

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
LOOMAÖKOLOOGIA ÕPPETOOL

Urmas Lanto

STRESSI MÕJU ISASTE LAULULINDUDE LAULU ÕPPIMISELE

Bakalaureusetöö

Juhendaja: PhD Elin Sild

TARTU 2017

Infoleht

Stressi mõju isaste laululindude laulu õppimisele

Isaste laululindude laulu üheks eesmärgiks on partnerite leidmine. Laul õpitakse läbi imitatsiooni ning selleks on asendamatu tuutori olemasolu. Käesolevas töös uurin kirjanduse põhjal, kuidas erinevad stressitingimused võivad mõjutada laululindude, eelkõige mudelorganismi sebra-amadiini, laulu omandamist. Töös selgus, et erinevad stressitingimused lindude varases eas võivad mõjutada erinevaid laulu näitajaid. Samas võib leida ka vasturääkivaid tulemusi, mis ei luba teha kindlaid järeldusi. Kõik töös käsitletud stressitingimused võivad mõjutada samuti ka emaste eelistuses tähtsust omada võivaid laulu näitajaid. Hea lauluoskus võib seega reklaamida linnu arengu ajalugu. Ühe teooriana on pakutud, et linnulaul võib reklaamida ka oksüdatiivse stressi vähesust. Ühtegi uuringut oksüdatiivse stressi mõjust laulu õppimise kohta siiski veel avaldatud pole.

Märksõnad: laululinnud, laulu õppimine, laulu näitajad, erinevad stressitingimused, oksüdatiivne stress

CERCS: B280 Loomaökoloogia

The effects of stress on song learning of male songbirds

One main function of the song of male songbirds is to find partners. Song is learned through imitation and the presence of the tutor is essential for this. The goal of this thesis is to find out how different types of stressful environments could affect song learning of male songbirds, primarily zebra finches who are often used as model organisms. It occurs that different types of stressors at early stages of life can affect different aspects of song. Although conflicting results can be found and any certain conclusions cannot be made. All the different stressors referred in this thesis can also affect aspects of song that may be important in females choice. Hence the singing ability could reflect bird's developmental history. It is proposed that song could reflect male's oxidative status. Nevertheless no research has been found examining the effects of oxidative stress on song learning.

Keywords: songbirds, song learning, aspects of song, different stressors, oxidative stress

CERCS: B280 Animal ecology

Sisukord

1. Sissejuhatus	6
1.1. Ausad signaalid	6
1.2. Linnulaul kui aus signaal	7
1.3. Töö eesmärk	8
2. Oksüdatiivne stress	9
2.1. Oksüdatiivse stressi olemus	9
2.2. Oksüdatiivse stressi ökoloogiline tähtsus	9
3. Sebra-amadiin mudelorganismina	11
3.1. Sebra-amadiinide iseloomustus	11
3.2. Sebra-amadiinide laul ja laulu õppimine	11
3.3. Emaste lindude eelistused	13
4. Erinevate stressitingimuste mõju isaste laululindude laulu õppimisele	15
4.1. Linnulaulu näitajad, mida laulu õppimisega seoses mõõdetakse	15
4.2. Arengustress	15
4.3. Pesakonna suuruse manipulatsioon	16
4.4. Toiduvaeguse stress	18
4.5. Kortikosteroon	20
4.6. Müritingimused	22
4.7. Parasiidid	22
4.8. Erinevate stressitingimuste mõjust linnulaulu näitajatele, mis võivad emaste eelistuses olla olulised	23
4.9. Oksüdatiivse stressi mõju uuritusest linnulaulule	24
5. Järeldused	26
Kokkuvõte	28
Summary	29
Tänuavaldused	30
Kasutatud kirjandus	31

1. Sissejuhatus

1.1. Ausad signaalid

Signaliseerimisena võib vaadelda paljusid sotsiaalseid käitumisi kaasaarvates sugulist valikut, sotsiaalset domineerimist kui ka saaklooma ja kiskja vahelisi interaktsioone (Grafen 1990). Et kommunikatsioon loomariigis saaks toimuda, on oluline nii signaali saatja kui signaali vastuvõtja olemasolu. Kommunikatsiooni väljakujunemist on soosinud looduslik valik, mis tähendab, et signaali saatja ei edastaks signaali ning vastuvõtja ei reageeriks signaalile, kui see neile kasulik ei oleks (Seyfarth & Cheney 2017).

Signaali aususe säilimist tingivate tegurite väljaselgitamine on keskne küsimus loomade kommunikatsiooni seisukohalt (Tibbetts 2014). Ausad signaalid saavad kujuneda vaid huvide konflikti kontekstis mingisuguse piirangu või hinna tõttu, mille olemasolul osutub petmine vähemtasuvamaks strateegiaks kui tõe avaldamine (Vehrencamp 2000). Sageli esineb loomadel võitluslikke situatsioone kas toidu, partnerite või territooriumi pärast konkureerides (Seyfarth & Cheney 2017). Liigisiselt on konflikt suurim vastasseisu kontekstis, kus kaks vastast, kes ihaldavad mõlemad ühte jagamatut ressursi, saavad kasu vaid siis, kui üks neist taganeb. Partneri peibutamisel asetleidvas konfliktis on isased tavaliselt innukad paarituma, kuid emaste huvides on paarituda vaid kõige kvaliteetsemate isastega (Vehrencamp 2000). Kuigi ebatäpselt signaliseerimine annaks nõrgematele isenditele eelise vastuvõtja ärakasutamises võitluses või partnerite leidmises, arvatakse, et signaali ausus on säilitatud signaali väljatöötamise hinna kaudu (Tibbetts 2014). Signaalid, mis kajastavad isendi head kvaliteeti, on kulukamad nõrgematele isenditele, mille tõttu ei saa nad endile lubada ebaausaid signaale (Zahavi 1975; Grafen 1990). Näiteks reklaamivad isase ibeeria kuldnoka (*Sturnus unicolor*) tervemad ehissuled paremat kaitsevõimet sulgi lagundavate bakterite vastu. Isased, kes suudavad sulgede kahjustamist paremini vältida, saavad eelise osutada emaste poolt valituks (Ruiz-Rodríguez *et al.* 2015). Signaali vastuvõtjale pakuvad ausad signaalid seega usaldusväärse võimaluse hinnata signaliseerijat kiiresti ning minimaalse riskiga (Seyfarth & Cheney 2017).

Ausatel signaalidel, mis reklaamivad isendi kvaliteeti isastevahelisel konkurentsil ja paarilise valikul, on oluline osa sugulises valikus (Yang *et al.* 2013). Sugulisteks signaalideks võivad olla uhke sulestik ja keeruline laul lindudel, lõhnad, paaritumisrituaalid kui ka selgrootute ja imetajate akustilised kutsed. Suguliste signaalide

ausus saab säilida, kui madala ja kõrge kvaliteediga isendeid eristab varieeruvus füsioloogilises seisundis, mis tuleneb näiteks tervisest, elujõulisusest, ressursside kättesaadavusest ning sigimisväärtusest. Selline konditsioonist sõltuvus piirab madalakvaliteedilistel isenditel toota ja alal hoida sugulisi signaale (Garratt & Brooks 2012). Otsene kasu, mida emased saavad paarituses rohkem viimistletud ornamente omavate isastega, võib olla näiteks parem isase poolt pakutav hoole järglastele, suurem järglaste sigimisedukus, parem elupaiga kvaliteet ja madalam parasiitide ülekanne. Samas võivad emased hinnata konditsioonist sõltuvate tunnuste alusel ka isase geneetilist kvaliteeti, pärandades järglastele nii atraktiivsuse, hea kehalise konditsiooni ja elujõulisuse (Yang *et al.* 2013).

1.2. Linnulaul kui aus signaal

Paljudes taksonites on peamiseks kommunikeerimise mooduseks kaaslaste meelitamisel, vaenlaste peletamisel ning vanemate või sugulastega signaliseerimisel akustilised signaalid (Casagrande *et al.* 2016). Linnud kasutavad vokaliseerimist territooriumi märgistamise, kurameerimise, tervitamise või alarmeerimise eemärgina (Matsunaga & Okanoya 2009). Isaste lindude puhul on laulu eesmärgid, peamiselt sugulise valiku kontekstis, vastasega konkureerimine territooriumi pärast ning kaaslaste meelitamine (Gil & Gahr 2002).

Soosiseses kui ka sugudevahelises suhtluses kasutavad paljud laululinnud (*Oscines*) struktuurilt keerukaid laule. Arvatakse, et keerukas laul on välja kujunenud emaste eelistuse surve all, kuna paljud emased linnud eelistavad keerukamaid laule laulvaid isaseid (Spencer *et al.* 2003). Näiteks võib keerukam laul reklaamida linnu paremat õppimisvõimet, mis võib osutada toidu hankimisel eluliselt vajalikuks (Boogert *et al.* 2008). Isaste laulu keerukuse varieeruvus võib sõltuda ka erinevustest nende fenotüübilises või geneetilises kvaliteedis (Gil & Gahr 2002). Valides keerukama lauluga isase võivad emased oma poegadele pärandada hea ruumilise mälu seotud alleele (von Schantz *et al.* 1999).

Laululindude üheks väljapaistvamaks tunnuseks on vokaliseerimise õppimine imitatsiooni käigus (Matsunaga & Okanoya 2009), selle täpne meeldejätmise kogu eluks ning laulule uute osade juurdeloomine (Casagrande *et al.* 2016). Korrektselt vokaliseerimiseks on kuulmismeele kaudu omastatav informatsioon linnu varajases eas asendamatu (Matsunaga

& Okanoya 2009). Laulu õppimise ja laulu õppimise eest vastutavate ajupiirkondade arengu ajastus kattub perioodiga, millal laululinnud võivad kannatada toiduvaeguse all. Isase laululinnu varajases eas kogetud stress või ka arengustress (*ingl. k. developmental stress*) võib mõjutada laulu kvaliteeti, peegeldades seeläbi ausalt isase linnu kvaliteeti (Nowicki *et al.* 1998). Nowicki *et al.* (1998) pakutud arengustressi hüpoteesi kohaselt valivad emased isaseid nende laulu avaldumise kaudu, mis indikeerib arengulisi protsesse, mille läbi laul on omandatud. Linnulaul võib olla samuti ka vastuvõtlik oksüdatiivsetele kahjustustele. Aju on madala antioksidantite sisaldusega, kuid samas aktiivne reaktiivsete hapnikuosakeste tootmisel ja vastuvõtlik nende poolt tekitatud kahjustustele (von Schantz *et al.* 1999; Casagrande *et al.* 2016). Casagrande *et al.* (2016) kohaselt võib linnulaul peegeldada kas isendi redokstasakaalu või näidata linnu võimet hoida alal laulu esitamise kaasnemaid oksüdatiivseid kahjustusi, tagades sel viisil linnulaulu aususe. Kuna linnulaul on keerukas käitumine, mille erinevad tunnused võivad omada erinevaid hindu ja piiranguid (Gil & Gahr 2002), võivad isenditevahelised erinevused laulu repertuaaris (laulu tüübis või erinevate elementide arvus laulus) olla seotud muutustega redokstasakaalus (Gil & Gahr 2002; Casagrande *et al.* 2016).

1.3. Töö eesmärk

Linnulaul omab olulist tähtsust paariliste leidmisel, kuid siamaani ei ole täpselt teada, milliseid isase omadusi laul reklaamib. Kirjandusel põhineva bakalaureusetöö eesmärgiks on uurida, kuidas erinevad stressorid võivad laulu omandamist mõjutada ning millised laulu näitajad võiksid olla sugulise valiku kontekstis kõige huvipakkuvad. Ühe teooriana on pakutud, et linnulaul võib reklaamida isendi vähest oksüdatiivset stressi ning head redokstasakaalu. Töö eesmärgiks on muuhulgas ka selle teooria kontrollimine. Teises peatükis annangi ülevaate oksüdatiivsest stressist ja selle ökoloogilisest tähtsusest. Kolmandas peatükis kirjeldan mudelorganismi sebra-amadiini (*Taeniopygia guttata*) laulu ja laulu õppimist ning laulu õppimiseks olulisi perioode varases arengus. Neljandas peatükis esitan ülevaate uuringutest, kus on leitud ja ka mitte leitud seoseid erinevate stressitingimuste mõjust lindude laulu näitajatele. Samuti toon neljanda peatüki alguses sõnaseletustena välja erinevad näitajad, mida laulu õppimisel on mõõdetud. Neljanda peatüki viimase alapeatükina käsitlen oksüdatiivse stressi mõju uuritust linnulaulule.

2. Oksüdatiivne stress

2.1. Oksüdatiivse stressi olemus

Oksüdatiivne stress on negatiivne ja tihti patoloogiline protsess, mis seisneb selles, kui reaktiivsete osakeste toodang on suurem organismi võimest kontrollida reaktiivsete osakeste poolt tekitatud kahjustusi (Monaghan *et al.* 2009; Garratt & Brooks 2012). Reaktiivseteks osakesteks võivad olla vabad radikaalid ehk ühe või mitme paardumata elektroniga aatomid või ühendid, mis reaktsioonide käigus annavad produktideks veelgi kahjustavamaid ühendeid (Monaghan *et al.* 2009).

Peamised bioloogilised makromolekulid, mida reaktiivsed osakesed kahjustada võivad on DNA, eriti mitokondriaalne DNA, valgud ja lipiidid. Kahjustused väljenduvad nende molekulide struktuuri ja funktsiooni muutustes (Monaghan *et al.* 2009). Kuigi suurtes kontsentratsioonides omavad reaktiivsed osakesed kahjustavat toimet, on väikestes kogustes neil siiski ka mitmeid kohastumuslikke ülesandeid. Näiteks on reaktiivsetel osakestel oluline osa immuunvastuses ja rakkudevahelisel signaliseerimisel (Garratt & Brooks 2012).

Oksüdatiivse stressi mõõtmiseks pole olemas praegu üldist indikaatorit. Vabu radikaale, oksüdatiivseid kahjustusi, kaitsemehhanisme ja antioksidante on võimalik küll eraldi mõõta, kuid kõigi nelja nimetatu puhul pole see siiski võrdselt lihtne (Monaghan *et al.* 2009).

2.2. Oksüdatiivse stressi ökoloogiline tähtsus

Reaktiivsete osakeste tootmine toimub peamiselt raku ainevahetuse käigus mitokondris, täpsemalt elektroni transportahelas oksüdatiivsel fosforüleerimisel. Aktiveeritud immuunsüsteem põhjustab samuti reaktiivsete osakeste tootmist (Garratt & Brooks 2012). Aeroobsed liigid, kellel on arenenud võime kasutada hapnikku, peavad suutma ka takistada keha komponentide oksüdeerumist reaktiivsete osakeste poolt (Monaghan *et al.* 2009). Kuna reaktiivsed osakesed võivad kahjustada biomolekule ja raku funktsioone, on loomadel arenenud selle vastu mitmeid mehhanisme, mis normaalsetes füsioloogilistes tingimustes kaitsevad reaktiivsete osakeste kahjustuste eest. Nendeks on näiteks

antioksidantsed ensüümid nagu superoksiidi dismutaas, katalaas ja glutatiooni peroksidaas ja mitte-ensümaatilised antikoksidandid nagu glutatioon ja toidu kaudu omastatav vitamiin E (Garratt & Brooks 2012).

Antioksidantide tagatud kaitsemehhanismid reguleerivad antioksidantide ja reaktiivsete osakeste tasakaalu säilimist (Garratt & Brooks 2012). von Schantz *et al.* (1999) ettepanekul võib suguliste ornamentide väljendumine ja kohasuse geneetiline varieeruvus olla seotud oksüdatiivse stressiga. Heas konditsioonis isendite kaitsemehhanismid kaitsevad tõenäoliselt efektiivsemalt oksüdatiivse stressi vastu. Kehvemas konditsioonis olevad isendid võivad kannatada seega suurema oksüdatiivse stressi käes, hoolimata samaväärsest investeerimisest signaali (Garratt & Brooks 2012). Samuti on pakutud, et oksüdatiivse stressi näol võib olla tegu võtmetähtsusega füsioloogilise faktoriga, mis vahendab elukäigu lõivsuhteid, piirates investeerimist näiteks kasvu, sigimisse ja elu pikkusesse (Metcalf & Alonso-Alvarez 2010; Garratt & Brooks 2012).

3. Sebra-amadiin mudelorganismina

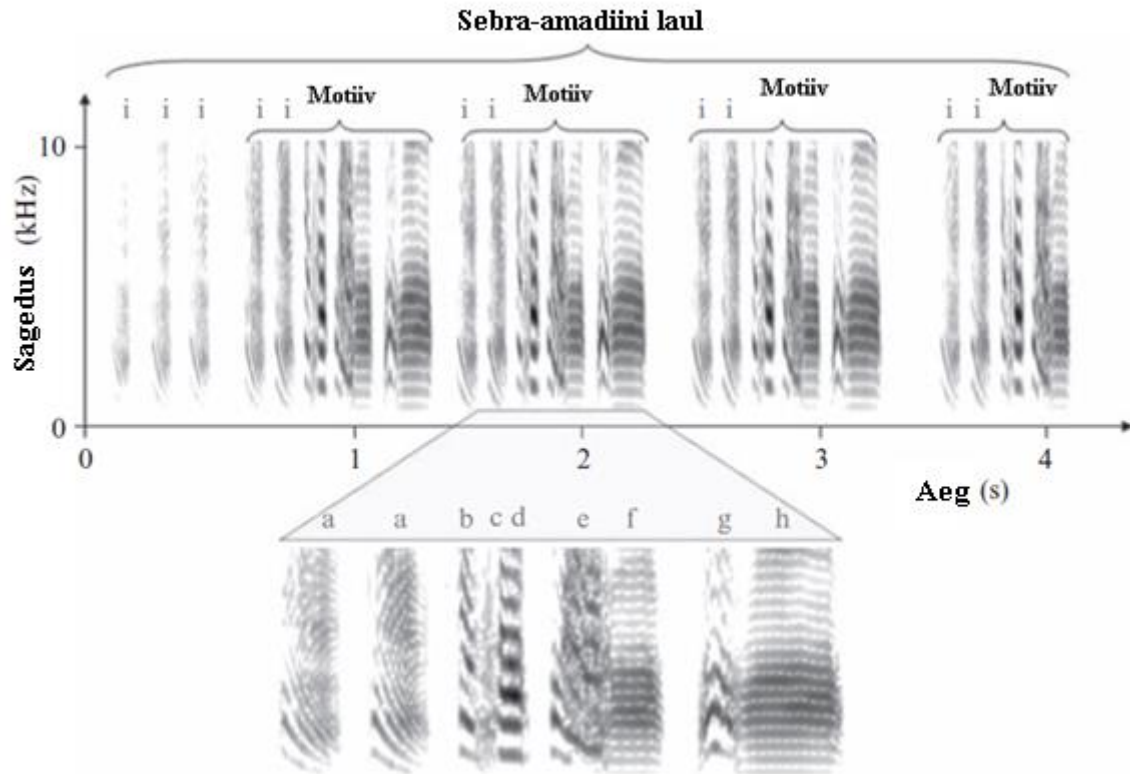
3.1. Sebra-amadiinide iseloomustus

Sebra-amadiinid on väikesed seemnetoidulised linnud, kes kuuluvad värvuliste (*Passeriformes*) seltsi ja amadiinlaste (*Estrildidae*) sugukonda. Looduslikult esinevad nad Aafrikas, kagu-Aasias ja Austraalias (Riebel 2009; Mello 2014). Neile on omane sooline dimorfism nii suuruses, kaalus, noka ja sulgede värvuses ja käitumises. Nime sebra-amadiinid saanud mööda kõri ja rinna ülemise osa kulgevate tumedate triipude järgi (Mello 2014). Tugeva sotsiaalse käitumise ja värvilise sulestiku tõttu peetakse neid ka lemmikloomadena. Lisaks eelmainitud tunnustele on sebra-amadiine kerge vangistuses hoida ning paljundada. Samuti on nende laul stereotüüpne ja tundlik, mille tõttu kasutatakse sebra-amadiine teaduses mudelorganismina laulu õppimise neurobioloogilistel uuringutel. Eelise annab ka see, et sebra-amadiinide laulmine ja sigimiskäitumine püsivad suuresti muutumatuna (Mello 2014).

3.2. Sebra-amadiinide laul ja laulu õppimine

Isaste sebra-amadiinide laulu õppimisel on oluline osa sotsiaalsetel teguritel, milleks on tuutorlinnu kohalolu või tingimused, mis sarnanevad võimalikult looduslike tingimustega. Laulu õppimine toimub täiskasvanud tuutorlinnu, kelleks on tavaliselt lauluõppija isa, laulu imiteerides (Mello 2014). Isaste sebra-amadiinide laul kujuneb välja ka tuutori juuresolekuta, kuid siiski on see vähem keerukam ja väiksemate silpide arvuga ning jääb struktuurilt ebamääraseks. Ka emased sebra-amadiinid on võimelised häälitsema, kuid neil ei kujune välja isastele omast laulu (Riebel 2009).

Sebra-amadiini laul algab üksikute sissejuhatavate nootidega, millele järgneb varieeruv arv motiive (Riebel 2009; joonis 1). Üks motiiv omakorda koosneb 5 – 15 eristatavast järjestikku kulgevast silbist. Laulu õppides kopeerivad noored linnud motiivides sisalduvaid silpe üksikute osade kaupa (Williams & Staples 1992). Sebra-amadiinid on võimelised liigisiselt eristama silpide järjekorda ning isegi ühe silbi asukoha muutust laulus (Holveck *et al.* 2008).

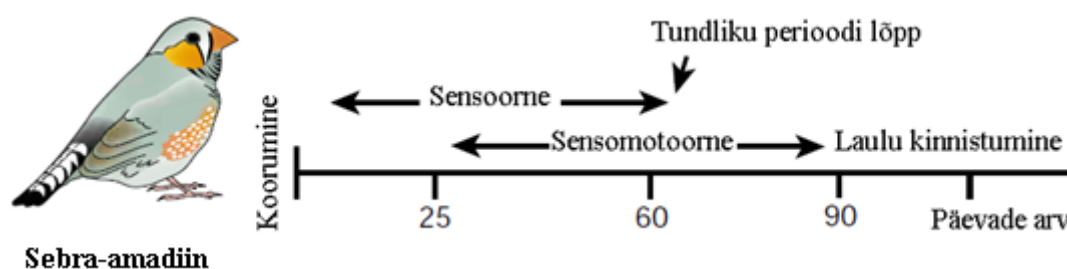


Joonis 1. Näide sebra-amadiini laulust, kus järjestikku korduvad neli motiivi. „i” tähistab sissejuhatavaid noote. Sissejuhatavad noodid esinevad ka motiivide alguses, kuid need arvestatakse siiski motiivi moodustavate silpide hulka. Tähed a – h tähistavad ühte motiivi moodustavaid üksikuid silpe (Riebel 2009).

Sebra-amadiinid alustavad laulu õppimist umbes 25 päeva vanuselt (Roper & Zann 2006). Tuutori laulu täpseks omandamiseks on tuutori kohalolek vajalik kuni 35. päevani (Roper & Zann 2006). Laul kinnistub 90 päeva jooksul ning selleks ajaks saavutavad sebra-amadiinid ka suguküpsuse (Nowicki *et al.* 2002a). Laulu kinnistumine on omane ka näiteks valgekiird-sidrikule (*Zonotrichia leucophrys*), kuid linnud nagu kanaarilinnud ja kuldnoklased on võimelised täiskasvanuna laulule uusi elemente juurde õppima (Brainard & Doupe 2002).

Sebra-amadiinid arenevad väga kiiresti ning laulu õppimiseks oluline periood kattub ajaga, millal arenevad ja kujunevad välja laulu omandamisega seotud ajupiirkonnad (Brainard & Doupe 2002; Roper & Zann 2006). Sellisteks piirkondadeks on näiteks ala X (*area X*), mis omab tähtsust laulu õppimisel ja kõrge laulukontrolli keskus (*HVC*), mis vastutab nii laulu õppimise kui ka laulu esitamise eest. Nende piirkondade väljakujunemise ajal võivad

laululinnud kõige tõenäolisemalt olla mõjutatud erinevate stressi tekitavate tegurite poolt, mistõttu on aju sellel perioodil eriti tundlik (Nowicki *et al.* 2002a). On näidatud, et keskkonnategurid ja varases eas kogetud stress mõjutavad sebra-amadiinide kõrge laulukontrolli keskuse suurust ja arengut ning sellest tulenevalt ka laulu keerukust (Buchanan *et al.* 2004). Tundlik periood lõpeb sebra-amadiinidel 60 päeva vanuselt (Brainard & Doupe 2002; joonis 2).



Joonis 2. Linnulaulu õppimise võib jagada kahte faasi. Sensoorse faasis toimub tuutori laulu meeldejäätmine. Sensomotoorses faasis toimub laulu harjutamine kuulmistagasiside teel, kus linnud võrdlevad oma laulu eelmises faasis salvestunud jäljendiga, muutes ja parandades seeläbi arenevat laulu. Sebra-amadiinid arenevad kiiresti ning neil kattuvad lauluõppimise kaks faasi (Brainard & Doupe 2002).

3.3. Emaste lindude eelistused

Paljud erinevate linnuliikide emased eelistavad keerukama lauluga isaseid (Brumm *et al.* 2009). Kuna laulu väljakujunemine sõltub õppimisest ning linnulaulu üheks peamiseks eesmärgiks on emaste meelitamine, võib varieeruvus isase linnu laulu õppimisvõimes mõjutada emase valikut (Nowicki *et al.* 2002b). Arvatakse, et laulu eelistust võib mõjutada ka emase akustiline tajus, mis sõltub sellest, kui palju ta oma varases eas teiste laulu kuulnud on (Holveck *et al.* 2008).

Spencer *et al.* (2005b) näitasid, et emased sebra-amadiinid eelistasid varases eas stressi mitte kogunud isaste laulu rohkem kui stressi kogunud isaste laulu. Nii stressi kui stressi mitte kogunud sebra-amadiinid olid õppinud laulu samalt tuutorilt (Spencer *et al.* 2005b). Samuti on näidatud, et emased sebra-amadiinid on võimelised vahet tegema väikestest ja

suurtest pesakondadest pärit isaste lauludel (Tchernichovski & Nottebohm 1998). Mis puudutab sebra-amadiinide laulu erinevaid näitajaid, on leitud, et emased eelistavad neid isaseid, kes laulavad kauem ja pikemate motiividega ning kelle laul on keerukam (Nowicki *et al.* 2002a; Spencer *et al.* 2005b; Holveck *et al.* 2008). Kuid laul pole ainsaks signaaliks, mille järgi emased isaseid valida võivad. Emaste sebra-amadiinide eelistusel omavad näiteks tähtsust ka noka värvus ja sulestiku sümmeetrilisus (Simons & Verhulst 2011). Sebra-amadiinide punase noka värvitoon sõltub karotenoididest, millel on antioksüdantsed omadused ning mis parandavad immuunsüsteemi. Punane nokk võib seega olla indikaatorsignaaliks. Noka värvuse eelistust käsitlevatest uuringudest võib leida ka vasturääkivaid tulemusi. Simons & Verhulst (2011) poolt läbi viidud meta-analüüs näitas siiski seost emaste eelistuse ja noka värvuse vahel. Arvatakse, et emaste eelistusel võib tähtsust omada ka noka värvuse ja laulu koosmõju (Simons & Verhulst 2011).

4. Erinevate stressitingimuste mõju isaste laululindude laulu õppimisele

4.1. Linnulaulu näitajad, mida laulu õppimisega seoses mõõdetakse

Laulu määr – teatud aja jooksul lauldud laulu hulk. Hinnatakse kui kaua või kui lühikest aega lind laulab (Tschirren *et al.* 2009).

Laulu keerukus – laulu keerukuse all käsitletakse eelkõige repertuaari suurust ehk erinevate laulutüüpide arvu, samuti ka erinevate silpide arvu laulus (Nowicki *et al.* 2002a).

Laulu kopeerimistäpsus või ka **õppimistäpsus** – tuutori ja õppija laulu sarnasus, mis põhineb tuutori laulu elementide osakaalus õppija laulus või tuutori ja õppija laulu motiivide suhtelise pikkuse võrdlemises (Tchernichovski & Nottebohm 1998; Gil *et al.* 2006; Zann & Cash 2008).

Laulu süntaksi kopeerimistäpsus – tuutori laulu silpide järjekorra täpsus õppija laulus (Holveck *et al.* 2008).

Laulu pikkus – erinevatest motiividest koosneva laulutüübi ajaline pikkus, samuti ka aeg, kui kaua järjest lauldakse ühte laulutüüpi (Dreiss *et al.* 2005; Gil *et al.* 2006). Laulu pikkus on otseselt seotud ka silpide arvuga motiivis (Spencer *et al.* 2003).

Laulu stereotüüpia – nimetatakse ka laulu järjekindluseks, mis väljendub erinevates motiivides sisalduvate silpide laulmises muutumatus järjekorras (Holveck *et al.* 2008).

Motiivi kõrgeim sagedus – helikõrgus, mõõdetakse hertsides (Hz) (Spencer *et al.* 2003).

Laulu valjus – helirõhu tase, mõõdetakse detsibellides (dB) (Brumm *et al.* 2009).

4.2. Arengustress

Varajases eas kogetud stress võib peegeldada isase laululinnu laulu kvaliteeti tema hilisemas elus (Nowicki *et al.* 1998). Nowicki *et al.* (1998) kohaselt sõltub laulu õppimine ja see, kui kvaliteetseks laul kujuneb, aju arengust linnu varajases eas. Nowicki *et al.* (1998) pakkusid välja ka toiduvaeguse stressi hüpoteesi: nimelt võib toidupuudus takistada laulu eest vastutavate ajupiirkondade korrekset arengut, piirates lindudel laulu väljakujunemist. Seepärast võib ka keerukam laul olla indikaatoriks isase varajasest

arengust (Nowicki *et al.* 1998). Buchanan *et al.* (2003) on hiljem üldistavalt nimetanud toiduvaeguse stressi hüpoteesi ka arengustressi hüpoteesiks. Pärast Nowicki *et al.* (1998) avaldatud tööd on hakatudki rõhku panema stressi mõjust linnulaulu õppimisele. Mitmed laulu õppimist käsitlevad tööd ongi kasutanud ka just arengustressi nimetust. Peale toiduvaeguse mõju laulu õppimisele on uuritud veel teisi stressoreid nagu näiteks parasiitidega nakatumine, pesakonna suurus ja koritkosterooni manustamine (Spencer *et al.* 2003; Spencer *et al.* 2005a; Gil *et al.* 2006).

4.3. Pesakonna suuruse manipulatsioon

Üheks varajast konditsiooni mõjutavaks looduslikuks stressoriks ning lõivsuuhete tekitajaks on pesakonna suurus. Suurem pesakond võib põhjustada haudumise edasilükkumist, poegade väiksemat kasvu ja nõrgemat immuunsüsteemi (Gil *et al.* 2006). Suurema poegade arvuga pesas võib olla kõrgem ka parasiitide ja patogeenide ülekannet (Tschirren *et al.* 2009). Samuti võib suurem poegade arvukus kahandada vanemhoolet, mille tulemusena pole vanemad võimelised pakkuma poegadele vajalikus koguses toitu. Suuremas pesakonnas on suurem ka poegade mangumine ja nende vaheline konkurents, mis omakorda võib kaasa tuua ohte ja kulusid (Gil *et al.* 2006). Poegade mangumine võib tõsta jällegi vanemate poolt pakutavat hoolet (Shahbazi *et al.* 2014).

Gil *et al.* (2006) seoseid sebra-amadiinide varajase konditsiooni ja laulu õppimise vahel ei leidnud. Kuigi suurematest pesakondadest pärit nii emased kui isased pojad olid kasvult väiksemad, oli isaste laulu õppimine täpne ja peegeldas hästi tuutori laulule omaseid tunnuseid. Tuutoriteks kasutati õppijatega varasemalt mitte kokkupuutunud linde. Samuti olid ka grupid üksteisest visuaalselt eraldatud. Tuutori ja õppija laulu sarnasuse hindamisel mõõdeti, kui suur oli tuutori laulu elementide osakaal õppija laulus ja kui suur oli õppija laulu elementide osakaal tuutori laulus. Autorite selgitusel indikeerib viimane, kas õppija kopeeris ainult tuutori elemente või lisas neid ise juurde ning mainitud kaks mõõdetavat suurust on seega teineteisest sõltumatud (Gil *et al.* 2006). Laulu õppimise hindamisel mõõdeti ka igale isendile kõige omasema motiivi pikkust. Pesakonna suuruse mõju ühelegi mõõdetud laulu parameetrile ei tuvastatud. Seost ei leitud ka õpitud laulu ja laulu õppimise eest vastutavate ajupiirkondade suuruse vahel (Gil *et al.* 2006).

Sarnase katse kodustamata sebra-amadiinidega viisid läbi ka Naguib *et al.* (2008), paigutades pojad kolme eri suurusega pesakondadesse nagu Gil *et al.* (2006), sest sellisel manipulatsioonil on tugev mõju lindude kasvule, testosterooni tasemele ja immuunkaitsele (Naguib *et al.* 2008). Erinevalt eelnevalt kirjeldatud katsest, uurisid Naguib *et al.* (2008) isaste atraktiivsust, luues võimaluse emastel näha ja kuulda eri suurusega pesakondadest pärit isaseid. Emaste eelistuse hindamiseks mõõdeti laulu määra, mida peetakse üheks sebra-amadiinide atraktiivsuse indikaatoriks (Nowicki *et al.* 2002a). Kuigi väiksematest pesakondadest pärit isased laulsid rohkem ja nende laulu määr oli suurem kui isastel suurematest pesakondadest, ei täheldatud erinevusi emaste eelistustel (Naguib *et al.* 2008). Autorite järelduste kohaselt võis põhjus olla selles, et ressursside kättesaadavuse piiratus mõnedes arengustaadiumites tuleneb juhuslikest keskkonnatingimustest ning loomadel on tõenäoliselt arenenud mehhanismid aitamaks kompenseerida varajases elus kogetud stressi (Naguib *et al.* 2008). Teiseks võimaluseks pakutakse, et katse meetodika polnud piisav avaldamaks mõju sugulist atraktiivsust määravatele tunnustele. Laulu määra, kuid mitte emaste eelistust mõõtsid ka Tschirren *et al.* (2009). Katses kodustatud ja kodustamata sebra-amadiinidega said autorid ka endi ootustele hoopis vastupidise tulemuse. Nimelt laulsid suurematest pesakondadest pärit linnud rohkem kui väiksemate pesakondade linnud. Oletatavaid põhjuseid autorid selleks ei pakkunud (Tschirren *et al.* 2009).

Pesakonna suuruse mõju laulu õppimisele ja sellest tulenevalt ka kohasusele leidsid Tchernichovski & Nottebohm (1998). Suurema täpsusega laulu omandanud isased kutsusid emastel varem esile sigimiskäitumise, kui ebatäpsema lauluga isased (Tchernichovski & Nottebohm 1998). Laulu õppimise täpsust hinnati tuutori ja poja laulu motiivide suhtelist pikkust võrreldes. Hinnati ka tuutori ja poja laulu sarnasust, milleks mõõdeti tuutori laulu motiivide elementide protsentuaalset osakaalu poja laulus. Jäljendatud silpide arv ja laulu motiivi pikkus sõltus teiste isaste poegade arvust pesas. Mida suurem oli teiste isaste poegade arv pesas, seda lühem oli poegade laulu motiiv ja tuutorilt kopeeritud silpide arv. Piirangu laulu õppimisele seab seega autorite arvates vendade rohkus pesas, kuna suurema poegade arvuga pesakond peab jagama sama tuutorit. Samuti näidati töös pöördvõrdelist seost koorumisjärjekorra ja laulu täpsuse vahel (Tchernichovski & Nottebohm 1998).

Positiivse tulemuse sebra-amadiinide varase konditsiooni ja laulu õppimise vahel leidsid ka Holveck *et al.* (2008), mis kinnitab arengustressi hüpoteesi. Katses kasutati kahte erineva suurusega pesakonda (väike ja suur pesakond). Katse omapära seisnes selles, et laulu kopeerimistäpsuse hindamisel mõõdeti süntaksi õppimistäpsust ehk tuutori laulus

sisalduvate elementide siiret. Seega hinnati kui täpselt olid võimelised pojad paigutama kopeeritavad silbid samasse järjekorda nagu tuutori laulu motiivides. Laulu õppimisel mõõdeti ka tuutori ja poja laulus esinevate silpide sarnasust. Uuendusliku lähenemisega laulu õppimisele mõõdeti laulu järjekindlust, mida küll tavapäraselt mõõdetud pole, kuid mis võib osutada isase kvaliteedile, olles otseselt seotud laulu esitamise ja sooritusega (Holveck *et al.* 2008). Muutusi tuutori ja poja laulu silpide sarnasuses suurte ja väikeste pesakondade isendite vahel ei täheldatud. Seos leiti aga kahe ülejäänud uuritud tunnuse ja pesakonna suuruste vahel. Väiksematest pesakondadest pärit pojad kopeerisid tuutori laulu süntaksit täpsemini ehk tuutori laulu motiivi elementide siire oli täpsem, kui suurematest pesakondadest pärit poegadel (Holveck *et al.* 2008). Samuti oli väiksematest pesakondadest pärit poegade laulud järjekindlamad. Suuremates pesakondades kasvanud pojad (nii emased kui isased) jäid ka kasvult väiksemaks ning nende ainevahetuse määr oli kõrgem, mis ilmestab suuremate pesakondade poegade madalamat kvaliteeti (Holveck *et al.* 2008).

Mõju laulu õppimisele on leitud ka sebra-amadiinidega samasse sugukonda kuuluvatel kodustatud pugala-amadiinidel (*Lonchura striata* var. *domestica*). Soma *et al.* (2006) mõõtsid oma katses laulu keerukust. Laulu keerukust mõjutas nii pesakonna suurus kui ka pesas olevate poegade sugude suhe. Laul oli vähem keerukam, kui pesas oli rohkem isaseid poegi, ning selline mõju oli suurem suuremates pesakondades. Tchernichovski & Nottebohm (1998) emaste ja isaste sebra-amadiinide poegade osakaalul mõju ei täheldanud, kuid nad ei mõõtnud ka laulu keerukust, vaid laulu jäljendamise edukust. Soma *et al.* (2006) kasutasid katses jällegi mitut erinevat tuutorit ning poegade laulu tuutorite lauluga ei võrreldud.

Laulu pikkuse sõltuvust pesakonna suurusest on näidatud ka sinitihasel (*Parus caeruleus*) (Dreiss *et al.* 2005). Laulu pikkus oli lühem suuremate pesakondade poegadel. Arvatakse, et laulu pikkus võib peegeldada isase linnu neuromuskulaarset vastupidavust (Dreiss *et al.* 2005).

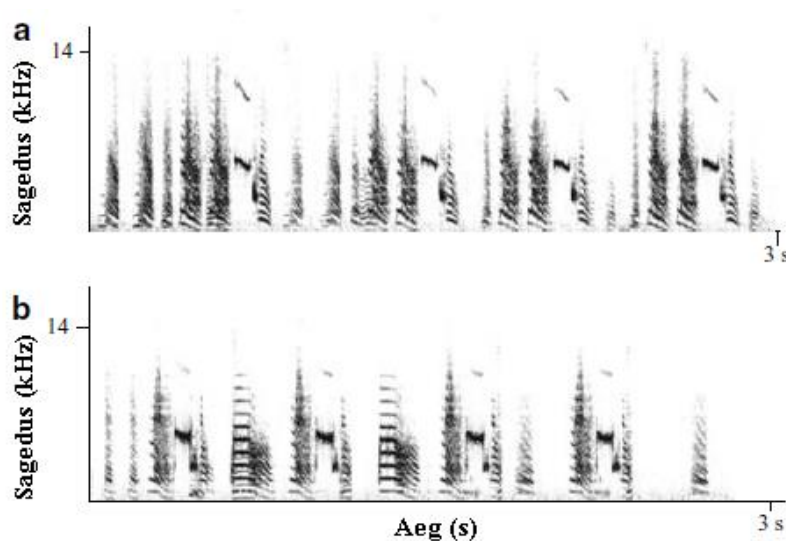
4.4. Toiduvaeguse stress

Toidu kvaliteet ja kogus varajases eas võivad mõjutada lindudel mitmeid hilisemaid tunnuseid, näiteks ellujäämist, kehasuurust ning sekundaarsete sootunnuste avaldumist

(Birkhead *et al.* 1999; Nowicki *et al.* 2002a). Toidu kättesaadavus võib ka erinevalt mõjutada neuraalseid protsesse, mis vastutavad laulu täpsuse ja laulu keerukuse väljakujunemise eest (Zann & Cash 2008). Sarnaselt uurimustele, kus manipuleeriti pesakonna suurusega, on leitud vasturääkivaid tulemusi ka toiduvaeguse stressi mõjust laulu õppimisele.

Üheks võimaluseks kuidas raskendada toidu kättesaamist ja matkida toiduvaest keskkonda sisetingimustes, on segada vanematele kättesaadavad seemned seemnete kestadega (Spencer *et al.* 2003). Oluline on ka valkude osakaal toidus, mis võib mõjutada lindude konditsiooni. Madalakvaliteediline toit võib põhjustada sebra-amadiinide kehakaalu langust, nõrgendada immuunsüsteemi ja tõsta suremust (Birkhead *et al.* 1999).

Spencer *et al.* (2003) katses kasutati ühte tuutorit ning sebra-amadiinide laulu keerukust mõõdeti stressi ja kontrollgrupi lindude laule võrreldes (joonis 3). Olulist mõju laulu määrale ei täheldatud. Seevastu toiduvaeguse stressi kogenud poegade laul oli vähem keerukam. Stressi kogenud poegade silpide arv motiivis oli väiksem, millest tulenevalt oli ka motiivi kestvus lühem. Toiduvaeguses kasvanud poegade motiivi kõrgeim sagedus (kHz) oli samuti madalam. Sageduse olulisus emaste eelistuses on ebaselge, kuid mõju sagedusele võis tulla stressi kahjulikust mõjust laulu eest vastutavatele ajupiirkondadele või laulukõrile (Spencer *et al.* 2003; Buchanan *et al.* 2004). Kuigi katse eesmärk polnud uurida pesakonna suuruse mõju laulu õppimisele, ei täheldatud, et motiivi pikkus oleks sõltunud poegade arvust pesas (Spencer *et al.* 2003).



Joonis 3. Näide kontrollgrupis (a) ja stressitingimustes (b) kasvanud sebra-amadiini sonogrammist. Mõlemad linnud õppisid laulu samalt tuutorilt (Spencer *et al.* 2005b).

Kriengwatana *et al.* (2014) nagu ka Spencer *et al.* (2003), kasutasid samuti seemnete ja koorte segu ja mõõtsid sebra-amadiinide laulu keerukust ühena laulu tunnustest. Lisaks hinnati laulu õppimisena laulu stereotüüpiat, õppimistäpsust ja pikima laulu kestvust. Erinevalt Spencer *et al.* (2003) tulemustest ei leitud, et toiduvaegus oleks mõjutanud laulu keerukust. Mõju ei leitud ka ühelegi ülejäänud mõõdetud tunnusele. Spencer *et al.* (2003) lõpetasid katsed, kui sebra-amadiinid olid saanud 30 päeva vanuseks, ajaks, millal nad on valmis iseseisvaks toiduhankimiseks. Kriengwatana *et al.* (2014) jätkasid katset aga 62 koorumisjärgse päevani, kuna sebra-amadiinide laulu õppimine jätkub veel pärast 30. elupäeva. Kuigi tulemused on Spencer *et al.* (2003) omaga vasturääkivad, arvasid Kriengwatana *et al.* (2014), et toiduvaeguse stress, ka pärast toiduhankimiseks vajaliku iseseisvuse saavutamist, ei mõjuta laulu õppimist.

Seemnete ja koorte segu piiratud toidukoguse jäljendamiseks kasutasid ka Zann & Cash (2008) ja Brumm *et al.* (2009). Zann & Cash (2008) kasutasid kodustamata sebra-amadiinide, kuna arvati, et kodustatud sebra-amadiinid võivad olla rohkem vastuvõtlikumad toidu puudusest tulenevatele mõjudele. Sarnaselt Spencer *et al.* (2003) tulemustele, olid stressi kogenud lindude laulud vähem keerukamad ja sageduselt madalamad. Stressi kogenud lindude puhul täheldati ka aeglasemat laulmist. Brumm *et al.* (2009) mõju laulu keerukusele ega ka laulu valjususele, mida teistes töödes mõõdetud pole, ei leidnud. Siiski leiti toiduvaeguse mõju laulu süntaksi kopeerimistäpsusele, mida Zann & Cash (2008) ei leidnud.

Toiduvaeguse mõju laulu täpsusele, kuid mitte laulu keerukusele (antud juhul repertuaari suurusele), on näidatud ka soosidrikul (*Melospiza georgiana*) (Nowicki *et al.* 2002a). Samuti on leitud, et varases eas toiduvaegust kogenud harilikud kuldnokad (*Sturnus vulgaris*) laulsid täiskasvanuna vähem ning nende laulu pikkus oli lühem (Buchanan *et al.* 2003)

4.5. Kortikosteroon

Stressirohked olukorrad põhjustavad glükokortikoidide vallandumist, milleks lindudel on peamiselt kortikosteroon (Spencer *et al.* 2003). Pikaärgse stressi tulemusel, kui loom ei ole võimeline stressitekitavatest tingimustest vabanema, võib püsiv kortikosterooni tase alla suruda immuunkaitset, põhjustada väsimust ja suurendada ainevahetuslikke vajadusi

(Spencer *et al.* 2003). Laululindude ajus, näiteks kõrge laulukontrolli keskuses, on olemas glükokortikoidide retseptorid (Buchanan *et al.* 2004). Kortikostereroon, läbi hüpotaalamuse-hüpofüüsi-neerupealise (HPA) telje aktivatsiooni, võib märklauana kasutada ka laulu õppimiseks vajalikke ajupiirkondi (Buchanan *et al.* 2004; Kriengwatana *et al.* 2014). Kortikostereroon võib seega kahjustada närvisüsteemi arengut, mõjutades otseselt mälu ja õppimisvõimet (Spencer *et al.* 2003). Kortikosterooni manustamine lindudele võimaldab matkida looduslike stressorite, sealhulgas piiratud toidu kättesaadavuse, mõju laulu õppimisele ja laulu kvaliteedile (Spencer *et al.* 2003; Shahbazi *et al.* 2014).

Spencer *et al.* (2003) ning Kriengwatana *et al.* (2014) katsetes uuriti paralleelselt toiduvaegusele ka kortikosterooni mõju. Spencer *et al.* (2003) katses oli lisaks toiduvaegust kogevatele lindudele ka teine eksperimentgrupp linde, kes toiduvaegust ei kogenud, kuid kellele manustati suukaudselt kortikosterooni pähkliõlis lahustatuna. Kortikosterooni manustamine lindudele kajastus kortikosterooni taseme tõusuga nende veres. Sarnaselt toiduvaegust kogenud lindudele, olid ka nende laulud keerukuselt lihtsamad ja motiivid sageduselt madalamad. Kortikosterooni manustamine olulist mõju laulu määrale ei avaldanud. Vastupidiselt autorite ootusele ja oletusele, kortikosterooni taseme tõusu toiduvaegust kogenud lindudel ei täheldatud. Spencer *et al.* (2003) arvates on võimalik, et viga võis tulla meetodikast, mida vereproovide võtmisel kasutati. Nii vanus kui ka stressivastus võivad mõjutada ööpäevaringseid muutusi kortikosterooni tasemes (Spencer *et al.* 2003). Üheks seletuseks pakuvad autorid, et kortikosterooni tase võis olla kõrgem päeva lõpus, kui toidu kättesaadavus võis olla rohkem ettearvamatum kestade ja seemnete vahekorra muutuse tõttu. Kriengwatana *et al.* (2014) lindudele kortikosterooni ei manustanud, kuid toiduvaegust kogenud lindude kortikosterooni tase veres tõusis sellest hoolimata, mis on vasturääkiv Spencer *et al.* (2003) tulemustele, kuid näitab, et manipulatsioon oli stressitekitav. Olgu mainitud, et Spencer *et al.* (2003) olid esimesed, kes kontrollisid sebra-amadiinide peal arengustressi hüpoteesi ja näitasid, et toiduvaegus ja kortikosterooni manustamine sisetingimustes mõjutab sebra-amadiinide laulu õppimist.

Kortikosterooni mõju laulu õppimisele erinevates majutustingimustes peetavatel sebra-amadiinidel näitasid Shahbazi *et al.* (2014). Eraldi puurides väikestes pesakondades kasvanud sebra-amadiinid, kellele kortikosterooni manustati, olid suurema üldise lauluõppimisvõimega, kui sebra-amadiinid, keda hoiti suure puuris, kus oli mitu erinevat pesakonda. Laulu üldise õppimisvõime all käsitleti tuutori ja poja laulu sarnasust ja laulu elementide järjestuse kattumise täpsust. Erinevus võis tulla sellest, et väikese pesakonna

tingimused, mis peaksid jäljendama häid tingimusi, leevendasid kortikosterooni mõju (Shahbazi *et al.* 2014). Samas erinevusi eraldi puurides peetavate väikeste ja suurte pesakondade vahel, kellele kortikosterooni manustati, polnud. Majutustingimustel oli ka mõju lindudele, kellele kortikosterooni ei manustatud. Eraldi puurides väikestes pesakondades kasvanud sebra-amadiinide üldine lauluõppimisvõime oli madalam võrreldes eraldi puurides suurtes pesakondades kasvanutega, mis on aga vastuolus Holveck *et al.* (2008) tulemustega.

4.6. Müratingimused

Lisaks tuutori olemasolule, on lindude laulu õppimisel oluline ka sensomotoorne periood, kui laul auditoorse tagasiside teel välja kujuneb ja kinnistub (Brainard & Doupe 2002). Vältimaks sebra-amadiinidel oma laulu kuulamist, viisid Funabiki & Konishi (2003) sebra-amadiinid 35 päeva vanuselt müratingimustesse. Eelnevalt kasutati sebra-amadiinide laulu õppimisel tuutoritena pugala-amadiine (*Lonchura striata*). Kuna mõned liigispetsiifilised laulu tunnused esinevad nii isolatsioonis kasvanud kui ka kurdistatud lindudel, siis indikeeris laulu õppimist pugala-amadiini laulu elemendite olemasolu sebra-amadiinide laulus (Funabiki & Konishi 2003). Sebra-amadiinid, keda hoiti kauem kui 80. elupäevani püsivates müra tingimustes 110 dB helitugevuse juures, laulsid ebastabiilselt ja tuutoritele mitteomaselt. Vähem kui 80 päeva müra tingimusi kogenud sebra-amadiinide laulud sarnanesid aga rohkem tuutorite omadele. Laulu õppimisel hindasid Funabiki & Konishi (2003) silpide sarnasust tuutori ja õppija laulus ning süntaksi õppimistäpsust. Kuigi selge mõju müral laulule oli, on küsitav, kas sellised tingimused on üldse stressitekitavad (Funabiki & Konishi 2003). Kuna sebra-amadiinid olid katse ajal võimelised sooritama kiireid lennumanöövreid ning endid kasima, arvasid autorid, et müra neile stressi ei tekitanud.

4.7. Parasiidid

Noored linnud võivad varase arengu käigus nakatuda mitmete erinevate parasiitidega. Parasiitidega nakatumine võib pärssida olulisi füsioloogilise funktsioone ning mõjutada akustiliste signaalide väljendumist (Spencer *et al.* 2005a). Näiteks on näidatud, et

parasiitidega nakatunud täiskasvanud kõrkja-roolinnud (*Acrocephalus schoenobaenus*) laulavad vähem keerukamaid laule (Buchanan et al. 1999). Spencer *et al.* (2005a) näitasid, et kanaari koldvindid (*Serinus canaria*), keda noortena nakatati vereparasiidiga *Plasmodium relictum*, omasid täiskasvanuna väiksemat laulude repertuaari. Samuti leidsid Spencer *et al.* (2005a), et nakatunud kanaari koldvintide kõrge laulukontrolli keskus oli oluliselt väiksem kui kontrollgrupi lindudel, mis näitab parasiitide mõju neuraalsele arengule. Parasiitide poolt tekitatud stressi mõju sebra-amadiinide laulu õppimisele käesoleva töö autor ei leidnud.

4.8. Erinevate stressitingimuste mõjust linnulaulu näitajatele, mis võivad emaste eelistuses olla olulised

Emased linnud võivad eelistada rohkem pikemate motiividega ja kauem laulvaid (suurema laulu määraga) kui ka keerukama lauluga isaseid (Nowicki *et al.* 2002a; Spencer *et al.* 2003; Holveck *et al.* 2008). Sellepärast on stressi mõju uurimisel laulu õppimisele oluline nende näitajate mõõtmine, samuti tuleks hinnata ka emaste eelistust. Spencer *et al.* (2005b) demonstreerisid seda edukalt toiduvaeguse stressi ja kortikosterooni manustamise katsega, kus emased näitasid märkimisväärselt suuremat eelistust stressivabades tingimustes kasvanud isaste keerukamate laulude vastu. Toiduvaeguse stressi mõju laulu keerukusele toetavad ka Zann & Cash (2008). Brumm *et al.* (2009) ja Kriengwatana *et al.* (2014) jällegi toiduvaeguse mõju laulu keerukusele ei leidnud. Mõju laulu keerukusele on leitud ka parasiitide infektsiooni tulemusena (Buchanan et al. 1999; Spencer *et al.* 2005a), kuid nimetatud uuringutes ei vaadatud lindude laulu õppimist. Mõju sebra-amadiinide laulu keerukusele üheski pesakonna suuruse manipuleerimiskatses ei mõõdetud. See ei tähenda aga, et nimetatud stressoril laulu keerukusele mõju ei oleks, sest on näidatud, et suurematest pesakondadest pärit kodustatud pugala-amadiinide laulud on vähem keerukamad (Soma *et al.* 2006).

Stressi mõju laulu määrale näitasid Naguib *et al.* (2008), kes leidsid, et väiksematest pesakondadest pärit poegade laulu määr oli suurem. Vastupidise tulemuse said aga Tschirren *et al.* (2009). Seose toiduvaeguse ja harilike kuldnokkade laulu määra vahel leidsid Buchanan *et al.* (2003). Kuigi Spencer *et al.* (2005b) näitasid, et emased sebra-amadiinid eelistavad keerukamaid ja pikemaid laule, ei täheldatud muutusi stressi kogunud

ja stressivabades tingimustes kasvanud isaste laulu määras. Samuti ei leidnud seost emaste eelistusel ja laulu määral Naguib *et al.* (2008).

Stressi mõju laulu pikkusele on näidatud toiduvaeguse tingimusi kogunud sebra-amadiinidel (Spencer *et al.* 2003) ja harilikel kuldnokkadel (Buchanan *et al.* 2003) ning suuremates pesakondadest pärit sinitihastel (Dreiss *et al.* 2005). Samuti mõjub negatiivselt laulu pikkusele kortikosterooni manustamine (Spencer *et al.* 2003).

Kuigi laulu täpne kopeerimine indikeerib otseselt laulu õppimist ning mõnedel liikidel võib see näitaja ka emaste eelistuses tähtsust omada (Nowicki *et al.* 2002b), on kopeerimistäpsuse olulisus emaste eelistuses veel ebaselge. Stressi mõju on leitud nii laulu kopeerimistäpsusele (Nowicki *et al.* 2002a), samuti ka süntaksi kopeerimistäpsusele (Holveck *et al.* 2008; Brumm *et al.* 2009). Näiteks oli väiksematest pesakondadest pärit poegade laul täpsemini kopeeritud ning kutsus ka emastel varem esile sigimiskäitumise (Tchernichovski & Nottebohm 1998). Samas laulu keerukust ega määra Tchernichovski & Nottebohm (1998) ei mõõtnud, mis ei võimalda teha oletusi ainuüksi laulu täpsuse mõjust emaste eelistusele. Toiduvaegus võib samuti mõjutada laulu täpset kopeerimist nagu näitasid Nowicki *et al.* (2002a) soosidrikutega tehtud katses. Sebra-amadiinide süntaksi kopeerimistäpsust mõjutavad ka müratingimused, mis ei lase sebra-amadiinidel kuulda oma laulu perioodil, kui laulu õpitakse läbi auditoorse tagasiside (Funabiki & Konishi 2003).

4.9. Oksüdatiivse stressi mõju uuritusest linnulaulule

Oksüdatiivsel stressil arvatakse olevat roll isase linnu laulu ja tema kvaliteedi vahel (von Schantz *et al.* 1999; Casagrande *et al.* 2014; Baldo *et al.* 2015; Constantini *et al.* 2015). Constantini *et al.* (2015) leidsid, et immuunvastuse esilekutsumine harilikel kuldnokkadel (*Sturnus vulgaris*) ei põhjustanud oksüdatiivset stressi, kuigi nende laulu määr oli väiksem. Suurema määraga laulnud lindudel oli aga madalam oksüdatiivsete kahjustuste tase valkudele, mis annab alust arvata, et laul võib reklaamida linnu oksüdatiivset seisundit (Constantini *et al.* 2015). Constantini *et al.* (2015) arvates on oksüdatiivse stressi ja immuunvastuse vaheline soes ebatõenäoline. Teisalt on näidatud, et immuunvastuse esilekutsumine sebra-amadiinidel teeb nad vastuvõtlikumaks oksüdatiivsetele kahjustustele

(Bertrand *et al.* 2006). Negatiivse seose harilike kuldnokkade laulu määra ja oksüdatiivsete kahjustuste vahel on leidnud ka Casagrande *et al.* (2014). Nende uuring näitas, et füsioloogiline konditsioon võib olla vahendatud keskkonna tingimuste poolt. Nimelt leiti, et luteiinirikast toitu söönud linnud laulsid suurema määraga ja sagedamini ning nende oksüdatiivne seisund oli märgatavalt parem. See näitab, et kõrgema kvaliteediga toit aitab kontrolli all hoida oksüdatiivseid kahjustusi, mis võivad piirata laulu esitamist (Casagrande *et al.* 2014). Baldo *et al.* (2015) näitasid aga, et aeroobse ainevahetuse vajadused hangelinna (*Plectrophenax nivalis*) laulu esitamise ajal võivad toota reaktiivseid osakesi. Suurema määraga ehk suurema aeroobse aktiivsusega laulnud hangelindudel oli suurem reaktiivsete osakeste kui ka antioksidantide osakaal, mis ei väljendunud aga oksüdatiivse stressi üldises tõusus (Baldo *et al.* 2015).

Kõik eelnevalt kirjeldatud uuringud käsitlesid laulu näitajana laulu määra ning laulu õppimise kohta informatsioon puudus. Ühtegi uuringut oksüdatiivse stressi mõjust laulu õppimisele käesoleva töö autor ei leidnud.

5. Järeldused

Käesolevas töös selgus, et erinevad stressorid mõjutavad emaste eelistuses tähtsust omada võivaid laulu näitajaid. Samuti selgus, et mõned stressorid mõjutavad laulu näitajaid, mida jällegi teised stressorid ei mõjuta. See näitab, et erinevad laulu näitajad võivad omada eri hindu. Mitmete laulu näitajate väljakujunemise eest võivad vastutada ka erinevad aju piirkonnad, mille arengut erinevad stressorid võivad erinevalt mõjutada.

Linnulaulu õppimiseks on vajalikud kindlad perioodid elu varases arengus. Mitmed seni avaldatud uuringud on leidnud varases eas kogetud stressi mõju linnulaulu õppimisele, toetades arengustressi hüpoteesi. See näitab, et linnulaul võib ausana reklaamida linnu varase arengu ajalugu. Viimistletum laul võib seega peegeldada isase varases eas kogetud stressi vähesust, mis on loonud paremad tingimused laulu edukamaks omandamiseks.

Mõju laulu õppimisele on näidatud nii toiduvaeguse stressi, pesakonna suuruse manipulatsioon ja kortikosterooni manustamist käsitlevates uuringutes ning ühes müritingimusi käsitlevas uuringus. Kuigi samade stressorite mõjust laulu õppimisele on leidnud kinnitust mitmed uuringud, on saadud ka vasturääkivaid tulemusi. Erinevates uuringutes on küll mõõdetud erinevaid laulu näitajaid, kuid vasturääkivaid tulemusi on saadud ka uuringutes, kus samades tingimustes kasvanud lindude laulu õppimisel on mõõdetud samu näitajaid. See aga ei luba teha selgeid järeldusi mingi konkreetse stressori mõjust mõnele kindlale laulu näitajale. Samuti võivad erinevad stressitingimused omada eri tugevust. Näiteks võib toiduvaegusel olla suurem mõju kui pesakonna suurusel, kuna toiduvaeguse stressiga piiratakse otseselt vanemate ligipääsu toidule. Suurema pesakonna puhul võib aga poegade mangumine suurendada vanemhoolet, levendades seeläbi stressi tugevust. Samuti võib ka stressorite mõju tugevus sõltuda meetodikatest, mida kasutati erinevate tingimuste loomisel ning millega erinevaid laulu näitajaid mõõdeti. Kuna kõik katsed tehti sisetingimustes, ei ole ka teada, kui tugev mõju looduses võib sellistel stressitingimustel üldse olla.

Peatükis 4.1. väljatoodud näitajatena võiks esmalt peale vaadates laulu õppimist indikeerivana käsitleda eelkõige õppimistäpsust ja süntaksi kopeerimistäpsust. Neid kahte näitajat saab aga hinnata siis, kui võrdlusena on olemas tuutori laul. Erinevates töödes on laulu õppimise hindamisel käsitletud erinevaid laulu näitajaid ning paljudes töödes pole võrreldud õpitud laulu tuutori omaga. Käsitletud töödest selgub ka, et ühest konkreetset

laulu õppimist indikeerivat parameetrit olemas ei ole. Ühe sobiva näitajana väljendamaks laulu õppimist on pakutud laulu keerukust. Erinevate liikide laulud varieeruvad aga erinevate näitajate poolest ning vähem keerukate lauludega lindudel ei pruugi laulu keerukuse mõõtmise märkimisväärset tulemust anda. Samuti ilmnes, et samu laulu näitajaid tõlgendatakse eri moodi. Mitmed näitajad võivad olla jällegi üksteisega tihedalt seotud. Nii on näiteks silpide arv motiivis seotud motiivi pikkusega, kuid võib indikeerida ka laulu keerukust.

Selleks, et välja selgitada, milliseid omadusi isased oma lauluga reklaamivad, on esmalt vaja teada, millised laulu näitajad emaste eelistuses tähtsust omavad. Ka siinkohal võib leida erinevusi. Selgus, et laulu keerukus ja kopeerimistäpsus, vähemalt sebra-amadiinide puhul, võivad emaste eelistuses omada suuremat tähtsust kui laulu määr. Samas on ebaselge kui väga laulu määr õppimisega seotud on. Kuna seos on leitud laulu määra ja toidu kvaliteedi vahel, võib laulu määr olla indikaator linnu lühiajalisest konditsioonist. Samuti võib laulu määra mõjutada hapniku ja ainevahetuslikud vajadused ning laulukõri anatoomia. Emaste eelistus võib sõltuda ka emaste endi konditsioonist ja nende akustilisest tajust, samuti ka akustiliste ja visuaalsete tunnuste koosmõjust. Täiendavaid võrdlevaid uuringuid oleks seega vaja hindamaks, kui palju akustilised ja visuaalsed signaalid üksteist täiendada võivad. Laul kui akustiline signaal võib olla ka rohkem seotud isase kohalolu fikseerimiseks. Visuaalsed signaalid võivad aga omada rohkem tähtsust lähemal kontaktil.

Oksüdatiivse stressi mõju uuritust linnu laulu õppimisele seni ajani veel üheski uuringus käsitletud pole. Kaudseid tõendeid selleks siiski on. Üheks võimaluseks oleks näiteks mõõta oksüdatiivse stressi tingimustes kasvanud sebra-amadiinide laulu keerukust ja emaste eelistust. Oksüdatiivse stressi mõju vähene uuritus linnu laulule võib olla tingitud universaalse oksüdatiivse stressi indikaatori puudumisest, mis raskendab nimetatud stressi mõõtmist. Samuti võivad stressorid, mille mõju laulu õppimisele on näidatud, olla vahendatud oksüdatiivse stressi kaudu.

Kokkuvõte

Laululindude laul on akustiline signaal ning omab olulist tähtsust partneri leidmisel. Kuna signaali saatjal ja vastuvõtjal on erinevad huvid, peab signaal omama hinda, mis tagaks selle signaali aususe ning laseks vastuvõtjal signaali saatjat usaldusväärseks hinnata.

Laululindude laulu väljakujunemisel on asendamatu osa laulu õppimisel läbi imitatsiooni. Laulu õppimine toimub varases eas ning laulu õppimiseks on vaja tuutori kohalolu, kellelt laul õpitakse. Laulu õppimise eest vastutavad ajupiirkonnad arenevad ajal, millal laululinnud võivad kõige tõenäolisemalt kogeda erinevaid stressitingimusi. Stress võib ohustada laulu õppimise eest vastutavate ajupiirkondade korrektset väljakujunemist, mis võib väljenduda linnu lauluoskuses.

Pärast toiduvaeguse, hiljem üldistavalt arengustressi hüpoteesi püstitamist, on hakanud ilmuma töid stressi mõjust laululindude, sealhulgas ka sebra-amadiinide, laulu õppimisele. Käesolevas töös selgus, et erinevad stressitingimused võivad mõjutada erinevaid laulu näitajaid. Vasturääkivate tulemuste olemasolu tõttu ei saa aga tõmmata kindlaid seoseid mõne konkreetse stressitingimuse ja mõne kindla laulu näitaja vahel. Samuti ei ole olemas kindlat laulu õppimist indikeerivat näitajat. Käesolevas töös käsitlesin stressi tekitavate tingimustena toiduvaegust, pesakonna suurusega manipuleerimist, kortikosterooni manustamist, müra ja parasiite. Kõik nimetatud stressorid võivad mõjutada näitajaid, mis võivad tähtsust omada emaste eelistuses.

Oksüdatiivne stress võib vahendada elukäigu lõivuhete väljakujunemist ning piirata investeerimist isendi erinevatesse tunnustesse. Seniajani ei ole ühtegi tööd oksüdatiivse stressi mõjust laulu õppimisele avaldatud.

Summary

The effects of stress on song learning of male songbirds

The song of songbirds is an acoustic signal that plays important role in finding partners. Because receiver of the signal and the signaller have different interests, the signal must be costly for the signaller to maintain its honesty, providing a reliable chance for the receiver to assess the signaller.

In songbirds, song learning through imitation is crucial for the song to form. Song learning takes place in early life stages and presence of the tutor from whom the song is learned is essential. Brain areas responsible for song learning are developing in the same time when songbirds can undergo different types of stressors. Stress can compromise the correct development of brain areas responsible for song learning and reflect in the ability of singing.

After the proposition of the nutritional stress hypothesis which was later considered as developmental stress hypothesis as more general, research of the effects of stress on song learning of songbirds, including zebra finches, have emerged. In this thesis it occurs that different types of stressors can affect different aspects of song. Although conflicting results can be found and definite relationships between one particular stressor and one particular aspect of song cannot be drawn. There is also no universal aspect of song that could indicate song learning. Stressors referred in this thesis included nutrition deficiency, brood size manipulation, corticosterone treatment, noise and parasites. All those stressors can affect aspects of song that could be important in the context of mate choice.

Oxidative stress can mediate life-history trade-offs and restrict investment in different features of individual. No research of the effect of oxidative stress on song learning has yet been published.

Tänuavaldused

Soovin tänada oma abivalmit juhendajat Elin Silda, kelle soovitusel ja nõuanded aitasid kaasa töö valmimisele.

Kasutatud kirjandus

- Baldo, S., Mennill, D. J., Guindre-Parker, S., Gilchrist, H. G. & Love, O. P. (2015) The Oxidative Cost of Acoustic Signals: Examining Steroid Versus Aerobic Activity Hypotheses in a Wild Bird. *Ethology*, *121*: 1081–1090.
- Bertrand, S., Criscuolo, F., Faivre, B. & Sorci, G. (2006) Immune activation increases susceptibility to oxidative tissue damage in Zebra Finches. *Functional Ecology*, *20*: 1022–1027.
- Birkhead, T. R., Fletcher, F. & Pellatt, E. J. (1999) Nestling diet, secondary sexual traits and fitness in the zebra finch. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *266*: 385–390.
- Boogert, N. J., Giraldeau, L.-A. & Lefebvre, L. (2008) Song complexity correlates with learning ability in zebra finch males. *Animal Behaviour*, *76*: 1735–1741.
- Brainard, M. S. & Doupe, A. J. (2002) What songbirds teach us about learning. *Nature*, *417*: 351–358.
- Brumm, H., Zollinger, S. A. & Slater, P. J. B. (2009) Developmental stress affects song learning but not song complexity and vocal amplitude in zebra finches. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *63*: 1387–1395.
- Buchanan, K. L., Catchpole, C. K., Lewis, J. W. & Lodge, A. (1999) Song as an indicator of parasitism in the sedge warbler. *Animal Behaviour*, *57*: 307–314.
- Buchanan, K. L., Leitner, S., Spencer, K. A., Goldsmith, A. R. & Catchpole, C. K. (2004) Developmental stress selectively affects the song control nucleus HVC in the zebra finch. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *271*: 2381–2386.
- Buchanan, K. L., Spencer, K. A., Goldsmith, A. R. & Catchpole, C. K. (2003) Song as an honest signal of past developmental stress in the European starling (*Sturnus vulgaris*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *270*: 1149–1156.
- Casagrande, S., Pinxten, R. & Eens, M. (2016) Honest Signaling and Oxidative Stress: The Special Case of Avian Acoustic Communication. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *4*.
- Casagrande, S., Pinxten, R., Zaid, E. & Eens, M. (2014) Carotenoids, birdsong and oxidative status: administration of dietary lutein is associated with an increase in song rate and circulating antioxidants (albumin and cholesterol) and a decrease in oxidative damage. *PloS One*, *9*: 2–24.

- Costantini, D., Casagrande, S., Casasole, G., Abdelgawad, H., Asard, H., Pinxten, R. & Eens, M. (2015) Immunization reduces vocal communication but does not increase oxidative stress in a songbird species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *69*: 829–839.
- Dreiss, A., Richard, M., Moyon, F., White, J., Møller, A. P. & Danchin, E. (2005) Sex ratio and male sexual characters in a population of blue tits, *Parus caeruleus*. *Behavioral Ecology*, *17*: 13–19.
- Funabiki, Y. & Konishi, M. (2003) Long memory in song learning by zebra finches. *Journal of Neuroscience*, *23*: 6928–6935.
- Garratt, M. & Brooks, R. C. (2012) Oxidative stress and condition-dependent sexual signals: more than just seeing red. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *279*: 3121–3130.
- Gil, D. & Gahr, M. (2002) The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends in Ecology & Evolution*, *17*: 133–141.
- Gil, D., Naguib, M., Riebel, K., Rutstein, A. & Gahr, M. (2006) Early condition, song learning, and the volume of song brain nuclei in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Journal of Neurobiology*, *66*: 1602–1612.
- Grafen, A. (1990) Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology*, *144*: 517–546.
- Holveck, M.-J., Vieira de Castro, A. C., Lachlan, R. F., ten Cate, C. & Riebel, K. (2008) Accuracy of song syntax learning and singing consistency signal early condition in zebra finches. *Behavioral Ecology*, *19*: 1267–1281.
- Kriengwatana, B., Wada, H., Schmidt, K. L., Taves, M. D., Soma, K. K. & MacDougall-Shackleton, S. A. (2014) Effects of nutritional stress during different developmental periods on song and the hypothalamic–pituitary–adrenal axis in zebra finches. *Hormones and Behavior*, *65*: 285–293.
- Matsunaga, E. & Okanoya, K. (2009) Evolution and diversity in avian vocal system: An Evo-Devo model from the morphological and behavioral perspectives: Evolution of the avian vocal system. *Development, Growth & Differentiation*, *51*: 355–367.
- Mello, C. V. (2014) The Zebra Finch, *Taeniopygia guttata*: An Avian Model for Investigating the Neurobiological Basis of Vocal Learning. *Cold Spring Harbor Protocols*, *2014*: 1237–1242.
- Metcalfe, N. B. & Alonso-Alvarez, C. (2010) Oxidative stress as a life-history constraint: the role of reactive oxygen species in shaping phenotypes from conception to death:

- Oxidative stress as a life-history constraint. *Functional Ecology*, 24: 984–996.
- Monaghan, P., Metcalfe, N. B. & Torres, R. (2009) Oxidative stress as a mediator of life history trade-offs: mechanisms, measurements and interpretation. *Ecology Letters*, 12: 75–92.
- Naguib, M., Heim, C. & Gil, D. (2008) Early Developmental Conditions and Male Attractiveness in Zebra Finches. *Ethology*, 114: 255–261.
- Nowicki, S., Peters, S. & Podos, J. (1998) Song learning, early nutrition and sexual selection in songbirds. *American Zoologist*, 38: 179–190.
- Nowicki, S., Searcy, W. A. & Peters, S. (2002a) Brain development, song learning and mate choice in birds: a review and experimental test of the “nutritional stress hypothesis.” *Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 188: 1003–1014.
- Nowicki, S., Searcy, W. A. & Peters, S. (2002b) Quality of song learning affects female response to male bird song. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 269: 1949–1954.
- Riebel, K. (2009) Song and Female Mate Choice in Zebra Finches: A Review. *Advances in the Study of Behavior*, 40: 197–238.
- Roper, A. & Zann, R. (2006) The Onset of Song Learning and Song Tutor Selection in Fledgling Zebra Finches. *Ethology*, 112: 458–470.
- Ruiz-Rodríguez, M., Tomás, G., Martín-Gálvez, D., Ruiz-Castellano, C. & Soler, J. J. (2015) Bacteria and the evolution of honest signals. The case of ornamental throat feathers in spotless starlings. *Functional Ecology*, 29: 701–709.
- Seyfarth, R. M. & Cheney, D. L. (2017) The origin of meaning in animal signals. *Animal Behaviour*, 124: 339–346.
- Shahbazi, M., Jimenez, P., Martinez, L. A. & Carruth, L. L. (2014) Effects of housing condition and early corticosterone treatment on learned features of song in adult male zebra finches. *Hormones and Behavior*, 65: 226–237.
- Simons, M. J. P. & Verhulst, S. (2011) Zebra finch females prefer males with redder bills independent of song rate: a meta-analysis. *Behavioral Ecology*, 22: 755–762.
- Soma, M., Takahasi, M., Ikebuchi, M., Yamada, H., Suzuki, M., Hasegawa, T. & Okanoya, K. (2006) Early Rearing Conditions Affect the Development of Body Size and Song in Bengalese Finches. *Ethology*, 112: 1071–1078.
- Spencer, K. A., Buchanan, K. L., Goldsmith, A. & Catchpole, C. (2003) Song as an honest signal of developmental stress in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Hormones*

and Behavior, 44: 132–139

- Spencer, K. A., Buchanan, K. L., Leitner, S., Goldsmith, A. R. & Catchpole, C. K. (2005a) Parasites affect song complexity and neural development in a songbird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272: 2037–2043.
- Spencer, K. A., Wimpenny, J. H., Buchanan, K. L., Lovell, P. G., Goldsmith, A. R. & Catchpole, C. K. (2005b) Developmental stress affects the attractiveness of male song and female choice in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 58: 423–428.
- Tchernichovski, O. & Nottebohm, F. (1998) Social inhibition of song imitation among sibling male zebra finches. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95: 8951–8956.
- Tibbetts, E. A. (2014) The Evolution of Honest Communication: Integrating Social and Physiological Costs of Ornamentation. *Integrative and Comparative Biology*, 54: 578–590.
- Tschirren, B., Rutstein, A. N., Postma, E., Mariette, M. & Griffith, S. C. (2009) Short- and long-term consequences of early developmental conditions: a case study on wild and domesticated zebra finches: Life-history strategies of wild and domestic birds. *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 387–395.
- Vehrencamp, S. L. (2000) Handicap, index and conventional signal elements of bird song. In: *Signalling and Signal Design in Animal Communication*, (Espmark, Y., Amundsen, T. & Rosenqvist, G., eds), pp. 277–300. Tapir Academic Press, Trondheim, Norway.
- von Schantz, T., Bensch, S., Grahn, M., Hasselquist, D. & Wittzell, H. (1999) Good genes, oxidative stress and condition-dependent sexual signals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 266: 1–12.
- Williams, H. & Staples, K. (1992) Syllable chunking in zebra finch (*Taeniopygia guttata*) song. *Journal of Comparative Psychology*, 106: 278–286.
- Yang, C., Wang, J., Fang, Y. & Sun, Y.-H. (2013) Is Sexual Ornamentation an Honest Signal of Male Quality in the Chinese Grouse (*Tetrastes sewerzowi*)? *PLoS One*, 8.
- Zahavi, A. (1975) Mate selection—a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, 53: 205–214.
- Zann, R. & Cash, E. (2008) Developmental stress impairs song complexity but not learning accuracy in non-domesticated zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62: 391–400.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Urmas Lanto,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Stressi mõju isaste laululindude laulu õppimisele”, mille juhendaja on Elin Sild,
 - 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, **20.05.2017**