

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

**Rahel Luik**

**TOITMISKÄITUMISE JA TEHISTINGIMUSTES  
MÕÕDETUD AKTIIVSUSE VAHELINE SEOS MUST-  
KÄRBSENÄPIL**

Magistritöö

Bioloogia

30 EAP

Juhendaja: Marko Mägi, PhD

**TARTU 2019**



## **Infoleht**

### **Toitmiskäitumise ja tehistingimustes mõõdetud aktiivsuse vaheline seos must-kärbsenäpil**

Töö eesmärgiks oli uurida must-kärbsenäpi toitmiskäitumist pesitsusperioodil ning kuidas see seostub linnu tehistingimustes mõõdetud aktiivsusega, mida mõõdeti spetsiaalses katseruumis.

Erinevusi isase ja emase toitmiskäitumises ei leitud. Käitumiskatses leiti, et aktiivsemad emased veetsid pesas rohkem aega, aga ei leitud seoseid isase aktiivsuse ja toitmiskäitumise vahel. Isaste puhul leiti vaid, et linnud, kes veedavad rohkem aega pesakasti aval enne pesa sisenemist, kulutavad vähem aega pesas, et poegade eest hoolitseda.

Märksõnad: must-kärbsenäpp, lind, isiksus, toitmiskäitumine

Töö teadusala CERCS kood ja nimetus: B280 Loomaökoloogia

## **Abstract**

### **Relationship between provisioning behaviour and activity measured in artificial conditions in pied flycatcher**

The aim of this study was to examine pied flycatchers feeding behaviour on nesting period and how it is related to activity measured in artificial conditions, that is measured in special testroom.

Results didn't find differences between male and female feeding frequency. In behavioral test, there were found, that more active females spend more time in the nest, but there were no connections between male activity and feeding behaviour. For males, it was found only, that birds, who spend more time on the nestbox hole before entering the nest, spend less time in the nest, to take care of the nestlings.

Keywords: pied flycatcher, bird, personality, feeding behavior

Work research field CERCS code and name: B280 Animal ecology



## Sisukord

1. Sissejuhatus.....	7
2. Biparentaalne vanemhool ja isiksus.....	9
2.1 Vanemhool ja polügüüsus.....	9
2.2 Isiksus.....	9
2.3 Isiksustüübid.....	11
2.4 Isiksus ja sigimisedukus.....	12
3. Materjal ja metoodika.....	13
3.1 Uuritav liik.....	13
3.2 Uurimisala ja pesitsusandmestiku kogumine.....	13
3.3 Toitmiskäitumise jälgimine.....	14
3.4 Katsesruum ja käitumiskatsed uudes keskkonnas.....	15
3.5 Statistiline andmeanalüüs.....	17
3.6 Töö autori roll.....	17
4. Tulemused.....	18
5. Arutelu.....	21
Kokkuvõte.....	25
Summary.....	26
Tänuavaldused.....	27
Kasutatud kirjandus.....	28



## 1. Sissejuhatus

Isiksustunnused on käitumisökoloogide huviorbiidis olnud viimastel kümnenditel, kuid veel hiljuti arvati, et loomadel ei ole kindlaid isiksustunnuseid. Pigem arvati, et isenditevahelised erinevused käitumises on juhuslik optimaalse käitumisvastuse varieerumine (Briffa & Weiss 2010). Nüüd on aga leitud, et isendite pidevad samasuunalised käitumiserinevused keskmisest võivad olla adaptiivsed. Seega on isiksuse uurimine käitumisökoloogias üsnagi uus suund. Isiksusomadusi on uuritud lindudel (Groothuis & Carere 2005), kahepaiksetel (Kralj-Fišer & Schuett 2014), kaladel (Conrad *et al.* 2011) ning ka selgrootutel, nagu näiteks sipelgad (Scharf *et al.* 2012), ämblikud (Wright *et al.* 2015) ja koorikloomad (Mowles *et al.* 2012).

Isiksusest ehk iseloomust sõltub käitumine erinevates olukordades ning ka järglaste eest hoolitsemine, see võib mõjutada elupaiga valikut, suhteid teiste indiviididega ja partnerivalikut, millest omakorda sõltub isendi sigimisedukus (Reale *et al.* 2007). Isiksustunnusteks võib pidada isendi ühetaolist käitumist erinevates olukordades (Reale *et al.* 2007).

Isiksusomadustel on ka oluline mõju sellele, kuidas vanemad hoolitsevad oma järglaste eest (Alatalo *et al.* 1988). Kuna järglaste eest hoolitsemine on kulukas ning vähendab vanalinnu ellujäämist, on uuritud biparentaalse vanemhoolega liikide toitmispingutuse jaotust partnerite vahel (Alatalo *et al.* 1988). Näiteks on leitud, et luukaladel tegelevad julged ja aktiivsed, aga vähem agressiivsed isased järglaste eest hoolitsemisega rohkem (Zworykin 2001).

Lindude puhul uuritakse tavaliselt isiksusomadusi nagu julgus, uuriv käitumine, aktiivsus, sotsiaalsus ja agressiivsus (Reale *et al.* 2007). Kohasuse tagajärgi on uuritud paljudel liikidel ja metaanalüüsid näitavad, et julgus korreleerub positiivselt sigimisedukusega paljudel liikidel (Briffa & Weiss 2010). On leitud ka, et positiivne seos paljunemisedukuse ja uuriva käitumise vahel võib olla põhjustatud erinevustest vanemate isiksuses, territooriumi kvaliteedist või mõlemast (Both & Visser 2000). Järglaste konditsioon ja vanema isiksus on seotud läbi territooriumi kvaliteedi, kuna uuriva käitumisega isased hõivavad parema kvaliteediga territooriume ja seega kasvatavad ülesse ka paremas konditsioonis järglased.

Käitumisökoloogid küsivad praegusel hetkel kolme küsimust, mis on seotud loomade isiksusega: (i) miks isendid erinevad järjekindlalt oma käitumises, (ii) kui valik suunab käitumist ühe või mitme optimaalse strateegia suunas, siis kuidas säilib edasine varieeruvus

käitumises, (iii) miks esinevad kontekstiülesed käitumuslikud korrelatsioonid ehk käitumuslikud sündroomid (Carter *et al.* 2013)?

Uurijad peavad nende küsimustega tegelemiseks esiteks mõõtma käitumist, et aru saada, kas isendite vahel esinevad käitumuslikud erinevused. Loomade käitumise uurimisega aga kaasnevad konseptuaalsed ja meetoodilised raskused. Kõige suurem segadus on aga isiksustunnuste defineerimises ja nende mõõtmises (Carter *et al.* 2013). Lisaks on viimasel ajal üha rohkem tähelepanu hakatud pöörama käitumise geneetilisele taustale (Timm 2018).

Paljud tööd on uurinud toitmissagedust, kuid selle seotust linnu aktiivsusega tavapärasest veidi erinevates oludes ei ole siiani põhjalikult uuritud. Käesoleva töö eesmärk oligi uurida eksperimentaalselt toitmiskäitumise ja isendi aktiivsuse vahelist seost.

Töö fookuseks on uurida must-kärbsenäpi (*Ficedula hypoleuca*) toitmiskäitumist pesitsusperioodil ja selle seotust aktiivsusega uudes keskkonnas. Liigi ökoloogia, sealhulgas ka toidusedel, on üsna hästi teada ning Tartu Ülikooli linnuökoloogid on Edela-Eestis pikka aega liiki uurinud. Seega on olemas head teadmised nii lokaalsetest oludest kui kohaliku populatsiooni eripäradest. Uuringu käigus viidi läbi käitumiskatse spetsiaalses ruumis, et jälgida, kuidas lind käitub uudes keskkonnas.

Eeldades, et toitmiskäitumine on mõjutatud isiksusomadustest, oli töö esimeseks hüpoteesiks, et vanalinnu aktiivsuse ja toitmiskäitumise (eelkõige sageduse) vahel on positiivne seos. Kuna must-kärbsenäppide seas esineb polügüüniat (Roskaft *et al.* 1986, Stenmark *et al.* 1988) ning on võimalik, et isaslind tegeleb samaaegselt ka teise pesakonna toitmisega, oli teiseks hüpoteesiks, et emaslinnud panustavad toitmiskäitumise näitajate järgi (toitmissagedus ja pesakasti külastamiseks kulunud aeg) poegade toitmisse isastest rohkem.



## 2. Biparentaalne vanemhool ja isiksus

### 2.1 Vanemhool ja polügüüsus

Vanemlik investeering on defineeritud Trivers'i (1972) poolt kui igasugune panus, mis on investeeritud olemasolevasse järglasesse ja mis vähendab vanema võimet investeerida tulevastesse järglastesse.

Pesade rüüstamine on arvatavasti olulisim tegur, mis mõjutab värvuliste sigimisedukust (Ricklefs 1969, Holmes *et al.* 1992), aga üheks edukust määravaks teguriks on ka vanemhool (Kuitunen & Suhonen 1991), mis kätkeb endas pesaehitust, munemist, toidu hankimist ja poegade eest hoolitsemist.

Must-kärbsenäpi isaslindudel esineb polügüünsust (Roskaf *et al.* 1986, Stenmark *et al.* 1988), kuid harva on neil üle kahe partneri. Emased pesitsevad reeglina territooriumitel, mis on üksteisest paarisaja meetri kaugusel (Haartman 1956). Sellist polügüünsust on leitud ka mitmetel teistel Euroopa värvulistel, nagu näiteks sinirinnal (*Luscinia svecica*), kiivitajal (*Vanellus vanellus*), mets-lehelinnul (*Phylloscopus sibilatrix*), punaselg-õgijal (*Lanius collurio*) ja kuldnokal (*Sturnus vulgaris*) (Moller 1986).

Polügüünsed liigid, kellel esineb isasehool, on sobilikud testimaks vanemliku investeeringu teooriat kuna (i) isased peavad otsustama, kas investeerida praegusesse pesakonda või säilitada ressursse investeeringuteks tulevastesse järglastesse, (ii) investeerides praegusesse pesakonda, tuleb jagada investeeringut erinevate pesakondade vahel (Lifjeld & Slagsvold 1989).

### 2.2 Isiksus

Isiksus on defineeritud kui isendite käitumuslik erinevus üksteisest nii, et neid käitumisi saab kirjeldada kui individuaalseid tunnuseid (Careau & Garland 2012). Need erinevused peaksid olema ajas, kontekstis või situatsioonis püsivad ja mõõdetavad (Stamps & Groothuis 2010). Kontekst on funktsionaalne kategooria, milles tegevus toimub, näiteks poegade toitmine või nende eest hoolitsemine. Situatsioon on keskkonna või sotsiaalsete suhete seisund kindlal ajal, näiteks kõrge või madal kisklusrisk (Briffa & Weiss 2010).

Loomade isiksuse kontekstis ei tähenda järjepidevus, et isendi käitumine on fikseeritud, vaid et nende käitumine antud situatsioonis või olukorras on püsivalt erinev sellest, kuidas käituvad teised populatsiooni isendid (Biro *et al.* 2004). Näiteks kõik vikerforellid (*Oncorhynchus mykiss*) reageerivad kisklusriskile, vältides potentsiaalselt ohtlikku piirkonda, kuid julgema genotüübiga isendid on siiski altimad selliseid piirkondi külastama kui argliku genotüübiga isendid (Biro *et al.* 2004, Biro *et al.* 2006).

Isiksustunnused mõjutavad ka käitumist ja viljakust. On leitud, et vikerforellidel on agressiivsus või julgus positiivselt seotud toitumissagedusega noortel ja täiskasvanud emastel (Biro *et al.* 2006).

Empiirilised uuringud on tõestanud (Stamps 2007, Wolf *et al.* 2007), et indiviidide järjepidevad erinevused teatud isiksustunnustes (eriti aktiivsuses, julguses või agressiivsuses) võivad esineda, kuna need isiksustunnused on seotud isendi elukäigu omaduste erinevustega (kasv, viljakus).

Isiksus on lindudel seotud pesitsusedukusega, järglaste suuruse ja konditsiooniga. Seos isase ja emase uuriva käitumise vahel mõjutab näiteks rasvatihastel (*Parus major*) järglaste konditsiooni, kuna kõige paremas konditsioonis järglasi võivad saada paarid, kes olid sarnase käitumisega (Both *et al.* 2005). Samuti võib uuriv käitumine mõjutada vanemate ellujäämist, sest on leitud, et ellujäämus julgematel ja uurivamatel isenditel on madalam kui arglikematel (Dingemanse *et al.* 2004).

Loomadega igapäevaselt tegelevad inimesed (nt loomaaiatalitajad) on pikka aega arvanud, et loomadel on erinevad isiksused, aga alles viimastel kümnenditel on see kontseptsioon kogunud teadusmaastikul piisavalt tunnustust (Gosling & John 1999, Reale *et al.* 2007, Sih *et al.* 2004b). Tänapäevaks teame, et püsivad käitumuslikud erinevused loomade vahel ja mõnel juhul ka populatsioonide vahel eksisteerivad, on mõõdetavad ja neil on evolutsiooniline seletus. Veelgi enam, on leitud, et isiksus mängib rolli nii individuaalsete suhete kujunemisel (Sih & Watters 2005), kui ka koosluste tasemel (Bolnick *et al.* 2003) ja võib olla oluline populatsiooni elujõulisuse mõjutaja (Watters & Meehan 2007). Seega, uurimused, mis tegelevad loomade isiksusomaduste põhjuste ja tagajärgede uurimisega, on fundamentaalse tähtsusega valdkonnateadlastele.

### 2.3 Isiksustüübid

Käitumuslikud ja füsioloogilised erinevused sama liigi indiviidide vahel esinevad sõltumata vanusest, soost, keskkonnast ja olukorrast. Küsimusele, kas loomadel on inimestega sarnased isiksusomadused, ei saa üheselt vastata, sest loomadel kasutatakse isiksuse testimiseks teisi meetodeid. Näiteks uuritakse loomadel erinevusi populatsioonide või katseolukordade vahel, aga ei jälgita indiviide pikema aja jooksul (Groothuis & Carere 2005). Inimeste isiksust aga uuritakse näiteks ankeetküsitluse abil (Zweig & Webster 2004) või pikemaajalise jälgimisega (Soldz & Vaillant 1999).

Isiksusomaduste uurimine on osutunud kasulikuks, sest nende tundmine võimaldab paremini mõista loomade sigimiskäitumise põhjuseid ja asurkonna olukorda; inimeste puhul aga riskikäitumist, haigusriske ja reaktsioone stressile (Caspi *et al.* 1997, Ellis *et al.* 2006, Malmkvist & Hansen 2001, Trut 1999).

Reale *et al.* (2007) jagas loomade isiksuse viieks üldiseks kategooriaks: argus-julgus (isendi reaktsioon ohusituatsioonis, aga mitte uudsele ärritajale), uurivus-tagasihoidlikkus (indiviidi reaktsioon uudsele situatsioonile; neofobiat ja –filiat võib samuti pidada siia kuuluvaks), aktiivsus (isendi üldine aktiivsus), sotsiaalsus (indiviidi reaktsioon liigikaaslaste kohalolule või puudumisele) ja agressiivsus (indiviidi ründereaktsioon liigikaaslaste suhtes).

Looma isiksus (Gosling 2001, Koolhaas *et al.* 2007) on üldises mõistes sünonüümne teiste kirjanduses kasutatud terminitega, nagu näiteks temperament (Boissy 1995, Clarke & Boinski 1995), toimetuleku strateegia (Koolhaas *et al.* 1999) ja käitumuslikud sündroomid (Sih *et al.* 2004a).

Loomade isiksuse uuringud kasutavad ühte kahest lähenemisest käitumise mõõtmiseks: looma käitumusliku suunitluse hindamine või looma käitumise kodeerimine (*rating animal behavioral tendencies or coding animal behavior*). Enamus avaldatud uurimusi (74%) kasutavad kodeerimise meetodit (Gosling 2001). Mõlemad tehnikad keskenduvad aru saamisele loomade kalduvustest käituda erinevates olukordades sarnaselt, aga kasutavad erinevaid meetodeid selle tulemuse saavutamiseks.

Loomadel esineb tihti sarnast käitumist, näiteks agressiivsuse puhul stressirohkes olukorras. Sellist ühetaolist käitumist nimetatakse looma isiksusomaduseks või temperamendiks (Reale *et al.* 2007). Mitmed isiksusomadused ilmnevad sageli koos. Näiteks võivad koos ilmned agressiivsus ja julgus (Koolhaas *et al.* 1999). Kui korrelatsioon isiksusomaduste vahel säilib

ka erinevates olukordades, moodustavad need käitumusliku sündroomi (Sih *et al.* 2004a, b). Näiteks agressiivsed isendid on julged nii kiskja läheduses kui madala kisklusriskiga olukorras. Isiksusomadusi tuleks eristada aga motiveeritusest, näiteks näljast (Koolhaas *et al.* 1999). Näiteks võib näljane isend, kes tavaoludes ei ole konkurentsivõimeline, olla tavapärasest uurivam ja võtta rohkem riske (Reader & Laland 2003).

Individuaalsed erinevused isiksusomadustes, enamasti julguses, võivad sügavalt mõjutada otsuseid, mida loomad teevad uudes keskkonnas. Seega isiksuse tüüp võib olla oluline evolutsiooni kulgu määrav tegur, kuna isenditevaheline varieeruvus mõjutab konkreetse indiviidi ellujäämist ja seega ka kohasust (Bartolomucci *et al.* 2005).

Kuigi isiksus ei avaldu ainult riskantses või väljakutsuvas olukorras, avaldub see just tavapärasest erinevates oludes; see seletab, miks teadlased mõõdavad sageli isiksust just sellistes tingimustes.

## **2.4 Isiksus ja sigimisedukus**

Püsivad isenditevahelised käitumiserinevused võivad mõjutada isendi kohasust (Dingemanse & Reale 2013). Seost isiksuse ja sigimisedukuse vahel on looduslikes populatsioonides keeruline uurida, sest segavaid tegureid on mitmeid (näiteks muutused toidu kättesaadavuses; Reale & Festa-Bianchet 2003, Dingemanse *et al.* 2004, Le Cour *et al.* 2015) ja olla mõjutatud vanemate isiksuste interaktsioonidest (Dingemanse *et al.* 2004, Both *et al.* 2005, Gabriel & Black 2012). Taksoniülene metaanalüüs leidis, et isendi kohasuse ja teatud isiksusomaduste vahel on lõivsuhted (Smith & Blumstein 2008): julgemate ja uurivamate isendite ellujäämus oli madalam kui arglikematel, aga julgemad ja agressiivsemad isendid olid kõrgema sigimisedukusega.

Individuaalsed erinevused järglaste kasvatamisel on laialt levinud. Siiski on vähe teada sellest, miks need erinevused liikide indiviidide vahel esinevad. On võimalik, et järglasi kasvatatakse teistlaadses keskkonnas ja teistsuguste vanemlike „näpunäidete“ järgi, kui seda oli vanaloomade kasvamise ajal (Marshall & Uller 2007, Stein & Bell 2015). Teine võimalus on, et varieeruvus vanemlikus hooles peegeldab indiviidi psühholoogiat. Näiteks väga agressiivsed isendid võivad olla vähem hoolitsevad kõrge androgeeni taseme tõttu (Ketterson & Nolan 1999, Wingfield *et al.* 1990). Kompromisse võib esineda ka otsese ja kaudse vanemhoole vahel. Näiteks tähelepanelikud vanemad võivad pühendada rohkem aega pesa kaitsmisele, mistõttu väheneb poegade toitmine (Rangeley & Godin 1992, Mutzel *et al.* 2013). Viimast kinnitavad ka mitmed uuringud (Rytkonen *et al.* 1995, Betini & Norris 2012, Wetzal & Westneat 2014).

### 3. Materjal ja metoodika

#### 3.1 Uuritav liik

Must-kärbsenäpp on 12–14 grammi kaaluv suluspesitseja värvuline (selts *Passeriformes*). Isaslinnu sulestik on reeglina kontrastselt must-valge, emasel pruunikas. Eestisse saabub liik talvitusalt Kesk-Aafrikast aprillis. Emaslind muneb 5–7 muna ning haub kurna 11–14 päeva. Must-kärbsenäpi isaslindudel esineb polügüünsust (Roskaft *et al.* 1986, Stenmark *et al.* 1988), kuid harva on neil üle kahe partneri. Pojad on pesahoidjad ja lahkuvad pesast kahenädalastena (Lundberg & Alatalo 1992). Suguküpseks saavad pojad järgmisel kevadel. Must-kärbsenäpi keskmine eluiga on 1,2–1,6 aastat, aga rõngastusandmete põhjal on maksimaalne eluiga 15 aastat (Cramp & Perrins 1993).

Must-kärbsenäpp on putuktoiduline, püüdes väikeseid lendavaid putukaid (mesilased, herilased, liblikad, mardikad, kahetiivalised). Pesitsusperioodil toidetakse poegi peamiselt liblikaröövikutega (Sisask *et al.* 2010). Hilissuvel ja rände ajal ning toidupuuduse korral sööb vähesel määral ka vilju ja seemneid. Must-kärbsenäpp pesitseb kõigis metsatüüpides (lehtmetsad, segametsad, okasmetsad), aga eelistab siiski leht- ja segametsi (Cramp & Perrins 1993). Pesitseb tavaliselt puutüvedes olevates aukudes, kuid asustab sageli pesakaste, mis teeb liigi uurimise lihtsaks.

#### 3.2 Uurimisala ja pesitsusandmestiku kogumine

Välitööd ja katsed teostati 2014. aasta kevad-suvel Edela-Eestis Kilingi-Nõmme linna ümbruse okasmetsades (58°7' N, 25°5' E). Uurimisalal kasutatakse puidust pesakaste, mille sisemised mõõtmed on 11x11x30 cm ning lennuava läbimõõt 3,5–4,0 cm. Pesakastid paiknevad puu tüvedel 1,5–1,8 m kõrgusel, kastide vahe üksteisest on 50–60 m.

Pesitsushooajal külastati lindude poolt asustatud pesakaste regulaarselt, et määrata munemise algus, kurna suurus, haudevältus ning poegade koorumisaeg ja poegade arv. Vanalindude püüdmiseks kasutati pesakastilõksu. Vanalinnud püüti, mõõdeti ja kaaluti ajal, mil pojad olid 7 päeva vanused.

### 3.3 Toitmiskäitumise jälgimine

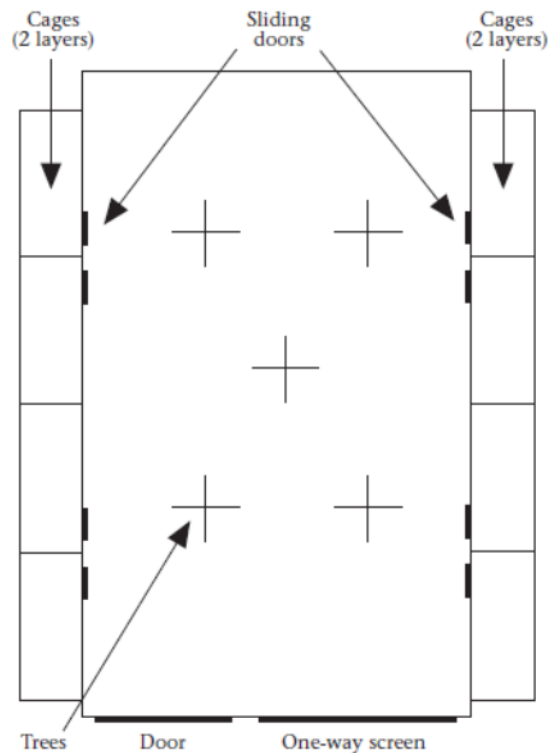
Vanalindude toitumiskäitumist filmiti ajal, mil pojad olid 7-päevased. Vähemalt 24 tundi enne filmimist paigaldati pesakasti ja selle peale filmimiseks vajalik varustus. Eelnevast on teada, et 24 tundi on piisav, et linnud harjuksid filmimisatribuutikaga (Sisask *et al.* 2010). Pesakasti tagaseinale paigutati peegel (5x5 cm) 45 kraadise nurga all, mis võimaldas ülevalt alla vaadates näha pesakasti ava seest poolt. Pesakasti kaas asendati filmimiseks kohandatud kaane imitatsiooniga, milles oli ava kaamera ja valgustuse jaoks. Kaamera varjamiseks ja kaitsmiseks asetati kaanele omakorda vineerist kate (mõõtmetega 15x15x15 cm). Filmimise päeval asendati imitatsioonikaas filmimiseks mõeldud kaanega. Peale filmimist pandi pesakastile tagasi algne kaas.

Toitumiskäitumise filmimise üks sessioon kestis 1 tund. Selle aja jooksul registreeriti kõik vanalindude pesakülastused ning määrati vanalinnu sugu. Hiljem registreeriti sekundi täpsusega vanalindude pesakasti avale maandumine, pesakasti sisenemine, uuesti avale hüppamine ning pesaavalt minema lendamine. Nende andmete järgi sai teada lindude toitumissageduse ning lisaks ka toitumiskäitumise näitajad, mis võivad anda lisateavet toitumiskäitumise detailide kohta, kuid mida senistes uuringutes on kasutatud harva (nt kui palju veedavad linnud aega pesaaval enne pesa sisenemist ja väljumisel ning pesas veedetud aeg).

Toitumist filmiti hommikul kell 6:00, et registreerida vanalindude toitumissagedus. Seejärel püüti mõlemad vanalinnud kinni pesakasti lõksuga, üks neist viidi käitumiskatseks aviaariumisse ja teine lasti jälle lahti. Lind vabastati peale katset uuesti pesakasti läheduses. Kaks tundi peale seda, mille jooksul taastus eeldatavalt vanalindude tavapärane käitumine, püüti mõlemad linnud jälle kinni ja aviaariumisse käitumiskatsele viidi nüüd teine lind. Sama protseduur toimus paralleelselt kahe pesaga. Pesad asusid teineteisele võimalikult lähestikku, nende parameetrid olid samad (munemise algus, kurna suurus). Kui ühe pesa juurest püüti esimesena emaslind ja viidi katseruumi, siis teise pesa puhul toimiti vastupidi – esimesena viidi katseruumi isaslind. Vanalindude püüdmisel püüti alati mõlemad linnud, kuid vastavalt vajadusele vabastati teine vanalind. Seda selleks, et kõiki linde oleks mõjutatud sarnaselt ja välistada võimalust, et linna käitumine võis olla mõjutatud sellest, et ta ei sattunud uurija kätte.

### 3.4 Katseruum ja käitumiskatsed uudes keskkonnas

Katsete jaoks kasutati Dingemanse *et al.* (2002) järgi ehitatud spetsiaalset katseruumi mõõtmetega 4,0x2,4x2,3 m (joonis 1). Katseruumil oli peegelklaasist aken (mõõtmetega 15x120 cm), mille kaudu oli võimalik jälgida ruumis toimuvat, kuid ruumist välja ei olnud võimalik näha. Ruumi pääses uksest (0,9x2,0 m). Ruumi laes paiknesid valgustid. Enne ruumi sisenemist hoiti lindu pimedas katseruumi seinale kinnitatud kambris. Kambrist vabastati lind katseruumi lükandustega avast (15x15 cm). Katseruumi paigutati viis tehispuud (joonis 1 ja 2) kõrgusega 1,5 m, igal puul oli neli 20 cm pikkust ja 1,5 cm läbimõõduga oksa. Oksad paiknesid paaridena puu vastaskülgedel, moodustades n-ö ülemise ja alumise oksa. Ülemine oks asus puu ladvast 5 cm ja alumine 25 cm allpool.



**Joonis 1.** Katseruumi skeem Dingemanse *et al.* (2002) järgi.



**Joonis 2.** Ülevaatlük foto katseruumist, mil toimusid katsed rasvatihastega. Foto on illustratiivne ja must-kärbsenäpi puhul ei kasutatud roosat karpi.

Iga linnuga viidi läbi käitumiskatse, kus jälgiti linnu reaktsiooni ja käitumist uudses keskkonnas (katseruum). Kogu linnu tegevus protokolliti ja filmiti (vajadusel kontrolliti või täiendati protokollide videote põhjal).

Enne linnu vabastamist ootekambrist katseruumi liuguksega ava kaudu, lasti linnul viis minutit rahuneda, et minimeerida linnu häirimist inimese poolt; sel ajal püüdis katse läbiviijad liikumatult, et mitte tekitada müra. Seejärel avati katseruumi sisenemisava ja oodati kuni 2 minutit linnu sisenemist katseruumi (katseruumis põles samal ajal valgus). Esimese 2 minuti jooksul fikseeriti kogu linnu tegevus (lennud ja kõik linnu peatuspaigad). Võimalikud peatuspaigad olid 5 erinevat puud, iga puu 4 erinevat oksa, katseruumi 4 seinat, lagi, põrand, vaatlusaken ja laelamp. Kui lind külastas 2 minuti jooksul kõiki puud (mitte selle kõiki oksa), lõpetati katse. Kui ei, siis jälgiti lindu, kuni ta oli külastanud kõiki puud (vastav aeg fikseeriti), kuid mitte kauem kui 5 minutit. Kui lind ei külastanud 5 minuti jooksul kõiki puud, siis katse lõpetati ning katseruumi valgus kustutati. Peale ruumi pimendamist lõpetasid linnud liikumise, vaatleja sisenes pimedasse ruumi ja püüdis linnu kinni. Peale käitumiskatse lõppu linnud rõngastati ning vabastati pesakasti vahetus läheduses, kust lind oli püütud.

Külastatud puude arv esimese 2 minuti jooksul on kõige levinum viis uuriva käitumise kvantitatiivseks määratlemiseks uudses keskkonnas (Guillette 2012). Külastatud puude arv



koos hüpete, lendude ja häälightsuste hulgaga iseloomustavad linnu üldist aktiivsust (Sih *et al.* 2004a, b).

### **3.5 Statistiline andmeanalüüs**

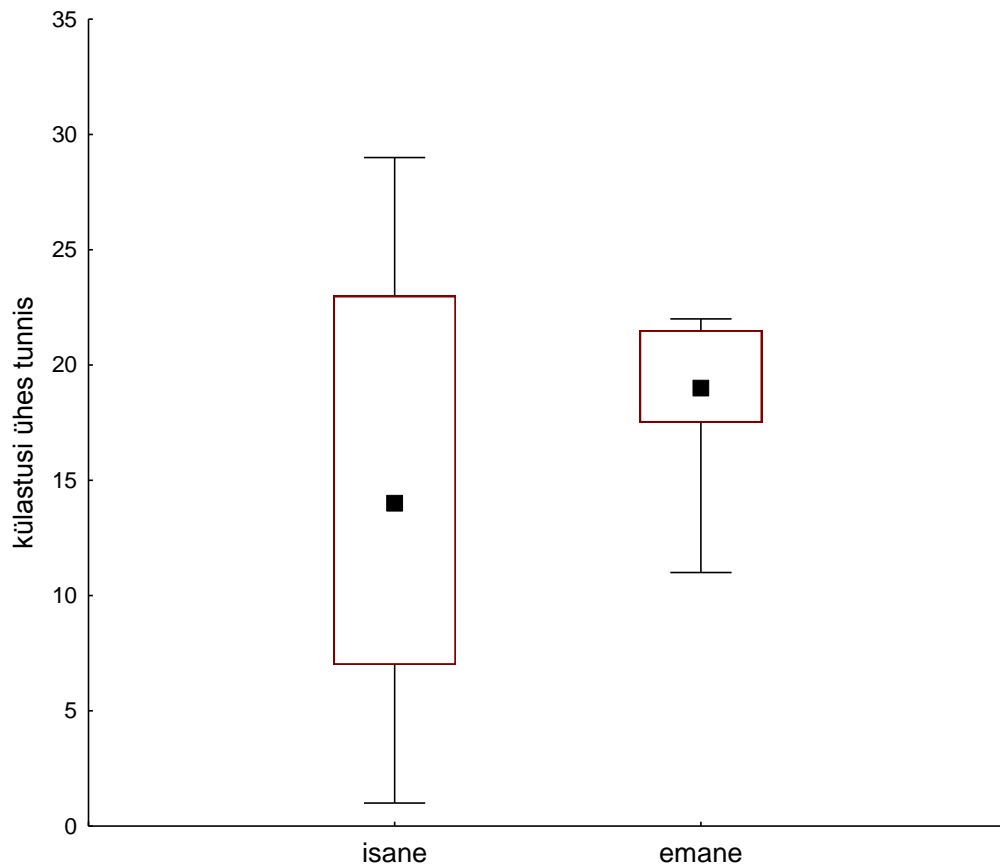
Katseruumis mõõdetud aktiivsusnäitajad (nt külastatud puude arv, hüpete arv, lendude arv) arvutati kõik katseruumis veedetud aja kohta, et välistada katseruumis veedetud aja mõju. Andmete analüüsiks kasutati normaaljaotuse korral t-testi, mitteparameetrilisuse korral Mann-Whitney U-testi, lisaks Spearmani korrelatsioonanalüüse. Emas- ja isaslinnu toitmissagedust võrreldi paariviisilise Wilcoxon'i testiga. Andmed analüüsiti programmiga Statistica 7.0.

### **3.6 Töö autori roll**

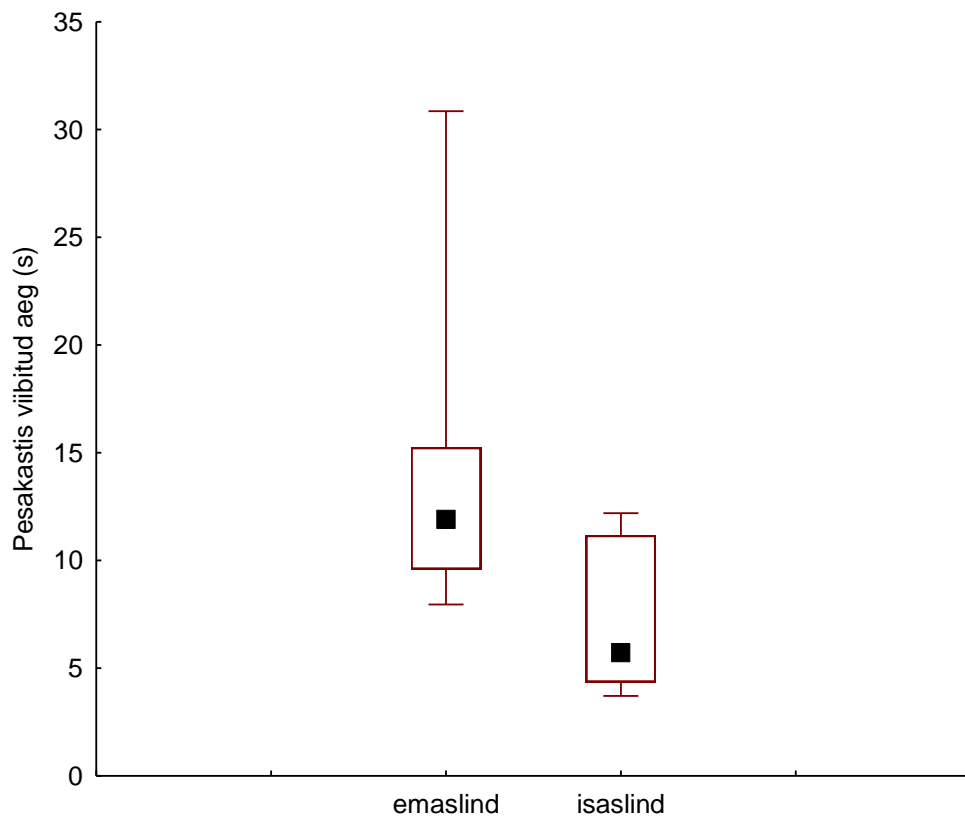
Töö autor vaatas läbi lindude toitmiskäitumisega seotud videomaterjali, süstematiseeris andmed ja tegi esmased andmeanalüüsid. Osa filme aitas läbi vaadata töö juhendaja ning Kaisa Telve. Metsast kogusid pesitsusandmetsiku Marko Mägi ja Kaisa Telve. Andmete analüüsi viisin läbi juhendaja abiga.

## 4. Tulemused

Sugupoolte toitmissagedus ei erinenud oluliselt ( $Z = 0,93$ ,  $p = 0,35$ ,  $N = 11$ ; joonis 3). Toitmiskäitumise parameetrite oluline erinevus ilmnes pesakastis veedetud ajas – emased veetsid pesas oluliselt kauem aega kui isased ( $Z = 2,76$ ,  $p = 0,006$ ,  $N = 11$ ; joonis 4).

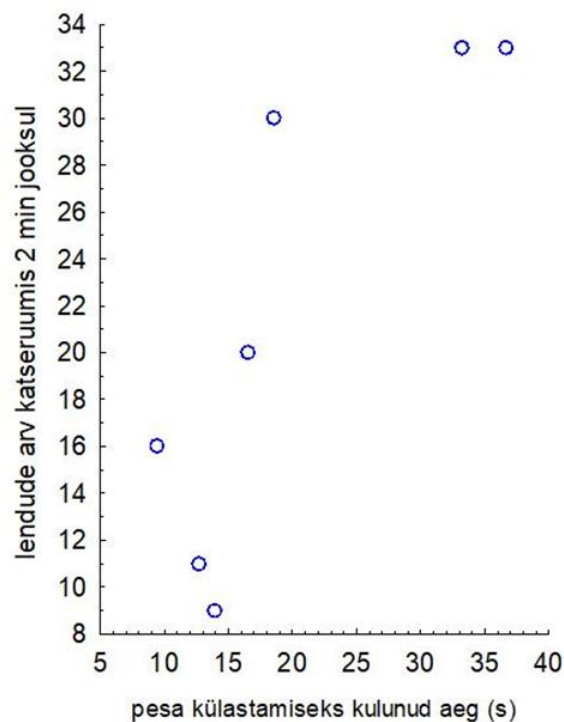


**Joonis 3.** Emase ja isase must-kärbsenäpi poegade toitmissagedus (■ mediaan, □ 25-75% kvartiilid, vurrud miinimum-maksimum).

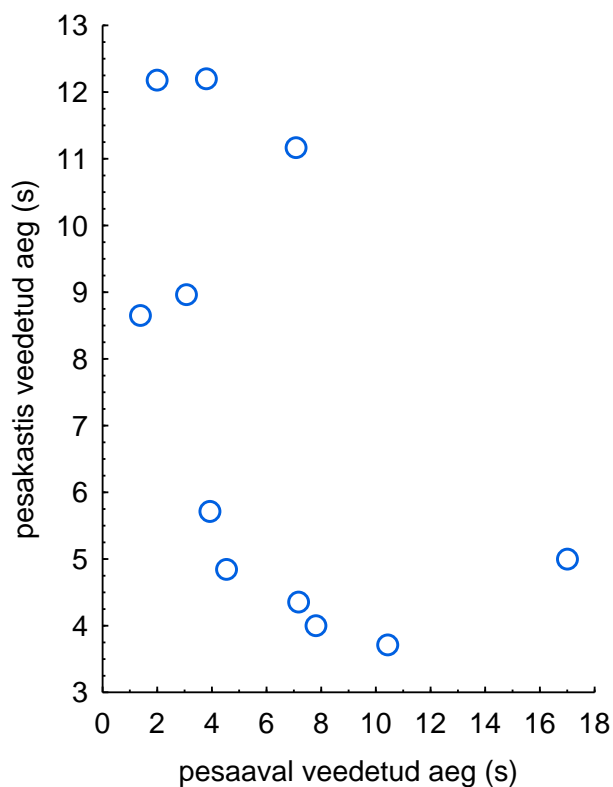


**Joonis 4.** Pesakastis viibitud aeg (■ mediaan, □ 25-75% kvartiilid, vurrud miinimum-maksimum)

Aviaariumis mõõdetud aktiivsuse ja toitmiskäitumise parameetreid analüüsid ilmnes, et emaslinnu kogu pesa külastamiseks kulunud aeg seostus positiivselt tema lennuaktiivsusega aviaariumis ( $r = 0,85$ ,  $N = 7$ ,  $p = 0,02$ ; joonis 5). Ilmnes ka, et suurema lennuaktiivsusega emased veetsid kauem aega pesaaval enne sisenemist ( $r = 0,84$ ,  $N = 7$ ,  $p = 0,02$ ), kuid see tuleneb pigem seosest kogu pesakülastamise ajaga (tegu ei ole sõltumatute andmetega). Isaslindude puhul ei seostunud aviaariumis mõõdetud aktiivsus toitmiskäitumise parameetritega. Emaslindude pesaaval, pesakastis ja enne lahkumist pesaavalt veedetud aja vahel statistiliselt olulisi seoseid ei tuvastatud, küll aga ilmnes negatiivne korrelatsioon isaslindudel pesaaval enne pesakasti sisenemist veedetud aja ja pesakastis poegade eest hoolitsemisele kulunud aja vahel ( $r = -0,70$ ,  $N = 11$ ,  $p = 0,016$ ; joonis 6).



**Joonis 5.** Korrelatsioon emase kogu pesakülastamiseks kulunud aja (alates linnu maandumisest pesaavale kuni lahkumiseni pesakastist) ja katseruumis sooritatud lendude arvu vahel.



**Joonis 6.** Korrelatsioon isase enne pessa sisenemist pesakastiaval veedetud aja ja pesakastis veedetud aja vahel.

## 5. Arutelu

Antud magistritöö eesmärgiks oli uurida, kas must-kärbsenäpi tehistingimustes mõõdetud aktiivsuse ja toitmiskäitumise vahel on seoseid ning kas isaslinnud toidavad poegi vähem kui emased.

Antud andmestikust ei ilmnenu, et isased must-kärbsenäpid toidavad järglasi oluliselt harvem kui emased. Kuigi mõnes pesas käis isane poegi toitmas katse läbiviimise ajal ainult mõnel korral, siis keskmiselt käivad must-kärbsenäpi isas- ja emaslinnud poegi toitmas sarnase sagedusega. Külüstussagedus üksi aga ei näita alati adekvaatselt tegelikku toitmispingutust, sest pesa toodava toidu hulk ja koostis võib samuti oluline olla, nagu on näidanud Mänd *et al.* (2013). Kui vanalind käib sagedamini pesas, ei tähenda see alati, et pojad saavad ka rohkem süüa. Sagedasti pesas käies võib vanalind püüda madalakvaliteedilist toitu pesa lähedusest. Kvaliteetse toidu, milleks must-kärbsenäpi ja paljude teiste värvuliste poegadele on liblikaröövikud, otsimiseks võib aga kuluda rohkem aega, kuid tasu on sellevõrra suurem. Kahjuks ei olnud meetodilistel põhjustel võimalik antud töös toiduobjektide määramist ja nende mõõte kasutada, kuid seda on plaanis teha edaspidi.

Mõningate isaslindude madalat toitmiskäitumist võib seletada läheduses olev teine pesakond sekundaarse emasega. Must-kärbsenäpi emaslinnud saavad isastelt rohkem abi, kui see on nende isaste primaarne pesakond (Lifjeld & Slagsvold 1989). Isaslind võib oma vanemhoolt jaotada võrdselt primaarse ja sekundaarse pesakonna vahel, kui need järglased on koorunud väikese ajalise nihkega. Seega, kui isane käib emasega sarnase sagedusega poegi toitmas, ei tähenda see, et tal ei võiks olla kuskil teist pesakonda, vaid tal võivad olla kuskil läheduses umbes samas vanuses pojad. Kui aga ühes pesas on pojad palju vanemad kui teises, tegeleb isane rohkem primaarse pesakonna eest hoolitsemisega, sest nendesse investeerimine on tulusam (Lifjeld & Slagsvold 1990).

Analüüsides aviaariumis tehtud aktiivsuskatsete seoseid lindude toitmiskäitumisega leiti, et aktiivsemad emased veedavad pesas rohkem aega. Samas aga ei ilmnenu, et aktiivsemad isased veedaksid pesas rohkem aega. Koduvarblaste (*Passer domesticus*) puhul on näidatud, et aktiivsemad isased, kellel oli kõrge testosteroonitase, tegelesid vähem järglaste eest hoolitsemisega, kuna isased linnud peavad tegema tihti kompromisse uute partnerite leidmise ja järglaste eest hoolitsemise vahel (Schwagmeyer *et al.* 2005). Testosteroon vahendab seda lõivusuhet, suurendades sigimispingutust, samal ajal vähendades vanemlikku pingutust. On aga ka liike, näiteks lapi tsiitsitaja (*Calcarius lapponicus*) (Hunt *et al.* 1999) ja rasvatihane (Van

Duyse *et al.* 2002), kes ei vähenda kõrge testosteroonitaseme korral vanemhoolt. Käitumusliku vastuse puudumine testosteroonitaseme suhtes näib liikidel esinevat, eriti neil, kellel isashool on kriitiline järglaste ellu jäämisel (Lynn *et al.* 2005), nagu see on ka must-kärbsenäpil (Alatalo & Lundberg 1986).

Isastel must-kärbsenäppidel ei leitud ühtegi seost toitmiskäitumise ja aktiivsuskatse vahel. Selle põhjuseks võib olla näiteks see, et biparentaalse hoolega liikide puhul sõltub vanema pesitsuskäitumine sellest, millise iseloomuga on tema partner. Kui näiteks aktiivne isend on muidu hea vanem oma järglastele, siis sattudes kokku passiivse paarilisega, võib ta oma järglaste toimist vähendada, kuna investering neisse ei tundu enam olevat nii tasuv (Alatalo & Lundberg 1986). Isaste puhul leiti aga, et linnud, kes veedavad palju aega pesaaval enne pesa sisenemist, kulutavad vähem aega pesa sees poegade eest hoolitsemisele. Seda olukorda võib seletada näiteks see, et isaslind hindab pesaaval olles olukorda pesas ja toidab pojad kiiresti ära. Pesakastis viibitud aeg on vanalinnule ohtlik, sest ta ei näe ümbrust ja lähenevaid kiskjaid, seepärast peaks toitumise võimalikult kiiresti ära tegema. Emastele ei pruugi pesas viibitud aeg nii ohtlik olla, kuna territooriumi kaitsmisega tegelevad isased.

Tehislikes tingimustes mõõdetud isiksusomadused ja looduses toimuv ei pruugi alati olla sarnased (Niemelä & Dingemanse 2014). Isiksusomaduste üheks tunnuseks on aga selle muutumatus erinevates olukordades (Groothuis & Carere 2005). Seega peaks olema võimalik laboris saadud tulemusi üle kanda looduslikele oludele. Käitumiskatseid eelistatakse teha katseruumides, kuna seal on juhuslike tulemusi mõjutavate faktorite hulk minimaalne. Aga kuna lind on eemaldatud oma loomulikust keskkonnast, kus tema isiksusomadused on välja kujunenud, ei pruugi tema käitumine olla samasugune nagu looduses. On aga töid, mis tõestavad, et lindude käitumine katseruumis ja looduses on sarnane (Dingemanse *et al.* 2012, van Overveld & Matthysen 2013). Käesolevale sarnast katset ei ole must-kärbsenäpiga läbi viidud selle logistilise keerukuse tõttu. Seega ei ole võimalust tulemusi võrrelda teiste töödega, et olla kindlad, kas selline katseruum on sobilik ka must-kärbsenäpi puhul laboris esinenud käitumise ülekandmiseks loodusesse.

Klassikaline käitumisökoloogia teooria põhineb indiviidide käitumise maksimeerimisel vastavalt keskkonna võimalustele (Krebs & Davies 2009), mis eeldab indiviidide plastilise käitumise arenemist (Sih *et al.* 2004a, b), siiski ei ole indiviidide käitumine sageli plastiline (Bell *et al.* 2009). Seega võiks olla võimalik katseruumis tehtud indiviidide käitumise uuringu tulemusi rakendada ka looduslikes oludes esineva käitumise selgitamisel, seda eeldusel, et

isiksusomadused ei muutu vastavalt keskkonnale ja isendid käituvad seega katseruumis ja looduses sarnaselt.

Tulevikus on oluline suurendada analoogsete katsete valimeid, et tõsta tulemuste statistilist usaldusväärsust. Suurema valimi põhjal on võimalik paremini kindlaks teha, kas on seoseid ka isaste toitumiskäitumise ja aktiivsuse vahel. Oluline oleks ka määrata toodava toidu koostis, et saaks teada, kui kvaliteetse toiduga poegi toidetakse, kuid see on juba järgnevate uuringute temaatika.





## **Kokkuvõte**

Isiksustunnustel on oluline mõju partnerivalikule ja järglaste eest hoolitsemisele, mis omakorda mõjutab isendi kohasust. Isiksuse uurimine on loomaökoloogias suhteliselt uus suund, kuna veel hiljuti arvati, et loomadel ei ole kindlaid isiksustunnuseid. Oluliseks uurimisvaldkonnaks on isiksusomaduste seos pesitsusedukuse ja vanemhoolega, mille üheks osaks on ka toitmiskäitumine. Kuna paljud tööd on uurinud ainult toitmissagedust, oli selle töö eesmärk uurida eksperimentaalselt toitmiskäitumise seotust isendi aktiivsusega.

Uuritavaks liigiks oli must-kärbsenäpp. Isaste ja emaste lindude peal viidi läbi käitumiskatse spetsiaalselt selleks ehitatud katseruumis, et välja selgitada, kuidas linnud reageerivad uudsele keskkonnale. Pesitsuse ajal filmiti lindude toitmissagedust, et välja selgitada, kas isaste ja emaste must-kärbsenäppide toitmiskäitumises on erinevusi.

Eeldus, et aktiivsemad linnud saavad poegade toitmisega edukamalt hakkama, tuues poegadele sagedamini toitu, selles töös kinnitust ei leidnud. Ei leitud seost lindude aktiivsuse ja toitmiskäitumise vahel. Samuti ei saa ka väita, et emased tegeleksid poegade toitmisega rohkem kui isased. Seda juhtus ainult mõnedes pesades.

Põhjus, miks antud töös ei leitud olulisi seoseid võib olla selles, et väikse valimi põhjal ei ole võimalik piisavalt usaldusväärseid tulemusi saada. Tulemusi võib mõjutada ka käitumiskatsete tegemine tehislikes tingimustes, kus ei pruugi lindude päris isiksustunnused avalduda. Antud töö põhjal, aga ei saa kindlalt väita, et seoseid must-kärbsenäpi toitmiskäitumise ja isiksuse vahel ei esine kuna valim ei ole väga suur.

## **Summary**

### **Relationship between provisioning behaviour and activity measured in artificial conditions in pied flycatcher**

Personality has important impact on choosing the partner and taking care of the offsprings, which in turn affects an individual fitness. Personality studies are a relatively new trend in animal ecology, because it was just recently believed, that animals don't have any specific personality traits. Important study field is how personality traits are connected with nesting behaviour and parental care, in which one aspect is feeding behaviour. Because most of the studies have investigated only feeding frequency, the aim of this study was also to find out, how feeding behaviour is related to personality.

Studied species was pied flycatcher. There was carried out behavioural test on male and female birds in artificial conditions (test room specially built for this), to find out, how birds react to new environment. During nesting period birds feeding frequency was filmed, to find out, if there is differences between male and female feeding behaviour.

Assumption, that more active birds in test room are more successful in feeding their young, was not confirmed, because no connection between bird's activity and feeding behaviour was found. Also, it cannot be claimed, that females feed their young more frequently than males. This only happened in some nests.

The reason why no statistically significant effects were found in this study can be small sample size, which hinders the probability to get enough statistical power. Results can also be affected by the fact that behavioural tests are performed in artificial conditions, where birds real personality traits might not reveal. On the basis of this study, it cannot be firmly claimed, that there are no connections between pied flycatchers feeding behaviour and personality, but more detailed studies are needed in the future. For example food composition and size of food items are important parameters for further studies.

## **Tänuavaldused**

Tahaksin väga tänada oma juhendajat Marko Mägi juhendamise eest ja suure abi eest töö valmis kirjutamisel ning Kaisa Telvet, kes aitas läbi töötada suurt hulka materjali. Tänan ka kõiki teisi lindude käitumisökoloogia töörühma liikmeid, kes on aidanud kaasa selle töö jaoks oluliste andmete kogumises ning ka Raivo Mändi tema märkuste ja kommentaaride eest töö varasemate versioonide kohta.

## **Kasutatud kirjandus**

Viited koostatud ajakirja Behavioral Ecology järgi

- Alatalo, R. V., Gottlander, K., Lundberg, A. 1988. Conflict or Cooperation Between Parents in Feeding Nestlings in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scandinavica*: 31-34.
- Alatalo, R. V., Lundberg, A. 1986. The Sexy Son Hypothesis: Data from the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour* 34: 1454-1462.
- Bartolomucci, A., Palanza, P., Sacerdote, P., Panerai, A., Sgoifo, A., Dantzer, R. 2005. Individual Differences in Behavior and Physiology
- Bell, A. M., Hankison, S. J., Laskowski, K. L. 2009. The Repeatability of Behaviour: A Meta-analysis. *Animal Behaviour* 77: 771-783.
- Betini, G. S., Norris, D. R. 2012. The Relationship Between Personality and Plasticity in Tree swallow Aggression and the Consequences for Reproductive Success. *Animal Behaviour* 83: 137-143.
- Biro, P. A., Abrahams, M. V., Post, J. R., Parkinson, E. A. 2004. Predators Select Against High Growth Rates and Risktaking Behaviour in Domestic Trout Populations. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 271: 2233-2237.
- Biro, P. A., Abrahams, M. V., Post, J. R., Parkinson, E. A. 2006. Behavioural Trade-offs Between Growth and Mortality Explain Evolution of Submaximal Growth Rates. *Journal of Animal Ecology* 75: 1165-1171.
- Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulsey, C. D., Forister, M. L. 2002. The Ecology of Individuals: Incidence and Implications of Individual Specialization. *The American Naturalist* 161: 1-28.
- Both, C., Dingemanse, N. J., Drent, P. J., Tinbergen, J. M. 2005. Pairs of Extreme Avian Personalities Have Highest Reproductive Success. *Journal of Animal Ecology* 74: 667-674.
- Both, C., Visser, M. E. 2000. Breeding Territory Size Affects Fitness: An Experimental study on Competition at the Individual Level. *Journal of Animal Ecology* 69: 1021-1030.

- Briffa, M., Weiss, A. 2010. Animal Personality. *Current Biology* 20: 912-914.
- Careau, V., Garland, T. Jr. 2012. Performance, Personality, and Energetics: Correlation, Causation, and Mechanism. *Physiological and Biochemical Zoology* 85: 543-571.
- Carter, A. J., Feeney, W. E., Marshall, H. H., Cowlshaw, G., Heinsohn, R. 2013. Animal Personality: What Are Behavioural Ecologists Measuring? *Biological Reviews* 88: 465-475.
- Caspi, A., Begg, D., Dickson, N., Harrington, H., Langley, J., Moffitt, T. E., Silva, P. A. 1997. Personality Differences Predict Health-risk Behaviors in Young Adulthood: Evidence from a Longitudinal Study. *Journal of Personality and Social Psychology* 73: 1052.
- Conrad, J. L., Weinersmith, K. L., Brodin, T., Saltz, J. B., Sih, A. 2011. Behavioural Syndromes in Fishes: A Review with Implications for Ecology and Fisheries Management. *Journal of Fish Biology* 78: 395-435.
- Cramp, S., Perrins, C. M. 1993. *The Birds of the Western Palearctic, Volume VII*. Oxford University Press.
- Dingemanse, N. J., Both, C., Drent, P. J., Tinbergen, J. M. 2004. Fitness Consequences of Avian Personalities in a Fluctuating Environment. *Proceedings of the Royal Society of London* 271: 847-852.
- Dingemanse, N. J., Both, C., Drent, P. J., van Oers, K., van Noordwijk, A. J. 2002. Repeatability and Heritability of Exploratory Behaviour in Great Tits from the Wild. *Animal Behaviour* 64: 929-938.
- Dingemanse, N. J., Bouwman, K. M., van de Pol, M., van Overveld, T., Patrick, S. C., Matthysen, E., Quinn, J. L. 2012. Variation in Personality and Behavioural Plasticity Across Four Populations of the Great Tit *Parus major*. *Journal of Animal Ecology* 81: 116-126.
- Dingemanse, N. J., Reale, D. 2013. What is the Evidence for Natural Selection Maintaining Animal Personality Variation? *Animal Personalities: Behavior, Physiology, and Evolution*. University of Chicago Press: 201-220.

- Ellis, B. J., Jackson, J. J., Boyce, W. T. 2006. The Stress Response Systems: Universality and Adaptive Individual Differences. *Developmental Review* 26: 175-212.
- Gabriel, P. O., Black, J. M. 2012. Behavioural syndromes, Partner Compatibility, and Reproductive Performance in Steller's Jays. *Ethology* 118: 76-86.
- Gosling, S. D. 2001. From Mice to Men: What Can We Learn About Personality from Animal Research? *Psychological Bulletin* 127: 45.
- Gosling, S. D., John, O. P. 1999. Personality Dimensions in Nonhuman Animals: A Cross-species Review. *Current Directions in Psychological Science* 8: 69-75.
- Groothuis, T. G., Carere, C. 2005 Avian Personalities: Characterization and Epigenesis. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 29: 137-150.
- Guillette, L. M. 2012. Animal Cognition and Animal Personality: Individual Differences in Exploratory Behaviour, Learning, Vocal Output, and Hormonal Response in an Avian Model.
- Haartman, L. V. 1956. Territory in the Pied Flycatcher *Muscicapa hypoleuca*. *Ibis* 98: 460-475.
- Holmes, R. T., Sherry, T. W., Marra, P. P., Petit, K. E. 1992. Multiple Brooding and Productivity of a Neotropical Migrant, the Black-throated Blue Warbler (*Dendroica caerulescens*), in an Unfragmented Temperate Forest. *The Auk*: 321-333.
- Hunt, K. E., Hahn, T. P., Wingfield, J. C. 1999. Endocrine Influences on Parental Care During a Short Breeding Season: Testosterone and Male Parental Care in Lapland Longspurs (*Calcarius lapponicus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45: 360-369.
- Ketterson, E. D., Nolan, Jr, V. 1999. Adaption, Exaptation, and Constraint: A Hormonal Perspective. *The American Naturalist* 154: S4-S25.
- Koolhaas, J. M., Korte, S. M., De Boer, S. F., Van Der Vegt, B. J., Van Reenen, C. G., Hopster, H., De Jong, I. C., Ruis, M. A. W., Blokhuis, H. J. 1999. Coping Styles in Animals: Current Status in Behavior and Stress-physiology. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 23: 925-935.

- Kralj-Fišer, S., Schuett, W. 2014. Studying Personality Variation in Invertebrates: Why Bother? *Animal Behaviour* 91: 41-52.
- Krebs, J. R., Davies, N. B. 2009. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. John Wiley & Sons.
- Kuitunen, M., Suhonen, J. 1991. Feeding Time and Brood-rearing Capacity in the Common Treecreeper (*Certhia familiaris*). *The Auk* 108: 180-184.
- Le Cour, C., Thibault, M., Pisanu, B., Thibault, S., Chapuis, J. L., Baudry, E. 2015. Temporally Fluctuating Selection on a Personality Trait in a Wild Rodent Population. *Behavioral Ecology* 26: 1285-1291.
- Lifjeld, J. T., Slagsvold, T. 1989. Allocation of Parental Investment by Polygynous Pied Flycatcher Males. *Ornis Fennica* 66: 3-14.
- Lifjeld, J. T., Slagsvold, T. 1990. Manipulations of Male Parental Investment in Polygynous Pied Flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. *Behavioral Ecology* 1: 48-54.
- Lundberg, A., Alatalo, R. V. 1992. *The Pied Flycatcher*. Poyser, London.
- Lynn, S. E., Walker, B. G., Wingfield, J. C. 2005. A Phylogenetically Controlled Test of Hypotheses for Behavioral Insensitivity to Testosterone in Birds. *Hormones and Behavior* 47: 170-177.
- Malmkvist, J., Hansen, S. W. 2001. The Welfare of Farmed Mink (*Mustela vison*) in Relation to Behavioural Selection: A Review. *Animal Welfare* 10: 41-52.
- Marshall, J., Uller, D., Uller, T. 2007. When is a Maternal Effect Adaptive? *Oikos* 116: 1957-1963.
- Moller, A. P. 1986. Mating Systems Among European Passerines: A Review. *Ibis* 128: 234-250.
- Mowles, S. L., Cotton, P. A., Briffa, M. 2012. Consistent Crustaceans: The Identification of Stable Behavioural Syndromes in Hermit Crabs. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 66: 1087-1094.

- Mutzel, A., Blom, M. P., Spagopoulou, F., Wright, J., Dingemanse, N. J., Kempenaers, B. 2013. Temporal Trade-offs Between Nestling Provisioning and Defence Against Nest Predators in Blue Tits. *Animal behaviour* 85: 1459-1469.
- 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.
- Niemelä, P. T., Dingemanse, N. 2014. Artificial Environments and the Study of 'Adaptive' Personalities. *Trends in Ecology & Evolution* 29: 245-247.
- Rangeley, R. W., Godin, J. G. J. 1992. The Effects of a Trade-off Between Foraging and Brood Defense on Parental Behaviour in the Convict Cichlid Fish, *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Behaviour* 120: 123-138.
- Reader, S. M., Laland, K. N. 2003. *Animal Innovation* 10. Oxford: Oxford University Press.
- Reale, D., Festa-Bianchet, M. 2003. Predator-included Natural Selection on Temperament in Bighorn Ewes. *Animal Behaviour* 65: 463-470.
- Reale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., Dingemanse, N. J. 2007. Integrating Animal Temperament Within Ecology and Evolution. *Biological Reviews* 82: 291-318.
- Ricklefs, R. E. 1969. *An Analysis of Nesting Mortality in Birds*.
- Roskaft, E., Järvi, T., Nyholm, N. E. I., Virolainen, M., Winkel, W., Zang, H. 1986. Geographic Variation in Secondary Sexual Plumage Colour Characteristics of the Male Pied Flycatcher. *Ornis Scandinavica*: 293-298.
- Rytkönen, S., Orell, M., Koivula, K., Soppela, M. 1995. Correlation Between Two Components of Parental Investment: Nest Defence Intensity and Nestling Provisioning Effort of Willow Tits. *Oecologia* 104: 386-393.
- Scharf, I., Modlmeier, A. P., Fries, S., Tirard, C., Foitzik, S. 2012. Characterizing the Collective Personality of Ant Societies: Aggressive Colonies Do Not Abandon Their Home. *PloS One* 7: e33314.
- Schwagmeyer, P. L., Schwabl, H. G., Mock, D. W. 2005. Dynamics of Biparental Care in House Sparrows: Hormonal Manipulations of Paternal Contributions. *Animal Behaviour* 69: 481-488.



- Sih, A., Bell, A., Johnson, J. C. 2004a. Behavioral Syndromes: An Ecological and Evolutionary Overview. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 372-378.
- Sih, A., Bell, A. M., Johnson, J. C., Ziemba, R. 2004b. Behavioral Syndromes: An Integrative Overview. *The Quarterly Review of Biology* 79: 241-277.
- Sih, A., Watters, J. V. 2005. The Mix Matters: Behavioural Types and Group Dynamics in Water Striders. *Behaviour* 142: 1417-1431.
- 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.
- Smith, B. R., Blumstein, D. T. 2008. Fitness Consequences of Personality: A Meta-analysis. *Behavioral Ecology* 19: 448-455.
- Soldz, S., Vaillant, G. E. 1999. The Big Five Personality Traits and the Life Course: A 45-year Longitudinal Study. *Journal of Research in Personality* 33: 208-232.
- Stamps, J., Groothuis, T. G. G. 2010. The Development of Animal Personality: Relevance, Concepts and Perspectives. *Biological Reviews* 85: 301-325.
- Stamps, J. A. 2007. Growth-mortality Tradeoffs and 'Personality Traits' in Animals. *Ecology Letters* 10: 355-363.
- Stein, L. R., Bell, A. M. 2015. Consistent Individual Differences in Paternal Behavior: A Field Study of Three-spined Stickleback. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 69: 227-236.
- Stenmark, G., Slagsvold, T., Lifjeld, J. T. 1988. Polygyny in the Pied Flycatcher, *Ficedula hypoleuca*: A Test of the Deception Hypothesis. *Animal Behaviour* 36: 1646-1657.
- Timm, K. 2018. Effects of Two Genes (DRD4 and SERT) on Great Tit (*Parus major*) Behaviour and Reproductive Traits.
- Trivers, R. L. 1972. Parental Investment and Sexual Selection. Vol. 136: 179. Cambridge, MA: Biological Laboratories, Harvard University.
- Trut, L. N. 1999. Early Canid Domestication: The Farm-fox Experiment: Foxes Bred for Tamability in a 40-year Experiment Exhibit Remarkable Transformations That Suggest

- an Interplay Between Behavioral Genetics and Development. *American Scientist* 87: 160-169.
- Van Duyse, E., Pinxten, R., Eens, M. 2002. Effects of Testosterone on Song, Aggression, and Nestling Feeding Behavior in Male Great Tits, *Parus major*. *Hormones and Behavior* 41: 178-186.
- Van Overveld, T., Matthysen, E. 2013. Personality and Information Gathering in Free-ranging Great Tits. *PloS ONE* 8: e54199.
- Watters, J. V., Meehan, C. L. 2007. Different Strokes: Can Managing Behavioral Types Increase Post-release Success? *Applied Animal Behaviour Science* 102: 364-379.
- Wetzel, D. P., Westneat, D. F. 2014. Parental Care Syndromes in House Sparrows: Positive Covariance Between Provisioning and Defense Linked to Parent Identity. *Ethology* 120: 249-257.
- Wingfield, J. C., Hegner, R. E., Dufty Jr, A. M., Ball, G. F. 1990. The „Challenge Hypothesis“: Theoretical Implications for Patterns of Testosterone Secretion, Mating System, and Breeding Strategies. *The American Naturalist* 136: 829-846.
- Wolf, M., Van Doorn, G. S., Leimar, O., Weissing, F. J. 2007. Life-history Trade-offs Favour the Evolution of Animal Personalities. *Nature* 447: 581.
- Wright, C. M., Keiser, C. N., Pruitt, J. N. 2015. Personality and Morphology Shape Task Participation, Collective Foraging and Escape Behaviour in the Social Spider *Stegodyphus dumicola*. *Animal Behaviour* 105: 47-54.
- Zweig, D., Webster, J. 2004. What Are We Measuring? An Examination of the Relationships Between the Big-five Personality Traits, Goal Orientation, and Performance Intentions. *Personality and Individual Differences* 36: 1693-1708.
- Zworykin, D. D. 2001. Parental Brood Provisioning in Cichlid Fishes by Means of Stirring Up the Bottom Substrate: A Brief Review. *Cichlid Research: State of the Art* 9: 269-286.

## **Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks**

Mina, Rahel Luik,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose Toitmiskäitumise ja tehistingimustes mõõdetud aktiivsuse vaheline seos must-kärbsenäpil,

mille juhendaja on Marko Mägi,

reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.

2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 3.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.

3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

*Rahel Luik*  
**13.02.2019**