

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
LOOMAÖKOLOOGIA ÕPPETOOL

Mari Liis Tandre

**ISASE MUST-KÄRBSENÄPI (*Ficedula
hypoleuca*) SULESTIKU VÄRVUSE SEOSSED
VANEMHOOLE JA AKUUTSE
KISKLUSRISKIGA**

Magistritöö

Juhendaja MSc Kadri Moks

Kaasjuhendaja PhD Vallo Tilgar

TARTU 2016

Infoleht

Händikäpi teooria kohaselt on partneri valikul eelistatud raskestivõltsitavad „kulukad“ tunnused. Lindudel on üheks selliseks sülestiku värvus. Isastel must-kärbsenäppidel varieerub sülestiku värvus helepruunist tumeda mustani ning esineb kontrastne valge otsmikulaik. Musta värvust sülestikus tekitab pigment melaniin, mille süntees organismis on seotud stressihormoon kortikosterooniga. Antud töös uuriti isaslindude käitumist stressiolukorras, kus pesitsevatele vanematele näidati kiskja topist. Selgus, et tumedamad isased on julgemad ning tulevad stressiolukorras paremini toime stressihormooni baastaseme reguleerimisega organismis. Pärast kiskja eksponeerimist külastasid tumedamad isased pesa varem kui heledama sülestikuga isased. Samas ei suurendanud nad stressiolukorras panust vanemhoolde, kuigi tavaolukorras tõid tumedamad isased poegadele kvaliteetsemat toitu.

Märksõnad: *Ficedula hypoleuca*, melanism, otsmikulaik, vanemhool, akuutne kisklusrisk, *Accipiter nisus*.

According to the handicap principle, “expensive” traits that are hard to fake are preferred when choosing a partner. For birds, one of such traits is the colour of the plumage. The plumage colour of male European pied flycatchers varies from pale brown to dark black and they may have a contrasting white forehead patch. The black colour in the plumage is caused by melanin pigment. Its synthesis in the body is related to the stress hormone corticosterone. The research studied the behaviour of male birds in a stress situation where nesting parents were shown a stuffed predator. As it turned out, darker males are braver and in stress situations they can manage the regulation of the base level of stress hormone in the body more successfully. After the predator had been exhibited, darker males visited the nest sooner than the male birds whose plumage colour was lighter. However, they did not increase their parental care in stress situation, although darker birds brought food of higher quality to their chicks in normal situations.

Keywords: *Ficedula hypoleuca*, melanism, forehead patch, parental care, acute predation risk, *Accipiter nisus*.

Sisukord

Sissejuhatus	4
1. Kirjanduse ülevaade	5
1.1. Kisklusrisk ja vanemhool	5
1.2. Melaniini seos kortikosterooniga	6
1.3. Melaniini mõju käitumisele ja vanemhoolele.....	7
1.4. Otsmikulaik must-kärbsenäppidel	8
2. Materjal ja metoodika.....	10
2.1. Uuritav liik.....	10
2.2. Katseala.....	10
2.3. Välitööd	11
2.4. Eksperiment	11
2.5. Videote vaatamine	12
3. Tulemused	14
3.1. Latentsus	14
3.2. Toitmissagedus ja toitmiskordade osakaal	16
3.3. Toidu osakaal.....	16
4. Arutelu.....	20
4.1. Latentsus ja toitmissagedus pesakülastuste suhtes	20
4.2. Toiduobjektid ja nende kogus	21
Kokkuvõte	24
Summary.....	26
Tänuavaldused.....	28
Kasutatud kirjandus	29
Lisa 1. Otsmikulaigu määramine.....	35
Lisa 2. Filmimise konstruktsioon	37

Sissejuhatus

Zahavi (1975) händikäpi teooria kohaselt on partnerivalikul oluline kulukate ja raskesti võltsitavate tunnuste esinemine. Lindudel on üheks selliseks sulestiku värvus, mis võib põhineda eri tüüpi pigmentidel, millest tähtsamateks on karotenoidid ja melaniin. Melaniin jaguneb peamiselt kaheks heteropolümeeriks: eumelaniin (värvus pruunist mustani) ja feomelaniin (värvus kollasest punakas-pruunini). Melaniini sisaldavad tunnused on eeldatavasti ausad konditsiooni tunnused kõikidel liikidel (Guindre-Parker ja Love 2014), kuna selle tootmiseks on vaja energiat (Roulin 2016). Melaniini süntees on seotud glükokortikoidide sekretsiooniga (Emaresi jt. 2013) ning glükokortikoidid omakorda mõjutavad läbi füsioloogiliste protsesside organismi käitumist erinevates olukordades. Stressihormooni manustamisel vähendasid suurema eumelaniini hulga loorkakud (*Tyto alba*) vähem oma panust vanemhoolde kui väiksema eumelaniini hulga isendid (Almasi jt. 2008). Seega võiks arvata, et suurema eumelaniini hulga isendid taluvad paremini stressi.

Must-kärbsenäpi (*Ficedula hypoleuca*) isastel varieerub seljaosa sulestiku värvus heledast pruunist tumeda mustani ja esineb kontrastne valge otsmikulaik, mis varieerub nii suuruselt kui kujult. Melaniinsel pigmendil põhinev sulestiku värvus on osaliselt päritav, ent sõltub ka isendi vanusest ja konditsioonist (Alatalo jt. 1994; Saetre jt. 1995). Otsmikulaiku seostatakse isase agressiivsusega (Järvisto jt. 2013) ning otsmikulaigu suurus muutub elu jooksul (Järvisto jt. 2015a). Mõnel liigil on näidatud, et kontrastsema sulestikuga isased panustavad rohkem territooriumi kaitsmisele, aga selle võrra vähem vanemhoolde (Almasi jt. 2008; Crary ja Rodewald 2012).

Melaniini sisaldavate tunnuste seoseid sugulise valikuga on palju uuritud, kuid ei ole täpselt teada, kuidas soospetsiifiline sulestiku värvuse varieerumine peegeldab isendi kvaliteeti vanemana (Roulin 2016). Melaniini süntees on seotud glükokortikoididega (Emaresi jt. 2013), mis võiks hormonaalselt mõjutada isendi käitumist stressiolukorras (Almasi jt. 2008). Lähtudes eelnevatest uuringutest (Almasi jt. 2008; Crary ja Rodewald 2012) on käesoleva töö eesmärgiks uurida, (1) kas isased must-kärbsenäpid, kelle sulestik oli tumedam (rohkem eumelaniini) ning kellel esineb üks kontrastne otsmikulaik, jätkavad poegade toitmist pärast kiskjaga hirmutamist varem ja toovad poegadele stressitingimustes rohkem ja kvaliteetsemat toitu kui heledama värvusega isased ning (2) kas tavatingimustes hoolitsevad tumedama sulestikuga isased poegade eest vähem kui heledad isased.

1. Kirjanduse ülevaade

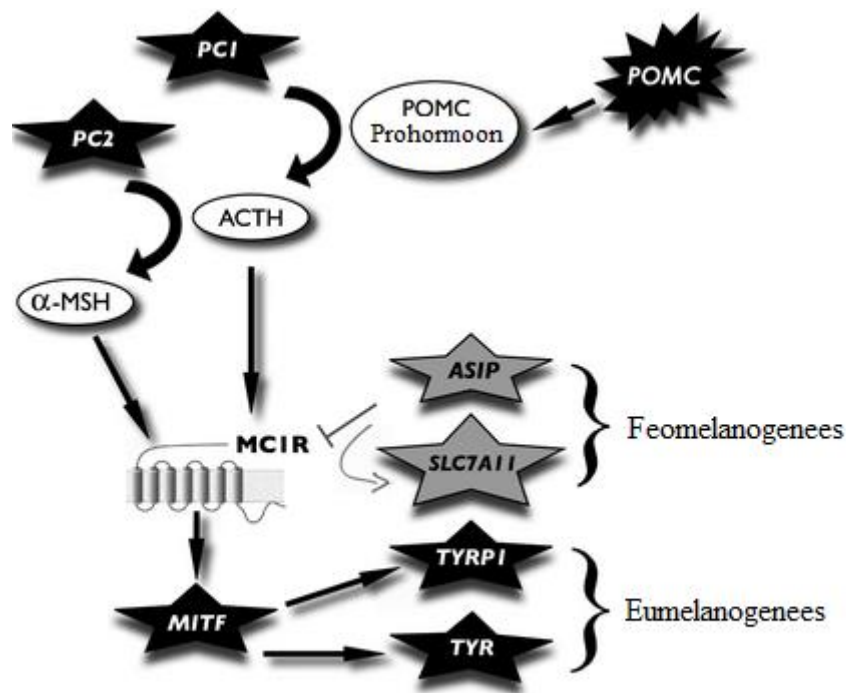
1.1. Kisklusrisk ja vanemhool

Varasemad uuringud on näidanud, et must-kärbsenäppidel esineb tugev stressireatsioon pärast kiskja eksponeerimist vanalindudele (Tilgar ja Kikas 2009; Tilgar jt. 2009; 2011). Eelnevatest uuringutest (Hakkarainen jt. 2002; Tilgar jt. 2011) on selgunud, et vanalinnud vähendasid märkimisväärselt toitumisele panustamist pärast kiskja eksponeerimist. Sinitihased (*Cyanistes caeruleus*) panustasid ohuolukorras poegade toitumise asemel pesa kaitseks (Mutzel jt. 2013). Mida tõsisem oli oht, seda suurem paus poegade toitumises tehti ning pärast ohu möödumist kompenseeriti vähemalt osaliselt puudujääk (Mutzel jt. 2013). Sarnast käitumist näitasid ka Moks jt. (2016) katses must-kärbsenäppidega, kus esimesel tunnil pärast kiskjaga hirmutamist vähenes pesakülastuste sagedus märkimisväärselt võrreldes kontrollfaasi esimese tunniga; teisel tunnil oli pesakülastuste sagedus sarnane kontrollfaasi omaga ning kolmandal tunnil kasvas pesakülastuste sagedus eksperimentfaasis võrreldes kontrollfaasiga. Näidatud on veel, et halbades toitumistingimustes ei kulutanud suitsupääsukeste (*Hirundo rustica*) vanalinnud oma energiat, et tagada poegadele kõrge toitumise tase, vaid pingutasid rohkem üksnes siis, kui toitumistingimused olid head (Schifferli jt. 2014).

Katsest must-kärbsenäppidega, kus pärast poegade näljutamist hakkasid isased tooma rohkem röövikuid ja vähendasid liblikavalmikute toomist, võib järeldada, et olukorras, kus pojad on nälga jäämise ohus, tõstavad isased oma panust vanemhoolde (Mänd jt. 2013). Sisask jt. (2010) seevastu näitasid, et pärast poegade näljutamist ei olnud olulist erinevust vanalindude toodud röövikute ja liblikavalmikute koguarvust ega mahust. Olukorras, kus emane eemaldati teatud perioodiks, suutsid kontrastse sulestikuga (tumedamad ja suuremate otsmikulaikudega) isased poegade toitumisega paremini hakkama saada kui heledad isased (Saetre jt. 1995). Tumedamad isased kaotasid sealjuures ise vähem oma kehamassist kui heledamad isendid ning sellest võib järeldada, et tumedamad isased on toidu hankimises osavamad (Saetre jt. 1995). Kuna on teada, et isased muutuvad vanusega tumedamaks, siis võis olla edukama hakkamasaamise põhjuseks ka vanusega omandatud kogemus (Saetre jt. 1995).

1.2. Melaniini seos kortikosterooniga

Melaniin on lõpp-produktiks mitmekäigulisel L-türosiini transformatsioonil. Melaniin jaguneb peamiselt kaheks heteropolümeeriks: eumelaniin (värvus pruunist mustani) ja feomelaniin (värvus kollasest punakas-pruunini); süntees (joonis 1) toimub silmade, naha, karvade, sulgede ja kutiikula melanotsüütides. (Prota 1992; Ito 2003)



Joonis 1. POMC geen toodab POMC prohormooni, mis ühineb konvertaasi ensüümi PC1-ga ning moodustub ACTH. See omakorda ühineb konvertaasi ensüümi PC2-ga ning tekib α -MSH (melanogeneesi sünteesi hormoon). α -MSH ühineb melanogeneesi 1-retseptoriga (Mc1R), mis aktiveerib MITF-i, mis omakorda aktiveerib türosiiniga seotud ensüümid TYRP1 ja TYR mille edasisel polümeraasil saadakse eumelaniin. Kui Mc1R-ga liitub signaalmolekul ASIP, aktiveerub SLC7A11, mis on oluline feomelanogeesis (Emaresi jt. 2013).

Melanogeneesi sünteesi hormoonid ei mõjuta mitte ainult eumelaniini sünteesi vaid ka mitmeid teisi füsioloogilisi protsesse, sealhulgas stressi vastusreaktsiooni läbi ACTH, mis on osa hüpotalamuse-ajuripatsi-neerupealiste rajast (HPA) (Simpson ja Waterman 1988; Emaresi jt. 2013). ACTH stimuleerib neerupealiste glükokortikoidide sünteesi, sealhulgas kortisooli ja kortikosterooni, mis on vastutavad mitmete protsesside eest, näiteks lühiajalise ja adaptiivse stressi vastuse eest (Hofer ja East 1998; Charmandary jt. 2005; Emaresi jt. 2013). Glükokortikoidid toimivad läbi retseptorite, mida toodetakse enamike selgroogsete kudedes, sealhulgas naha ja karvade folliikulrakkudes, kus

hoiustatakse ja toodetakse melaniini pigmente (Ito jt. 2005). Stressivastuse ajal on glükokortikoididel pärssiv mõju melanogeneesile (Slominski jt. 2004; Roulin jt. 2007), vähendades POMC, Mc1R ja türosinaasi transkriptsiooni aktiivsust (Arnold jt. 1975; Ermak ja Slominski 1997; Roulin jt. 2007). Näidatud on, et kortikosteroon vähendab tumedate eumelaniini laikude tekkimist loorkakkude sulgedes (Roulin jt. 2007).

Kõrgema eumelaniini tasemega isendite HPA-rada reguleerib paremini kortikosterooni taset, taastades kiiremini pärast stressiolukorda tavapärase glükokortikoidide taseme läbi melaniini tootmist stimuleeriva hormooni ACTH ning melanokortiinide α - ja β -MSH (Ducrest jt. 2008; Almasi jt. 2010), mis on võtmekomponendid stressivastuse korral (Emaresi jt. 2013). ACTH, sattudes vereringesse, seostub Mc1R-i ja Mc2R-ga, vabade ACTH molekulide arv veres väheneb ning seeläbi väheneb glükokortikoidide tootmine (Papadimitriou ja Priftis 2009).

1.3. Melaniini mõju käitumisele ja vanemhoolele

Katseid, milles on uuritud melaniini ja käitumise vahelisi seoseid, on tehtud mitmete linnuliikide seas: siisike (*Carduelis spinus*) (Senar jt. 2000), loorkakk (Almasi jt. 2008; 2010; 2012; Roulin jt. 2007; 2008; Dreiss jt. 2010), suurpiiritaja (*Apus melba*) (Roulin jt. 2007), tuuletallaja (*Falco tinnunculus*) (Fargallo jt. 2007). Samuti on neid seoseid uuritud vikerforellil (*Oncorhynchus mykiss*) ja Atlandi lõhel (*Salmon salar*) (Kittilsen jt. 2009). Eelnimetatud tööd on näidanud, et tumedamad, suurema eumelaniini hulgaga isendid on vähemtundlikud stressirohketele situatsioonidele. Tumedamatel, kõrgema eumelaniiniga loorkakkude isenditel on madalam kortikosterooni tase pärast stressirohket sündmust (Almasi jt. 2010; Roulin jt. 2007).

Katsed loorkakkudega on näidanud, et suurema eumelaniini kontsentratsiooniga isendite järglased on edukamad (hakkasid varem pesitsema ning olid pikaealisemad) (Roulin ja Altwegg 2007) ning parasiitidele vähem vastuvõtlikud (Roulin jt. 2008; Almasi jt. 2010). Samas pole selge, kas need tulemused olid tingitud tumedamate vanemate parematest geenidest või sellest, et tumedamad vanemad toitsid poegi efektiivsemalt (Almasi jt. 2010). Suitsupääsukesed, kelle rinnasulgedes mõõdetud eumelaniini hulk oli suurem, elasid kauem nendest isenditest, kellel oli eumelaniini hulk väiksem; samuti rändasid tumedamad isendid sünnikodust kaugemale pesitsema (Saino jt. 2013; Saino jt. 2014). Almasi jt. (2012) on näidanud, et loorkakkude pojad, kelle sulestikus oli rohkem

eumelaniini, olid võrreldes heledamate isenditega lennuvõimestumise hetkel suuremad (mass ja tiiva pikkus). Üheks põhjuseks toodi, et suurema eumelaniini kontsentratsiooniga pojad võisid manguda rohkem süüa (Alamasi jt. 2012). Loorkakud, kellel esinesid suuremad tumedad tähnid, kasutasid rohkem kiskjavastast käitumist: sisisesid rohkem inimeste juuresolekul ja teesklesid stressiolukorras pikemat aega surnut; samuti oli neil stressiolukorras madalam hingamissagedus ning nad käitusid leplikumalt vangistuses olles (van den Brink jt. 2012). Scriba jt. (2014) sõnul olid rohkemate tumedamate tähnidega loorkakud ka valvsamad kui nende heledamad, vähema eumelaniiniga liigikaaslased.

Mõnedel liikidel on täheldatud, et tumedamad isased panustavad rohkem domineerimisele ja territooriumi kaitsmisele, kuid sellevõrra vähem vanemhoolde (Alamasi jt. 2008; Crary ja Rodewald 2012). Stressihormooni manustamisel langetasid suurema eumelaniini hulgaga loorkakkude isendid vähem oma panust vanemhoolde kui vähema eumelaniiniga isendid (Almasi jt. 2008; 2010). Kuigi pole kindel, kas põhjus on selles, et nad suutsid tulla paremini toime kõrgeenenud kortikosterooniga või selles, et juba nende algne panus vanemhoolde oli väiksem kui vähema eumelaniiniga isenditel (Almasi jt. 2013).

Järvisto jt. (2015a) näitasid, et pesakonna suuruse manipulatsiooni juures olid need noored isased must-kärbsenäpid, kellel olid raskendatud toitmingimused (suurem pesakond) järgmisel sigimisaastal tumedamad, kui need noored isased, kelle poegade arvu oli katses vähendatud või jäetud muutmata. Järvisto jt. (2015b) näitasid, et tumedamate isaste must-kärbsenäppide kasupojad (selles katses oli neutraliseeritud geneetiline mõju) olid soodsates keskkonnatingimustes suuremad kui väiksema eumelaniini hulgaga isendite järglased, samas madala välistemperatuuri korral oli tulemus vastupidine. Selle põhjuseks võib pidada seda, et isased pidid leidma võimalikult optimaalse poegade ja enda toitmise vahekorra, et endale mitte liigset kahju teha, arvestades, et sigida tuleb ka järgnevatel aastatel (Järvisto jt. 2015b) ning melaniini tootmiseks on vaja energiat (Roulin 2016).

1.4. Otsmikulaik must-kärbsenäppidel

Dale jt. (1999) on näidanud, et Norra must-kärbsenäpi populatsioonis ei ole otsmikulaigul seost ellujäämisega, poegade toitmise võimekusega ega ka isase keha

parameetritega. Küll aga on leitud, et neil isastel, kelle sulestik muutus vanusega tumedamaks, muutus ka otsmikulaik suuremaks (Dale jt. 1999). Samuti on näidatud, et otsmikulaigu suurus varieerub erinevatel sigimisaastatel – need, kellel oli ühel aastal suurem otsmikulaik, oli teisel aastal väiksem ja ülejäärgmisel jällegi suurem (Järvisto jt. 2015a).

Qvarnström (1997) näitas kaelus-kärbsenäppidel (*F. albicollis*), et eksperimentaalselt suurendatud otsmikulaiguga isendid vähendasid oma panust vanemhoolde ning suurendasid oma võitlusvalmidust teiste isastega. Osorno jt. (2006) näitasid, et suurendatud otsmikulaikudega isased must-kärbsenäpid külastasid pesakasti pärast isase laulu ettemängimist sagadamini perioodil, kui toimus territooriumide hõivamine ning partneri leidmine. Must-kärbsenäppidel näitasid vähendatud otsmikulaiguga isendid üles suuremat vanemhoolt kui manipuleerimata isased, võib arvata, et atraktiivsuse vähenemise tõttu vähenes võimalus lisakurna loomiseks teise emasega (Sanz 2001). Tähelestatud on ka vähendatud otsmikulaikudega isaste poegadel suuremat edukust lennuvõimestumisel (Sanz 2001).

Kaelus-kärbsenäppidel on otsmikulaigu suurus päritav (Qvarnström 1999) ning positiivselt seotud poegade arvuga (Gustafsson jt. 1995; Sheldon jt. 1997). Sellest võiks järeldada, et otsmikulaigu suurus on geneetiliselt seotud käitumisega. Samas näitasid Järvisto jt. (2013), et olukorras, kus käis võitlus pesakasti pärast, olid tehnikult suurendatud otsmikulaiguga isased märkimisväärselt agressiivsemad kui vähendatud otsmikulaiguga isased, kusjuures laigu originaalsuurus ei olnud oluline. Põhjenduseks toodi, et nähes vastase (vähendatud otsmikulaiguga isendi) vähest agressiivsust, võis see viia testosterooni tõesuni suurendatud otsmikulaiguga isastel (Järvisto jt. 2013). Sellest võib järeldada, et otsmikulaik mängib olulist rolli pesakoha valikul ning suurema otsmikulaiguga isendid peaksid saama parema kvaliteediga pesitsuskoha (Järvisto jt. 2013).

2. Materjal ja metoodika

2.1. Uuritav liik

Töös on kasutatud 2013. aasta juunis Tartu Ülikooli lindude käitumisökoloogia töörühma liikmete Kadri Moksi ja Killu Timmi poolt välitöödel must-kärbsenäpi uurimiseks läbi viidud katse andmeid. Videod vaatas läbi ning andmeid töötles Mari Liis Tandre.

Must-kärbsenäpp on 12-13 g kaaluv suluspesitsev värvuline, kes saabub rändelt Eestisse aprilli lõpuks. Isased saabuvad varem, hõivates pesitsusterritooriumi, emased hauduvad üksi, kuid poegi (6-7 tk) toidavad mõlemad vanemad poegade lennuvõimestumiseni (14-16 päeva) (Lundberg ja Alatalo 1992).

Peamine poegadele toodud toit on liblika-, mardika- ja kiletiivalise röövikud, liblikad, kiletiivalised, kahetiivalised, ämblikud ja koibikud (Lundberg ja Alatalo 1992; Moreno jt. 1995; Siikamäki jt. 1998; Eeva jt. 2005; Sisask jt. 2010). Sisaski jt. (2010) uuringu kohaselt moodustavad röövikud ja liblikad 25% kuni 35% kogu toodud toidust. Röövikud on teadaolevalt järglastele kõige väärtuslikum ja paremini seeditav toit (Lundberg ja Alatalo 1992; Eeva jt. 2010). Emased otsivad toitu enamasti puude võrast ja toovad rohkem röövikuid, isased püüavad peamiselt õhust ja toovad liblikaid (Mänd jt. 2013).

Must-kärbsenäpil esineb suguline dimorfism. Emased on ühtlaselt pruunid, isastel varieerub seljaosas sulestiku värvus heledast pruunist tumeda mustani, sulestiku värvus on osaliselt päritav (Alatalo jt. 1994). Isaslindudel esineb kontrastne valge otsmikulaik, mis varieerub nii suuruselt kui kujult (Lundberg ja Alatalo 1992). Vanemad isased kalduvad olema tumedamad kui nooremad isased, suurim erinevus ilmneb ühe ja kaheaastaste isendite vahel (Lundberg ja Alatalo 1992; Saetre jt. 1995; 1997; Järvisto jt. 2015a).

2.2. Katseala

Katse viidi läbi juunis 2013 Lõuna-Eestis, Kilingi-Nõmme ümbruses Saarde vallas (58°7' N, 25°5' E). Must-kärbsenäpid pesitsesid pesakastides, mis olid paigutatud 1,5-1,7 m kõrgusele puude külge. Pesakastid olid paigutatud liinidena piki maanteeeservasid,

metsavaheteid ja metsasihte üksteisest 50-60 m vahega. Katsealal kasutati standardseid puidust pesakaste sisemõõtudega 11x11x30 cm ja ava läbimõõduga 3,5-4,0 cm. Pesakaste puhastatakse ja korrastatakse igal aastal enne pesitsusaja algust.

2.3. Välitööd

Katse viidi läbi, kui pojad olid 7-10 päeva vanused. Paar päeva enne katse algust oli pesadele paigutatud lõksudega kinni püütud vanalinnud, et määrata isastel musta värvuse protsent sulestikus (edaspidi töös melanism) ja otsmikulaigu kuju. Mõõdeti ka lindude jooksme- ja tiiva pikkused, isendid kaaluti vedrukaaluga. Mõõtmised teostati kahe komakoha täpsusega. Melanismi puhul määrasid kaks inimest hinnanguliselt musta värvuse protsendi sulestikus, tulemustesse läks hinnangute keskmine. Otsmikulaigu puhul otsustati (lisa 1), kas see on kaks eraldi laiku (tunnus nr 1), osaliselt ühenduvad laigud (tunnus nr 2) või üks suur laik (tunnus nr 3).

Pesakasti katusele paigaldati konstruktsioon filmimiseks (lisa 2) 24 h enne katse algust, et linnud sellega harjuksid. Pesakasti tagaseinale paigutati 45 kraadise nurga all peegel mõõtmetega 5x5 cm, mis võimaldas filmida pesakasti ava seestpoolt. Ava kõrvale asetati millimeeterskaala (5x25 mm), mis võimaldas hiljem määrata pesa toodud toiduobjektide suurust. Kogu konstruktsioon kaeti puidust ümbrisega. (Mägi jt. 2009)

2.4. Eksperiment

Lindude käitumist filmiti hommikuti vahemikus 5.00-12.00. Ööpäevast erinevust toitmissageduses ei ole must-kärbsenäppidel täheldatud (Moreno jt. 1995). Kontrollkatses eksponeeriti pesast 2-3 meetri kaugusel 10 minuti jooksul metsvindi (*Fringilla coelebs*) topist, seejärel filmiti pesa 60 minutit. Seejärel paigutati pesa lähedale 2-3 meetri kaugusele 5-15 minutiks raudkulli (*Accipiter nisus*) topis. Raudkull on laialt levinud röövlind Balti riikides (Krams 2000). Topis eemaldati, kui mõlemad vanalinnud alustasid hädakisa. Maksimaalselt hoiti raudkulli topist pesa lähedal 15 minutit. Metsvindi topise näitamine hädakisa esile ei kutsunud. Pärast raudkulli topise eemaldamist filmiti poegade toitmist 60 minutit.

2.5. Videote vaatamine

Videote vaatamine toimus BS Player 2.68-ga kiirendusel 1,8, kui vanemaid ei olnud pesas, ja pesakülastuse ajal kiirusega 0,3-0,8. Katse alguseks loeti hetke, kui videolt oli näha, et inimene lahkus pesa juurest. Vanalinnu sisenemisel pesa määrati stopp-kaadrist vanema sugu, esimese pesakülastuseni kulunud aeg pärast topise eemaldamist (edaspidi vanema latentsus), toodud toiduobjekt(id) ja objekti(de) mõõtmed (pikkus ja laius mm). Nii kontrollfaasi kui eksperimentfaasi videofailidest kasutati analüüsis esimest 60 minutit. Valimis on 25 pesakasti. Valimi hulgas on kaks pesa, milles jäi üks toidu toomine määramata, ning kolm pesa, millel on puudu andmed isase sulestiku värvuse (melanismi ja otsmikulaigu) kohta, kuna isast ei saadud löksu. Neil isastel määrati otsmikulaik videosalvestiste järgi.

2.6. Andmeanalüüs

Andmeanalüüsiks jagati toiduobjektid kolme rühma: röövikud, liblikad ja muud (kile- ja kahetiivalised, ühepäevikulised, ämblikud, koibikud, teod, rohutirtsud, sajjajalsed jne). Uuriti toiduobjektide arvu ja suurust ning nende seoseid isase otsmikulaigu ja melanismiga. Toiduobjektide arv ja suurus on olulised kvaliteedinäitajad vanemhooles. Eesmärgiks oli kindlaks teha melanismi (musta värvuse hinnanguline protsent sulestikus) ja otsmikulaigu seos vanemate toitumiskäitumisega. Analüüsiks arvutati filmitud 60 minutist maha latentsusele kulunud aeg. Seejärel ekstrapoleeriti poegade toitumissageduse ja toiduobjektide andmed 60 minuti kohta.

Statistiline analüüs viidi läbi programmiga Statistica 10. Eksperimendi ja isase sulestikutunnuste (musta protsent sulestikus ja otsmikulaigu kuju) seoseid latentsuse, toitumissageduse, toiduobjektide arvu ja toidutoomiste osakaaluga pesakülastuste suhtes (toidutoomiste protsent pesakülastustest) testiti kordumõõtmistega GLM analüüsiga (Type II). Latentsuse mudelis oli kordumõõtmistega faktoriks eksperiment (kontrollfaas ja kiskjajärgne faas). Kui sõltuvaks tunnuseks oli toiduobjektide arv, oli kordumõõtmistega faktoriks objekti tüüp (röövikud, liblikad ja muud toiduobjektid). Mitteoluliste kovariaatide mudelitest välja jätmiseks kasutati *Backward elimination* meetodit ning välja jäeti $P > 0,05$ tunnused. Hüpooteesidega seotud tunnused jäeti mudelisse sõltumata P väärtusest. Kovariaadina võeti arvesse kõikides analüüsides poegade arv. Toiduobjektide suurus kui sõltuv tunnus ei vastanud normaaljaotusele ning

sel juhul uuriti eksperimendi mõju paariviisiliselt mitteparameetrilise Wilcoxon'i testiga (*Wilcoxon matched pairs test*), kasutades poegade arvu suhtes korrigeeritud andmeid. Isase sulestikutunnuste ja toiduobjektide suuruse seoste kirjeldamiseks kasutati Spearmani korrelatsiooni. P-väärtused kohandati Bonferroni korrigeerimise (*sequential Bonferroni correction*) abil.

3. Tulemused

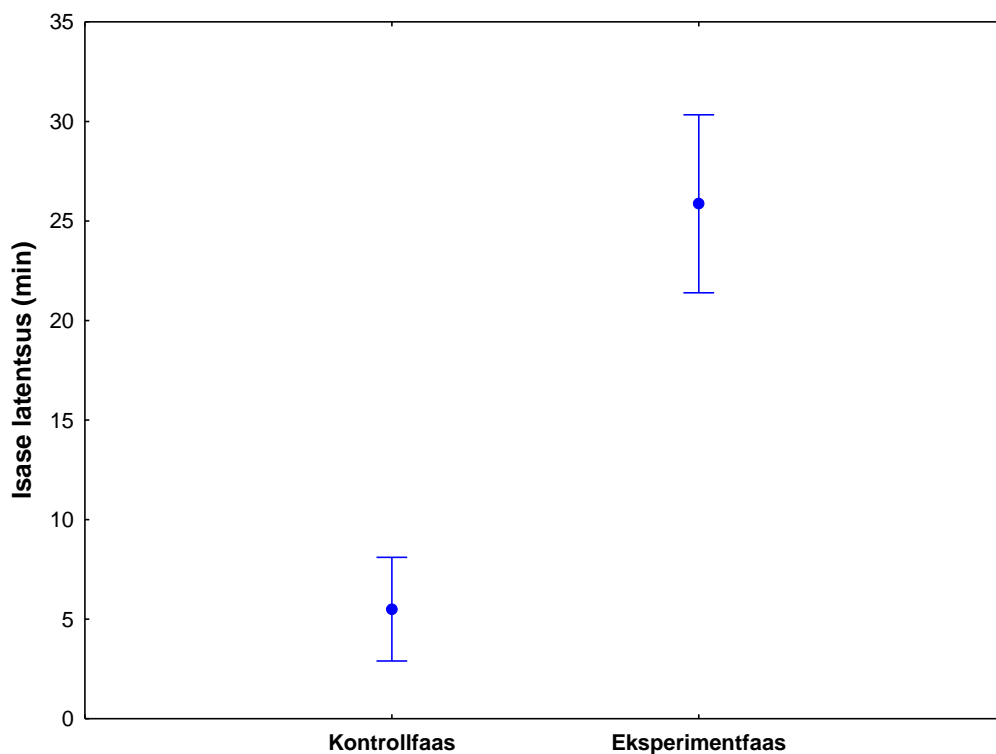
3.1. Latentsus

Korduvmõõtmistega GLM analüüsis, kus sõltuvaks muutujaks oli isase latentsus (tähistab aega topise eemaldamisest esimese pesakülastuseni) kontroll- ja eksperimentfaasis ning kovariaatideks poegade arv ning isase kaal, osutus oluliseks melanismi negatiivne mõju latentsusele (tabel 1). Statistiliselt oluline negatiivne mõju latentsusele oli ka poegade arvul (tabel 1) ja isaslinnu kaalul (tabel 1). Napilt mitteoluline interaktsioon (tabel 1) isase massi ja eksperimendi vahel näitab, et mass oli kontrollfaasis negatiivselt ($r=-0,01$; $N=21$; $P=+0,1$), eksperimentfaasis aga positiivselt seotud ($r=0,3$; $N=21$; $P=0,1$) latentsusega. Otsmikulaigu mõju oluliseks ei osutunud (tabel 1). Latentsusele osutus oluliseks eksperimendi mõju (tabel 1, joonis 2).

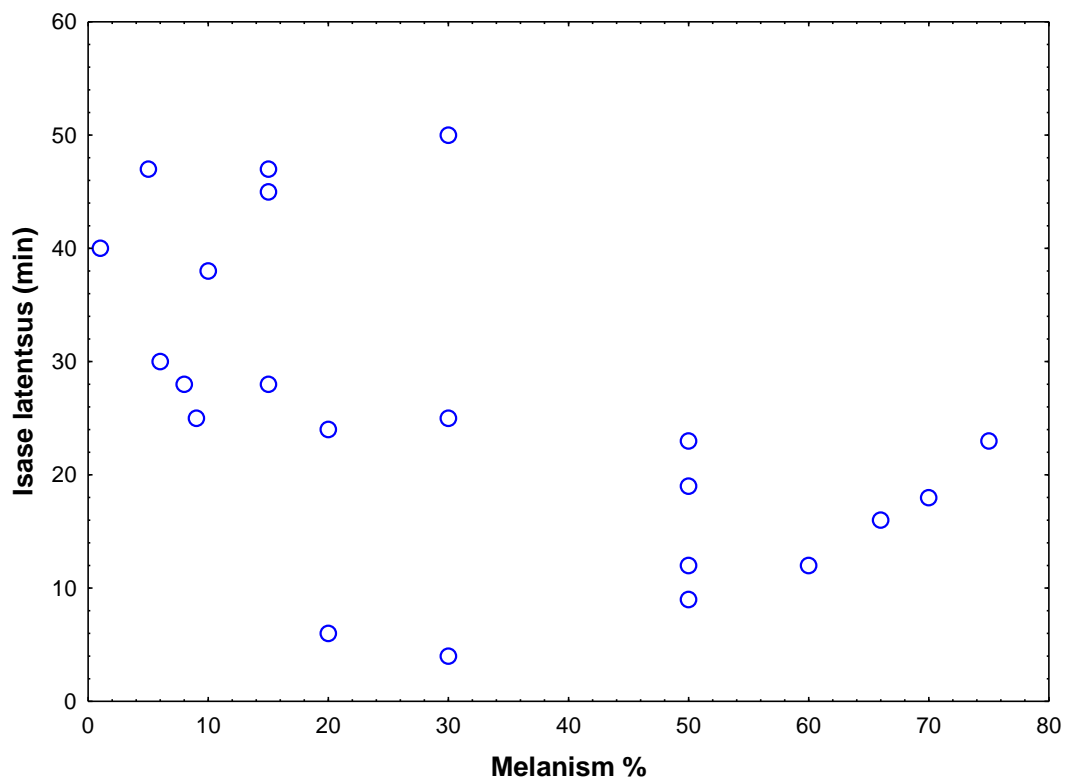
Peaaegu oluline interaktsioon melanismi ja eksperimendi vahel (tabel 1) näitab, et pärast raudkulli topise eksponeerimist avaldus statistiliselt oluline negatiivne korrelatsioon melanismi ja isase eksperimentfaasi latentsuse vahel ($r=-0,6$; $N=22$; $P=0,008$) (joonis 3). See näitab, et stressiolukorras külastasid tumedamad isendid pesa märgatavalt varem kui heledamad isendid. Kontrollfaasis statistiliselt olulist korrelatsiooni ei esinenud ($r=-0,01$; $N=22$; $P=0,9$). Negatiivne korrelatsioon esines ka poegade arvu ja eksperimentfaasi latentsuse vahel ($r=-0,6$; $N=25$; $P=0,004$), näidates, et isased, kellel oli rohkem poegi külastasid pesa varem pärast kiskja topise eksponeerimist. Kontrollfaasis statistiliselt olulist seost ei esinenud ($r=0,1$; $N=25$; $P=0,6$).

Tabel 1. Korduvmõõtmistega GLM analüüs, kus sõltuvaks muutujaks on isase latentsus (aeg topise eemaldamisest esimese pesakülastuseni), sõltumatuteks muutujateks melanism (musta protsent sulestikus) ja otsmikulaik, kovariaadina poegade arv ja isase kaal.

	df(mudel/viga)	F	P
Melanism	1,17	14,42	<0,01
Otsmikulaik	1,17	1,33	0,3
Poegade arv	1,17	7,61	0,01
Isaslinnu kaal	1,17	8,14	0,01
Eksperiment	1,17	48,64	<0,01
Eksperiment*melanism	1,17	3,88	0,07
Eksperiment*otsmikulaik	1,17	0,23	0,6
Eksperiment*poegade arv	1,17	2,46	0,1
Eksperiment*kaal	1,17	3,74	0,07



Joonis 2. Latentsuse (aeg esimese pesakülastuseni pärast topise eemaldamist) erinevus kontroll- ja eksperimentfaasis. Joonisel on näidatud 95% usaldusintervalle.



Joonis 3. Korrelatsioon isase melanismi (musta protsent sulestikus) ja isase latentsuse (aeg esimese pesakülastuseni pärast topise eemaldamist) vahel eksperimentfaasis.

3.2. Toitmissagedus ja toitmiskordade osakaal

Toitmissageduses olulist erinevust kontroll- ja ekperimentfaasis ei esinenud ($P>0,1$). Samuti ei leitud olulisi seoseid isase uuritavate parameetrite ja toitmissageduse vahel ($P>0,1$)

Isaste toodud toitmiskordade osakaalule pesakülastuste suhtes osutus oluliseks jooksme pikkuse ja eksperimendi koosmõju (tabel 2). Koosmõju jooksme pikkuse ja eksperimendi vahel näitab, et jooksme pikkuse seos toidutoomise osakaaluga on negatiivselt ($r=-0,3$; $N=22$; $P=0,1$) seotud kontrollfaasis ja positiivselt ($r=0,3$; $N=22$; $P=0,1$) seotud eksperimentfaasis. Napilt statistiliselt mitteoluliseks jäi eksperimendi ja melanismi koosmõju (tabel 2); melanism oli toidutoomiste osakaaluga negatiivselt ($r=-0,2$; $N=22$; $P=0,4$) seotud kontrollfaasis ja positiivselt ($r=0,07$; $N=22$; $P=0,7$) eksperimentfaasis.

Tabel 2. Korduvmõõtmistega GLM mudel, kus sõltuvaks muutujaks on toidutoomiste osakaal pesakülastuste suhtes (toidutoomise protsent pesakülastustest), sõltumatuteks muutujateks isase melanism ja otsmikulaik. Kovariaadina poegade arv ja isase jooksme pikkus.

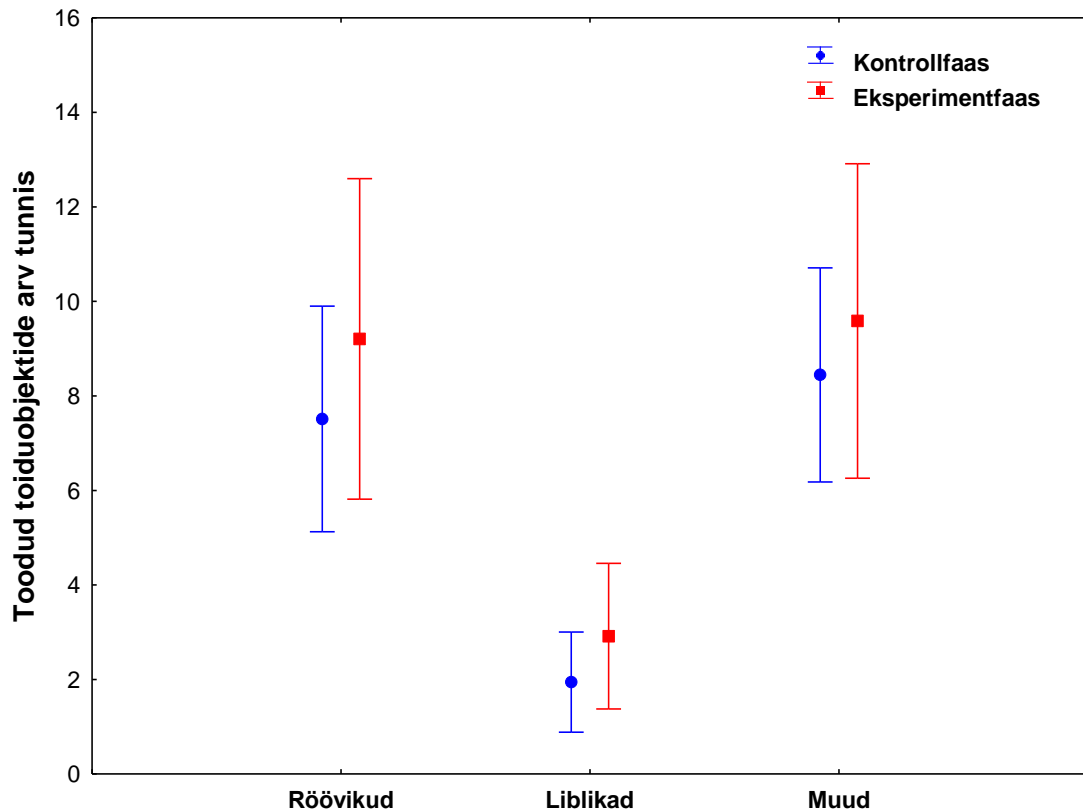
	df(mudel/viga)	F	P
Melanism	1,17	0,97	0,3
Otsmikulaik	1,17	0,02	0,6
Poegade arv	1,17	3,38	0,08
Jooksme pikkus	1,17	0,01	0,9
Eksperiment	1,17	1,06	0,3
Eksperiment*melanism	1,17	4,23	0,05
Eksperiment*otsmikulaik	1,17	1,01	0,33
Eksperiment*poegade arv	1,17	1,27	0,28
Eksperiment*jooksme pikkus	1,17	6,49	0,02

3.3. Toidu osakaal

Korduvmõõtmistega GLM analüüsis, kus sõltuvaks muutujaks oli toodud toiduobjektide arv (60 min kohta), osutus oluliseks objekti tüübi mõju (tabel 3), näidates, et erinevaid objekte toodi erineval arvul (joonis 4). Samuti esines objekti tüübi ja melanismi vahel koosmõju (tabel 3), näidates, et erineva melanismiga isased tõid erinevaid toiduobjekte erineval arvul.

Isase sulestiku värvuse ja toiduobjekti tüübi koosmõju (tabel 3) seletamiseks analüüsiti seoseid isase melanismi ja toodud toiduobjektide arvu vahel iga tüübi (röövikud, liblikad, muud) ja faasi kohta eraldi. Röövikute puhul esines positiivne korrelatsioon

(tabel 4) kontrollfaasis toodud röövikute arvu ja melanismi vahel, näidates, et normaaltingimustes toovad tumedamad isendid rohkem röövikuid kui heledamad isendid (joonis 5). Liblikate puhul esines statistiliselt oluline negatiivne korrelatsioon kontrollfaasis toodud liblikate arvu ja melanismi vahel (tabel 4), mis pärast Bonferroni korrektsiooni statistiliselt oluliseks ei osutunud. Eksperimentfaasis statistiliselt olulisi korrelatsioone ei esinenud (tabel 4).



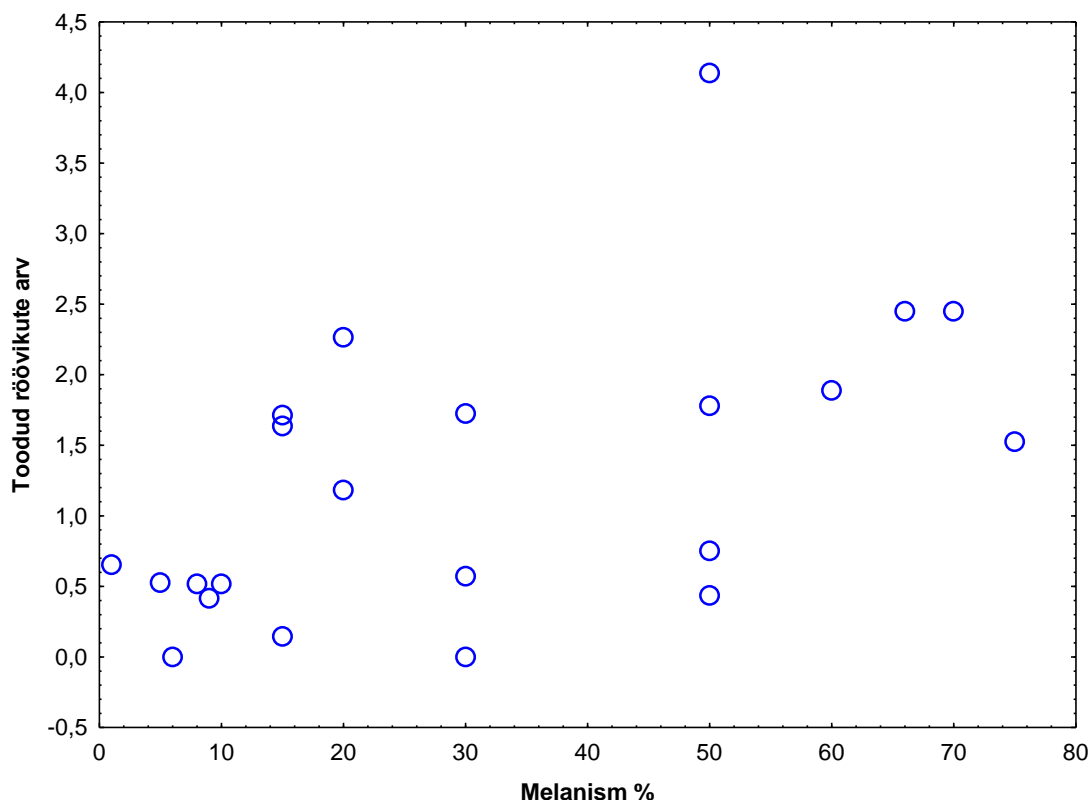
Joonis 4. Raudkull topise eksponeerimise mõju isase toodud toiduobjektide arvule. Joonisel on näidatud 95% usalduspiire.

Tabel 3. Korduvmõõtmistega GLM mudel, kus sõltuvaks muutujaks oli keskmiselt toodud toiduobjektide arv 60 minutis. Sõltumatuteks muutujateks isase melanism (musta protsent sulestikus) ja otsmikulaik. Kovariaadina on arvesse võetud poegade arv.

	df(mudel/viga)	F	P
Melanism	1,18	0,06	0,8
Otsmikulaik	1,18	1,57	0,2
Poegade arv	1,18	0,88	0,4
Objekti tüüp	2,36	15,07	<0,01
Objektid tüüp*melanism	2,36	3,67	0,04
Objektide tüüp*otsmikulaik	2,36	0,84	0,4
Objekti tüüp*poegade arv	2,36	0,01	0,99

Tabel 4. Korrelatsioonid isase uuritavate parameetrite ja toiduobjektide arvu vahel (arvutatuna poja kohta tunnis).

	Kontrollfaas						Eksperimentfaas					
	Melanism			Otsmikulaik			Melanism			Otsmikulaik		
	r	N	P	r	N	P	r	N	P	r	N	P
Röövikute arv	0,57	22	<0,01	-0,25	25	0,2	0,22	22	0,3	-0,03	25	0,9
Liblikate arv	-0,46	22	0,03	0,02	25	0,9	0,2	22	0,4	0,3	25	0,2
Muude objektide arv	-0,37	22	0,08	-0,12	25	0,9	0,02	22	0,9	0,12	25	0,6



Joonis 5. Korrelatsioon isase melanismi (musta protsent sulestikus) ja 60 minutis toodud röövikute arvu vahel kontrollfaasis.

Toiduobjektide keskmises suuruses esines statistiliselt oluline erinevus kontroll- ja eksperimentfaasis muude objektide keskmises suuruses ($Z=2,9$; $N=24$; $P=0,003$) poja kohta tunnis. Pärast kiskja topise eksponeerimist toodi oluliselt suuremaid muid objekte. Statistiliselt oluline positiivne erinevus esines ka röövikute suuruses ($Z=2,23$; $N=24$; $P=0,03$), näidates, et stressiolukorras toodi keskmiselt suuremaid röövikuid, kuid pärast Bonferroni korrigeerimist see oluliseks ei osutunud. Toodud liblikate suuruses statistiliselt olulist erinevust kontroll- ja eksperimentfaasis ei esinenud ($Z=0,8$; $N=22$; $P=0,4$).

Seoseid isase uuritavate parameetrite ja toodud toiduobjektide suuruse vahel uuriti Spearmani korrelatsioonidega (tabel 5). Statistiliselt oluline negatiivne korrelatsioon esines kontrollfaasis toodud liblika keskmise pikkuse (arvutatud poja kohta tunnis) ja otsmikulaigu vahel ($r_s=0,6$; $N=25$; $P=0,005$), mis tähendab, et kahe eraldiseisva valge otsmikulaiguga isased tõid keskmiselt suuremaid liblikaid poja kohta.

Tabel 5. Korrelatsioonid isase uuritavate parameetrite ja toiduobjektide keskmise suuruse vahel (arvutatuna poja kohta tunnis).

	Kontrollfaas						Eksperimentfaas					
	Melanism			Otsmikulaik			Melanism			Otsmikulaik		
	r_s	N	P	r_s	N	P	r_s	N	P	r_s	N	P
Rööviku keskmine maht (mm ²)	0,2	22	0,4	0,28	25	0,2	0,19	22	0,4	-0,04	25	0,9
Liblika keskmine pikkus (mm)	-0,39	22	0,07	-0,55	25	<0,01	0,2	22	0,4	0,14	25	0,9
Muude objektide keskmine pikkus (mm)	-0,19	22	0,4	0,02	25	0,9	-0,35	22	0,1	0,15	25	0,5

Sulestiku värvuse ja poegade arvu ning isase kehaparameetrite vahel korrelatsioone ei esinenud ($P>0,05$). Samuti ei korreleerunud otsmikulaik sulestiku värvusega ($P>0,05$).

4. Arutelu

4.1. Latentsus ja toitmissagedus pesakülastuste suhtes

Sarnaselt käesoleva töö tulemusele on näidatud ka varem, et must-kärbsenäpil (Tilgar ja Kikas 2009; Tilgar jt. 2009, 2010) ning sinitihasel (Mutzel jt. 2013) pikendab kiskja topise eksponeerimine latentsust (aeg topise eemaldamisest esimese pesakülastuseni) ja toob kaasa pikema pausi poegade toitmisel. See võib omakorda mõjuda negatiivselt poegade arengule (Coslovski jt. 2011; Moks jt. 2016) ning seeläbi ka vanemate endi kohasusele. Selleks, et poegade toitmise katkemise tõttu tekiks võimalikult vähe kahju poegade konditsioonile, on oluline, et vanemad saaksid kiiremini hirmust üle ning jätkaksid nende toitmist võimalikult kiiresti (Mutzel jt. 2013). Antud töö tulemused näitavad, et tumedamatel must-kärbsenäppide isastel ning nende järeltulijatel on eelis, kuna stressitingimustes on tumedamate isaste latentsuse aeg lühem kui heledamatel isenditel. Samas lühema latentsuse juures on kisklusoht vanalindudele suurem, kuna kiskja võib olla veel läheduses (Dale jt. 1996). Seega võib arvata, et kiskjarohkes keskkonnas võib tumedamate isaste suremus olla kõrgem. Käesoleva töö kontekstis võib järeldada, et tumedamad isased olid julgemad ning suutsid paremini toime tulla hirmustressiga, mis kinnitab antud töö peamist eesmärki. Mitmed katsed sulestikus sisalduva melaniini ja kortikosterooni seoste kohta loorkakkudel (Almasi jt. 2008; 2010; 2012; Roulin jt. 2007; 2008; Dreiss jt. 2010) näitavad, et suurema melaniiniga (tumedama sulestikuga) isendid tulevad stressiolukorras toime paremini ja taastavad kiiremini tavapärase kortikosterooni baastaseme organismis. Samuti on teada, et vanemad isased on tumedamad ning vanusega kaasneb ka suurem kogemus (Saetre jt. 1995; Järvisto jt. 2015a). Niisiis võis isaste vanus mõjuda positiivselt sellele, et nad olid julgemad või oskasid stressiolukorras paremini toime tulla. Kuna antud töös puudusid andmed isaste vanuse kohta, ei saanud seda kovariaadina analüüsis arvesse võtta.

Mida suurem oli pesas poegade arv, seda lühem oli stressiolukorras latentsuse aeg (paus pesakülastustest). Ka Tilgar ja Kikas (2009) näitasid, et poegade arvu ja latentsuse vahel on negatiivne seos, mida väärtuslikum on kurn, seda riskialtim on vanemate käitumine. Suurem kurn on väärtuslik, kuna oma geene antakse edasi suuremale hulga järeltulijatele (Tilgar ja Kikas 2009). Poegade arv ja melanism (musta protsent sulestikus) käesolevas töös omavahel ei korreleerunud, seega on välistatud melanismi mõju läbi poegade arvu. Kui poegi on rohkem, tuleb poegade nälja kompenseerimiseks

teha hiljem suuremaid pingutusi (Moks jt. 2016) ning seetõttu on oluline hoida paus toitmises võimalikult lühikene.

Isase käitumist stressiolukorras mõjutab ka tema konditsioon, mida näitab isase kaalu oluline mõju latentusele ning jooksmise pikkuse oluline mõju toitmissagedusele pesakülastuste suhtes. Isase enda seisukord on oluline, kuna lõivsuhe käesoleva kurna ning potentsiaalsete tulevaste kurnade vahel sõltub isase hetkekonditsioonist (Saetre jt. 1995; Dale jt. 1996). Stressiolukorras külastasid suurema kehamassiga isased pesa hiljem kui kergema kehamassiga isased. Kuldnokkadel (*Sturnus vulgaris*) on näidatud, et suurem mass muudab lendamisel manööverdamise keerulisemaks (Witter jt. 1994) ning seega on suurem risk langeda kiskja saagiks. Suurema jooksmise pikkusega isaste toitmissagedus pesakülastuste suhtes oli stressiolukorras suurem kui väiksema jooksmega isastel, näidates, et paremas konditsioonis isased panustavad efektiivsemalt poegade toitmisesse.

Otsmikulaigu kuju ei osutunud oluliseks näitajaks ei latentuse ega pesakülastuse sageduse juures, mis vastab Norras tehtud uuringule, kus otsmikulaigul ei olnud olulist rolli isaslinnu vanemhoolele (Dale jt. 1999). Eelnevalt on näidatud, et otsmikulaik mõjutab isaslindude agressiivsust (Qvanström 1997) ning seega mängib olulist rolli pesapaiga valikul (Järvisto jt. 2013), samas ei ole uuringuid, kus käsitletakse otsmikulaigu seoseid stressikäitumisega.

4.2. Toiduobjektid ja nende kogus

Normaaltingimustes tõid tumedamad isased rohkem röövikuid kui heledamad isendid, mis ei lange kokku varasema uuringuga, et tumedamad isased on tavatingimustes kehvemad poegade eest hoolitsejad (Crary ja Rodewald 2012). Samas näitasid Almasi jt. (2010) loorkakkudel, et tumedamate vanemate pojad olid edukamad, kuid ühest põhjust sellele polnud. On võimalik, et tumedamad isased külastasid pesakasti normaaltingimustes harvem, kuid tõid selle võrra korraga suurema nokatäie väärtuslikumaid toiduobjekte. Käesolevas katses ei olnud pesakülastuste sageduses erinevust kontroll- ja ekperimentfaasis.

Tumedamad isased tulevad paremini toime stressiga (Almasi jt. 2008; 2010; 2012; Roulin jt. 2007; 2008; Dreiss jt. 2010) ning on sageli ka vanemad (Lundberg ja Alatalo

1992) ning seetõttu ehk suurema kogemusega (Saetre jt. 1995). Seega võiks eeldada, et tumedamad isased toovad ka stressitingimustes latentsuse tõttu poegade toitmisel tehtud kahju kompenseerimiseks rohkem ning suuremaid röövikuid, kuna röövikud on kõige väärtuslikum toit (Lundberg ja Alatalo 1992; Eeva jt. 2010). Antud katse seda ei kinnita. Isaslinnul on oluline kompenseerida nii enda kui poegade energiakulu kehvades tingimustes (Schifferli jt. 2014). Ent on näidatud, et olukorras, kus isane oli sunnitud rohkem panustama poegade toitmisel, suutsid tumedamad isased toita poegi nõnda, et nende enda kehakaal langes vähem kui heledatel isastel (Saetre jt. 1995).

Eelneva uuringu põhjal (Mänd jt. 2013) võiks eeldada, et stressiolukorras hakatakse tooma rohkem röövikuid ja suuremaid toiduobjekte kui normaaltingimustes. Eriti peaks see kehtima julgemate tumedamate isaste puhul, et kompenseerida latentsusest tekkinud pausi poegade toitmisel. Käesolevas uuringus ei leidnud see kinnitust. Kui arvestada, et Moks jt. (2016) näitasid poegade toitmisel kompenseerimist alles kolmandal tunnil pärast manipulatsiooni, siis võib arvata, et käesolevas katses uuritud 60 minutit on liiga lühike aeg, et märgata suuri muutusi. Nii normaaltingimustes kui ka pärast manipulatsiooni toodi kõikidest toiduobjektidest kõige enam röövikuid, mis vastab ootustele, kuna röövikud on kõige kõrgema toiteväärtusega ning kergemini seeditav toit poegadele (Lundberg ja Alatalo 1992; Eeva jt. 2010). Sisask jt. (2010) ei leidnud samuti erinevusi must-kärbsenäpi toodud röövikute ja liblikate hulgas pärast seda, kui poegi oli hoitud näljas. Käesolevas katses ei erinenud ühe poja kohta toodud liblikate ja röövikute suurus enne ja pärast manipulatsiooni.

Stressiolukorras oli toodud muude toiduobjektide keskmine pikkus suurem. Keskmisest suuremate muude toiduobjektide toomist võiks seletada sellega, et pärast raudkulli topise eksponeerimist oleks kasulikum tuua pigem õhust püütavaid liblikaid ja muid objekte (suuremas osas lendavad putukad) kui röövikuid, keda püütakse peamiselt maapinnale lähemalt (Mänd jt. 2013), et vältida kiskja saagiks langemist. On leitud, et raudkull ründab ootamatult ning rünnakud on edukamad just maapinnale lähemal (Cresswell 1993). Kiskja segab normaalset toitumist, sellel võib olla negatiivne tagajärg poegadele - tihe kiskja külastus mõjutab poegade kvaliteeti (Coslovski ja Richner 2011; Tilgar jt. 2011; Moks jt. 2016). Seetõttu on oluline leida optimaalne vahekord pesa kaitse, enda kaitse ning poegade toitmisel vahel (Dale jt. 1996; Mutzel jt. 2013). Samuti võib poegade näljakisa reeta kiskjale pesa asukoha (Sisask jt. 2010). Seetõttu võib olla

kasulikum tuua poegadele toitu harvem, aga suuremate objektide kaupa ning suurem objekt oleks katse kompenseerida tekkinud toitmispausi.

Lisaks näitasid ulemused, et kahe eraldi seisva otsmikulaiguga isased tõid normaaltingimustes keskmiselt suuremaid liblikaid poja kohta, kuid varasematest töödest sellist seost ei ole leitud. Eeldusel, et väiksema laiguga isased panustavad poegade toitmisesse rohkem (Sanz 2001), võiks arvata, et just need isased toovad suuremaid liblikaid. Paljudes uuringutes (Qvarnström 1997; Dale jt. 1999; Osorno jt. 2006; Järvisto jt. 2013; 2015a; 2015b) on kasutatud otsmikulaigu uurimisel tunnuseks otsmikulaigu pindala. Käesolevas katses arvestati laigu kuju, mis oli jagatud kolme gruppi (kaks eraldi laiku, osaliselt ühilduvad laigud ja üks suur laik), mis ei anna parimat ülevaadet laigu suuruse kohta. Leitud seos on huvitav ning seda võiks põhjalikumalt uurida.

Antud katses ei olnud teada, kas ja kui palju esines polügüüniat. Teoreetiliselt on võimalik, et isasel võis olla kusagil veel lisakurn, mille tõttu jäi vähem aega ja võimalusi katses uuritud kurna eest hoolitseda. Isaste silmatorkav must-valge sulestikuvärvus muudab ta atraktiivseks, mis annab eelise sekundaarse emasega paaritumisel (Mänd jt. 2013). Polügüünia on must-kärbsenäppide seas levinud (Lundberg ja Alatalo 1992). Canal jt. (2011) näitasid, et kuni 39% must-kärbsenäpi pesadest olid hõivatud kahe isasega, kellest üks oli silmapaistvama sulestikuga. Näidatud on ka, et sekundaarsete emaste pesad said mitut kurna pidavate isaste poolt vähem vanemhoolt, välja arvatud juhul kui primaarne kurn oli hävinud (Stenmark jt. 1988; Saetre jt. 1995).

Lõpetuseks võib antud töö põhjal järeldada, et must-kärbsenäppide seas suudavad tumedamad, suurema eumelaniini hulgaga isendid paremini tulla toime kortikosterooni baastaseme taastamisega organismis ning käituvad seetõttu stressiolukorras julgemalt. Samuti toovad tumedamad isendid tavaolukorras poegadele kvaliteetsemat toitu kui heledamad isendid, kuid vastupidiselt eeldusele ei märgatud stressiolukorras vahet tumedamate ja heledamate isaste vanemhooles. Otsmikulaik ei mõjutanud isase latentsust stressitingimustes. Huvitav seos leiti vanemhooles, kahe eraldi seisva laiguga isased tõid stressitingimustes keskmiselt suuremaid liblikaid. Seda ei ole kirjanduses varem mainitud ning võiks põhjalikumalt uurida.

Kokkuvõte

Melaniini sisaldavate tunnuste seoseid sugulise valikuga on palju uuritud, kuid ei ole täpselt teada, kas ja kuidas soospetsiifilise sulestiku värvuse varieerumine peegeldab isendi kvaliteeti vanemana. Käesoleva töö eesmärgiks oli uurida, kas isased must-käbsenäpid, kelle sulestik on tumedam (suurema eumelaniini hulgaga) ja kellel esineb üks kontrastne valge otsmikulaik, (1) jätkavad poegade toitmist varem pärast kiskjaga hirmutamist ja toovad poegadele stressitingimustes rohkem ja kvaliteetsemat toitu kui heledama värvusega isased, ning (2) kas tumedamad isased hoolitsevad tavatingimustes poegade eest vähem kui heledama sulestikuga isased.

Glükokortikoidide sünteesil on võtmekomponentideks hormoon ACTH ja melanogeneesi sünteesi hormoon α -MSH. Need on ka signaalmolekulideks eumelaniini sünteesil. Varasemad katsed loorkakkudega on näidanud, et suurema eumelaniiniga isendid suudavad paremini reguleerida kortikosterooni taset organismis ning on vähem tundlikud stressirohketes situatsioonides. Erinevatest uuringutest on selgunud, et tumedama sulestikuga isalinnud on keerulistes olukordades paremad poegade eest hoolitsejad.

Käesolevas töös püstitatud küsimuste uurimiseks viidi läbi eksperiment, mille käigus näidati must-käbsenäpi vanalindudele kontrollfaasis metsvindi ning eksperimentfaasis raudkulli topist. Kontroll- ja eksperimentfaasis filmiti lindude käitumist. Videotelt saadi andmed isaste latentsuse (tähistab aega topise eemaldamisest esimese pesakülastuseni), toitmiseduste ning toiduobjektide arvu ja mahu kohta. Seejärel analüüsiti isase sulestiku värvuse ning otsmikulaigu mõju nende käitumisele vanemana.

Tulemused näitasid, et tumedama sulestikuga isased külastasid pesakasti pärast kiskjaga hirmutamist varem kui heledad isased, mis kinnitab töö peamist eesmärki. Tumedamate isaste järglastel on seega eelis, kuna kiskja sage külustus segab normaalset toitmisedust ja tekitab poegade toitmises pausi, mis võib mõjutada poegade konditsiooni ja läbi selle ka vanema enda fitnessi. Samas võib tumedamate isaste suuremus olla kiskjarohkes keskkonnas suurem.

Stressiolukorras ei leitud erilist erinevust tumedate ja heledate isaste toodud toiduobjektide arvus. Vastupidiselt ootusele leiti, et tavatingimustes tõid tumedamad isased heledamatest rohkem röövikuid, mis on poegadele kõige väärtulikum toit.

Varasematest uuringutest on teada, et vanemad isased on tumedamad ning vanusega suureneb kogemus, mis võib mõjutada isaste toodava toidu hulka. Antud töös puudusid andmed isaste vanuse kohta, seega ei saanud seda analüüsis arvesse võtta.

Ostmikulaigu kuju ei mõjutanud märkimisväärselt isase käitumist stressitingimustes, samas kahe eraldiseisva laiguga isased tõid stressitingimustes keskmiselt suuremaid liblikaid, mis on huvitav seos ning seda võiks põhjalikumalt uurida. Varasemad uurimused on käsitlenud peamiselt laigu suurust. Katses oli jaotatud ostmikulaik kuju järgi kolme gruppi, mis ei anna parimat ülevaadet laigu suuruse kohta.

Summary

CORRELATION OF PLUMAGE COLOUR WITH PARENTAL CARE AND ACUTE PREDATION RISK IN MALE EUROPEAN PIED FLYCATCHERS (*Ficedula hypoleuca*)

The correlation between melanin-related traits and sexual selection has been studied often but it is not known if and how the variation of sex-dependent plumage colour reflects the quality of the individual as a parent. The purpose of the study was to find out if male European pied flycatchers with a darker plumage (i.e. containing more eumelanin) and with one contrasting white forehead patch (1) continues feeding the offspring sooner after having been frightened by a predator and, in stress conditions, bring their offspring more food with higher quality than males with a lighter plumage; (2) males with a darker plumage care for their offspring less than males with a lighter plumage in normal conditions.

The key components in glucocorticoid synthesis are the hormone ACTH and melanocyte-stimulating hormone α -MSH. The same hormones are also signaling molecules in the synthesis of eumelanin. Earlier experiments with barn owls (*Tyto alba*) have shown that individuals with a higher level of eumelanin are better able to regulate the level of corticosterone in their body and are less sensitive in stressful situations. Various studies have shown that male birds with a darker plumage take better care of their offspring in difficult situations.

In order to achieve the objectives of this study, an experiment was conducted. In the experiment, parent birds of European pied flycatchers were shown a stuffed chaffinch (*Fringilla coelebs*) in the control phase and a stuffed Eurasian sparrowhawk (*Accipiter nisus*) in the experimental phase. The behaviour of the birds was filmed during the control phase and the experimental phase. The recordings provided data regarding the latency of the males (the period from removal of the stuffed predator until the next time the male comes to the nest), the frequency of feeding and the number and volume of feeding objects. After that, the effect of the plumage colour and forehead patch of the males on their behavior as parents was analysed.

The results showed that after being frightened with a predator, males with darker plumage visited the nest box sooner than males with lighter plumage, which confirms

the main hypothesis of the study. This means that the offspring of darker males have an advantage since frequent visits by predators interfere with regular feeding frequency and create interruptions in feeding the offspring. This may affect the condition of the offspring and thereby the fitness of the parents themselves. At the same time, the mortality rate of darker males may be higher in a predator-rich environment.

In stress situation, the difference between the number of feeding objects delivered by dark and light males was not significant. On the contrary to the expectation, the darker males brought their offspring more larvae than lighter males in normal conditions. The larvae are the most valuable food for the offspring. Earlier studies have shown that older males are darker and experience increases with age; this may affect the parental care of the males. In this study, there was no data on the age of the males; therefore this factor could not be taken into account.

The shape of the forehead patch did not have a significant influence on the behaviour of the males in stress conditions. However, males with two separate patches brought bigger butterflies on average in stress conditions. This is an interesting correlation that deserves further research. Earlier studies have mostly addressed the size of the patch. In this experiment, the forehead patches were divided into three groups according to the shape, which does not provide the best overview of the patch size.

Tänuavaldused

Tänan väga magistritöö juhendajaid Kadri Moksi ning Vallo Tilgarit kannatlikkuse, abi ja kiire tagasiside eest. Samuti tänan Killu Timmi, kes koos Kadri Moksiga viis läbi katse ning kõiki teisi TÜ lindude käitmisökoloogia töörühma liikmeid, kes töö valmimisele kaasa aitasid.

Antud tööd rahastati Eesti Teadusfondi grandist 8375 (grandihoidja Vallo Tilgar), Teadus- ja Haridusministeeriumi sihtfinantseerimisteemast SF0180004s09 (teema juht Raivo Mänd) ja Eesti Teadusagentuuri institutsionaalsest grandist IUT34-8 (grandihoidja Peeter Hõrak).

Kasutatud kirjandus

- Alatalo RV, Gustaffson L, Lundberg A. 1994.** Male coloration and species recognition in sympatric flycatchers. *Proc R Soc Lond Biol Sci.* 256:113-118.
- Almasi B, Jenni L, Jenni-Eiermann S, Roulin A. 2010.** Regulation of stress response is heritable and functionally linked to melanin-based coloration. *Journal Evolutionary Biology.* 23:987–996.
- Almasi B, Roulin A, Jenni-Eiermann S, Jenni L. 2008.** Parental investment and its sensitivity to corticosterone is linked to melanin-based coloration in barn owls. *Hormonal Behaviour.* 54:217–223.
- Almasi B, Roulin A, Korner-Nievergelt F, Jenni-Eiermann S, Jenni L. 2012.** Coloration signals the ability to cope with elevated stress hormones: effects of corticosterone on growth of barn owls are associated with melanism. *Journal Evolutionary Biology.* 25:1189–1199.
- Almasi B, Roulin A, Jenni L. 2013.** Corticosterone shifts reproductive behaviour towards self-maintenance in the barn owl and is linked to melanin-based coloration in females. *Hormones and Behavior.* 64:161-171.
- Andersson M. 2001.** Physiological trade-offs in reproduction and condition dependence of a secondary sexual trait. PhD dissertation. Uppsala University. Sweden.
- Arnold JP, Anthonioz P, Marchand J. 1975.** Depigmenting action of corticosteroids: experimental study on guinea pigs. *Dermatologica.* 151:274-280.
- Canal D, Potti J, Davila JA. 2011.** Male phenotype predicts extra-pair paternity in pied flycatchers. *Behaviour.* 148:691-712.
- Charmandary E, Tsigos C, Chrousos G. 2005.** Endocrinology of the stress response. *Annual Review of Physiology.* 67:259-284.
- Coslovski M, Richner H. 2011.** Predation risk affects offspring growth via maternal effects. *Functional Ecology* 25:878–888.
- Crary AL, Rodewald PG. 2012.** Plumage coloration and ornamentation as predictors of nest survival and number of young fledged in Yellow Warblers. *Journal of Field Ornithology* 83:130–140.
- Cresswell W. 1993.** Escape response by redshanks, *Tringa totanus*, on attack by avian predators. *Animal Behaviour* 46:609-611.

- Dale S, Gustavsen R, Slagsvold T. 1996.** Risk taking during parental care: a test of three hypotheses applied to the pied flycatcher. *Behavioural Ecology and Sociobiology*. 39:31-42.
- Dale S, Slagsvold T, Lampe HM, Saetre GP. 1999.** Population Divergence in Sexual Ornaments: The White Forehead Patch of Norwegian Pied Flycatchers is Small and Unsexy. *Evolution*. 53:1235-1246.
- Dreiss A, Henry I, Ruppli C, Almasi B, Roulin A. 2010.** Darker eumelanic barn owls better withstand food depletion through resistance to food deprivation and lower appetite. *Oecologia* 164: 65–71.
- Dreiss AN, Séchaud R, Béziers, P. Villain, N., Genoud, M. Almasi, B. Jenni, L. Roulin, A. 2016.** Social huddling and physiological thermoregulation are related to melanism in the nocturnal barn owl. *Oecologia*. 180:371-381.
- Ducrest AL, Keller L, Roulin A. 2008.** Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes. *Trends Ecology Evolution*. 23:502–510.
- Eeva T, Helle S, Salminen JP, Hakkarainen H. 2010.** Carotenoid composition of invertebrates consumed by two insectivorous bird species. *Journal of Chemical Ecology*. 36:608–613.
- Eeva T, Ryömä M, Riihimäki J. 2005.** Pollution-related changes in diets of two insectivorous passerines. *Oecologia*. 145:629–639.
- Emaresi G, Ducrest AL, Bize P, Richter H, Simon C, Roulin A. 2013.** Pleiotropy in the melanocortin system: Expression levels of this system are associated with melanogenesis and pigmentation in the tawny owl (*Strix aluco*). *Molecular Ecology*. 22:4915-4930.
- Ermak G, Slominski A. 1997.** Production of POMC, CRH-R1, MC1, and MC2 receptor mRNA and expression of tyrosinase gene in relation to hair cycle and dexamethasone treatment in the C57BL/6 mouse skin. *Journal of Investigative Dermatology*. 108:160-165.
- Fargallo JA, Laaksonen T, Korpimäki E, Wakamatsu K. 2007.** A melanin-based trait reflects environmental growth conditions of nestling male Eurasian Kestrels. *Evolutionary Ecology*. 21:157–171.
- Guindre-Parker S, Love OP. 2014.** Revisiting the condition-dependence of melanin-based plumage. *Journal of Avian Biology*. 45:29–33.

- Gustafsson L, Qvarnström A, Sheldon BC. 1995.** Trade-offs between life-history traits and a secondary sexual character in male collared flycatchers. *Nature* 375:311–313
- Hakkarainen H, Yli-Toumi I, Korpimäki E, Ydenberg R. 2002.** Provisioning response to manipulation of apparent predation danger by parental Pied Flycatchers. *Ornis Fennica* 79:139-144.
- Hofer H, East ML. 1998.** In: *Biological Conservation and Stress* (Ed. by A. P. Møller, M. Milinski & P. J. B. Slater). San Diego: Academic Press. 405-525.
- Ito N, Ito T, Kromminga A, Bettermann A, Takigawa M, Kees F, Straub RH, Paus R. 2005.** Human hair follicles display a functional equivalent of the hypothalamic-pituitary-adrenal axis and synthesize cortisol. *FASEB Journal*. 19:1332-1334.
- Ito S. 2003.** The IFPCS presidential lecture: a chemist's view of melanogenesis. *Pigment Cell Research Journal* 16:230–236.
- José L. Osorno JL, Morales J, Moreno J, Santiago MGT, Vásquez RA. 2006.** Evidence for differential maternal allocation to eggs in relation to manipulated male attractiveness in the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *Journal of Ornithology*. 147:605-611.
- Järvisto PE, Calhim S, Schuette W, Velmala W, Laakosnen T. 2015a.** Sex-dependent responses to increased parental effort in the pied flycatcher. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 70:157-169.
- Järvisto PE, Calhim S, Schuette W, Velmala W, Laakosnen T. 2015b.** Foster, but not genetic, father plumage coloration has a temperature-dependent effect on offspring quality. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 69:335-346.
- Järvistö PE, Laakosnen T, Calhim S. 2013.** Forehead patch size predicts the outcome of male-male competition in the pied flycatcher. *Ethology*. 119:662-670.
- Kittilsen S, Schjolden J, Beitnes-Johansen I, Shaw JC, Pottinger TG, Sorensen C, Braastad BO, Bakken M, Overli O. 2009.** Melanin-based skin spots reflect stress responsiveness in salmonid fish. *Hormonal Behaviour*. 56:292–298.
- Krams I. 2000.** Length of breeding day and body weight of great tits in a single- and a two-predator environment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 48:146-153
- Lundberg A, Alatalo RV. 1992.** *The Pied Flycatcher*. London: Poyser.

- Moks K, Tilgar V, Thomson RL, Calhim S, Järvistö PE, Schuett W, Velmala W, Laaksonen T. 2016.** Predator encounters have spatially extensive impacts on parental behaviour in a breeding bird community. *Proc. R. Soc. B* 283:20160020.
- Moreno J, Cowie RJ, Sanz JJ, Williams RS. 1995.** Differential response by males and females to brood manipulations in the pied flycatcher: energy expenditure and nestling diet. *Journal of Animal Ecology*. 64:721–732.
- Mutzel A, Blom MP, Spagopoulou F, Wright J, Dingemanse NJ, Kempenaers B. 2013.** Temporal trade-offs between nestling provisioning and defence against nest predators in blue tits. *Animal Behaviour* 85:1459–1469.
- Mägi M, Mänd R, Tamm H, Sisask E, Kilgas P, Tilgar V. 2009.** Low reproductive success of great tits in the preferred habitat: a role of food availability. *Ecoscience*. 16:145-157.
- Mänd R, Rasmann E, Mägi M. 2013.** When a male changes his ways: sex differences in feeding behavior in the pied flycatcher. *Behavioral Ecology* 24:853-858.
- Papadimitriou A, Priftis KN. 2009.** Regulation of the hypothalamic-pituitary adrenal axis. *NeuroImmunoModulation*. 16: 265-271.
- Prota G. 1992.** Melanin and Melanogenesis. New York: Academic Press.
- Qvarnström A. 1997.** Experimentally increased badge size increases male competition and reduces male parental care in the collared flycatcher. *Proc R Soc Lond B* 264:1225–1231.
- Qvarnström A. 1999.** Genotype-by-environment interactions in the determination of the size of a secondary sexual character in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). *Evolution* 53:1564–1572.
- Roulin A, Almasi B, Rossi-Pedruzzi A, Ducrest AL, Wakamatsu K, Miksik I, Blount JD, Jenni-Eiermann S, Jenni L. 2007.** Corticosterone mediates the condition-dependent component of melanin-based coloration. *Animal Behaviour* 75:1351–1358.
- Roulin A, Altwegg R. 2007.** Breeding rate is associated with pheomelanism in male and with eumelanism in female barn owls. *Behavioral Ecology* 18:563–570.
- Roulin A, Gasparini J, Bize P, Ritschard M, Richner H. 2008** Melanin-based colorations signal strategies to cope with poor and rich environments. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 62:507-519.
- Roulin A. 2016.** Condition-dependence, pleiotropy and the handicap principle of sexual selection in melanin-based colouration. *Biological Reviews*. 91:328–348.

- Saetre GP, Fossen T, Slagsvold T. 1995.** Food provisioning in the pied flycatcher: do females gain direct benefits from choosing Bright-coloured males? *Animal Ecology*. 64:21-30.
- Saetre GP, Slagsvold T, Kruszewich A, Viljugrein H. 1997.** Paternal care in pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*: energy expenditure in relation to plumage colour and mating status. *Ardea*. 85:233-242.
- Saino N, Romano M, Rubolini D, Ambrosini R, Caprioli M, Milzani A, Costanzo A, Colombo G, Canova L, Wakamatsu K. 2013.** Viability is associated with melanin-based coloration in the Barn Swallow (*Hirundo rustica*). *PLOS One*. 8:e60426.
- Saino N, Romano M, Scandola C, Rubolini D, Ambrosini R, Caprioli M, Costanzo A, Romano A. 2014.** Brownish, small and lousy barn swallows have greater natal dispersal propensity. *Animal Behaviour*. 87:137–146.
- Sanz JJ. 2001.** Experimentally reduced male attractiveness increases parental care in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Behavioral Ecology*. 12:171–176.
- Schifferli L, Grünberg MU, Meijer HAJ, Visser GH, Naef-Daezer B. 2014.** Barn Swallow *Hirundo rustica* parents work harder when foraging conditions are good. *IBIS*. 156:777-787.
- Scriba MF, Rattenborg NCb, Dreiss AN, Vyssotski AL, Roulin A. 2014.** Sleep and vigilance linked to melanism in wild barn owls. *Journal of Evolutionary Biology*. 27:2057-2068.
- Senar JC, Polo V, Uribe F, Camerino M. 2000.** Status signalling, metabolic rate and body mass in the siskin: the cost of being a subordinate. *Animal Behaviour*. 59: 103–110.
- Sheldon BC, Merilä J, Qvarnström A, Gustafsson L, Ellegren H 1997.** Paternal genetic contribution to offspring condition predicted by size of male secondary sexual character. *Proc R Soc Lond B* 264:297–302
- Siikamäki P, Haimi J, Hovi M, Rätti O. 1998.** Properties of food loads delivered to nestlings in the pied flycatcher: effects of clutch size manipulation, year, and sex. *Oecologia*. 115:579–585.
- Simpson ER, Waterman MR. 1988.** Regulation of the synthesis of steroidogenic enzymes in adrenal cortical cells by ACTH. *Annual Review of Physiology*. 50:427-440.

- Sisask E, Mänd R, Mägi M, Tilgar V. 2010.** Parental provisioning behaviour in pied flycatchers *Ficedula hypoleuca* is well adjusted to local conditions in a mosaic of deciduous and coniferous habitat. *Bird Study*. 57:447–457.
- Slominski A, Tobin DJ, Shibahara S, Wortsman J. 2004.** Melanin pigmentation in mammalian skin and its hormonal regulation. *Physiological Reviews* 84:1155-1228.
- Stenmark G, Slagsvold T, Lifjeld JT. 1988.** Polygyny in the pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*: a test of the deception hypothesis. *Animal Behaviour*. 36:1646-1657.
- Zahavi A. 1975.** Mate selection—a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*. 53:205–214.
- Tilgar V, Kikas K. 2009.** Is parental risk taking negatively related to the level of brood reduction? An experiment with pied flycatchers. *Animal Behaviour*. 77:43-47.
- Tilgar V, Moks K, Saag P. 2011.** Predator-induced stress changes parental feeding behavior in pied flycatchers. *Behavioral Ecology*. 22:23-28.
- Tilgar V, Saag P, Külavere R, Mänd R. 2010.** Behavioral and physiological responses of nestling pied flycatchers to acoustic stress. *Hormonal Behaviour*. 57:481-487.
- Tilgar V, Saag P, Moks K. 2009.** Development of stress response in nestling pied flycatchers. *Journal Compulsive Physiology*. 195:799-803.
- Van den Brink V, Dolivo V, Falourd X, Dreiss AN, Roulin A. 2012.** Melanic color-dependent anti-predator behavior strategies in barn owl nestlings. *Behavioral Ecology*. 23:473–480.
- Witter MS, Cuthill IC, Bonser RHC. 1994.** Experimental investigations of mass-dependent predation risk in the European starling, *Sturnus vulgaris*. *Animal Behaviour*. 48:201–222.

Lisa 1. Otsmikulaigu määramine

A – tunnus nr 1, kaks eraldi laiku; B – tunnus nr 2, osaliselt ühilduvad laigud; C – tunnus nr 3, üks laik.





Lisa 2. Filmimise konstruktsioon

A – Peegel paigutatud 45 kraadise nurga all, ava kõrval millimeeter skaala; B – kaamera paigutatud pesakasti katusele, tänu peeglile filmib pesakasti ava, lisaks taskulamp valguse jaoks; C – konstruktsioon kaeti puidust ümbrisega.



Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Mari Liis Tandre,

(sünnikuupäev: 02.11.1990)

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

Isase must-kärbsenõpi (*Ficedula hypoleuca*) sulestiku värvuse seosed vanemhoole ja akuutse kisklusriskiga,

mille juhendaja on MSc Kadri Moks, kaasjuhendaja PhD Vallo Tilgar

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, 23.05.2016