

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
LOOMAÖKOLOOGIA ÕPPETOOL

Kris Egert Rünkjanen

Linnastumise mõjud linnupopulatsioonidele

Bakalaureusetöö

Juhendaja: PhD Marko Mägi

TARTU 2017

Linnastumise mõjud linnupopulatsioonidele

Linnastumine on loodusmaastike asendumine inimtekkeliste maastikega tuues kaasa ökosüsteemide ja nende liigilise koosseisu muutuse. Linnastumisega kaasaskäivate mitmesuguste keskkondlike muutuste tõttu on selle tüüpiline tulemus järsk liigilise mitmekesisuse vähenemine. Linnastumine on tänapäeva maailmas üha intensiivsem ja laiaulatuslikum ning seepärast on vaja tunda ja teada sellega kaasnevaid ökoloogilisi mõjusid nii üksikutele liikidele, ökosüsteemidele kui ka elurikkusele üldiselt. Käesolevas töös antakse üldine ülevaade sellest, kuidas linnastumine mõjutab linnuliigirikkust ning selle positiivsetest ja negatiivsetest mõjudest linnupopulatsioonidele.

Märksõnad: Linnastumine, liigiline mitmekesisus, selektiivsurved

The effects of urbanisation to bird populations

Urbanisation is the replacement of natural landscapes to create anthropogenic landscapes and through that changing ecosystems and their species composition. Various environmental changes that accompany urbanisation typically result in a rapid decline in species diversity. In today's world urbanisation is more widespread and intense than ever and that's the reason why it is important to know the related ecological effects to separate species, ecosystems and the general biodiversity. The thesis at hand gives a general review about how urbanisation affects the bird species diversity and it's positive and negative effects to avian populations.

Keywords: Urbanisation, species diversity, selective pressures

Sisukord

Sissejuhatus	4
1. Linnatingimustega kohastumine.....	5
2. Linnastumist soodustavad ja välistavad keskkonnatingimused.....	9
3. Füsioloogilised, morfoloogilised ja geneetilised muutused	12
3.1 <i>Füsioloogilised muutused</i>	12
3.2 <i>Morfoloogilised muutused</i>	14
3.3 <i>Geneetilised muutused</i>	15
4. Käitumuslikud muutused.....	17
5. Looduskaitse.....	18
6. Toitumine	20
7. Sigimine.....	21
Kokkuvõte	22
Summary	24
Tänuavaldused.....	26
Kasutatud kirjandus.....	27

Sissejuhatus

Kõigist kiiretoimelistest inimese põhjustatud keskkonnamuutustest on linnastumine üks ohtudest bioloogilisele mitmekesisusele (Marzluff 2016). Linnastumine on loodusmaastike asendumine inimtekkeliste maastikega tuues kaasa ökosüsteemide ja nende liigilise koosseisu muutuse. Linnastumine kätkeb mitmesuguseid keskkonna muutusi: loodusliku taimestiku asendumine ehitistega ning rohealade killustumine; toiduallikate muutumine ning nende ruumiline koondumine; otsese inimehäiringu suurenemine; röövloomade liigilise koosseisu muutumine ning valgus-, heli- ja keemiareostuse suurenemine. Selliste kiirete ja drastiliste keskkonnamuutuste tõttu eeldatakse, et paljud liigid ei tule toime uudsetes tingimustes. Linnastumise tüüpiline tulemus on seetõttu järsk liigilise mitmekesisuse vähenemine. Siiski on ka liike, kelle puhul avab linnastumine uue ökoloogilise niši, mis on võimaldanud populatsioonide suurenemist ja laiemat levikut. Need loomad võivad olla linnades edukamad, kui nende metsikus looduses elavad liigikaaslased. Näiteks on Põhja-Ameerikas pesitsevate rabapistriike (*Falco peregrinus*) asustustihedus suurim just linnades (Gahbauer et al. 2015). Siiski on ka edukatel loomadel linnas probleeme. Linnade ehitustegevuse tõttu on enamike loomade elupaigad killustunud, mistõttu peavad nad oma territooriumi suurendama. Linnaloomade nagu pesukaru (*Procyon lotor*), koiott (*Canis latrans*) ja mägra (*Meles meles*) puhul on territoorium linnades tihtipeale väiksem, tõenäoliselt neile sobilike ressursside rohkuse tõttu. Mägra puhul on väiksem kodupiirkond seotud aedade ja tagahoovide kõrge toidutootlikkusega (Davison et al. 2009). Loomastiku liigilise mitmekesisuse muutumise uurimine linnastumise gradiendil ning muude linna ökoloogiliste protsesside mõistmine on oluline hindamiseks linnastumise negatiivseid (ja ka positiivseid) mõjusid ning leidmaks lahendusi negatiivse mõju vähendamiseks. On prognoositud, et aastaks 2030 elab linnades 60% maailma rahvastikust (Grimm et al. 2008). Seega muutuvad linna- või osaliselt linnastunud keskkonnad üha olulisemaks ka elurikkuse säilitamisel, sest linnade pindala suureneb pidevalt.

Käesoleva bakalaureusetöö eesmärk on anda ülevaade linnastumise positiivsetest ja negatiivsetest mõjudest linnupopulatsioonidele.

1. Linnatingimustega kohastumine

Reeglina väheneb loomade asustustihedus ebasoodsates tingimustes (Evans et al. 2011). Linnastumise seisukohalt saab jaotada liike linna vältivateks, linnaga kohanevateks või ärakasutavateks – vastavalt sellele, kas liigi arvukus on suurem (linna ärakasutavad liigid), sarnane (kohastuvad liigid) või väiksem (vältivad liigid) juhuslikult eeldatust (Sol et al. 2014). Linnaga kohastuvaid ja seda ärakasutavaid liike nimetatakse linna taluvateks. Linna ärakasutajad on tavaliselt põlised avatud maastike liigid, nt rohumaadel ja puisniitudel elavad linnuliigid. Samas linnaga kohastuvad linnud on reeglina põlised metsa või vooluveekogude äärsete pustute liigid (Conole 2014).

Linnad on oma tehiskkuse ning inimeste ja koduloomade rohkuse tõttu paljudele liikidele uudne keskkond. Näiteks kipuvad hajusalt ja nähtavates kohtades pesitsevad linnuliigid linnu vältima (Evans et al. 2011). Võimetus kiiresti kohaneda uudsete oludega suurendab aga linnade laienedes väljasuremise tõenäosust (Sol et al. 2012). Kiiresti sigivate ja lühikeste sigimistsüklitega liikide kohanemine on märksa tõenäolisem, kui aeglaselt ja harva sigivatel lindudel, sest kohanemise kiirus sõltub põlvkondade vahetumise kiirusest. Lindudel on linnastumisega kohanemiseks mitmeid strateegiaid, kuid eelkõige iseloomustavad linnalinde paljunemiskiirusesse investeerimise asemel strateegiad, mis maksimiseerivad järglaspõlvkonna ellujäämist (Sol et al. 2012). Linnastumisega seostatakse ka liigi suurt kasvukiirust, keha ja aju suurust, rändsust, toitumistüüpi ja sigimisstrateegiat (Evans et al. 2011).

Näiteks on väikese pesakonnaga liigid linnades tavalisemad suure pesakonnaga liikidest, kuid väiksem pesakond kompenseeritakse pika eluea ja sagedasema paljunemisega, kiire ja aeglase kasvukiiruse telge kasutatakse linnastumise kontekstis harvem (Sol et al. 2012). Samas on linnakeskkonnas hakkama saamiseks oluline ka suhteline aju suurus, mis seostub suurema käitumusliku plastilisusega (Møller 2009; Maklakov et al. 2011; Kark et al. 2007). Võime kohaneda käitumuslikult uute ökoloogiliste tingimustega võib olla üks seletustest, miks väikse pesakonnaga liigid on linnades nii edukad (Sol et al. 2012). Siiski on viiteid, et see seletus on keerulisem ja suhteliselt suurem aju on vaid üks faktor, mis soosib liigi linnastumist (Sol et al. 2014).

Kesk-Euroopas läbi viidud uuring lindude aju suuruse seostest kohastumisvõimega on näidanud, et 82 linnuliigi seas olid suhteliselt suuremate ajudega ning kuulusid suurema tõenäosusega sugukondasse kus liikide ajumaht on suurem, need linnud, kes paljunesid kesklinna piirkonnas (Maklakov et al. 2011). See toetab hüpoteesi, et suur aju soodustab linnakeskkonnas elamist. Aju suurust on korduvalt seostatud loomade võimega kohaneda uute või muutuvate keskkonnatingimustega, mis võib olla linnastumisel kasulik omadus (Maklakov et al. 2011 ja sealsed viited).

Tiheda inimasustusega piirkondade linnustik muutub vastavalt liikide sigimisedukusele, pesarüüstele ja/või pesaparasitlusele. Näiteks on leitud USA edelaosas San Diegos, et linnaga kohanenud liikide (nt välusidrik, *Junco hyemalis*) suur asustustihedus võib tuleneda vähemalt osaliselt paremast pesitsemisedukusest linnas (Rodewald et al. 2013 ja sealsed viited). USA-s Seattle'i linnupopulatsioonide 12-aastane uuring näitas, et linnas pesitsevad liigid olid edukamad, kui metsast sõltuvad linna vältivad liigid (Marzluff et al. 2015). Uuringu jooksul suurenes lindude liigiline mitmekesisus ja vähenes rohkearvuliste liikide osakaal populatsioonis. Linnastunud aladel edukad olnud liigid olid edukad ka metsastes piirkondades, samas metsast sõltuvad liigid ei suutnud linnastuda. Inimese linnusõbralikkus mõjutab samuti linnustikku – kohtades, kus inimesed toitsid sageli linde ja panid neile pesakaste, oli lindude arvukus keskmisest suurem; kohtades, kus inimesed pidasid kasse, mõnikord ka samaaegselt lindude toitmisega, oli lindude arvukus madalam (Marzluff et al. 2015).

Loodusliku valiku mõju linnakeskkonnas muudavad mitmed erinevad asjaolud. Näiteks toidu ja vee kättesaadavus ning kiskluse varieeruvus on linnas tihtipeale väiksem kui loodusmaastikus (Noske 1998; Schoech & Bowman 2001). Samas muudab pidev ehitustegevus keskkonna füüsilisi omadusi, milledega kohastumiseks on vajalikud käitumuslikud või morfoloogilised muutused, mis võivad viia muutusteni populatsiooni geneetilises struktuuris (Shochat et al. 2006).

Hoolimata üha suurenevast uuringute arvust, on linnakeskkonnas hakkama saamiseks vajalike käitumuslike kohastumiste tekkemehhanismid endiselt ebaselged. Vaadeldud käitumuslikud kohastumused võivad osaliselt peegelduda fenotüüpilises plastilisuses. Käitumuslikku plastilisust peetakse üheks põhiliseks mehhanismiks, mis võimaldab loomadel uute keskkonnamuutustega hakkama saada, aidates kaasa populatsiooni

püsimisele (Sol 2003). Tähelepanek, et linnas ja linnast väljas elavate loomade käitumine erineb, ei viita siiski selle tunnuse plastilisusele, sest sarnast muutust võib oodata ka kahe täiendava muutuse tulemusena (Sol et al. 2013).

Linnastuva liigi jaoks on esmaseks takistuseks linna saabumine, sest kõikidel loomadel pole võimalik linnakeskkonda jõuda ja end seal sisse seada. Saabumisstaadium on esmane filter, mis tingib linna ning seda ümbritseva keskkonna vahelise liigilise erinevuse. Mitmete sissetalutud liikide (näiteks koduvarblane *Passer domesticus* ja kuldnokk *Sturnus vulgaris*) edukus linnades viitab sellele, et saabumiskiiranguteta võiks linnades elada palju rohkem erinevat liike loomi. Saabumine on olemuselt kahe protsessi – levimise ja elupaigavaliku – kombinatsioon. Levimiskäitumist peetakse üldiselt plastilisemaks kui elupaigavalikut. Üksikisendite kohasus peaks eeldatavalt olema kõrgem levimiseelsete keskkondadega sarnastes keskkondades, mille tingimustele ollakse juba kohanenud või on olemas varasemad edukust tõstvad kogemused. See peaks üldjoontes vähendama erinevate elukeskkondadega kohanemise motivatsiooni ja suurendama niši konservatismi. Linnakeskkonna suure erinevuse tõttu loodusmaastikest on eelduspärane, et mitmed liigid väldivad sellistesse keskkondadesse elama asumist (Sol et al. 2013 ja sealsed viited).

Parema õppimis- või kohastumisvõimega isendid/liigid muudavad oma elupaika tõenäolisemalt kui vähem plastilised liigid. Esmalt on neil suurem kalduvus avastada ja kohaneda uute ökoloogiliste võimalustega ja sellest tulenevalt kujuneda generalist-oppordunistideks. Nii peetaksegi mitmeid linnaloomi käitumiselt oppordunistlikeks (Møller 2009; Sol et al. 2012a). Käitumuslikult vähem plastiliste liikide puhul on ootuspärane uute situatsioonide vältimine, mis teeb nad vähem altiks elupaika vahetama. Teisalt peaks käitumuslikult plastilisemad loomad olema tolerantsemad elupaigavalikut piiravate faktorite osas. Kuigi keskkonnatunnuste hindamisvõimet peetakse osaliselt geneetiliselt määratuks võivad osad loomad õppida kasutama uusi märke parima elupaiga valimiseks. Must-kärbsenäpid (*Ficedula hypoleuca*) näiteks on võimelised kasutama pesapaiga valikul kindlaid keskkonnas leiduvaid märke (Seppänen et al. 2011). Mõnede liikide nagu näiteks rasvatihaste (*Parus major*) puhul võivad isendid elupaiga kvaliteedi hindamiseks kasutada informatsiooni, mida saadakse teise liigi isendite, antud näite puhul sinitihaste (*Cyanistes caeruleus*), olemasolust või paljunemisedust, seda juhul, kui liikidel on sarnane keskkonnanõudlus (Parejo et al. 2008). Selle tulemuseks võib olla uute liikide sisserände suurenemine, kuni konkurentsi hind ületab võimaliku kasu.

Käitumuslikult plastiliste loomade kõrgkvaliteediliste elupaikade otsimise ja halvema kvaliteediga elupaika jäämise vahel peaks lõivsuhe olema väiksem (Stamps 2001). Põhjuseks on see, et parema õppimisvõimega loomadel on tavaliselt pikem eluiga (González-Lagos et al. 2010). Seega on nende liikide jaoks paljunemisvõimaluse edasilükkamise või vahelejätmise kulu väiksem, mis omakorda suurendab võimalusi uusi ja potentsiaalselt paremaid elupaiku avastada. Sellised liigid puutuvad elu jooksul tõenäolisemalt kokku elupaiga muutustega, mis teeb tõenäolisemaks elupaiga vahetuse vajaduse.

Kuigi eelnevalt mainitud nüansid viitavad sellele, et saabumisstaadium elimineerib üksikisendeid nende käitumusliku plastilisuse järgi, ei ole see alati nii. Üheks põhjuseks on pikaealisemate loomade kartlikus uudes keskkonnas, sest nende elukäigustrateegias on täisealiste isendite ellujäämus olulisem järglaste arvukusest. Seega võib otsus uude keskkonda elama asuda sõltuda ohust uudes keskkonnas. Saabumisstaadium võib elimineerida üksikisendeid isiksustunnuste põhjal, kui populatsioonis on pärilik varieeruvus sõltuvalt käitumisviisidest, mis mõjutavad levikut või elupaiga valikut. Käitumisviisid, mida on seostatud leviku ning elupaiga valikuga on näiteks julgus (*boldness*) ja uudishimu (*exploration*; Overington et al. 2011). Isendid, kes saabuval ajal, mil liigikaaslaste arvukus on madal, kipuvad paaruma endasarnase käitumisega partneriga (Phillips & Suarez 2012). Selline protsess suurendab erinevusi linnas elutsevate ja linnaväliste populatsioonide vahel (Sol et al. 2013).

Linnastunud linnuliikidel on omane parem levimisvõime, kõrgem innovaativsus, lühemad põgenemisdistsantsid, suuremad immuunsussüsteemi organid, kõrgem viljakus, kõrgem adultide ellujäämus ning pikemad pesitsushooajad ja suuremad populatsioonid, kui maapiirkonnas elutsevatel sugulasliikidel (Møller 2009). Arvestades, et nende fülogeneetilised eellased paljunesid inimtegevusest mõjutamata keskkonnas, võib järeldada, et need erinevused on seotud eduka linnastumisega.

2. Linnastumist soodustavad ja välistavad keskkonnatingimused

Maailma erinevate piirkondade linnad on omavahel füüsilise elukeskkonnana palju sarnasemad kui erinevate piirkondade looduslikud elupaigad. Nii on näiteks linnastunud lindudele, taimedele ja teistele liikidele Sydney ja Berliini elupaigad teineteisele palju suurema tõenäosusega sarnasemad, kui neist linnadest väljaspool asuvad looduslikud piirkonnad (McKinney 2006). Selle põhjuseks on linnaplaneerimise ja inimeste käitumise tavapärased. Näiteks istutavad inimesed linnadesse puid, loovad parke, tekitavad toidujäätmeid ning niisutavad maapinda. Selle tõttu on linnakeskkonnad reeglina liigilise koosseisu poolest loodusmaastikega võrreldes homogeensemad.

Näiteks USA idaosas asuvates linnades on umbes 31% alast kaetud puudega (Nowak et al. 1996), mida on oluliselt vähem kui linna ümbritsevas looduses. Samal ajal on USA lääneosa preeriates, rohtlates või kõrbealadel asuvates linnades puid oluliselt rohkem kui loodusmaastikus (Henderson et al. 1998), sest inimesed istutavad puid linna juurde. Sarnane situatsioon on ka seoses temperatuuri ja veeressurssidega. Linna soojussaare efekti tõttu on linnad ümbritsevast keskkonnast soojemad ning tänu massiivsetele niisutusprojektidele on kõrbelinnades saadaval suuremates kogustes vett kui looduses (Collins et al. 2000).

Linnalindude liigirikkus sõltub loodus- ja poollooduslike maastiku liikide ja sünantroopsete liikide suhtest. Näiteks väheneb sünantroopsete linnuliikide asustustihedus metsasuse suurenedes. Marzluff (2005) uuring näitas, et Seattle'i ümbruses USA-s on 50-60% ulatuses metsaga kaetud aladel suur lindude liigirikkus, sest keskkond toetab paljude liigigruppide vajadusi. Linnastunud aladel oli linnustik liigivaesem, sest ainult kaheksa sünantroopset liiki ja alla viie kohaliku liigi suutsid elada loodusliku pinnaseta maastikel. Samamoodi on metsastunud aladel liigirikkus väike, sest linnustik koosnes peaaegu täielikult 15st pärismaisest linnuliigist (Marzluff 2005).

Linnuliikide inimasulatest kadumine ja taasasustamine sõltub loodusliku taimestiku olemasolust. Loodusliku taimestiku hajus esinemine suurtel aladel soodustab liikide kadumist; linnades on olukord vastupidine, seda juhul, kui säilinud taimestiku juurde

kuuluvad suuremad rohekoridorid. Kohtades, kus loodusmaastik on säilinud, kuid on inimkasutuses, peaksid liigid kaduma kiiremini, seda sõltumata looduslike elupaikade paiknemisest (Marzluff 2005). Koloniseerivad liigid, kelle elupaiganõudlus pole suur, saavad kasu kiskjate või inimtegevusele tundlike konkurentide taandumisest linnapiirkondadest.

Fragmenteerunud loodusmaastikel varieerub linnustik sõltuvalt loodusliku taimkatte hulgast ja linnastunud maa osakaalust. Seattle'i ümbruse piirkonnad, kus linnastunud ala ja metsa osakaal on keskmisel tasemel, oli liigirikkus suurim – 20 – 35 liiki laululinde. Suurema inimasustatusega aladel või asustamata piirkondades oli aga alla 20 liigi laululinde. Looduslikes piirkondades oli madal linnustiku mitmekesisus seal, kus olid küllaltki homogeensed okaspuumetsad. Seal, kus keskkond oli mitmekesisem, oli ka linnuliikide mitmekesisus suurem, kuid ka nendes piirkondades oli mitmekesisus väiksem kui keskmise linnastumistasemega aladel (Marzluff 2005).

Kuigi linnastumise gradientide mõju pole ühene, sest erinevate linnade keskkonnad on siiski erinevad (Sol et al. 2013), ilmnevad mõned üldised seaduspärasused. Mitmetes uuringutes on täheldatud kõrvalekaldeid oodatud tulemustest. Näiteks on leitud, et liigirikkus on suurim keskmiselt linnastunud aladel, mitte aga äärelinnas (Blair 1996). Seda ilmselt suuresti tänu asulate biotilisele homogeensusele (McKinney 2006), ning linnaloomastiku sarnasusele suurel geograafilisel skaalal (Jokimäki et al. 2002). Sellistes linnukooslustes on domineerivad seemnetoidulised linnud, keskmise suurusega segatoidulised linnud ja paiganing hulgulinnud samal ajal kui maapinnal pesitsejad, rändlinnud ja metsalinnud, eriti putuktoidulised, on vähearvukamad (Chamberlain et al. 2009).

Linnade loomastiku kujunemisel peetakse oluliseks ka linnade soojussaare-efekti, mis tagab linna stabiilsema mikrokliima, pakkudes paremaid ellujäämisvõimalusi karmides oludes ja pikendades vegetatsiooniperioodi parasvöötme linnades. Loomade toitmine, kas otseselt lisatoiduga linnutoidumajades või kaudselt (nt eksootiliste taimede viljad ja seemned või ka äraviskatud toiduga) võib lisaks puhverdada hooajalisi keskkonnamuutusi (Shochat et al. 2006 ja sealsed viited).

Samas võib soojussaare-efekt põhjustada kuuma- ja põuastressi troopilistes, kõrbe ja subtroopilistes linnades elavatel liikides. Kunstlikult niisutatud alad võivad leevendada kuumusest tingitud veekadu (nt Guadalajara Mehhikos - Jauregui 1991; Phoenix Arizonas -

Brazel et al. 2000; Gaborone Botswanas - Jonsson 2004) ja soodustab mõnede liikide kohanemist põuase linnakeskkonnaga.

Troopilistes, kõrbe ja subtroopilistes linnades on üheks kõige märgatavamaks mõjuteguriks rohualade muutumatus aastaringse muruplatside ja parkide niisutamise tõttu (Imhoff et al. 2000). Seega arvatakse, et kontrasti poolest kuuma-külma ja vihma-põua hooegade vahel võib linnu vaadata kui „pseudo-troopilisi mulle“ hoolimata laiuskraadist. Seetõttu on mõned kohalikud liigid väga edukad sellises vähemuutuvas keskkonnas, mis soodustab kõrgemat liigi asustustihedust linnas. Näiteks seostatakse lendrebase saabumist Melbourne'i just soojussaare-efektiga, sest see leevendas pikaajalise kliimamuutuse mõjusid – soojemad talve miinimumtemperatuurid ja suurenenud produktsioon tegid linnakeskkonna sarnasemaks põhjapoolsema elusloodusega, kus see liik tavaliselt elutseb (Parris & Hazell 2005).

Linnade haldusjuhtimine mõjutab samuti linnalooduse kujunemist, sest tihtipeale püüeldakse muidu ebaühtlaselt jaotunud ressursside ühtlase jaotamise poole, mis muudab linnakeskkonna homogeensemaks (Shochat et al. 2006).

Linnade suhteline füüsiline sarnasus võimaldab linnas hästi kohanenud liikidel oma levilat laiendada, mistõttu on mõned liigid muutunud kosmopoliitseteks. Sellisteks liikideks on näiteks kuldnokk ja koduvarblane (McKinney 2006) ja ka kodutuvi (*Columba livia*). Kuldnokad on väljaspool oma loodusliku leviala Euraasia lääneosas (Ghorpade 1973) suutnud sissetalumise tõttu levida kõikjale maailmas (Higgins et al. 2006). Ka koduvarblased on levinud sissetalumise tõttu looduslikust arealist Euraasias ja Põhja-Aafrikas kaugemale Põhja- ja Lõuna-Ameerikasse, Lõuna-Aafrikasse ja Austraaliasse, olles seetõttu kõige laiemal levikuga metsik lind maailmas (Anderson 2006).

Levila laienemist linnastumise tõttu esineb ka piiratuma levilaga lindude seas. Näiteks võimaldas vähenenud aastaegade muutuse mõju välusidrikul elama asuda San Diegosse Kalifornias, muidu elutseb liik põhja pool (Shochat et al. 2006). Väike erinevus aastaegades kunstlikku niisutuse või pideva toidu juurdevoolu tõttu võimaldab mitmetel linnuliikidel pikendada pesitsusaega võrreldes metsikus looduses elavate liigikaaslastega (Noske 1998). Veelgi enam, mitmetes linnades, kaasa arvatud parasvöötme linnades leidub invasiivseid troopilisi linnuliike (nt munkpapagoid *Myiopsitta monachus* Hispaanias Valencias; Murgui & Valentin 2003). Nende lindude loodusesse mittelevimine viitab sellele, et linnakeskkonnad pakuvad liikidele ellujäämiseks vajalikke tingimusi.

3. Füsioloogilised, morfoloogilised ja geneetilised muutused

3.1 *Füsioloogilised muutused*

On leitud, et mõnede linnuliikide linnas ja linnast väljaspool elutsevate populatsioonide isendite hormoonide tasemed erinevad. Näiteks on Tartus elavatel künnivarestel madalam kortikosterooni tase, kui Puhjas elavatel liigikaaslastel (Lodjak & Mägi 2014). Põhjuseid, miks linnas kortikosterooni, mis on üks stressi indikaatoreid, tase madalam on, võib olla mitmeid, kuid siiani pole veel suudetud teha kindlaid järeldusi. Hormooni taseme erinevuse põhjuseks võib olla krooniline stressiseisund, mis linnalindudel võib põhjustada hälbeid hormoonide erituses. Kuldnokkadel on näiteks leitud, et isendid, kes on pidevas stressiseisundis, on madalama kortikosterooni baastaseme ja stressivastusega (Cyr et al. 2007). Kõige tõenäolisemalt on linnas elavatel künnivarestel kortikosterooni tase madalam elupaiga maastike struktuuri ning vähenenud kisklusohu tõttu. Uuringud on näidanud, et linnud, kellel on stabiilne juurdepääs kvaliteetsetele toiduallikatele ja turvalistele elupaikadele on glükokortikoidide baastase madalam (Fontaine et al. 2011). Selle põhjal võib järeldada, et kortikosterooni madalam tase on hea indikaator lindude tervislikust seisust ning selle kaudu ka kohasusest keskkonnas hakkama saamiseks (Lodjak & Mägi 2014).

Linnalindudel on tavaliselt suuremad ajud ja nad on toitumiskäitumises innovaatilisemad kui metsikus looduses elavad linnud (Møller 2009; Maklakov et al. 2011). On siiski oluline välja tuua, et Kark et al. (2007) ja Evans et al. (2011) ei leidnud tõendeid, et innovaatilisus ja ajusuurus mõjutasid liikide kohanemist linnakeskkonnaga.

Võrreldes linnas ja maapiirkonnas elavate linnuliikide Fabriciuse pauna, on linnade linnuliikidel see oluline immuunkaitse organ suurem, kui loodusmaastikus elavatel liikidel, mis võib viidata sellele, et linnalinnud on resistentsed rohkematele parasiitidele (Møller 2009).

Parasvõõtmes on toidu kättesaadavus ja keskkonna temperatuur faktorid, mis mõjutavad enim loomade talvist ellujäämist. Vähemtuntud on toidu koostise ja ümbritseva temperatuuri mõju loomade kudede rasvhappete koostisele, mis on oluline paljude

füsioloogiliste protsesside jaoks nagu oksüdatiivne stress, põletikud, termoregulatsioon ja rakumembraani muutlikkus (Hulbert & Abbott 2012). Neid füsioloogilisi protsesse omakorda mõjutavad või reguleerivad välised stressorid nagu saasteainete tase, patogeensed infektsioonid ja temperatuur, mis kõik varieeruvad ajaliselt (nt aastaegade vahel) ja ruumiliselt (nt linna ja maaelupaikade vahel; Hulbert & Abbott 2012).

Seega rasvhapete koostise varieeruvus mõjutab tõenäoliselt loomade populatsioone erinevalt sõltuvalt nii aastaajast kui ka linnastumise astmest. Uurides loomade rasvhapete koostise varieeruvust erinevates elupaikades ja aastaegadel saame ülevaate toitumise erinevustest ja leida kindlaid rasvhappeid, mis võivad piirata või hõlbustada mingeid kontekstist sõltuvaid füsioloogilisi vastuseid keskkonnale. Lindudel ja muudel loomadel, kes elutsevad linnastunud aladel on kõrgem oksüdatiivne stress ja rohkem põletikke, kui metsikus looduses elavatel loomadel (Isaksson 2015). Suurelt osalt seletab seda erinevust linnaalade kõrgem saastatus (Stroh et al. 2007), kuid oksüdatiivset stressi tõstab ka kõrge omega-6-polüküllastumata rasvhapete sisaldus (Gomes et al. 2012). Seda rasvhapet ja oleiinhapet leidub rohkelt parasvöötme põhjaosas inimeste poolt talviti antavas lisatoidus, milleks on põhiliselt seemned ja pähkliid (Becker 2008). Oleiinhappe, termoregulatsioonis osaleva rasvhappe, kõrge tase linnu maksas võib aga aidata talvel energiat säästa (Andersson et al. 2015). Halva toitumise kahjulikust mõjust hoolimata linnaelupaikades on rasvhapete profiilide potentsiaalseid erinevusi linna ja maa linnupopulatsioonide vahel väga vähe uuritud.

Lindude levimisega linnamaastikus on seotud haiguste suurenenud ülekande asustustiheduse kasvades. Linde on tavaliselt tihedamalt toidumajade läheduses. See soodustab tihedamat füüsilist kontakti isendite vahel ja kontakti väljaheidete ja nakkust levitavate objektidega (nt suled ja söötmissaadmed). Kuna inimesed toidavad linde regulaarselt (Galbraith et al. 2014), siis võivad toidumajade ümbrusesse koonduda võimalikud nakkusallikad ning patogeenide ja parasiitide ülekandumise tõenäosus suureneb (Bradley & Altizer 2007). Halvimal juhul võivad linnutoidumajad soodustada haiguste ja parasiitide levikut niivõrd, et tekib epideemia. Näiteks ainurakse *Trichomonas gallinae* tekitatud trihhomonoos põhjustas aastatel 2007–2009 Briti saartel rohevindi populatsiooni 35% protsendilise languse (Lawson et al. 2012). Sarnane asi juhtus 1990ndate keskpaigas USA idaosas, kus mükoplasmooosi põhjustatud haiguse tõttu hukkusid kahe aasta jooksul rohkem kui pooled sealse piirkonna aed-karmiinleevikestest (*Carpodacus mexicanus*; Fischer & Miller 2015).

3.2 Morfoloogilised muutused

Linnakeskkonnas võivad morfoloogilised muutused tekkida kiiremini kui loodusmaastikus. Näiteks välusidrikel, kes asusid 1980ndatel elama Lõuna-Kalifornia rannikualadele, kasvas kahe aastakümne jooksul pärast populatsiooni tekkimist linnapopulatsioon kiiresti. Selle aja jooksul vähenes isendite valgete sabasulgede valge värvi osakaal 22% (Yeh 2004). Selle signaaltunnuse muutus oli loodusliku valiku, mitte plastilisuse või geneetilise triivi tulemus ja ilmestab erinevusi looduskeskkonna, kus on suur konkurents paarilise leidmiseks, ja linna vahel, kus suurem vanemhool ja konkurents toidu pärast on olulisem ning signaaltunnuste tähtsus väiksem (Yeh & Price 2004). Selle muutuse tekkimise paremaks mõistmiseks tuleb võrrelda mägede ja San Diego populatsioonide erinevaid elutingimusi. Mägedes elavate populatsioonide sigimisperiood on Lõuna-Kalifornias kliimaatiliste tingimuste tõttu piiratud, samas San Diegos elutsevad välusidrikud saavad nautida palju pehmemaid kliimaolusid. Seetõttu on nende sigimisperiood pikem ja nad paljunevad edukamalt, kui mäestikes elavad populatsioonid (Yeh & Price 2004). Käitumise plastilisus on see, mis võimaldab populatsioonil püsida linnakeskkonnas, mitte uute isendite sissetuleku. Kuigi Lõuna-Kalifornia ranniku kliima on elupaiga tüübist hoolimata pehmem kui sisemaa mäeahelikes, asustab uus populatsioon piiratud ala linnas, kus niisutussüsteemide lähedus ja ligipääsetavus on faktorid, mis soodustavad paljunemist hooaja lõpus. On tõenäoline, et selliste tingimusteta poleks linnapopulatsioonid kaua vastu pidanud (Yeh & Price 2004).

Nokamorfoloogia mitmekesisust on kasutatud ilmekaks näiteks loodusliku valiku mõjust tunnuse funktsionaalsusele ja arenguprotsesside varieeruvusele. Seemnetoiduliste lindude noka kuju mitmekesisus näitab, kuidas konkurents tingib morfoloogilisi erinevusi seemnete käsitlemiseks ja purustamiseks (Van der Meij & Bout 2006), millel võib omakorda olla mõju hääleaparaadi (*vocal tract*) ehitusele ja akustilistele paaritumissignaalidele (Slabbekoorn & Smith 2002; Podos et al. 2004). Näiteks suuremate ja tugevamate nokkadega linnud ei suuda nii kiirelt ja dünaamiliselt trillerdada. Samas muudavad noka pikkus ja avatavus hääleaparaadi pikkust, mis tingib teistsuguse sagedusega laulu (Nelson et al. 2005). Elupaigast sõltuv hääle levimine avaldab mõju nii laulu struktuurile (nt Wiley 1991) kui ka hääleaparaadile (Podos et al. 2004). Mitme sellise selektiivsurve olemasolu võib kas toetada algse nokakuju kohandumist või kasutades ära mitmekesiseid ja komplekseid

toiduotsinguvõimalusi soodustada toiduotsingute ja linnulauluga seotud morfoloogiate lahknemist eri suundades (Badyaev et al. 2008).

Selektiivsurvete mõju looduses saab iseloomustada aed-karmiinleevikeste kahe populatsiooni näitel. Tucsoni linna populatsioon ja Sonora kõrbe rahvuspargis elav populatsioon, kelle isendid on sarnase suurusega, kuid toitumisest tingituna erineb populatsioonide nokk. Kõrbepopulatsioon tarvitab põhiliselt väikeste kaktuste ja kõrreliste seemneid, linnapopulatsioonis on põhiliseks toiduks suured linnutoidumajadest saadavad päevalilleseemned (Shochat et al. 2004). Nagu ka paljudel teistel seemnetoidulistel leevikestel on aed-karmiinleevikeste nokad tugeva valikusurve all. Päevalilleseemned on palju suuremad ja kõvemad, kui seemned, millest toitused enne linnastumist nende esivanemad ning see on tekitanud lahknevusi lindude noka morfoloogias – linna aed-karmiinleevikestel on suurem hammustusjõud ja suurem noka avatus kui kõrbepopulatsiooni isenditel. Sellised muutused noka morfoloogias võivad tähendada lõivsuhet noka suuruse ja laulu omaduste vahel. Linna aed-karmiinleevikesed võivad oma pikemate ja suuremate nokkadega olla piiratud laulma keerukama struktuuriga laule, mida nõuab eelkõige linnakeskkond, kus taustamüra tõttu on soodustatud kõrgema sagedusega hääliitsuste esitamine (Slabbekoorn & Smith 2002). Laulu omadused, mida kõige rohkem mõjutab noka morfoloogia erinevus — lõõritamiskiirus ja nootide arv — on ka omadused, mille põhjal laulu järgi aed-karmiinleevike paarilist valib (Mennill et al. 2006).

Lindudel on kiskjate eest pääsemiseks kasulik, kui nende päänipuala suled on suhteliselt nõrgalt kinnitunud (Møller et al. 2006). Päänipualalt sulgede tugevam kinnitumine, seda võrreldes selja või rinnaala sulgedega, vihjab linnas elutsevate linnuliikide madalamale kohanemisele kiskjaohuga evolutsiooni jooksul. Seega linnuliigid, kelle päänipuala suled on suhteliselt nõrgalt kinnitunud, on linnades edukamad, sest nende arvukust mõjutab kiskjate arvukuse tõus vähem.

3.3 Geneetilised muutused

Geneetilist linnapopulatsioonide diferentseerumist võib ära hoida pidev migratsioon loodusesse ja loodusest linna ning ka inimesest tulenevad tegevused, mis konstrueerivad ja dekonstrueerivad terveid bioloogilisi kooslusi. Need võivad vähendada ka evolutsioonilist vastust nendele uudsetele selektiivsetele teguritele. Suuremat tähelepanu peaks pöörama linnade evolutsioonilistele külgedele, sest käitumuslike, füsioloogiliste ja morfoloogiliste

muutuste tüüp ja suund võib viidata, kuidas selektiivsed tegurid linnakeskkonnas erinevad teguritest nendes elupaikades, kus inimõju on väiksem (Yeh 2004).

Austraalias läbiviidud välieksperimendid viitavad sellele, et sisserännanud linnuliigid, mis saavutavad kõrgema asustustiheduse hakkavad tõenäolisemalt kasutama inimeste pakutud toiduallikaid (Sol et al. 2012a). Võimalik tagajärg loomade niiviisi toiduga varustamisel on suurenev väheliikuv eluviis, mis võib enamgi veel nende asustustihedust suurendada (Evans et al. 2012) ja isegi soodustada geneetilist lahknemist (Evans et al. 2012).

4. Käitumuslikud muutused

On mitmeid tõendusmaterjale, mis toetavad oletust, et mõned vaadeldud käitumuslikud kohastumused kajastavad fenotüübilist plastilisust. Üheks tõendiks on see, et mõned leitud käitumuslikest kohastumustest sisaldavad innovatsiooni ja/või õppimist nagu näiteks uudsete toiduallikate kasutamine või inimohule vastamine. Harakad (*Pica pica*) näiteks vähendavad agressiivset reaktsiooni inimeste vastu, kes ei kujuta nende pesale ohtu (Lee et al. 2011). Seda toetab harakate võime ära tunda inimeste individuaalseid omadusi (Belguermi et al. 2011) – võime, mis on olemas ka mitmel teisel linnades edukal linnul nagu *Mimus polyglottos* (Levey et al. 2009) ja kodutuvidel (Belguermi et al. 2011). On tehtud mitmeid eksperimente, mis viitavad linnalindude suuremale õppimisvõimele võrreldes linnast väljas elavate lindudega (Carlier & Lefebvre 1997; Seferta et al. 2001). Näiteks leiti, et linnas elavad antilli ruugetuvid (*Zenaida aurita*) olid vähem neofobsed ja õppisid kiiremini uusi toiduotsimisviise, kui vähem linnastunud aladel elavad tuvid ning õppisid rohkem oma liigikaaslastelt, kui teistelt sarnase eluviisiga linnuliikidelt (Carlier & Lefebvre 1997; Seferta et al. 2001).

Kuigi kiskjate mitmekesisus tavaliselt väheneb linnaelupaikades, siis mõnede generalist- ja opportunist-kiskjate asustustihedus võib suureneeda (Rodewald et al. 2011), mis võib põhjustada mitmeid täiendavaid käitumuslikke muutusi. Näiteks leiti, et inimese poolt kinnipüütuna käitusid linnapopulatsiooni linnud teistsuguselt kiskjate suhtes kui maapiirkonna populatsiooni linnud. See näitab tõenäoliselt erinevusi alade kiskjate koosseisus ja vastavate kaitsekohastumuste tekkimist.

Inimtekkelisel müral võib olla kahjulik mõju lindude omavahelisele suhtlusele, sest akustilised signaalid võivad müras sumbuda. Selle vältimiseks võivad linnud muuta oma akustilisi signaale kasutades näiteks kõrgema sagedusega ja/või pikemaid signaale. Suurenev arv uuringuid näitab erinevusi linnulaulu helikõrguses linnalindude ja metsikus looduses elavate lindude vahel. Sellised kohastumused on tõenäoliselt kasulikud, kuigi praegused tõendid sellest on piiratud. Isegi kui uudsetele oludele kohandumine on kasulik, ei pruugi see olla piisav. Uuring rootsiitsitajatest (*Emberiza schoeniclus*) näitas, et lärmakas asukohas elavad isaslinnud kohandasid helikõrgust, kuid polnud paarilise leidmisel siiski nii edukad, kui vaiksemates asukohtades elutsevad isaslinnud (Gross et al. 2010).

5. Looduskaitse

Otsene suremus inimtegevuste tulemusena võib mõjutada linnupopulatsioone, eriti kui selline suremus lisandub loomulikule suremusele (Anderson & Burnham 1976). Näiteks on linnas elavate värvuliste madalam poegade ellujäämus ja populatsioonide langus põhjustatud kasside kisklusest (Crooks & Soulé 1999).

Linnades võib pesarüüste olla sagedasem kui loodusmaastikus (Thorington & Bowman 2003; Phillips et al. 2005). See aga võib omakorda tingida linnu vältivate liikide veelgi madalama arvukuse linnades. Neid võimalusi ei saa siiski hinnata pikaajaliste ja ulatuslike empiiriliste uuringute vähesuse tõttu. Andmed näitavad, et linnades on arvukas generalistidest kiskjate nagu vareste, rottide, rebaste, kasside ja koerte hulk (Sorace 2002; Chace & Walsh 2006). Näiteks võivad linnud tihedamini sattuda väikekiskjate ja keskmise suurusega kiskjate (Crooks & Soule' 1999), koduloomade (nt hulkuvad kassid) ning röövlindude ja vareste ohvriks nende suurema asustustiheduse tõttu (Chace & Walsh 2006). Sõltuvalt linnast võib kisklussurve varieeruda, olles mõningates piirkondades kõrgem, teistes madalam kui loodusmaastikus. Üheks kisklussurvet vähendavaks faktoriks on linnas elavatele kiskjatele kättesaadava inimtekkelise toidu hulk (Rodewald et al. 2011).

Linnastumise ja suurenenud pesarüüste vahelisele seosele leiab üllatavalt vähe empiirilist toetust (Chamberlain et al. 2009). Uuringud, kus on kasutatud looduslike pesi, pole kas leidnud tõendeid (Reidy et al. 2009), on leidnud negatiivse seose (Ryder et al. 2010) või on leidnud seose pesarüüste ja linnastumisede arengu vahel (Phillips et al. 2005). Tehispesadel põhinevad uuringud kipuvad näitama kõrgemaid pesarüüstamise määrasid linnastunud keskkondades (Thorington & Bowman 2003; Jokimäki et al. 2005). Teisest küljest on võimalik, et linnakeskused võivad pakkuda varjupaika kiskjate eest (Gering & Blair 1999; Jokimäki et al. 2005). Üheks selliseks näiteks on meelind *Conopophila albogularis* Darwinis Austraalias, kelle puhul on kõrge paljunemisedukus seletatud röövloomade väikese arvukusega selles linnas võrreldes ümbritseva loodusega (Noske 1998). Seetõttu pole põhjanevaid otsuseid linnastumise ja pesarüüstamise suurenemise vahel võimalik teha pikaajaliste uuringute vähesuse ning linnamaastiku pideva kiire uuenemise tõttu (Rodewald et al. 2013).

Kisklusparadoksi lahendus võib olla see, et tänapäevased linnalindude populatsioonid kujutavad 'kiskluse mineviku kummitust', kus alles on need liigid, kelle edukust kasside ja

vareslaste rohkus ei mõjuta ning kiskluse suhtes tundlikud liigid on kadunud. Linnalindude ebatavaliselt suur asustustihedus ja kartmatu käitumine tähendab, et hüpoteesil, et kisklussurve on linnakeskkonnas tugev, on vähe empiirilist alust. Ühtlasi näitab see ka seda, et röövloomade ohvriks sattumise tõenäosuse hindamine röövloomade asustustiheduse põhjal võib olla eksitav. Seda järeldust toetavad ka uuringud lindude (Shochat et al. 2004) koriluskäitumisest, mis näitavad suuremat toidukonkurentsi linnades ning suuremat röövloomade saagiks langemise riski vabas looduses (Shochat et al. 2006).

Linnades on lindudel lisaks kiskjatele ka teisi märkimisväärseid ohte. Inimtekkeliste objektide nagu näiteks autode ja hoonetega kokkupõrked ja suurenenud kokkupuude saasteainetega – näiteks tina, mis võib vähendada elujõulisust. Näiteks Kanadas põhjustavad kokkupõrked majade akendega suurt suremust üle kogu riigi, kuid see suremus ei jagune võrdselt erinevate liikide või linnusugukondade vahel. Sarnane tulemus oli raadiomastidega kokkupõrgetest tuleneva suremusega. Tuulikute ehitusprotsess võib tähendada lindudele isegi suuremat ohtu kui tuulikute hilisem töötamine (Pearce-Higgins et al. 2012). Metsandus, maapealse nafta ja maagaasi pumpamine ning kaevandamine on veel mõned näited tegevustest, kus võib olla pikaajaline ja laiaulatuslik mõju elupaikadele, sealhulgas ka linnaelupaikadele. Suremus võib tulevikus veelgi suureneda kiirelt arenevate tööstusalade tõttu. Nii võib järgnevatel aastakümnetel mitmekordistuv tuulikute arv tõsta ka lindude suremust. Ka linde aidata püüdes võivad inimesed lindudele kahju põhjustada. Suurema asustustiheduse tõttu, eriti linnutoidumajade ümber esineb haiguste ülekannet sagedamini (Evans et al. 2015). Linde toitvate inimeste ja linnade looduskaitsejuhtide peamiseks eesmärgiks peaks olema vähendada haigusteriski toidumajade kasutamisel ja kaitsta toidumajasid kasutavaid linde, muud loodust ja inimesi (Galbraith et al. 2016).

Elupaiga killustumine on linnastumisprotsessi ootuspärane tulemus mõjutades loomade nii ajalisi kui ka ruumilisi elupaigakasutuse mustreid. Võimalikuks vastuseks killustumisele on see, et üksikisendid võivad laiendada territooriumit nii, et sinna mahub mitu väiksemat elupaigafragmenti, mis pakuvad piisavalt ressursse (Redpath 1995).

Inimeste põhjustatud lindude suremuse suurusjärgu ning selle mõju hindamine populatsioonide tasemel on hädavajalik looduskaitsemeetmete rakendamiseks, õigete kaitsetegevuste suunamiseks ja tulevaste uuringute suuna prioriteerimiseks. Eriti oluliseks kujunevad meetmete rakendamisel elupaikade kadumine ja kliimamuutustega arvestamine (Calvert et al. 2013).

6. Toitumine

Lindude lisatoitmine on väga levinud vabaajategevus mitmel pool maailma (Galbraith et al. 2014). Toidu kättesaadavuse parandamine võib mõjutada toidumajasid külastavate lindude tervist nii otseselt (nt muutused toitumises mõjutavad keha konditsiooni) kui ka kaudselt (nt lindude suurt arvukus toidumajade ümber põhjustab käitumuslikke muutusi), mis võib lõppkokkuvõttes mõjutada paljunemist ja ellujäämist. Näiteks on tõendeid, et inimestelt saadud toit parandab muusträsta (*Turdus merula*) ellujäämist talvel (Batten 1978) ja suurendab teiste lindude nagu tuvide ja kajakate asustustihedust (Coulson et al. 1987; Haag-Wackernagel 1995). Austraaliasse sisserändanud linnuliigid on kõrgema asustustiheduse korral hakkanud kasutama inimeste pakutud toitu (Sol et al. 2012a). Toidukülluse tingimustes väheneb lindude liikuvus, mis võib viia asustustiheduse suurenemiseni (Evans et al. 2012) ja isegi soodustada geneetilist lahknemist (Evans et al. 2012). Agressiivsemate liikide käitumine võib viia ressursi monopoliseerimisest tingitud arvukuse tõusulevõimalus, mida toetavad mõningad uuringud (nt Sol et al. 2012a). Siiski pole Sol et al. (2013) leidnud tõendeid, et linnaloomadel agressiivsus tõuseks. Kuigi on mitmeid uuringuid lisatoitmise mõjudest nii kunstlikes kui ka looduslikes tingimustes (nt Kubota & Nakamura 2000; Ruffino et al. 2014), leidub vähe uuringuid, mis käsitlevad lisatoitmise mõju linnalindude tervisele. Linnutoidumajade puhul on oluliseks mureallikaks haiguste suurenenu ülekanne.

Uus-Meremaal läbiviidud uuringud sellel teemal kinnitavad, et toidumaju külastavate lindude seas on haigused olemas ja lindude toitmine koos sellega seotud struktuuridega tekitab potentsiaalseid nakkuste ülekanderadu. Lisatoitmise mõju haiguste levimisele ja lindude kehaseisundile võib olla väga varieeruv, mis võib tähendada mitmel juhul ka nähtava mõju puudumist. Olulisena võib välja tuua patogeensete või parasiidsete infektsioonide ja kehaseisundiga seotud aspektide muutuse kõigi kolme uurimiskeskse liigi (koduvarblane, muusträsta ja värvuline *Zosterops lateralis*) puhul, mis ilmestab lindude, haiguste ja keskkonnavahelist keerulist dünaamikat. Lisaks näitab see liigi- ja konteksti-spetsiifiliste haigusrisiki uuringute vajadust. Kuigi lindude toitmistavad ei pruugi tingimata viia haiguste parema levimiseni tuleks siiski läheneda ettevaatlikult, eriti kui teadmised liigist või muredest on puudulikud (Galbraith et al. 2016).

7. Sigimine

Inimmõjuga piirkondade linnustiku muutused on seotud muutustega paljunemisedukuses (Crooks & Soule 1999). Näiteks võib linnastunud liikide suur asustustihedus osaliselt tuleneda paremast pesitsemisedukusest linnades (Gering & Blair 1999; Faeth et al. 2005; Shochat et al. 2006).

Mitmed linnuliigid sigivad linnades edukamalt sealsete soodsamate tingimuste ja stabiilsema ning külluslikuma toidubaasi tõttu. See omakorda võimaldab neil pikendada pesitsushooaega ja seeläbi kasvatada üles teine pesakond poegi või suurendada munetavate munade arvu. Lisaks kisklusele mõjutab sigimisedukust ka pesapaiga valik (Hanski et al. 1996). Viie aasta jooksul läbiviidud uuringus muusträsta, hallrästa ja laulurästa sigimisest Slovakkias leiti, et jalgradade või hoonete lähedal pesitsevate must- ja laulurästaste edukus oli madalam, seda tõenäoliselt jalakäijate tekitatud häiringu tõttu. Hallrästad sigisid aga edukamalt teineteise läheduses, sest koloniaalne sigimine vähendab kisklusriski (Wiklund & Andersson 1994). Muusträsta puhul oli tulemus täpselt vastupidine - pesade omavahelise kauguse suurenedes suurenes sigivus, mis viitab liigisisesele konkurentsile (Dabelsteen & Pedersen 1990). Ühiseks tulemuseks mõlema rästaliigi puhul oli vähenud pesarüüste vastavalt sellele, mida kaugemal kesklinnast ja hoonetest pesad olid (Mikula et al 2014).

Uuringus Lõuna-Soomes leidis Solonen (2001), et rasvatihased ja sinitihased munesid linnades vähem mune ja kasvasid lennuvõimeliseks vähem poegi kui väljaspool linnu. Samas olid linnades sinitihaste ja rasvatihaste asustustihedused vastavalt kolm ja seitse korda suuremad kui maal. Aastane pesarüüste määr oli maapiirkondades suurem (9,3%) kui linnas (1,4%). Seega muud faktorid (liikidevaheline konkurents, erinevused linnude asustustiheduses eri alade vahel, toidu kvaliteet) seletavad erinevust pesitsusedus linna ja maa aladel mitte pesarüüste sagedus. Mõned teadlased arvavad, et lindude suur asustustihedus linnades on seotud vähenenud kiskjate ohuga ja/või suurema toiduallikate valikuga. „Turvatsoonide“ hüpoteesi kohaselt on linnades täheldatud madal kisklussurve looduslike kiskjate väikese arvukuse tagajärg (Gering & Blair 1999). Sorace (2002) läbiviidud uuring aga „turvatsoonide“ hüpoteesi ei toeta. Leiti, et uuritud kahes Rooma pargis oli hoopis tihedam kiskjate (tuuletallajad, öise eluviisiga röövlinnud, varesed, rotid, rebased, kassid ja koerad) asustus kui põllumajandusmaastikul. Ka mitmed teised uuringud sellel teemal ei toeta hüpoteesi, näidates Tennessee linnades, Roomas ja mitmetes muudes linnades kiskjate suurt arvukust (Sorace 2002 ja sealsed viited). Seega võib järeldada, et kisklussurve tugevus linnades on väga kohaspetsiifiline.

Kokkuvõte

Linnastumine kui protsess mõjutab loodust, sealhulgas linde, mitmetel eri viisidel sõltuvalt asukohast ja linnastumise tasemest. Madalal ja keskmisel tasemel võivad muutused tähendada elupaiga tekkimist rohkematele erinevatele lindudele ning seekaudu liigirikkuse suurenemist, kuid inimtekkelise maastiku osakaalu suurenedes hakkab mitmekesisus alanema ja alles jäävad vaid vähesed liigid, kes suudavad taluda ja kohaneda domineeriva inimtegevusega. Sellised liigid on tihtipeale suurema ajumahuga, mis võimaldab elus püsimiseks olulist plastilisust nii toitumis- kui ka sigimiskäitumises. Mõned linnade omadused nagu näiteks soojusaare-efekt, kunstlik niisutamine ja inimeste istutatud puude rohkus, teevad linnakeskkonna tavalisest looduskeskkonnast homogensemaks, võimaldades seeläbi mõnedel oportunistlikel liikidel levida linnade kaudu üle maailma.

Lisaks linnupopulatsioonide liigilist koosseisu mõjutavatele faktoritele tekitab linnastumine muutusi ka lindudes endas. Näiteks võib vähenenud kisklussurve ja toidu kättesaadavus alandada stressihormoonide taset, kuid samas halb toidu kvaliteet võib suurendada oksüdatiivset stressi. Ühest küljest võib linnalindudel olla parem immuunsüsteem ja teisest küljest on suure asustustiheduse tõttu risk nakatuda suurem. Kohastumine eluga linnas võib tähendada ka morfoloogilisi muutusi, mis tulenevad teistsugusest toidust, teatud signaalide vähenenud olulisusest ja erinevast kiskjate koosseisust. Samuti tekitab linnade muutlik keskkond käitumuslike kohastumusi nagu näiteks laulu sageduse muutmine ja kaitsevastuse kohandamine.

Kuigi teatud liigid on linnades väga edukad, varitsevad ka neid mitmed ohud. Kokkupõrked autode ja hoonetega, looduslikud kiskjad, kassid ja koerad ning saasteained võivad lindude arvukust mõjutada. Ka inimeste harrastatav lindude lisatoitmine võib olla kahjulik, soodustades toidumajade ümbruses suurema lindude asustustiheduse tõttu haiguste ja parasiitide ülekannet.

Kohanemisvõimeliste liikide suur arvukus linnades võib tuleneda suuremast pesitsusedukusest. Pesitsushooajal suudetakse toidu rohkuse ja pesarüüste vähese mõju tõttu üles kasvatada pesakonnas rohkem poegi või pikendada pesitsushooaega niivõrd, et on võimalik üles kasvatada ka teine pesakond järglasi.

Linnastumine on tänapäeva maailmas üha intensiivsem ja laiaulatuslikum, ning seepärast on vaja tunda ja teada sellega kaasnevat ökoloogilisi mõjusid nii üksikutele liikidele, ökosüsteemidele kui ka elurikkusele üldiselt. Käesolev töö aitab seda teha andes üldpildi erinevate linnastumisega seotud aspektide mõjust lindudele.

Summary

The effects of urbanisation to bird populations

As a process urbanisation affects nature, including birds, in many different ways depending on the location and the level of urbanisation. On low and intermediate levels the changes caused by urbanization might create a habitat for a larger number of different birds and through that increase species diversity. However, as urban landscape spreads the diversity of species starts to fall and only few species who can tolerate and adapt to dominating human activity remain. Such species often have larger brains that allows for more plastic foraging and reproductive behaviour, which can be crucial for survival. Some of the characteristics of cities such as heat-island effect, irrigation and the amount of human planted trees homogenize the urban environment compared to nature making it possible for some opportunistic species to spread through the cities across the world.

In addition the factors that influence the species composition of bird populations urbanisation creates changes in the birds themselves. For example reduced threat of predation and access to greater amounts of food in cities can lower the level of stress hormones, while poor quality of the food can increase oxydative stress. On one hand urban birds might have stronger immune systems, but on the other hand due to the increased density of the birds the chances to get infected are greater. Adapting to urban life can also mean morphological changes, that result from changed diet, the reduced importance of certain signals and different predators. The variable conditions of cities will also create behavioral adaptations such as changing the frequency of the song and adjusting defense responses.

Although some species are very successful in cities they are still faced with many threats. Collisions with cars and buildings, natural predators, cats and dogs and pollutants can affect the population sizes. Bird feeding, a common human activity, can also be harmful by increasing the transmission rate of diseases and parasites around bird feeders due to the increased avian densities. The abundance of urban adapters may result from higher nesting success in cities. During the nesting season they may be able to raise two broods instead of one or raise more chicks in a brood than in nature thanks to the abundance of food and the low effect of nest predation.

In the current world urbanisation is more intense and widespread than ever and this is the reason why it is important to be aware of and understand the concurrent ecological impacts of it to the particular species, ecosystems and overall biodiversity. The thesis at hand helps to do that by painting a general picture of how different aspects related to urbanisation affect birds.

Tänuavaldused

Täna oma juhendajat, Marko Mägi, suurepärase juhendamistöö ja mulle nii huvitava lõputöö teema andmise eest.

Kasutatud kirjandus

- Anderson, D. R. & Burnham, K.P.** 1976. Population ecology of the mallard IV: the effect of exploitation on survival. Publication 128. U.S. Department of the Interior, U.S. Geological Survey.
- Anderson, Ted R.** 2006. *Biology of the Ubiquitous House Sparrow: from Genes to Populations*. Oxford: Oxford University Press.
- Andersson, M.N., Wang, H-L., Nord, A., Salmón, P. & Isaksson, C.** 2015. Composition of physiologically important fatty acids in great tits differs between urban and rural populations on a seasonal basis. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 3:93.
- Badyaev, A. V., Young, R. L., Oh, K. P. & Addison, C.** 2008. Evolution on a local scale: developmental, functional, and genetic bases of divergence in bill form and associated changes in song structure between adjacent habitats. *Evolution* 62: 1951-1964.
- Batten, L.** 1978. The seasonal distribution of recoveries and causes of blackbird mortality. *Bird Study*. 25: 23-32
- Becker, R.** 2008. Fatty acids in food cereal grains and grainproducts. In: *Fatty acids in foods and their health implications* (ed C.K. Chow Boca Raton, FL: CRC Press). :303–316.
- Belguermi, A., Bovet, D., Pascal, A., Prévot-Julliard, A.-C., Saint Jalme, M., Rat-Fischer, L. & Leboucher, G.** 2011. Pigeons discriminate between human feeders. *Animal Cognition*. 14: 909-914
- Blair, R.B.** 1996. Land use and avian species diversity along an urban gradient. *Ecological Applications*. 6: 506–519.
- Bradley, C.A. & Altizer, S.** 2007. Urbanization and the ecology of wildlife diseases. *Trends in Ecology and Evolution*. 22: 95–102.
- Brazel, A.N., Selover, N., Vose, R. & Heisler, G.** 2000. The tale of two climates – Baltimore and Phoenix urban LTER sites. *Climate Research*. 15: 123–135.
- Calvert, A. M., Bishop, C.A., Elliot, R. D., Krebs, E. A., Kydd T. M., Machtans, C. S., & Robertson, G. J.** 2013. A synthesis of human-related avian mortality in Canada. *Avian Conservation and Ecology*. 8: 11.
- Carlier, P. & Lefebvre, L.** 1997. Ecological differences in social learning between adjacent, mixing, populations of zenaida doves. *Ethology*. 103: 772-784
- Chace, J.F. & Walsh, J.J.** 2006. Urban effects on native avifauna: a review. *Landscape and Urban Planning*. 74: 46–69.
- Chamberlain, D. E., Cannon, A. R., Toms, M. P., Leech, D. I., Hatchwell, B. J. & Gaston, K. J.** 2009. Avian productivity in urban landscapes: a review and meta-analysis. *Ibis* 151: 1-18.
- Collins, J.P., Kinzig, A., Grimm, N.B., Fagan, W.F., Hope, D., Wu, J., Borer, W.T.** 2000. A new urban ecology. *American Scientist*. 88: 416–425.
- Conole, L. E.** 2014 Degree of adaptive response in urban tolerant birds shows influence of habitat-of-origin. *PeerJ2*: e306.
- Coulson, J. C., Butterfield, J., Duncan, N. & Thomas, C.** 1987. Use of refuse tips by adult British herring gulls *Larus argentatus* during the week. *Journal of Applied Ecology*. 24: 789-800.
- Crooks, K. R. & Soulé, M.E.** 1999. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature*. 400: 563-566.

- Cyr, N.E., Earle, K., Tam, C. & Romero, L.M.** 2007. The effect of chronic psychological stress on corticosterone, plasma metabolites, and immune responsiveness in European starlings. *General and Comparative Endocrinology*. 154: 59-66.
- Dabelsteen, T. & Pedersen, B. S.** 1990. Song and information about aggressive responses of blackbirds, *Turdus merula*: evidence from interactive playback experiments with territory owners. *Animal Behaviour*. 40: 1158–1168.
- Davison, J., Huck, M., Delahay R. J. & Roper T. J.** 2009. Restricted ranging behaviour in a high-density population of urban badgers. *Journal of Zoology*. 277: 45-53.
- Evans, B. S., Ryder, T. B., Reitsma, R., Hurlbert, A. H. & Marra, P. P.** 2015. Characterizing avian survival along a rural-to-urban land use gradient. *Ecology* 96: 1631-1640.
- Evans, K. L., Chamberlain, D. E., Hatchwell, B. J., Gregory, R. D. & Gaston, K. J.** 2011. What makes an urban bird? *Global Change Biology* 17: 32-44.
- Evans, K. L., Newton, J., Gaston, K. J., Sharp, S. P., McGowan, A. & Hatchwell, B. J.** 2012. Colonisation of urban environments is associated with reduced migratory behaviour, facilitating divergence from ancestral populations. *Oikos*. 121: 634-640.
- Fischer, J.D. & Miller, J.R.** 2015. Direct and indirect effects of antropogenic bird food on population dynamics of a songbird. *Acta Oecologica* 69: 46–51.
- Fontaine, J.J., Arriero, E., Schwabl, H. & Martin, T.E.** 2011 Nest predation and circulating corticosterone levels within and among species. *The Condor*. 113: 825-833.
- Gahbauer, M.A., Bird, D.M., Clark, K.E., French, T., Brauning, D.W. & McMorris, F.A.** 2015 Productivity, mortality, and management of urban peregrine falcons in northeastern North America. *Journal of Wildlife Management*. 79: 10-19.
- Galbraith, J. A., Beggs, J. R., Jones, D. N., McNaughton, E. J., Krull, C. R. & Stanley, M. C.** 2014. Risks and drivers of wild bird feeding in urban areas of New Zealand. - *Biological Conservation*. 180: 64–74.
- Galbraith, J. A., Stanley, M. C., Jones, D. N. & Beggs, J. R.** 2016. Experimental feeding regime influences urban bird disease dynamics. *Journal of Avian Biology*.
- Gering, J.C. & Blair, R.B.** 1999. Predation on artificial bird nests along an urban gradient: predatory risk or relaxation in urban environments? *Ecography*. 22: 532–541.
- Ghorpade, K.D.** 1973. Occurrence of the Starling, *Sturnus vulgaris* Linnaeus near Bangalore. *Journal of the Bombay Natural History Society*. 70: 556–557.
- Gomes, A., Couto, D., Alves, A., Dias, I., Freitas, M., Porto, G., Duarte, J.A. & Fernandes, E.** 2012. Trihydroxyflavones with antioxidant and anti-inflammatory efficacy. *Biofactors*. 38: 378–386.
- González-Lagos, C., Sol, D. & Reader, S. M.** 2010. Large-brained mammals live longer. *Journal of Evolutionary Biology*. 23: 1064-1074.
- Grimm, N.B., Faeth, S.H., Golubiewski N.E., Redman, C.L., Wu, J., Bai, X. & Briggs, J.M.** 2008. Global change and the ecology of cities. *Science*. 319: 756–760.
- Gross, K., Pasinelli, G. & Kunc, H. P.** 2010. Behavioral plasticity allows short-term adjustment to a novel environment. *American Naturalist*. 176, 456-464.
- Haag-Wackernagel, D.** 1995. Regulation of the street pigeon in Basel. *Wildlife Society Bulletin*. 23: 256-260.
- Hanski, I. K., Fenske, T. J. & Niemi, G. J.** 1996. Lack of edge effect in nesting success of breeding birds in managed forest landscapes. *The Auk* 113: 578–585.

- Henderson, S.P.B., Perkins, N.H., Nelischer, M.** 1998. Residential lawn alternatives: a study of their distribution, form and structure. *Landscape and Urban Planning*. 42: 135–145.
- Higgins, P.J., J.M. Peter & S.J. Cowling.** 2006. *Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic Birds: Boatbill to starling*. 7:1907-1914.
- Hulbert, A., & Abbott, S.K.** 2012. Nutritional ecology of essential fatty acids: an evolutionary perspective. *Australian Journal of Zoology*. 59:369–379.
- Imhoff, M.L., Tucker, C.J., Lawrence, W.T. & Stutzer, D.C.** 2000. The use of multisource satellite and geospatial data to study the effect of urbanization on primary productivity in the United States. *IEEE Geoscience and Remote Sensing Letters*. 38: 2549–2556.
- Isaksson, C.** 2015. Urbanisation, oxidative stress and inflammation: a question of evolving, acclimatizing or coping with urban environmental stress. *Functional Ecology*. 29: 913–923.
- Jauregui, E.** 1991. Influence of a large urban park on temperature and convective precipitation in a tropical city. *Energy and Buildings*. 15: 467–473.
- Jokimäki, J., Kaisanlahti-Jokimäki, M.L., Sorace, A., Fernandez-Juricic, E., Rodriguez-Prieto, I. & Jimenez, M.D.** 2005. Evaluation of the “safe nesting zone” hypothesis across an urban gradient: a multi-scale study. *Ecography*. 28: 59–70.
- Jokimäki, J., Clergeau, P. & Kaisanlahti-Jokimäki, M.-L.** 2002. Winter bird communities in urban habitats: a comparative study between central and northern Europe. *Journal of Biogeography*. 29: 69–79.
- Jonsson, P.** 2004. Vegetation as an urban climate control in the subtropical city of Gaborone, Botswana. *International Journal of Climatology*. 24: 1307–1322
- Kark, S., Iwaniuk, A., Schalimtzek, A. & Banker, E.** 2007. Living in the city: can anyone become an ‘urban exploiter’? *Journal of Biogeography*. 34: 638–651.
- Kubota, H. & Nakamura, M.** 2000. Effects of supplemental food on intra- and interspecific behaviour of the Varied Tit *Parus varius*. *Ibis*. 142: 312–319.
- Lawson, B., Robinson, R.A., Colvile, K.M., Peck, K.M., Chantrey, J., Pennycott, T.W., Simpson, V.R., Toms, M.P. & Cunningham, A.A.** 2012. The emergence and spread of finch trichomonosis in the British Isles. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 367: 2852–2863.
- Lee, W.Y., Lee, S., Choe, J.C. & Jablonski, P.G.** 2011. Wild birds recognize individual humans: experiments on magpies, *Pica pica*. *Animal Cognition*. 14: 817–825.
- Levey, D. J., Londoño, G. A., Ungvari-Martin, J., Hiersoux, M. R., Jankowski, J. E., Poulsen, J. R., Stracey, C. M. & Robinson, S. K.** 2009. Urban mockingbirds quickly learn to identify individual humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* 106: 8959–8962.
- Lodjak, J. & Mägi, M.** 2014. Linna- ja kultuurmaastiku künnivareste (*Corvus frugilegus*) pesapaigavalik ja fekaalse kortikosterooni baastase. *Hirundo*. 1:33–53.
- Maklakov, A.A., Immler, S., Gonzalez-Voyer, A., Rönn, J. & Kolm, N.** 2011. Brains and the city: big-brained passerine birds succeed in urban environments. *Biology Letters*. 7: 730–732.
- Marzluff, J. M.** 2005. Island biogeography for an urbanizing world: how extinction and colonization may determine biological diversity in human-dominated landscapes. *Urban Ecosystems*. 8: 157–177.
- Marzluff, J. M.** 2016. A decadal review of urban ornithology and a prospectus for the future. *Ibis*. 159: 1–13.

- Marzluff, J. M., Clucas, B., Oleyar, M.D. & DeLap, J.** 2015. The causal response of avian communities to suburban development: a quasi-experimental, longitudinal study. *Urban Ecosystems*.
- McKinney, M. L.** 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*. 127: 247-260.
- Mennill, D. J., Badyaev, A.V., Jonart, L.M. & G. E. Hill.** 2006. Male house finches with elaborate songs have higher reproductive performance. *Ethology* 112: 174–180.
- Mikula, P., Hromada, M., Albrecht, T. & Tryjanowski, P.** 2014. Nest site selection and breeding success in three *Turdus* thrush species coexisting in an urban environment. *Acta Ornithologica*. 49: 83–92.
- Møller, A. P.** 2009. Successful city dwellers: a comparative study of the ecological characteristics of urban birds in the Western Palearctic. *Oecologia* 159: 849-858.
- Møller, A.P., Nielsen, J.T., Erritzøe, J.** 2006. Losing the last feather: feather loss as an anti-predator adaptation in birds. *Behavioral Ecology*. 17:1046–1056.
- Murgui, E. & Valentin, A.** 2003. Relationships between the characteristics of the urban landscape and the introduced bird community in the city of Valencia (Spain). *Ardeola* 50: 201–214.
- Nelson, B. S., Beckers, G.J. & Suthers, R.A.** 2005. Vocal tract filtering and sound radiation in a songbird. *The Journal of Experimental Biology*. 208: 297–308.
- Noske, R.** 1998. Breeding biology, demography and success of the rufous-banded honeyeater, *Conopophila albogularis*, in Darwin, a monsoonal tropical city. *Wildlife Research*. 25: 339–356.
- Nowak, D.J., Rowntree, R.A., McPherson, E.G.** 1996. Measuring and analyzing urban tree cover. *Landscape and Urban Planning*. 36: 49–57.
- Overington, S. E., Cauchard, L., Côté, K.-A. & Lefebvre, L.** 2011. Innovative foraging behaviour in birds: what characterizes an innovator? *Behavioural Processes*. 87: 274-285.
- Parejo, D., Danchin, É., Silva, N., White, J. F., Dreiss, A. N. & Avilés, J. M.** 2008. Do great tits rely on inadvertent social information from blue tits? A habitat selection experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 62: 1569-1579.
- Parris, K.M. and Hazell, D.L.** 2005. Biotic effects of climate change in urban environments: the case of the grey-headed flying-fox (*Pteropus poliocephalus*) in Melbourne, Australia. *Biological Conservation*. 124: 267–276
- Pearce-Higgins, J. W., Stephen, L., Douse, A. & Langston, R.H.W.** 2012. Greater impacts of wind farms on bird populations during construction than subsequent operation: results of a multi-site and multi-species analysis. *Journal of Applied Ecology*. 49: 386-394.
- Phillips, B. & Suarez, A.** 2012. The role of behavioural variation in the invasion of new areas. In: *Behavioural Responses to a Changing World* (Ed. by U. Candolin & B. Wong). :190-200. Oxford: Oxford University Press.
- Phillips, J., Nol, E., Burke, D. & Dunford, W.** 2005. Impacts of housing developments on wood thrush nesting success in hardwood forest fragments. *Condor*. 107: 97– 106.
- Podos, J., Huber, S.K. & Taft, B.** 2004. Bird song: the interface of evolution and mechanism. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 35: 55–87.
- Redpath, S. M.** 1995. Habitat fragmentation and the individual: tawny owls *Strix aluco* in woodland patches. *Journal of Animal Ecology*. 64: 652-661.
- Reidy, J.L., Thompson III, F.R., Peak, R.G.** 2009. Factors affecting golden-cheeked warbler nest survival in urban and rural landscapes. *The Journal of Wildlife Management*. 73: 407– 413.

- Rodewald, A. D., Kearns, L. J. & Shustack, D. P.** 2013. Consequences of urbanizing landscapes to reproductive performance of birds in remnant forests. *Biological Conservation*. 160: 32-39.
- Rodewald, A.D., Kearns, L. J.& Shustack, D.P.** 2011. Anthropogenic resource subsidies decouple predator-prey relationships. *Ecological Applications*. 21: 936-943.
- Ruffino, L., Salo, P., Koivisto, E., Banks, P. B. & Korpimäki, E.** 2014. Reproductive responses of birds to experimental food supplementation: a meta-analysis. *Frontiers in Zoology*. 11: 80.
- Ryder, T.B., Reitsma, R., Evans, B., Marra, P.P.** 2010. Quantifying avian nest survival along an urbanization gradient using citizen- and scientist-generated data. *Ecological Applications*. 20: 419–426.
- Schoech, S.J. and Bowman, R.** 2001. Variation in the timing of breeding between suburban and wildland Florida Scrub Jays: do physiologic measures reflect different environments?. In: *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World* (Marzluff, J.M. et al., eds) : 289–306. Seattle, WA: Kluwer Academic Publishers.
- Seferta, A., Guay, P.-J., Marzinotto, E. & Lefebvre, L.** 2001. Learning differences between feral pigeons and zenaida doves: the role of neophobia and human proximity. *Ethology*. 107: 281-293.
- Seppänen, J., Forsman, J., Mönkkönen, M., Krams, I. & Salmi, T.** 2011. New behavioural trait adopted or rejected by observing heterospecific tutor fitness. *Proceedings of the Royal Society B*. 278: 1736-1741.
- Shochat, E., Lerman, S.B., Katti, M. & Lewis, D. B.** 2004. Linking optimal foraging behavior to bird community structure in an urban-desert landscape. *The American Naturalist*. 164: 232–243.
- Shochat, E., Warren, P. S., Faeth, S. H., McIntyre, N. E. & Hope, D.** 2006. From pattern to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends in Ecology & Evolution*. 21: 186-191.
- Slabbekoorn, H. & Smith, T.B.** 2002. Bird song, ecology and speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 357: 493–503.
- Sol, D.** 2003. Behavioural flexibility: a neglected issue in the ecological and evolutionary literature? In: *Animal Innovation* (Ed. by S. M. Reader & K. N. Laland). :63-82. Oxford: Oxford University Press.
- Sol, D., Bartomeus, I. & Griffin, A. S.** 2012a. The paradox of invasion in birds: competitive superiority or ecological opportunism? *Oecologia*. 169: 553-564.
- Sol, D., González-Lagos, C., Moreira, D., Maspons, J., & Lapiedra, O.** 2014. Urbanisation tolerance and the loss of avian diversity. *Ecology letters*. 17: 942-950.
- Sol, D., Lapiedra, O. & González-Lagos, C.** 2013. Behavioural adjustments for a life in the city. *Animal behaviour*. 85: 1101-1112.
- Sol, D., Maspons, J., Vall-llosera, M., Bartomeus, I., Garcia-Peña, G.E.& Pinol, J.** 2012. Unraveling the Life History of Successful Invaders. *Science*. 337: 580–583.
- Solonen, T.** 2001. Breeding of the Great Tit and Blue Tit in urban and rural habitats in southern Finland. *Ornis Fennica*. 78: 49-60.
- Sorace, A.** 2002. High density of bird and pest species in urban habitats and the role of predator abundance. *Ornis Fennica*. 79: 60–71.
- Stamps, J.** 2001. Habitat selection by dispersers: integrating proximal and ultimate approaches. In: *Dispersal* (Ed. by J. Clobert). :230-242. Oxford: Oxford University Press.

- Stroh, E., Harrie, L. & Gustafsson, S.** 2007. A study of spatial resolution in pollution exposure modelling. *International Journal of Health Geographics*. 6: 19.
- Thorington, K.K. & Bowman, R.** 2003. Predation rate on artificial nests increases with human housing density in suburban habitats. *Ecography*. 26: 188–196.
- Van der Meij, M.A.A. & Bout, R. G.** 2006. Seed husking time and maximal bite force in finches. *The Journal of Experimental Biology*. 207: 2745–2753.
- Wiklund, C. G. & Andersson, M.** 1994. Natural selection of colony size in a passerine bird. *Journal of Animal Ecology*. 63: 765–774.
- Wiley, R.H.** 1991. Associations of song properties with habitats for territorial oscine birds of eastern North America. *The American Naturalist*. 138:973–993.
- Yeh, P.J. & Price, T.D.** 2004. Adaptive phenotypic plasticity and the successful colonization of a novel environment. *The American Naturalist*. 164: 531–542.
- Yeh, P.J.** 2004. Rapid evolution of a sexually selected trait following population establishment in a novel habitat. *Evolution* 58: 166–174.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Kris Egert Rünkjanen,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose, Linnastumise mõjud linnupopulatsioonidele, mille juhendaja on Marko Mägi
 - 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, **22.05.2017**