kehapikkuse kui ka sooga. Eesmärgiks oli välja selgitada, kas madude peesitamine grupis või üksikult sõltub isendi kehapikkusest ja/või soost. Et selgitada välja, kas kumbki sugu peesitab päikese käes pigem üksinda või grupina, kasutasin emaste osakaalu igas grupis. Analüüsi kaasasin kõik isendid, peale ühe emase (vt ülaltoodud selgitust). Kõik maod, kellel teine liigikaaslane oli lähemal kui üks meeter, liigitasin grupis olevateks ning gruppide suurusteks oli kas üks, kaks või kolm isendit. Suuremaid peesitusgruppe ma välitöödel ei kohanud. Isendid, kelle leiukohad olid üksteisele lähemal kui üks meeter, aga kelle puhul leidmise aeg erines mitme tunni võrra (näiteks hommikul ja keskpäeval leitud) arvestasin analüüsis üksikult paiknenud nastikutena. Isendite hulgast, kes peesitasid grupina, valisin igast grupist juhuslikult ühe isendi, kelle pikkuse kaasasin analüüsi, sest grupi iga isendi analüüsis kasutamise oleks kaasnud grupis peesitavate isendite ülesindatus.

3. Tulemused

3.1 Suguline dimorfism nastikutel ja selle mõju peesituskoha valikule

Emased nastikud olid oluliselt suuremad kui isased (Tabel 1). Kõige pikema emaslooma kehapikkus oli 101 cm, samas kui kõige pikem isasloom oli vaid 86,6 cm. Emaste keskmine kehapikkus oli 78,5 (SE±2,45) cm ning isastel 66,6 (±1,95) cm. Enamik isaseid nastikuid jäi pikkusvahemikku 61-71 cm, samas kui enamikel emasloomadel jäi kehapikkus vahemikku 72,4-84,9 cm. Ka tüvepikkused olid emasloomadel isasloomadega võrreldes märksa suuremad: emastel maksimaalselt 84 cm ja isastel 65,5 cm. Kehakaalud erinesid sugude vahel statistiliselt oluliselt (Tabel 1). Kõige pikem isane nastik kaalus vaid 140 g, samas kui võrdse pikkusega emane oli täpselt kaks korda raskem – 280 g. Suhteline sabapikkus oli sugude vahel samuti väga erinev: isasloomade suhtelised sabapikkused olid oluliselt suuremad kui emastel (Tabel 1). Madude pikkus ja kaal olid omavahel väga tugevas korrelatsioonis ($r_s = 0,91$ ja $p < 0,0001$; $N = 42$).

Tabel 1. Nastikute kehamõõtmete sõltuvus soost (esitatud on mõõdetud tunnuste keskmised väärtused)*

Mõõdetud tunnus	♀ (min – max)	♂ (min – max)	t	p
Kehapikkus (cm)	78,5 (61,5 – 101)	66,6 (51 – 86,6)	3,84	0,0005
Tüvepikkus (cm)	64,3 (50 – 84)	52,9 (42,5 – 71)	4,34	<0,0001
Suhteline sabapikkus	0,18 (0,17 – 0,2)	0,21 (0,17 – 0,26)	-3,71	0,0007
Kaal (g)	169,5 (70 – 290)	74,8 (50 – 140)	5,59	<0,0001

*Tabelis olevatele olulisusväärtustele tegin ka Bonferroni korrigeerimise, mille järel jäid kõik tabelis olnud väärtused jätkuvalt oluliseks

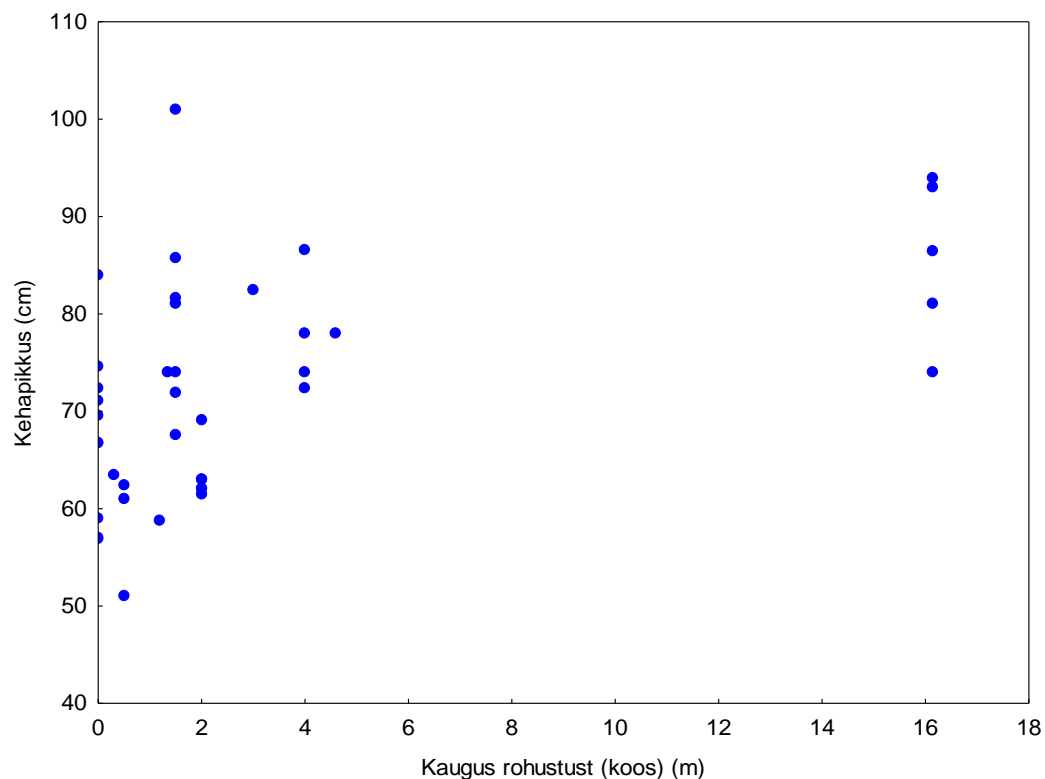
Emaste nastikute peesituskohtade keskmised kaugused kõrgest rohustust olid suuremad (keskmiselt 5,3 m; SE±1,5 m), maksimaalselt 16,2 m) kui isastel (1,2 ±0,3 m, maksimaalselt 4 m). Mõlema soo puhul leidus ka isendeid, kes olid peesituskohaks valinud kõrge rohu piiri. Samas oli peesituskoha keskmine kaugus metsast mõlema soo puhul võrdlemisi sarnane – emastel 55±13,04 m ja isastel 55,7±16,27 m. Erinevalt kõrgest rohustust ei kasutanud metsapiiri peesituskohana üksi isend. Emasloomadel oli minimaalne kaugus metsast 1,4 m (maksimaalne 160 m) ning isastel 4,1 m (maksimaalne 237,5 m).

3.2 Kehapikkuse seos peesituskoha kaugusega varjest

Töös leiti oluline positiivne seos mao kehapikkuse ja peesituskoha kauguse vahel kõrgest rohustust (Spearmani astakorrelatsioon: $r_s=0,48$; $p=0,0016$; Joonis 3). Samas, sugude kaupa eraldi analüüsidest tuli seos peesituskoha kaugusega kõrgest rohustust oluliseks vaid isastel madudel ($r_s=0,52$; $p=0,016$), kuid emastel seos puudus ($r_s=0,43$; $p=0,069$). Et selgitada välja soo mõju tugevus, testiti kõigi püütud isendite kehapikkusi koos ning isendi sugu võeti kovariaadina arvesse. Analüüsi tulemusena osutus, et kaugus kõrgest rohustust seostus just kehapikkuse, mitte isendi sooga (Tabel 2).

Tabel 2. Nastiku (*Natrix natrix*) kehapikkuse ja soo seos peesituskoha kaugusega varjest (ANCOVA)

Efekt	df	SS	F	p
Kehapikkus	1	118,8	6,19	0,017
Sugu	1	32,6	1,7	0,2
Viga	37	710,4		



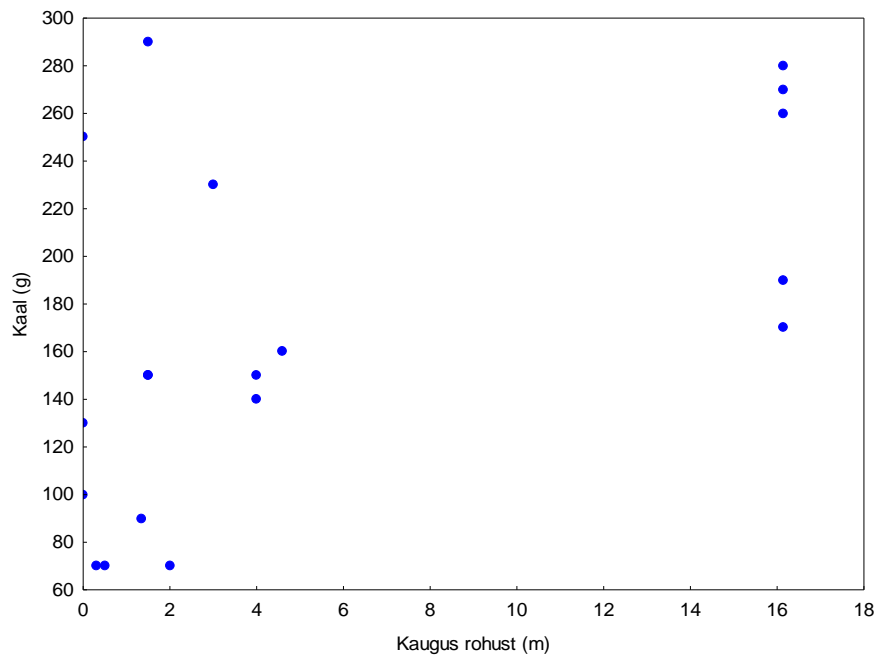
Joonis 3. Nastikute kehapikkuse seos peesituskoha kaugusega kõrgest rohustust (Spearmani: $r_s=0,48$; $p=0,0016$).

Nastikute kehapikkuse ja peesituskoha kauguse vahel metsast statistiliselt olulist seost kummagi soo puhul ei ilmnenud (emastel $r_s=0,22$; $p=0,38$ ja isastel $r_s=0,21$; $p=0,37$).

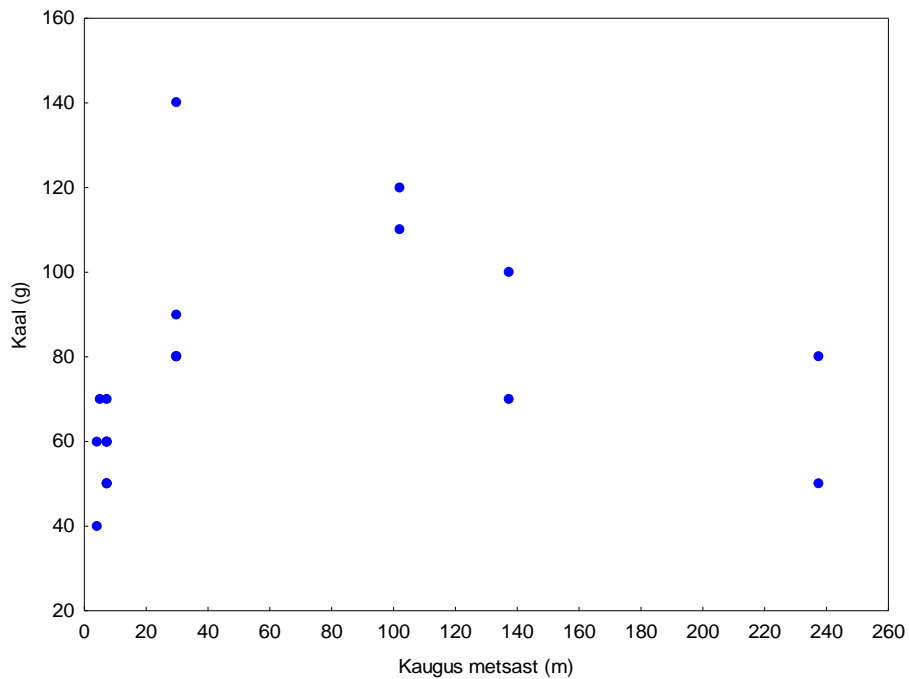
3.3 Kehakaalu seos peesituskoha kaugusega varjest

Lisaks kehapikkusele uurisin ka seost mao kehakaalu ja peesituskoha kauguse vahel varjepaigast. Mao kehakaal korreleerus positiivselt nii peesituskoha kaugusega kõrgest rohustust ($r_s=0,48$; $p=0,002$) kui ka kaugusega metsast ($r_s=0,38$; $p=0,015$). Kui analüüsisin uuritud tunnust sugude kaupa eraldi, siis korreleerus isendi kaal emastel positiivselt peesituskoha kaugusega kõrgest rohustust ($r_s=0,55$; $p=0,014$; Joonis 4), kuid isastel mitte

($r_s=0,23$; $p=0,33$). Vastupidiselt emasloomadele ($r_s=0,33$; $p=0,17$) korreleerus isasloomade kehakaal aga peesituskoha kaugusega metsast ($r_s=0,57$; $p=0,007$; Joonis 5).



Joonis 4. Emaste nastikute kehakaalude seos peesituskoha kaugusega kõrgest rohustust (Spearman: $r_s=0,55$; $p=0,014$).



Joonis 5. Isaste nastikute kehakaalude seos peesituskoha kaugusega metsast (Spearman: $r_s=0,568$; $p=0,007$).

3.4 Mitmefaktoriline elupaigamudel

Elupaigamudeli ühetunnuselises regressioonanalüüsis tulid statistiliselt oluliseks kuus tunnust seitsmest: kaugus kõrgest rohustust (suurem kaugus eelistatud), veest ja lagedast (mõlemal eelistatud väiksem kaugus) ning metsa, rohu ja lageda ala osakaalud (esimesel juhul eelistatud väiksem, teistel juhtudel suurem osakaal) 15 m elupaigamudelid (Tabel 3).

Tabel 3. Nastikute kehapiikkuste seos elupaiga tunnustega ühetunnuselises regressioonanalüüsis. Statistiliselt olulised tunnused on tähistatud tärniga ($p \leq 0,15$; $N=41$)

Uuritud tunnus	Koefitsient	p
Kaugus kõrgest rohustust	0,014	0,00044*
Kaugus metsast	0,00032	0,36
Kaugus veest	-0,0018	0,055*
Kaugus lagedast	-0,045	0,014*
Metsa % osakaal	-0,0037	0,000054*
Lageda % osakaal	0,0039	0,0069*
Rohu % osakaal	0,0023	0,024*

Lõppmudelisse valisin neli sõltumatut tunnust, mis omavahel ei korreleerunud: (1) kaugus kõrgest rohustust; (2) kaugus veest; (3) metsa osakaal elupaigakompleksis ja (4) kõrge rohustu osakaal elupaigakompleksis. Lõppmudelisse valitud tunnustest tuli analüüsis oluliseks vaid üks – peesituskoha kaugus kõrgest rohustust (Koefitsient 0,014; $SE=0,0036$; $LL=-147,91$; $\chi^2 = 6,04$; $p=0,014$).

3.5 Peesitamistrateegia – üksi või hulgakesi?

Logistilise regressioonanalüüsi tulemusena selgus, et peesitamine grupis või üksikult ei sõltu isendi soost ($\chi^2=0,091$; Koefitsient -0,28; $t(30)=-0,3$; $p=0,76$), küll aga tema kehapiikkusest ($\chi^2=4,16$; Koefitsient -0,1; $t(30)=-1,82$; $p=0,041$).

4. Arutelu

4.1 Liigi üldine morfoloogia

Läbiviidud uuringust ilmnis suguline dimorfism Eesti nastikutel – emasloomad olid suuremad kui isasloomad. Minu tulemuste järgi on Eestis elavad nastikud Iraanis elavatest nastikutest oluliselt suuremad. Enamus mõlemast soost Iraani nastikute kehapikkustest jäi vahemikku 40–45 cm, mis oli minu leitud nastikute kehapikkusest 30% lühemad, sest enamiku isaste kehapikkus jäi antud uurimustöös vahemikku 61-71cm ning emastel 72,4-84,9 cm. Maksimaalsed kehapikkused olid isastel nastikutel enam-vähem võrdsed: Eesti nastikutel 85 cm ja Iraani nastikutel 86,6 cm, kuid Iraanis püütud emasloomade maksimaalne kehasuurus jäi oluliselt alla minu püütud nastikute valimi omale, vastavalt 76,7 cm ja 101 cm. Seevastu Saksamaa nastikutega võrreldes on Eesti nastikud veidi väiksemad: sealse uurimuse järgi oli kõige pikema emaslooma kehapikkus 121 cm ning enamus isaseid isendeid olid pikkusklassis 70-79 cm.

Miks on isastel nastikutel pikemad sabad kui emastel? Nastikutel paistab saba pikkuse olulisus ilmnevat tõsiasjas, et isased võitlevad omavahel emaslooma viljastamisvõimaluse eest – seda nimetatakse viljastumispalliks (ingl. k. „*breeding ball*“), kus mitu isast on korraga ühe emase ümber mässitud, kuid viljastada saab emaslooma vaid üks isend. Sellisel juhul tulevad pikem saba ja sellega kaasnevad suuremad hemipeenise sirgutaja lihased isasele kasuks. Emaste suuremat tüvepikkust ja sellest tulenevat suuremat kaalu on seletatud kehaõõne suurema osakaaluga – kui kehaõõs on suurem, on selles ka rohkem ruumi potentsiaalsele munakurnale ning nii saab isend rohkem või suuremaid mune muneda (Gregory 2004, Hu et al. 2013). Fakt, et võrdse pikkusega emasloom oli kaks korda raskem kui sama pikk isasloom iseloomustab hästi, et isased kasvavad pigem pikkusesse, et omada suuremaid hemipeenise sirgutaja lihaseid.

Sünnihetkel on madude populatsioonide sugudevaheline suhe tavaliselt 1:1, kuid vanemates vanusegruppides kaldub see sageli ühe või teise soo poole. Seda võib põhjustada näiteks erinev kisklussurve, kuid päris kindlalt pole need põhjused siiski teada. Esineb ka võimalus, et uuringute käigus on ühe soo esindajaid olnud lihtsam kätte saada või üks sugupool on läinud meelsamini ülespandud lõksudesse (Mertens 1995). Sugude suhe, mis

minu valimis ei erinenud oluliselt 1:1, viitab sellele, et uuritud Puhtu-Laelatu nastikupopulatsioon on tugev ja elujõuline.

4.2 Suguline dimorfism peesituskoha valikul

4.2.1 Kehapikkus peesituskoha kaugust metsast mõjutava tegurina

Kuna maod on ektotermised loomad, siis vajavad nad oma kehatemperatuuri tõstmiseks päikese soojust. Peesituskoht on mao jaoks koht, kus ta päikesest pärinevat soojust akumulereerib ja toidu seedimiseks energiat ammutab. Peesituskoha kaugus metsast, kui ühest võimalikust varjupaigast, mis kaitseb madu kiskluse eest, ei seostunud minu uuringus nastikute kehapiikkusega kummagi soo puhul. Seega võib kirjanduse allikatele toetudes pidada metsa pigem liikumiskoridoriks erinevate elupaigalaikude ja talvitumiskohtade vahel, kui eelistatud varjupaigaks. Seda tulemust toetab ka Kanadas tehtud uuring, kus metsast püütud *Elaphe obsoleta obsoleta* isendid, kes märgistati telemetriiliste saatjatega, rändasid leiukohast oluliselt kaugemale kui need isendid, kes leiti metsast väljas olevatelt aladelt ehk keda suure tõenäosusega tabati poole rände pealt (Blouin-Demers & Weatherhead 2001). Metsad ei sobi nastikutele ilmselgelt peesituskohtadeks, kuna puud varjavad liigselt päikest ja lisaks ei paku liiga hõre rohuline piisavalt kaitset kiskluse eest. Ka Itaalias tehtud uuringust selgus, et nastikute esinemine ei sõltunud metsa olemasolust lähikonnas, samas kui teistel sealsetel madudel (*Vipera aspis*, *Elaphe longissima*) oli metsa olemasolu oluline (Luiselli & Capizzi 1997). Lätis, kus uuriti roomajate eelistatud metsatüüpe, selgus et kui arusisalik (*Zootaca vivipara*) ja vaskuss (*Anguis fragilis*) eelistasid vastavalt nooremaid männikuid ja kuusikud (arusisalik) ning vanemaid männikuid (vaskuss), siis nastikul metsatüübi osas eelistus puudus (Ceiräns 2002). Seega pole mets nastiku jaoks oluline elupaigakomponent ning kui seda kasutatakse vaid rändekoridorina, siis kasutab nastik seda igal juhul, olenemata sellest, mis tüüpi metsaga on tegemist. Kuigi minu uuringus ei osutunud kaugus metsast madude peesituskoha valikul oluliseks, jäävad metsaalad ikkagi varasemates uurimustes kindlaks tehtud nastikute päevase kodupiirkonna territooriumile, milleks on 0,18-120,5 ha (Reading & Jofré 2009). Seetõttu vajab metsa rolli väljaselgitamine nastiku elupaigakompleksis kindlasti edasisi uuringuid.

4.2.2 Kehapikkus peesituskoha kaugust kõrgest rohustust mõjutava tegurina

Minu uuringus ilmnes positiivne seos nastikute kehapikkuse ja peesituskoha kauguse vahel kõrgest rohustust. See tulemus ei ole kooskõlas Suurbritannias tehtud vaatlusega, kus selliseid seoseid ei tuvastatud (Gilbert & Compton 2013). Peesituskoha kaugus kõrgest rohust korreleerus positiivselt mao kehapikkusega, ehk mida suurem oli madu, seda kaugemal varjest ta peesitada julgus. Kuna mao kehapikkus osutus oluliseks ka sugusid arvesse võttes, siis mitte üksnes emasloomad, kui suurem sugupool, ei söanda peesitada varjepaigast kaugemal, vaid ka suuremad isasloomad. Seega, ka sugude siseselt valivad just suuremad isendid varjepaikadest eemal asuvaid peesituspaiku, ehk suguline dimorfism ei olnud oluliseks mõjutajaks. Vastupidiselt minu tööle, Ameerika Ühendriikides läbi viidud uuringus leiti siiski selge seos mao soo ja varjepaiga kauguse ning selle iseloomu vahel. *Pituophis melanoleucus*´e isasloomad peesitasid põõsapuhmastikele lähemal kui emased, samuti otsisid isased varju langenud puutüvede all või sees, samal ajal kui emased varjusid maapinnal langenud lehtede vahel. Emastele piisas märkimisväärselt väiksemast varjest ja nad julgusid olla varjest kaugemal kui isased (Burger & Zappalorti 1989).

Eestis ohustavad nastikuid mitmed linnud, suuremad kärplased ning ka teised suuremad imetajad. Ka selle töö välitööde ajal märkasin uurimisalal ühte ameerika naaritsat (*Neovison vison*), mispeale sel päeval enam nastikuid sealt uurimisalalt ei leidnud. Põhjused, miks isendid eelistavad siiski varjepaikadest eemal peesitada võivad olla järgmised: (i) kuna rohurinne peab olema piisavalt kõrge, et pakkuda madudele varjepaika, siis tekitab see omakorda varju, mis ulatub kaugemale ka rohurinde servast; (ii) mida kaugemal servaalast, seda täielikum on päikesepaiste ja kõrgem maapinna temperatuur, nagu selgus ka minu mõõtmistest. Täielikult päikesepaistel oleva maapinna temperatuur erines rohustu varjus olevast temperatuurist peaaegu 10 °C. Nii saab suurem madu ennast avatud alal kiiremini üles soojendada ja peab viibima varjest väljas, röövloomadele eksponeeritult, lühemat aega. Väiksemad isendid see-eest valisid oma peesitusala varjepaigale lähemal, kus suurema kindlustunde lõivsuhteks on pikem peesitamisele kuluv aeg. Kuna kõrgele rohustule lähemal on maapinna temperatuur madalam, siis tuleb maal päikse käes viibida kauem, mis omakorda suurendab kiskluse ohtu.

4.2.3 Kehakaal peesituskoha valikut mõjutava tegurina

Üle kogu valimi korreleerus nastikute kehakaal positiivselt nii peesituskoha kaugusega kõrgest rohustust kui ka metsast. Tulemust toetab ka asjaolu, et madude pikkus ja kaal on omavahel tugevas korrelatsioonis. Kui vaadata sugupooli eraldi, siis emastel seostub kehakaal peesituskoha kaugusega kõrgest rohustust ning isastel kaugusega metsast. Seega on kehakaalu aspektist peesituskoha valikul suguline dimorfism oluliseks mõjutajaks. See tulemus ei ühti ühegi minu poolt läbitöötatud, varasemalt tehtud madude elupaiga uuringuga, kuid samas ei olnud neis arvestatud ka isendite kaalusid.

Miks just emastel isenditel oli kaal positiivses korrelatsioonis kaugusega kõrgest rohustust? Arvatavasti on see nii sellepärast, et emased on märksa suuremad – nii pikemad kui ka raskemad. Madudel korreleerub kaal oluliselt keha ümbermõõduga ning raskem ja suurema ümbermõõduga madu ei saa ennast peita madalas rohus. Metsas on rohurinne aga madal või pea olematu. Sellepärast ei korreleerunud ka emastel, kes on märkimisväärselt suuremad kui isased nastikud (vt tabel 1), ei kaal ega pikkus positiivselt kaugusega metsast, sest peale levikukoridori või talvitumispaiga metsal olulist väärtust neile ilmselt pole. Kuna madude kehapiikkused olid positiivses seoses kaugusega kõrgest rohustust, siis korreleerus emastel nastikutel ka kehakaal kaugusega kõrgest rohust.

Miks aga erinevalt emasloomadest esines isasloomadel seos varjepaiga iseloomu ning isendi pikkuse ja kehakaalu vahel – pikemad maod eelistasid peesitada kõrgest rohustust kaugemal, samas kui raskemad maod eelistasid peesitada metsast kaugemal? Isasloomadel võib kehakaal kaugusega metsast positiivselt korreleeruda sellepärast, et isased kasvavad pigem pikkusesse ja mitte kaalu kuna isasloomade vahelistes võitlustes on pikkusest rohkem kasu kui kaalust (vt eespool toodud põhjendusi), kuid emastel on vajalikud mõlemad parameetrid, et olla võimeline munema suuremaid munakurni. Metsas on rohurinne küll madal või puudub täielikult, kuid peenikesele maole võib sellest häda korral piisata. Nendest tulemustest võib järeldada, et isastele nastikutele võib ka mets arvestatavat varjepaika pakkuda. Selline tulemus on vastupidine Kesk-Ameerikas tehtud uurimusega sealse rästiklaste sugukonda kuuluva liigiga, kellel ei tuvastatud erinevusi emaste ja isaste elupaigakasutustes (Wasko & Sasa 2010).

4.3 Elupaigamudel

Nastikute elupaigamudelis tuli kõige olulisemaks faktoriks kõrge rohustu. Seega, kui elupaigas puudub kõrge rohustu, siis on nastikute kohtamise tõenäosus minimaalne. Seda teadmist saab kindlasti kasutada olukordades, kus tahetakse hoida või taastada nastikute elupaiku ja suurendada populatsioonide elujõulisust. Minu uuringuga sarnasele tulemusele jõuti ka Austraalias, kus leiti, et mürknastiklaste sugukonda kuuluva *Pseudechis australis*'e esinemise tõenäosust suurendas oluliselt kõrge rohustu olemasolu elupaigas (McDonald & Luck 2013).

Kõrge rohustu, nagu näitavad minu uuringu tulemused (Joonis 3), on Eestis elavate nastikute jaoks kõige olulisema tähtsusega varjepakkuja, lisaks on see ka elupaigaks nastiku põhitoidule: kahepaiksetele, närilistele ning limustele. Tulemustest on näha, et väiksemad ja suuremad nastikud kasutavad peesituspaiku kõrgest rohustust erineval kaugusel. Enim kasutatakse siiski peesituskohana ala, mis ei ole täiesti rohustu piiril, kuid samas ka sellest mitte väga kaugel. Ka Suurbritannas läbiviidud uurimusest selgus, et teise sümpatrilise maoliigi, hariliku rästikuga võrreldes kasutab nastik peesituseks rohkem avatud alasid (Gilbert & Compton 2013). Tõenäoliselt tuleneb see asjaolust, et rästik on oluliselt parema kaitsevõimega. Samuti on nende kahe mao kaitsetehnika väga erinev – kui nastik on pigem varjetesse pageja või surnu mängija (ka selle magistritöö uurimuse valimist viis madu mängisid surnut, kuid enamus siiski pagesid uurija eest), siis rästiku kaitsemehhanism on jääda paigale, mitte liigutada ning vajadusel kasutada enesekaitseks mürki. Nagu eespool mainitud, on roomajad kogu maailmas ohustatud loomarühm, mistõttu on uued teadmised nende elupaigavalikust olulised nii liikide kaitse korraldamiseks kui elupaikade kvaliteedi tõstmiseks.

Samas ei olnud huvitaval kombel uuritud nastikutel peesituspaigas oluliseks rohu osakaal minu moodustatud elupaigakompleksis. See tähendab, et seni kuni peesituspaigale on kõrge rohustu piisavalt lähedal, ei ole selle pindala osakaal elupaigakompleksis oluline.

Varasemas kirjanduses on välja toodud nastikute elupaiga eelistusena veekogude lähedus (Mertens 1995). Samas ei tulnud minu analüüsidest ka see tulemus peesituskoha kaugusest oluliseks. See paistab vastuoluline tulemus, kuid silmas tuleb pidada, et kuigi

nastikud toituvad veekogude ääres veepiiri lähedal, ei ole veekogu kaugus peesituskohast niivõrd oluline, kuna toitumisaeg on nastikutel hämaras, aga peesitamine toimub päikesepaistelisel päevaaegadel. Lisaks ei ole veekogu nastikutele varjepakkujaks nagu seda on rohi, mistõttu kaugus kõrge rohustust neile peesituspaiga valikul just niivõrd oluline on.

4.4 Peesitusstrateegia – üksi või grupis?

Nagu näitas logistiline regressioonanalüüs, peesitavad väiksemad nastikud suurema tõenäosusega gruppides kui kehapikkuselt suuremad isendid ning grupid moodustatakse just väikesemõõdulistest nastikutest, mitte suurtest ja väikestest isenditest segamini. Selles aspektis suguline dimorfism peesitusstrateegiat ei mõjutanud. Mida suurem on madu, sõltumata soost, seda suurema tõenäosusega peesitab ta üksikult. Kui suuremad nastikud peesitasid varjetest kaugemal, ehk olid eksponeeritusest tulenevate ohtude suhtes vähem kartlikud kui väiksemad nastikud, siis nii nagu nad peesitavad varjest kaugemal, võiksid nad peesitada ka liigikaaslastest kaugemal. Samas kui väiksemad isendid peesitavad varjele lähemal võiks nende kindlustunnet omakorda suurendada ka mitmekesi koos peesitamine.

Rohkem silmapaare märkab kiskjat paremini, kuid samuti tõmbab suurem grupp enam tähelepanu (Thunken et al. 2014). Kuigi suurem grupp väikseid nastikuid ei peleta kiskjaid, esineb sellele vaatamata grupis mõnetine lahjendusefekt – kuna võimalikke saakloomi on rohkem, siis iga üksiku isendi võimalus saagiks langeda on väiksem. Samas lõivsuhtena väiksema kisklusohu eest saab grupis peesitavatest madudest igauks vähem päikesekiirgust, sest mitmekesi koos olles katab mõni väga lähedal olev naaberisend osa teisest isendist. Soolist eelistust gruppidesse koondumisel minu analüüsid ei näidanud. Seega on grupis või üksikult peesitamisel määravaks isendi suurus ning peesitusgrupis võivad olla emased ja isased nastikud koos. Kuigi maod on erakliku eluviisiga ja väljaspool paaritumisperioodi puutuvad eri soost isendid kokku vaid juhuslikult, hoitakse vajadusel peesitamise ajal kokku ka sugusid arvestamata. Selline käitumine erineb paljudest teistest loomadest, eriti imetajatest, kus rühmi moodustavad sageli vaid emasloomad või noored isasloomad (Connor & Krutzen 2015).

Huvipakkuv on ka asjaolu, et uurimisaladelt ei õnnestunud mul leida suuremaid gruppe kui kolm isendit, mis võib näidata, et grupi suurusel on samuti piirangud. Suur grupp

tõmbab liialt palju kiskjate tähelepanu või siis suureneb võimalus, et teised liigikaaslased hakkavad liialt päikesevalgust varjama. Siinkohal spekuleerin arvamusega, et kõige efektiivsemaks grupi suuruseks nastikute puhul võikski olla kolm isendit – ilmselt ei tõmba see liiga palju kiskjate tähelepanu ja iga isend saab piisavas koguses päikese soojust, kuid samas on ikkagi olemas lahjendusefektiks piisav arv isendeid. Selle aspekti väljaselgitamiseks on vaja teha lisauuringuid ning seda just grupi suurust manipuleerivate katsete näol.

5. Kokkuvõte

Käesoleva magistritöö käigus uurisin Eesti nastikute sugulisest dimorfismist tulenevat erinevat elupaigakasutust. Uuringu viisin läbi Lääne-Eestis Puhtu-Laelatu looduskaitsealal ning Puhtu laiul, kus ühtekokku püüdsin kinni 42 nastikut. Eesmärgiks oli välja selgitada, millised maastikuelemendid pakuvad kõige paremat varjet nastikutele ning kas madude peesitus- ja varjepaikade valik sõltub isendi soost, kehasuurusest ja -kaalust. Lisaks uurisin, kas nastikute peesitamine grupina ja individuaalselt sõltub nende kehapiikkusest ning kas peesitusgrupid eristuvad sugude lõikes.

Peesituskohad digitaliseeriti MapInfo programmis, mille abil moodustati iga leiukoha ümber 15-meetrise raadiusega elupaigakompleks ning viidi läbi mitmefaktoriline regressioonanalüüs elupaigamudeli koostamiseks. Selle abil selgitati välja nastikute elupaigakasutuse kõige tähtsamad elemendid. Grupis peesitamise sõltuvuse välja selgitamiseks madude pikkusest ja soost tehti logistiline regressioonanalüüs.

Töö tulemusel selgus, et Eesti nastikutel esineb, erinevalt Iraanis elavast nastikute populatsioonist, suguline dimorfism. Emased nastikud olid keskmiselt 78,5 cm pikad, samas kui isased olid vaid 66,6 cm. Sellised tulemused paigutavad Eesti nastikud Saksamaa kui suuremate ja Iraani kui väiksemate nastikute vahele. Olulise tulemusena selgus, et kehapiikkuselt suuremad nastikud valisid peesituskohti varjepaikadest oluliselt kaugemal kui väiksemad isendid, kuid sugulist dimorfismi peesituskoha valikul ei ilmnunud. Sama soo väiksemad isendid olid kartlikumad ja peesitasid varjele lähemal kui sama soo suuremad isendid.

Peesituspaiga kauguse seoses nastikute kaaluga tuli aga suguline dimorfism oluliseks mõjutajaks – emaste kaalul oli positiivne seos kaugusega rohustust ja isaste kaalul kaugusega metsast. Viimane ilmnes uudse tulemusena, et isastele nastikutele võib mingil määral arvestatavaks varjeks olla ka mets. Varasemad selle valdkonna tulemused pakuvad metsa olulisuseks nastikutele vaid liikumiskoridorina või talvitumispaijana. Varjepaikadest tuli mõlema soo puhul oluliseks kõrge rohustu olemasolu (kõrgusega vähemalt pool meetrit).

Teise uudse tulemusena ilmnes, et väiksemad nastikud peesitavad suurema tõenäosusega grupis kui suuremad maod. Lisaks oli huvitav tulemus, et maksimaalne nähtud

grupi suurus kogu vaatlusperioodil oli kolm isendit. Tõenäoliselt tagab grupis peesitamine lahjendusefekti ning parema kiskjate märkamise. Peesitusgrupid ei olnud aga sooliselt eristatud, ehk koos peesitasid nii isased kui emased maod. Elupaigamudeli analüüs näitas, et Eestis on nastikutele peesituskoha valikul kõige olulisemaks faktoriks selle kaugus kõrgest rohustust, kuhu vajadusel pageda. Samas ei tulnud olulisena välja rohustu osakaal elupaigakompleksis ega veepiiri kaugus peesituspaigast.

6. Kasutatud kirjandus

- Ahmadzadeh, F., Carretero, M. A., Mebert, K., Faghiri, A., Atael, S., Hamidi, S. & Bohme, W. (2011). Preliminary results on biological aspects of the grass snake, *Natrix natrix* in the southern coastal area of the Caspian Sea. *Acta Herpetologica* **6**(2): 209-221.
- Bauer, A. M. (1998). *Encyclopedia of reptiles & amphibians*. San Diego, Academic Press.
- Blouin-Demers, G. & Weatherhead, P. J. (2001). Habitat use by black rat snakes (*Elaphe obsoleta obsoleta*) in fragmented forests. *Ecology* **82**(10): 2882-2896.
- Bonnet, X., Guy, N. & Shine, R. (1999). The dangers of leaving home: dispersal and mortality in snakes. *Biological Conservation* **89**(1): 39-50.
- Burger, J. & Zappalorti, R. T. (1989). Habitat Use by Pine Snakes (*Pituophis melanoleucus*) in the New Jersey Pine Barrens: Individual and Sexual Variation. *Journal of Herpetology* **23**(1): 68-73.
- Ceirāns, A. (2002). On the importance of tree stand composition and age in forest habitats of *Anguis fragilis*, *Zootoca vivipara*, and *Natrix natrix* (*Squamata: Sauria: Anguillidae, Lacertidae; Squamata: Serpentes: Colubridae*). *Herpetozoa* **15**: 63-74.
- Ceirāns, A. (2004). Reptiles in sub-boreal forests of Eastern Europe: patterns of forest type preferences and habitat use in *Anguis fragilis*, *Zootoca vivipara* and *Natrix natrix* (*Squamata: Sauria: Anguillidae, Lacertidae; Serpentes: Colubridae*). *Herpetozoa* **17**: 65-74.
- Ceirāns, A. (2007). Microhabitat Characteristics for Reptiles *Lacerta agilis*, *Zootoca vivipara*, *Anguis fragilis*, *Natrix natrix*, and *Vipera berus* in Latvia. *Russian Journal of Herpetology* **14**(3): 172-176.
- Connor, R. C. & Krutzen, M. (2015). Male dolphin alliances in Shark Bay: changing perspectives in a 30-year study. *Animal Behaviour* **103**: 223-235.
- Degregorio, B. A., Manning, J. V., Bieser, N. & Kingsbury, B. A. (2011). The spatial ecology of the eastern massasauga (*Sistrurus c. catenatus*) in Northern Michigan. *Herpetologica* **67**(1): 71-79.
- Gilbert, C. M. J. & Compton, S. G. A. (2013). Differences in basking site selection between the sympatric snakes *Vipera berus* and *Natrix natrix*. *Herpetological Bulletin*(126).

- Gregory, P. T. (2004). Sexual dimorphism and allometric size variation in a population of Grass Snakes (*Natrix natrix*) in Southern England. *Journal of Herpetology* **38**(2): 231-240.
- Guicking, D., Lawson, R., Joger, U. & Wink, M. (2006). Evolution and phylogeny of the genus *Natrix* (*Serpentes* : *Colubridae*). *Biological Journal of the Linnean Society* **87**(1): 127-143.
- Harestad, A. S. & Bunnell, F. (1979). Home range and body weight--a reevaluation. *Ecology* **60**: 389-402.
- Hu, M., Tan, Q. & Yang, D. (2013). Relationships among female body size, clutch size, and egg size in captive *Deinagkistrodon acutus*. *Acta Ecologica Sinica* **33**(6): 1778-1783.
- Kindler, C., Bohme, W., Corti, C., Gvozdik, V., Jablonski, D., Jandzik, D., Metallinou, M., Siroky, P. & Fritz, U. (2013). Mitochondrial phylogeography, contact zones and taxonomy of grass snakes (*Natrix natrix*, *N-megaloccephala*). *Zoologica Scripta* **42**(5): 458-472.
- Luiselli, L. (1996). Individual success in mating balls of the grass snake, *Natrix natrix*: Size is important. *Journal of Zoology* **239**: 731-740.
- Luiselli, L. & Capizzi, D. (1997). Influences of area, isolation and habitat features on distribution of snakes in Mediterranean fragmented woodlands. *Biodiversity and Conservation* **6**(10): 1339-1351.
- Löwenborg, K., Karvemo, S., Tiwe, A., Hagman, M. (2012). Agricultural by-products provide critical habitat components for cold-climate populations of an oviparous snake (*Natrix natrix*). *Biodiversity and Conservation* **21**(10): 2477-2488.
- Löwenborg, K., Shine, R., Kärverno, S. & Hagman, M. (2010). Grass snakes exploit anthropogenic heat sources to overcome distributional limits imposed by oviparity. *Functional Ecology* **24**(5): 1095-1102.
- Madsen, T. (1984). Movements, home range size and habitat use of radio-tracked grass snakes (*Natrix natrix*) in southern Sweden. *Copeia*: 707-713.
- McDonald, P. J. & Luck, G. W. (2013). Density of an environmental weed predicts the occurrence of the king brown snake (*Pseudechis australis*) in central Australia. *Herpetological Journal* **23**(3): 161-165.

- Meister, B., Ursenbacher, S. & Baur, B. (2012). Grass Snake Population Differentiation Over Different Geographic Scales. *Herpetologica* **68**(1): 134-145.
- Mertens, D. (1995). Population structure and abundance of grass snakes, *Natrix natrix*, in central Germany. *Journal of Herpetology*: 454-456.
- Pyron, R. A., Burbrink, F. T. & Wiens, J. J. (2013). A phylogeny and revised classification of *Squamata*, including 4161 species of lizards and snakes. *Bmc Evolutionary Biology* **13**: 53.
- Reading, C. J. & Jofré, G. M. (2009). Habitat selection and range size of grass snakes *Natrix natrix* in an agricultural landscape in southern England. *Amphibia-Reptilia* **30**(3): 379-388.
- Sadeghi, N., Rastegar, N. & Yousefkhani, S. S. H. (2014). Sexual Size Dimorphism in *Eirenis collaris* Ménériés 1832 from Iran. *Russian Journal of Herpetology* **21**(4): 291-294.
- Zuffi, M. A. L., Fornasiero, S., Picchiotti, R., Poli, P. & Mele, M. (2010). Adaptive significance of food income in European snakes: body size is related to prey energetics. *Biological Journal of the Linnean Society* **100**(2): 307-317.
- Thunken, T., Eigster, M. & Frommen, J. G. (2014). Context-dependent group size preferences in large shoals of three-spined sticklebacks. *Animal Behaviour* **90**: 205-210.
- Tu, M. C., Wang, S. A. & Lin, Y. C. (2000). No divergence of habitat selection between male and female arboreal snakes, *Trimeresurus s. stejnegeri*. *Zoological Studies* **39**(2): 91-98.
- Wasko, D. K. & Sasa, M. (2010). Habitat selection of the terciopelo (*Serpentes: Viperidae: Bothrops asper*) in a lowland rainforest in Costa Rica. *Herpetologica* **66**(2): 148-158.
- Williams, K. E., Hodges, K. E. & Bishop, C. A. (2014). Phenology and demography of Great Basin Gophersnakes (*Pituophis catenifer deserticola*) at the northern edge of their range. *Herpetological Conservation and Biology* **9**(2): 246-256.

7. Sexual dimorphism as a habitat selection factor for Common Grass Snake (*Natrix Natrix*)

Martin Jürgenson

Summary

In this Master's thesis I studied the difference in habitat selection caused by sexual dimorphism in Common Grass Snake in Estonia. The study was completed on 42 Grass Snakes in Western-Estonia Puhtu-Laelatu conservation area and on Puhtu islet. The aim was to find out which landscape elements offer the best cover to Grass Snakes and if their basking site and cover element selection differs between sexes and sizes (length and weight). In addition, I studied the underlyings of basking in groups and individually and if the basking group composition differs by sex.

The basking sites were digitalized with the MapInfo software and a 15 m radius habitat complex was made around each finding spot. The habitat model was made with multifactorial regression analysis and was used to reveal the most important elements in the Grass Snakes' habitat selection. To find out if basking in groups depends on snakes' sex or length a logistic regression analysis was made.

As a result of this thesis, I found out that the Grass Snakes in Estonia unlike the Grass Snakes in Iran, do show a sexual dimorphism. Female snakes were significantly longer than males (females' average total length was 78.5 cm, while males' was 66.6 cm). These lengths position the Grass Snakes in Estonia in between Germany's and Iran's Grass Snakes sizes (bigger and smaller respectively). An important result was that individuals with greater total lengths chose their basking sites significantly further from the cover than did the ones with smaller total lengths, but no impact from sexual dimorphism was discovered. The Grass Snakes with smaller total lengths from the same sex were significantly more timid than individuals with greater total lengths.

Sexual dimorphism was however an important factor as a basking site selection according to Grass Snakes' weight – females had a positive correlation between bodyweight and basking sites' distance from tall grass while males had a positive correlation between bodyweight and basking sites' distance from the woods. The fact that the woods can be an important cover element for male Grass Snakes is new a result in the field, because studies so

far only mark the woods' significance to Grass Snakes as a migration corridor or a hibernation site. The most important cover element for Grass Snakes based on the analyses of this thesis is tall grass, at least half a meter high, in the habitat.

Another new result for this field, again where sexual dimorphism did not play a significant role, was the fact that Grass Snakes with shorter total lengths were basking more likely in groups than the longer snakes. The fact that I did not manage to find a basking group greater than three individuals was interesting by itself. Basking in group probably acts as a dilution effect and for better spotting of potential predators. The group composition was not, however, limited by sex, both male and female Grass Snakes basked together. The habitat model analysis pointed out that the most important landscape element for a basking site selection in the habitat for Grass Snakes is tall grass into which they can flee. However the distance to water nor the percentage of grass cover in the habitat complex played a significant role in basking site selection.

8. Tänuavaldused

Ma tahan kindlasti tänada oma elukaaslast, Linda-Liisa Veromanni, kes aitas välitöödel nastikuid püüda, pildistada, mõõta ning hiljem analüüsi teha. Väga suur tänu ka minu juhendajale Riinu Rannapile, kes oli väga suureks abiks teema väljamõtlemisega, analüüside tegemise ja tõlgendamisega ning kogu töö kokkupanemisega. Samuti Eve Veromanni, kes korraldas ja võimaldas mulle välitööde ajaks öömaja ning hiljem konsultateeris ka statistiliste analüüsidega. Veel tahan tänada Asko Lõhmust, kes võimaldas mulle stipendiumi, mis aitas mul tegeleda suvel vaid oma teadustööga. Tahaksin tänada ka oma teist juhendajat, Giedrius Trakimast, kes võimaldas mulle ligipääsu kirjanduse allikatele ning samuti aitas kaasa töö valmimisele.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, _____ Martin Jürgenson _____,
(*autori nimi*)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose
_____ Suguline dimorfism nastikute elupaigavalikut mõjutava
tegurina _____,
(*lõputöö pealkiri*)

mille juhendaja on _____ Riinu Rannap _____,
(*juhendaja nimi*)

- 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.

