

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
LOOMAÖKOLOOGIA ÕPPETOOL

Laura Pipper

**Innovatiivne käitumine rasvatihasel (*Parus major*):
varieeruvuse põhjused ja seosed sigimisedukusega**

Magistritöö
Bioloogia ja ökoinnovatsioon
30 EAP

Juhendaja: Vallo Tilgar, *PhD*

TARTU 2024

Innovatiivne käitumine rasvatihasel (*Parus major*): varieeruvuse põhjused ja seosed sigimisedukusega

Muutuvad keskkonnatingimused metsa- ja linnaelupaikades loovad isendi jaoks ootamatuid ja uudseid olukordi, kus tihtipeale on muutuva keskkonnaga toimetulemiseks kiiremaks ja lihtsamaks lahenduseks innovatiivne käitumine. Linnu võime lahendada uudseid probleeme võib seejuures otseselt või kaudselt mõjutada tema ellujäämist ja sigimisedukust. Töö eesmärk oli uurida rasvatihaste innovatiivse käitumise varieeruvuse põhjuseid ja seoseid sigimisedukusega Tartu linnas ja Kilingi-Nõmme metsas. Innovatiivseks käitumiseks oli uudse probleemi lahendamine looduses, kus täiskasvanud lindudel takistati pesapoegi toitmast ja lindudel tuli pesakasti sisenemiseks tõmmata nõõri. Uudse probleemi lahendamine ei erinenud Tartu linnas ja Kilingi-Nõmmes oluliselt. Vaid metsapopulatsioonis emaslinnud lahendasid probleemi isastest edukamalt. Suurema hingamissagedusega isendid lahendasid probleemi edukamalt. Hoolimata saadud tulemustest, sigimisedukus ei olnud seotud probleemi lahendamisega. Üldiselt rasvatihase innovatiivne käitumine sarnaneb elupaikades, kus isendite erinev innovatiivsus on metsas seotud soo ja hingamissagedusega.

Märksõnad: innovatiivne käitumine, probleemi lahendamine, linn, maa, sigimisedukus, iseloom

CERCS: B280 Loomaökoloogia

Innovative behavior in great tits (*Parus major*): causes of variation and its associations with reproductive success

Changing environmental conditions in rural and urban habitats present unexpected and novel challenges for individuals, where innovative behavior often provides the quickest and easiest solution for coping. A bird's ability to solve novel problems may directly or indirectly influence its survival and reproductive success. This study aimed to investigate the causes of variation in innovative behavior and its associations with reproductive success among great tits in the city of Tartu and the rural area of Kilingi-Nõmme. A novel problem-solving task in the wild was used to measure innovative behavior. In this task, birds were prevented from feeding their nestlings until they pulled a string to enter the nest

box. The ability to solve this problem did not differ significantly between the Tartu and Kilingi-Nõmme populations. In the rural population, however, females were more successful at solving the problem than males. Birds with a higher breathing rate were more likely to solve the problem. Despite these findings, reproductive success was not associated with problem-solving ability. Overall, great tits displayed similar levels of innovative behavior across different habitats, with individual differences in innovativeness in the rural area linked to sex and breathing rate.

Keywords: innovative behavior, problem-solving, urban, rural, breeding success, personality

CERCS: B280 Animal Ecology

Sisukord

1. Sissejuhatus.....	4
1.1 Innovatiivse käitumise hindamine uuringutes.....	8
1.2 Liikidevahelised erinevused.....	10
1.3 Liigisisesed erinevused.....	12
1.3.1 Elupaik.....	12
1.3.2 Hormonaalsed erinevused.....	13
1.3.3 Sugu ja vanus.....	14
1.3.4 Iseloom.....	14
1.3.5 Motivatsioon.....	15
1.4 Töö eesmärk ja olulisus.....	16
2. Materjal ja meetodika.....	18
2.1 Uurimisobjekti kirjeldus.....	18
2.2 Uurimisala kirjeldus.....	19
2.2.1 Kilingi-Nõmme ja Tartu linna uurimisalad.....	19
2.3 Välitööd.....	20
2.3.1 Kognitiivsuse katse.....	20
2.3.2 Käitumisfenotüübi test.....	21
2.4 Andmeanalüüs.....	22
2.4.1 Videosalvestiste kodeerimine BORIS programmiga ja videoanalüüs.....	22
2.4.2 Statistiline andmeanalüüs.....	23
2.5 Töö autori roll.....	25
3. Tulemused.....	26
3.1 Probleemi lahendamine Tartu linna ja Kilingi-Nõmme populatsioonide vahel.....	26
3.2 Probleemi lahendamise seos iseloomuomaduste, isendi kvaliteedi ja sigimisedukusega.....	27
4. Arutelu.....	32
4.1 Populatsioonide erinevused.....	32
4.2 Sugude erinevus.....	33
Kokkuvõte.....	37
Summary.....	38
Tänuavaldused.....	39
Kasutatud kirjandus.....	40
Lisad.....	51
Lisa 1. Ülevaade innovatiivsuse katsetest laboris ja looduses. PS! Tegemist ei ole lõpliku loeteluga.....	51
Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks.....	63

1. Sissejuhatus

Looduses loomad seisavad sageli silmitsi muutuvate keskkonnatingimustega, näiteks muutustega toidu kättesaadavuses või elupaiga struktuuris. Tihtipeale on muutuva keskkonnaga toimetulemiseks parimaks ja kiiremaks lahenduseks innovatiivne (uudne) käitumine, mis võimaldab kasutada mitmekesiseid toitumisstrateegiaid, leida uusi toiduressursse ja sigimisalasid ning hoiduda kiskjate ja parasiitide eest (Ducatez jt, 2020a, 2020b; Griffin ja Quez, 2014; Lee ja Thornton, 2021; Sol jt, 2005, 2013). Arvestades eelnimetatud käitumiste potentsiaalset positiivset mõju ellujäämusele ja sigimisedukusele, siis võib looduslik valik soosida isendeid, kes oskavad paremini lahendada uudseid probleeme (Cauchard jt, 2013).

Innovatiivse käitumise uurimine on olulise tähtsusega ökosüsteemi erinevatel tasanditel. Isendi tasemel võib innovatiivne käitumine anda eelise näiteks partneri valikul (Keagy jt, 2009). Tavapärasest keerukam pulmakäitumine avaldab muljet vastassugupoolele, suurendab paaritumise tõenäosust ja sigimise edukust. Pesitsusajal isased lehtlälindlased (*Ptilonorhynchidae*) ehitavad emaslindudele muljet avaldamiseks keerukaid lehtlaid, milled nad dekoreerivad omapäraste värvikate looduslike või tehislake esemetega. Lähestikku pesitsevad isased läik-lehtlälinnud (*Ptilonorhynchus violaceus*) võivad üksteiselt varastada ka dekoratsioone, näiteks linnusulgi (Borgia ja Gore, 1986). Kolooniates pesitsevad isased riisi-kangurlinnud (*Ploceus philippinus*) ehitavad keerukaid pika sissepääsu tunneliga pesi, kus pesa asukoht ja struktuur näitavad emaslinnule pesa kvaliteeti ja järglaste potentsiaali ellu jääda: emased eelistavad pesi, mis on tehtud peenemast kiust ja asuvad maapinnast kõrgemal, jämedal puuksal ja okkalisel puul (Quader, 2006).

Innovatiivne käitumine levib isendite ja populatsioonide vahel, suurendades populatsioonide ja liigi püsimist ebasoodsates keskkonnatingimustes. Näiteks sinatihasel (*Cyanistes caeruleus*) piimapudelite avamine levis populatsioonis laiemalt ja võimaldas 20. sajandi alguses paremini hakkama saada linnakeskkonnas, kus tavapärasest toitu oli vähem (Fisher ja Hinde, 1949). Ilmekaks näiteks võib tuua veel Barbadoose leevikesi (*Loxigilla barbadensis*) ja meelindlastest (*Meliphagidae*) *Manorina melanocephala*, kes on

mõlemad näidanud, et on suutelised restoranides, kohvikutes avama suhkrupakikesi ja tarbima suhkrut toidu (energia) saamise eesmärgil (Delgado-V ja Correa, 2015; Ducatez jt, 2013). *Manorina melanocephala* on seejuures suuteline eristama üksteisest valgeid suhkrupakikesi (tavaline suhkur), samas suuruses helerohelisi (kunstlik magusaine stevia) ja musti (lahustuv kohv) pakikesi (Delgado-V ja Correa, 2015). India osariigis Uttarakhandis on nähtud kumai-kaeluskohtkast (*Gyps himalayensis*) toitumas Roxburgh' männi (*Pinus roxburghii*) okastest, mis võib näidata liigi uuendusmeelsust ja võimet kohaneda muutuva keskkonnaga olukorras, kus nende tavapärasest toitu (raipeid) napib (Atkore ja Dasgupta, 2006). Madalad temperatuurid võivad linnudes esile kutsuda oportunistliku käitumise, kus talvel toidunappuses rasvatihased (*Parus major*) ründavad ja toituvad Ungari koobastes talvituvatest kääbus-nahkhiirtest (*Pipistrellus pipistrellus*) (Estók jt, 2010). Merelindudest kormoranid (*Phalacrocorax carbo*) ajastavad Uus-Meremaal vette sukeldumist kommerts-laevade poolt tekitatud hoovustega (Lock, 2012) ja Kanada piimafarmis metssäälilud (*Setophaga coronata*) toituvad külmal perioodil laudaseina külge kinnitunud uinunud kärbestest (Bondo ja Brigham, 2016).

Innovatiivne käitumine on tähtis liikidevaheliste interaktsioonide ja ökosüsteemi tasandil. Uudsed toitumisviisid võimaldavad levida näiteks seemnetel ja parasiitidel, mis omakorda kujundavad ja muudavad liikide omavahelisi suhteid. Seemnete levimist soodustavad linnud (nt vareslased (*Corvidae*)), kes peidavad oma toitu (Pesendorfer jt, 2016). Põhja-Ameerikas sininääril (*Cyanocitta cristata*) ja künnivaresed (*Corvus frugilegus*) levitavad männi- ja tammepuude seemneid hiljuti põlenud ja häiritud aladele, tänu millele saavad puittaimed asustada uue elupaiga (Pesendorfer jt, 2016). Vareslased väldivad kahjustunud seemneid (seente tõttu või on nakatunud putukavastsetega), mis aitab efektiivselt levitada rohkem elujõulisi seemneid (Pesendorfer jt, 2016). Seemneid peidetakse maapinda, varisesse või maapealsetesse pragudesse mõne sentimeetri sügavusele, misjärel kaetakse avaus ümbritseva materjaliga, et vältida toidupalukeste varastamist teiste lindude ja näriliste poolt (Pesendorfer jt, 2016). Šveitsi Alpides on mänsak (*Nucifraga caryocatactes*) spetsialiseerunud Alpi seeder-männi (*Pinus cembra*) seemnetele (Neuschulz jt, 2014). Mänsak eelistab seemneid peita varjulistesse ja madala mullaniiskusega piirkondadesse, mis ei toeta seemniku kasvu kuigi palju, ent tagavad seemnete pikaajalise säilimise (Neuschulz jt, 2014). Innovatiivsete toitumisviisidega liigid tarbivad mitmekesisemat toitu, mis võib sisaldada ka rohkem parasiite ja see võib kaasa aidata parasiitide levikule uudsetes keskkondades. Näiteks on leitud, et 108 värvulisest (*Passeriformes*) suuremate

immuunsüsteemi elunditega (tüümus ehk harknääre, põrn, Fabriciuse paun) linnuliikidel esineb innovatiivseid toitumisviise rohkem ja nad on sagedamini nakatunud vereparasiidiga (*haematozoa*), muuhulgas see ei ole seotud rände või geograafilise levikuga (Zsolt Garamszegi jt, 2007).

Innovatiivse käitumise mõistmine võib osutada vajalikuks ka looduskaitsebioloogias, eriti kaitstavate liikide translokatsioonis uude elupaika. Innovatiivsed liigid on keskkonnamuutustele või häiringutele vastupidavamad, tänu millele nad kohanevad paremini inimtegevusest tingitud muutustele elupaigas (Daniels jt, 2019; Sol jt, 2013).

Innovatiivne käitumine varieerub suures ulatuses erinevate liikide vahel ja liigisiselt. Varieeruvuse põhjuseid on palju, samuti tekitab lisavarieeruvust tunnuse mõõtmise meetoodiline mitmekesisus ja kontekstspetsiifilisus. Liikide ja isendite erinevusi innovatiivses käitumises on sageli seostatud kognitiivsete võimetega. Kognitiivsed võimed hõlmavad mentaalseid protsesse nagu õppimist, probleemilahendamist, mälu ja mõtlemist, mis on innovatiivsuse puhul tähtsal kohal.

Et lahendada probleeme, siis on olulised aju suurus ja mootorika mitmekesisus (seda just toitumiskäitumise kontekstis), õppimisvõime, tähelepanu ja järjepidevus (Audet jt, 2024; Benson-Amram ja Holekamp, 2012; Griffin jt, 2014; Morand-Ferron jt, 2011; Schubiger jt, 2020). Kognitiivsed võimed on ökoloogiliselt olulised, sest need mõjutavad, kuidas isend omastab ja kasutab sotsiaalset informatsiooni ja ressursse keskkonnast ning säilitab sotsiaalseid suhteid (Cauchard jt, 2013; Cauchard ja Doligez, 2023; Cole jt, 2011, 2012; Mackay ja Haskell, 2015). Üldiselt on lindude hulgas innovatiivsemad rühmad need, kes on kiired õppijad, proovivad lahendada järjepidevalt, on uudishimulikud ja ei pelga uudsust (s.t ei ole neofobsed) (Overington jt, 2011a). Oluline on lahendada uusi probleeme kas nende jaoks juba tuttava käitumise või uudsel viisil, läbi uudse käitumise (Kummer ja Goodall, 1985; Rowell jt, 2021).

Uute käitumise seoste kujunemisel võib tähtsaks osutada ka mälu. Hea mälu toetab toidu leidmist ja selle varastamist teiselt (liigi) isendilt (nt Burnell ja Tomback, 1985). Tihaslaste (*Paridae*) hulgas on toidu leidmisel edukad olnud Ameerika põhjatihane (*Parus atricapillus*) ja salutihane (*Poecile palustris*) ning vareslastest Florida sininäär (*Aphelocoma coerulescens*), männi-sininäär (*Gymnorhinus cyanocephalus*) ja hallmänsak

(*Nucifraga columbiana*) (Balda ja Kamil, 1989; Sherry, 1984; Shettleworth ja Krebs, 1982). Toitumisalade suhtes territoriaalsed rebaskoolibrid (*Selasphorus rufus*) väldivad kuni kuuskümmend minutit nende taimede külastamist, milled nad on nektarist eelnevalt tühjendanud (Healy, 1995). Samuti on mälu abiks mäletamiseks konkreetseid sündmusi minevikust, näiteks enda liigikaaslasti või teisi liigi isendeid (sh nende vaenlasti) (Levey jt, 2009, 2023; Salwiczek jt, 2010) või peidetud toidu asukohti ebasoodsatel aegadel, näiteks talvel (Georgy jt, 2024).

Erinevused kognitiivsetes võimetes ja käitumises mõjutavad isendite ja nende järglaste edukust ehk kohasust (ellujäämist, sigimisedukust) (nt Cauchard ja Doligez, 2023; Cole jt, 2012) otseselt ja/või kaudselt (vaata lähemalt Cauchard ja Doligez, 2023), mille täpne mõju kohasusele võib erineda liikide (nt Isden jt, 2013), sama liigi populatsioonide (nt Cauchard jt, 2013; Cole jt, 2012; Preiszner jt, 2017) ja isendite vahel (nt Boogert jt, 2008; Cauchard jt, 2013; Mateos-Gonzalez jt, 2011), erinevate kohasuse komponentidega populatsiooni sees (Cole jt, 2012; Preiszner jt, 2017) ja keskkondadevaheliselt (Lee ja Thornton, 2021). Seega aitavad kognitiivsed võimed loomal kohaneda läbi käitumise muutmise muutuva keskkonnaga, kus inimtegevusest tingitud ootamatud keskkonnamuutused ruumis ja ajas (linnastumine, elupaikade killustumine, kliimamuutused), aga ka oodatavad keskkonnamuutused (ilm), loovad ootamatuid probleeme või olukordi, millega looduslikud populatsioonid peavad hakkama saama (Griffin ja Guez, 2014; Sol jt, 2002; Quinn jt, 2016). Siiski ei ole väga hästi teada, millised käitumuslikud tunnused iseloomustavad innovatiivseid isendeid kõige enam (Griffin ja Guez, 2014) ja milline on innovatiivsuse või probleemide lahendamise otsene seos linnaloomade kohasusega (sigimisedukusega) (Lee ja Thornton, 2021).

1.1 Innovatiivse käitumise hindamine uuringutes

Innovatiivset käitumist saab mõõta erineval viisil, lähtudes linnu elukäigu iseärasustest ja elukeskkonnast. Kõige enamlevinud meetodiks on innovatiivsuse mõõtmine läbi uude probleemi lahendamise (Griffin ja Guez, 2014; (Morand-Ferron jt, 2016), kus probleemi lahendamiseks tuleb linnul probleem esmalt avastada, seejärel tuvastada, milles on probleem, ja viimaseks interakteeruda probleemiga (läbi katse-eksitus meetodi) (Prasher jt, 2019). Läbi probleemi lahendamise on innovatiivsust uuritud paljudel liikidel (Lisa 1).

Innovatiivsete probleemülesannete püstitamisel on oluline, et see motiveeriks lindu, kas läbi toidu kättesaadavuse või järglaste toitmise vajaduse kaudu, piisavalt palju, et nad neile etteantud probleemi (takistust) lahendaksid (Morand-Ferron jt, 2016). Tavaliselt uuritakse probleemide lahendamist toitumiskäitumise kontekstis standardtingimustes laboris, loodusest kinnipüütud lindudega, kus lindu motiveeritakse probleemi lahendama premeerides neid toiduga (Lisa 1, näiteks: Amy jt, 2012; Audet jt, 2024; Boogert jt, 2008; Jo jt, 2023). Uurides probleemide lahendamist läbi toitumise, on tavaline, et linde hoitakse näljas, kas vahetult enne katset või ööpäevaringselt, et maksimeerida linnu osalemist ja potentsiaali probleemi lahendada. Sõltumata püstitatud probleem-ülesandest on näiteks rasvatihaseid hoitud näljas kaks tundi, laulusidrikut (*Melospiza melodia*) viis tundi, sebraamadiine (*Taeniopygia castanotis*) neli tundi ja koduvarblaseid (*Passer domesticus*) poolteist tundi ning ööpäevaringselt on näljas olnud Barbadoose leevikesed (neliteist tundi) (Lisa 1: Anderson jt, 2016; Audet jt, 2016; Barrett jt, 2022; Landová jt, 2017; Papp jt, 2015).

Järjest enam on lisandunud looduslikes tingimustes läbiviidud uudse käitumise uuringuid (nt Morand-Ferron ja Quinn, 2011; Morinary jt, 2020), ja seejuures uuringuid, kus lindude motiveerimiseks takistatakse linnupoegade toitmist ajal, mil linnupojad on toidu suhtes kõige nõudlikumad. Sellist tüüpi motivatsiooni on kasutanud täiskasvanud rasvatihastel Cauchard jt (2013, 2017), kus linde takistati pesakasti sisenemast (pesakastile kinnitati uks), ja seetõttu ei saanud nad linnupoegi toita. Sarnaselt eelmisele on kaelus-kärbsenäppide (*Ficedula albicollis*) ligipääsu linnupoegadele takistanud Morinay jt (2020), kus probleemi lahendamiseks pidi isend valima kolmest kangist ühe õige.

Hoolimata sellest, et innovatiivsust on palju uuritud, võivad tulemused liikide vahel, liigisiselt, populatsioonide vahel ja sees kohati erineda meetodiliste erinevuste tõttu, mistõttu on tulemusi omavahel raske võrrelda. Esiteks, võiks eeldada, et erinevate tulemuste põhjuseks on elukeskkond (labor vs loodus), sest looduses, erinevalt laboritingimustest, arvestatakse näiteks ökoloogilis-sotsiaalsete teguritega, mis annab adekvaatsema ülevaate innovatiivsuse esinemisest looduses (Morand-Ferron jt, 2016), ja lindude eemaldamine nende looduslikust keskkonnast võib põhjustada neis stressi ja seeläbi mõjutada nende probleemide lahendamist (Toxopeus jt, 2005).

Teiseks, siiski ei saa pidada keskkonda ainsaks põhjuseks, sest tulemused võivad erineda ka laborite vahel, kui ei arvestata looma ökoloogiaga. Sotsiaalse eluviisiga isaste sebra-
amadiinide isoleerimisel üksteisest näitab laulu keerukus nende üldist kognitiivset
võimekust (Boogert jt, 2008), kuid seda mitte siis, kui neid uurida sotsiaalses keskkonnas
ehk gruppides (Templeton jt, 2014).

Kolmandaks, tulemused võivad erineda uuringute vahel, sest kasutatakse väikest valimit ja
puudub piisavalt detailne protokoll (Thornton ja Lukas, 2012; Vincze jt, 2024), sest
väiksemadki muudatused meetodikas võivad tulemust mõjutada (Vincze jt, 2024).
Meetodika puhul võidakse kasutada liigile ebasobivaid kognitiivseid teste, mis ei peegelda
liigi kognitiivset võimekust, või protokollid ei kirjeldata piisava täpsusega ja pealtnäha
ebaolulisena tunduv informatsioon jäetakse protokollist välja (Vincze jt, 2024). Samuti
kasutatakse uuringutes erineva arvu (Thornton ja Lukas, 2012), taseme (nt Jo jt, 2023;
Papp jt, 2015) ja variatsiooniga (nt Audet jt, 2024; Morand-Ferron ja Quinn, 2011)
kognitiivseid teste, mistõttu on raske tulemusi üldistada. Kuna puudub ühtne standardne
protokoll, siis on raske omavahel võrrelda eri liike ja populatsioone (Thornton ja Lukas,
2012; Vincze jt, 2024).

1.2 Liikidevahelised erinevused

Innovatiivsus ja probleemide lahendamine erineb liikide vahel. Looduses on papagoilised
(*Psittaciformes*) ja vareslased oma käitumises teiste lindude hulgast ühed kõige
innovatiivsemad. Põhja-Jaapanis asetavad mustvaresed (*Corvus corone*) kõva kestaga
pähkleid ülekäigutee ees seisvate sõiduautode ette, et need, sõitma hakates, pähklid
purustaksid ja linnud saaksid toituda pähkli sisust (Yoshiaki ja Hiroyoshi, 2001). Ameerika
varesed (*Corvus brachyrhynchos*) Kalifornias (USA) kukutavad kõrgelt kõva koorega
pähkleid sõiduteele (Cristol ja Switzer, 1975). Liigikaaslaste juuresolekul ja sama pähkli
korduval kukutamisel kukutati see madalamalt kõrguselt (Cristol ja Switzer, 1975).
Innovatiivse käitumisega ei jää vareslastele alla ka suuruselt väiksemad värvulised, nagu
tihased (*Parus*). Klassikaliseks näiteks saab tuua rasvatihased, kes piima kättesaamiseks
toksivad alumiiniumist kaanega kaetud piimapudeli kaant (Fisher ja Hinde, 1949).

Üheks põhjuseks, miks probleemide lahendamine võib erineda liikide vahel, on aju suurus ja mootorsete oskuste mitmekesisus (Audet jt, 2024; Sol jt, 2005). Teatavasti on innovatiivsemad ja probleemide lahendamisel edukamad suurema ajuga (nagu seda on vareslased ja papagoilised; Sol jt, 2022) ja motoorselt mitmekesisemad linnuliigid (Audet jt, 2024). Põhja-Ameerika linnuliikide puhul on näidatud, et laululinnud (*Passeri*), kellel on suurem aju võrreldes kehasuurusega, on probleemide lahendamisel edukamad ja õpivad keerulisemaid laule (Audet jt, 2023). Suure ajuga liikidel on mantlielementides (ehk palliumis) suurem arv neuroneid (Sol jt, 2022, aga vaata ka Lefebvre ja Sol, 2008) ja on seeläbi tänu suuremale innovatiivsusele pikema elueaga (Jiménez-Ortega jt, 2020). Suurema ajuga liikidel on madalam suremus (Sol jt, 2007). Muuhulgas oleneb neuronite arv vastava liigi linnupoja pesas veedetud ajast enne pesast lahkumist: mida kauem pesas ollakse, seda kauem saab aju areneda ja neuroneid mantlisse koguneda (Sol jt, 2022). Siiski ei ole kõikide liikide kohta teada, millised aju piirkonnad on seotud suurenenud uudsete probleemide lahendamisega ja võimaldavad olla muutuvus keskkonnas edukamad (Audet jt, 2024).

Ka erinevused mälus ja õppimisvõimes võivad tekitada liikidevahelisi erinevusi. Pikaajaline mälu tagab, et isend oskaks varasemalt lahendatud probleeme vajadusel uuesti lahendada (Jo jt, 2023). Märkimisväärseks näiteks saab tuua lääne-sininäärid (*Aphelocoma wollweberi*), kus lindudele anti lahendada keerukat toitumisega seonduvat probleemi ja nad olid sama probleemi lahendust mäletanud veel neli aastat hiljem (Jo jt, 2023). Kümme kuud pärast katset, džunglivaresed (*Corvus leuillanti*) mäletasid värvide eristamise ülesannet (Bogale jt, 2012). Konnadest toituvad nahkhiired *Trachops cirrhosus* on võimelised mäletama saaklooma akustilist signaali neli aastat pärast eksperimentaalset katset, mis näitab, et harva kohatava saagi mäletamine võibolla antud liigi jaoks kasulik (Dixon jt, 2022). Kuigi Brodin ja Urhan (2014) uurisid rasvatihaste mälu läbi sotsiaalse õppimise salutihastelt, siis rasvatihased on võimelised mäletama salutihastelt õpitud (toidu peidukohti) kuni 24 tundi pärast nende vaatlemist. Rasvatihaste mälu ja õppimise seisukohalt on tähtis ERG1 geen (Laine jt, 2016). Hoolimata pikaajalise mälu positiivsest mõjust võib pikaajalise mäluga lindudel olla raske muutuvus keskkonnas lahti lasta esialgsetest mälestustest ja luua selle asemele uusi mälestusi (Georgy jt, 2024). Mägitiha (*Poecile gambeli*), kes olid võimelised mäletama, kus söötjad avanesid ja kus mitte, oli raskem edasi liikuda järgmisele söötjale (Georgy jt, 2024).

Sotsiaalne õppimine linnu varajastes eluetappides mõjutab linnu toitumist enne pesitsemist ja pesitsemise ajal, ja seda terveks linnu eluajaks (Slagsvold ja Wiebe, 2011). Rasvatihased, keda kasvatavad ülesse sinitihased, toovad pessa väikeseid saakloomi, kuid sinitihased, keda kasvatavad ülesse rasvatihased, toovad pessa vastupidiselt suuri saakloomi (Slagsvold ja Wiebe, 2011). Sinitihased õpivad videosalvestuselt toidu söödavuse kohta enda liigikaaslaselt paremini kui rasvatihastelt, samas kui rasvatihased õpivad mõlemalt, liigikaaslastelt ja sinitihastelt, võrdselt (Hämäläinen jt, 2020). Võime õppida liigikaaslastelt ja teistelt liikidelt nende reaktsiooni toidule võib-olla oluline, et vältida potentsiaalselt mürgiseid ja/või halvasti maitsvaid toite, ilma et lind seda ise tegema peaks (Hämäläinen jt, 2020).

Innovatiivne olemine aitab asustada uusi elupaiku, kus suure ajuga ja seeläbi kõrgema innovatiivsusega liigid asustavad uusi elupaiku edukamalt (Sayol jt, 2020; Sol jt, 2002). Alternatiivseid strateegiaid kasutades (nt munedes väiksemat kurna) võivad linnade asustamisel olla edukad ka väikese ajuga linnuliigid (Sayol jt, 2020). Seda, kas uute elupaikade asustamine on edukas võib mõjutada aeg: asustamise alguses oluliseks osutunud käitumuslikud omadused (nt neofiilia) ja kognitiivsed võimed (nt õppimisvõime, innovatiivsus) võivad hiljem, kui populatsioon on juba kanda kinnitanud, osutada ebavajalikeks või võimenduvad veelgi, kui looduslik valik soosib neid aspekte käitumises (Lee ja Thornton, 2021).

Innovatiivsus erineb generalistide ja spetsialistidest liikide vahel. Elupaiga-generalistid on üldiselt innovatiivsemad kui elupaiga-spetsialistid (Overington jt, 2011b). Ülemaailmne uuring 765 linnuliigiga näitab, et elupaiga-generalistide suuremat innovatiivsust põhjustab generalistide kalduvus süüa rohkem uusi toite (Ducatez jt, 2015). Toidu-generalistide innovatiivsust põhjustab hoopiski tehniline innovatiivsus (nõuab mootorika kasutust), mis on seotud suurema ajuga, kuid seda mitte toidu-spetsialistide puhul (Ducatez jt, 2015). Esimene innovatiivse käitumise uuring röövlindudega näitab, et oportunistliku käitumisega generalist väikekarakaara (*Phalacrocorax carbo*) lahendab toiduga seonduvat probleemi edukalt (Biondi jt, 2010). Toidu- ja elupaiga-generalistide paremad kognitiivsed võimed ja varasemad kogemused võimaldavad neil laiendada enda niši muutuvus keskkonnas (linnades) (Ducatez jt, 2015; Sol jt, 2013). Kuna spetsialistliigid on kitsa ökoloogilise nišiga, siis muutuvus keskkonnas on neil keerulisem hakkama saada (Sol jt, 2013).

1.3 Liigisisesed erinevused

1.3.1 Elupaik

Populatsioonidevahelisi erinevusi innovatiivses käitumises võib põhjustada elupaik (linn vs maa). Ehkki linnastumise- ja innovatiivsusevaheline seos on endiselt ebaselge ja ei teata, mis põhjustab linnaloomade suurt edukust linnakeskkonnas (Biondi jt, 2022; Lee ja Thornton, 2021; Vincze ja Kovacs, 2022), siis võib-olla innovatiivsus linnas kui uudes elukeskkonnas olulisem kui maal (Lee ja Thornton, 2021, kuid vaata Vincze ja Kovacs, 2022). Seda sellepärast et linnakeskkonnas puututakse lühikese aja jooksul rohkem kokku erinevate keskkonnastiimulitega nagu koduloomadest ja inimestest tingitud häiringutega, müraga, valgussaastega, prügi kui uudse toiduessussiga, ja loomadel on kisklust ja konkurentsi raske ette aimata (Lee ja Thornton, 2021). Teisest küljest vähendab inimtekkeline müra lindude võimet lahendada kognitsioonilt keerulisemaid (nõudlikemaid) probleeme ja see võib mõjutada linnu neid omadusi, mis on neil seni aidanud muutavas keskkonnas hakkama saada (Osbrink jt, 2021).

Kõrgemat innovatiivsust linnakeskkonnas kui metsas on näidanud Grunst jt (2020) ja Preiszner jt (2017) rasvatihastel, kuid mitte Vincze jt (2024). Koduvarblaste uuringus Papp jt (2015) ei leidnud, et linnas ollakse lihtsamate probleemide lahendamisel edukamad maal elavatest liigikaaslastest. Küll aga lahendasid linnas suurema kehakaaluga koduvarblased toiduga seonduva probleemi kiiremalt kui teised, mis näitab, et linnastumise ja probleemide lahendamise omavaheline seos on keeruline (Papp jt, 2015). Innovatiivne käitumine võib graduaalselt erineda ka linnades, arvestades, et linnad erinevad üksteisest suuruse, rahvastikutiheduse ja infrastruktuuri poolest (Lee ja Thornton, 2021). Elupaikades, kus linna eripiirkonnad on erineva linnastumistasemega, ollakse linnastunud piirkondades innovatiivsemad (Liker ja Bókony, 2009; Sol jt, 2011). Mainakuldnokad (*Acridotheres tristis*), kes elavad kõrge linnastumisega piirkonnas on innovatiivsemad ja vähem neofobsemad kui liigikaaslased, kes elavad vähem linnastunud piirkonnas (Sol jt, 2011). Põhjuseks peeti, et elupaigad võivad olla erineva kisklusriskiga (Sol jt, 2011). Kuigi rasvatihaste riskikäitumine varieerub ja on olemas ohust, kus inimest tajutakse linnas suurema ohuna kui raudkulli (*Accipiter nisus*), siis on leitud, et linnakeskkonnas on rasvatihased riskialtimad kui maal (Vincze jt, 2019).

1.3.2 Hormonaalsed erinevused

Isendivahelisi erinevusi võib põhjustada neuroendokriinsüsteem, kus muutused mõjutavad probleemide lahendamist läbi käitumise ja kognitsiooni (Rowell jt, 2021). Rasvatihaste probleemi lahendamist ei mõjuta varane ontogenees (emamõjud) (Quinn jt, 2016). Hormoonidest on olulisel kohal kortikosteroon ja virgatsainetest dopamiin (Rowell jt, 2021). Need mõjutavad isendites nende stressivastust, motivatsiooni ja tasuootavat (*reward-seeking*) käitumist (Riters, 2011; Rowell jt, 2021). Koduvarblaste hulgas madala kortikosterooniga isendid lahendavad nelja erineva raskusastmega toiduga seonduvast probleemidest kõige raskemat probleemi kiiremini ja õpivad eelmisest sooritusest paremini kui isendid, kellel on kõrge kortikosterooni tase (Bokony jt, 2014). Teisalt, toiduga motiveeritud probleeme edukalt lahendanud noorte hallhanede (*Anser anser*) kortikosteroon on kõrgem ja testosteroon madalam isenditest, kes probleemi ei lahendanud (Pfeffer jt, 2002).

Isendid, kes on pärit hea kvaliteediga elupaigast (paremas neonataalses konditsioonis), võivad olla läbi neuroendokriin-süsteemi normaalse arengu ja vähenenud stressitundlikkuse edukad probleemide lahendamises, samas kui halva kvaliteediga elupaigast pärit isendite võime probleeme lahendada on madalam (Rowell jt, 2021; Quinn jt, 2016). Seega loomade varasemad kogemused elujooksul võivad uudsete probleemide lahendamist pärssida või soodustada muutuste kaudu hormonaalsüsteemis (Cooke jt, 2021; Rowell jt, 2021).

1.3.3 Sugu ja vanus

Sugu ja/või vanus võivad mõjutada probleemide lahendamist (Audet jt, 2013; Rowell jt, 2021). Läbi sotsiaalse õppimise omandavad sinitihase noored emaslinnud uudse oskuse kaks korda tõenäolisemalt kui vanemad emaslinnud (Aplin jt, 2013). Sigimisajal emased rasvatihased lahendavad uudse probleemi tõenäolisemalt kui isaslinnud (Cauchard jt, 2017, 2024). Laboritingimustes, kodutuvidel (*Columba livia domestica*; Bouchard jt, 2007) ja mägitihastel (sh sigimisperioodi välisel ajal; Kozlovsky jt, 2015), sugudevahelist erinevust probleemide lahendamisel ei ole täheldatud.

Vanuseliselt on noorlinnud probleemide lahendamisel edukamad kui täiskasvanud linnud (Biondi jt, 2010; Morand-Ferron jt, 2011; Prasher jt, 2019), mis võib näidata, et looduslik

valik soosib innovatiivsust noorlindudes (Morand-Ferron jt, 2011). Koduvarblastel probleemide lahendamine ei sõltu vanusest (Anderson jt, 2016).

1.3.4 Iseloom

Populatsiooni sees võib erinevusi innovatiivses käitumises põhjustada iseloom. Isendite vahel iseloom varieerub ja iseloom võib mõjutada, kas ja kuidas isend probleemi lahendab (Rowell jt, 2021; Lee ja Thornton, 2021). Tavaliselt liigitatakse linnud kas proaktiivse või reaktiivse (ka julge vs argliku) iseloomuga isenditeks (Cockrem, 2007), kus proaktiivsed isendid tähtsustavad kognitiivsetes ülesannetes pigem kiirust kui täpsust ja reaktiivsed isendid, täpsust kiirusele (Sih ja del Giudice, 2012). Muuhulgas on proaktiivsed isendid kiire elutempoga, mis väljendub neis näiteks lühemas elueas (väiksem ellujäämus), kiiremas sigimises ja kasvus, nõrgemas immuunsüsteemis ja suuremas sigimisedukuses (Réale jt, 2010). Julged isendid on kiire reaktsiooniga ja uudistavad pealiskaudselt, kus energiat kulutatakse rohkem võrreldes reaktiivsete isenditega (Réale jt, 2010). Varasema uudse käitumise uuringu ja käitumistestide tulemusena on leitud, et linnud, kes on proaktiivsed, on suurema hoiatushüüete ja nokalöövide arvuga ning madalama hingamissagedusega (Hollander jt, 2008; Senar jt, 2017). Reaktiivse iseloomuga isenditele on omane aeglane elutempo (Réale jt, 2010). Ollakse arglikud ja erinevalt julgetest isenditest kõrgema kortikosterooni tasemega (Cockrem, 2007). Iseloomud võivad erineda sugudesiseselt ja eri vanusega isendite vahel, kus esimese aasta emased rasvatihased on agressiivsemad kui vanemad (>1a) emaslinnud (Thys jt, 2017).

Iseloom on ajas püsiv ja korduv (Barrett jt, 2022). Ligikaudu 52% isendi iseloomu varieeruvusest on tingitud geneetilistest erinevustest isendite vahel, mis tähendab, et osa iseloomust on päritav (Dochtermann jt, 2014). Looduses on rasvatihase iseloomuomadustes täheldatud märkimisväärset geneetilist varieeruvust (Drent jt, 2003). Rasvatihaste hulgas mõjutab probleemide lahendamist ja iseloomu (uudishimulikkuse ja neofobia) avaldumist SERT polümorfism, täpsemalt SNP226 eksonis 1 ja SNP84 eksonis 9 (Grunst jt, 2021). Emaslinnud, kes on haruldase AA-genotüübiga SNP226's, lahendavad probleeme rohkem õigesti ja lahendavad suurema tõenäosusega kui emaslinnud, kellel on AT- või TT-genotüüp (Grunst jt, 2021). Looduses, CC-genotüübiga isased rasvatihased pelgavad järglaste toitmist uudse objekti kokkupuute järgselt rohkem, kui CT- ja TT-genotüübiga isaslinnud, kuid see ei kehti emaslindude puhul (Timm jt, 2015).

1.3.5 Motivatsioon

Isendivahelisi erinevusi võivad põhjustada lisaks eelnevatele põhjustele ka nälg ja motivatsioon linnupoegi toita (Boogert ja, 2018; Morand-Ferron ja Quinn, 2011). Enamikes uuringutes on probleemide lahendamisel linde motiveeritud toiduga (nt Cook ja, 2021; Morand-Ferron ja Quinn, 2011). Näljased täiskasvanud rasvatihased on rohkem motiveeritud probleemi kiiresti lahendama ja lahendavad suurema tõenäosusega kui isendid, kes ei ole näljased (Cook jt, 2021). Toiduga motiveeritud probleemülesannete kõrvalt probleemi lahendama läbi poegade mangumise (nt Cauchard 2013). Motiveeritud isendid võtavad osa uudsete probleemide lahendamisest suurema tõenäosusega (van Horik ja Madden, 2016).

Sigimisaegne innovatiivne ehk uudne käitumine võib sõltuda ka pesakonna suurusest. Looduses motiveeritakse linde probleemi lahendama, et toita näljaseid poegi (Cauchard jt, 2013, 2017). Erinevates keskkondades on toidu kättesaadavus erinev, mis võib negatiivselt mõjutada probleemi lahendamist ja seeläbi isendite kohasust (Cauchard jt, 2013). Cauchard jt (2017) ei leidnud kurna suuruse manipuleerimise katses pesakonna suuruse seost innovatiivse käitumisega. Siiski ei ole välistatud, et linnud, kes on suurema pesakonnaga ja lahendavad uudset probleemi paremini, võivad tänu efektiivsemale poegade toitmisele kasvatada ülesse rohkem lennuvõimestunud linnupoegi ehk suurema vanemhoolega rasvatihased lahendavad probleemi paremini (Cauchard jt, 2017).

Rasvatihane on generalist, kes on tuntud oma innovatiivsuse poolest metsas (nt Cauchard jt, 2013) ja linnakeskkonnas, lahendades edukalt uudseid toidu kättesaadavusega seonduvaid probleeme (nt Fisher ja Hinde, 1949). Tihaste hulgast on rasvatihased õppimises ja kognitiivsetes testides edukad (Hämäläinen jt, 2020) ja on hea mäluga (Brodin ja Urhan, 2014). Euroopas on rasvatihased laialdase levikuga, kes on levinud nii loodusmetsades kui linnades, näiteks linnaparkides, kalmistutel ja aedades. Varasemalt on uuritud pesitsevate rasvatihaste uudse probleemi lahendamist ja selle seost isendi sigimisedukusega metsas (Cauchard jt, 2013, 2017) või linnas ja maal (Preisznier jt, 2017). Looduses on rasvatihaste probleemi lahendamise varieeruvust seostatud sugudevaheliste erinevustega (Cauchard jt, 2017, 2024; Preisznier jt, 2017, kuid mitte Caurchard jt, 2013), uudishimulikkusega (Cauchard jt, 2024, kuid mitte Grunst jt, 2020) või neofobiaga (Cauchard jt, 2013, kuid mitte Preisznier jt, 2017). Siiski ei ole päris täpselt teada, millega

on looduses seotud rasvatihaste innovatiivne käitumine linnas ja metsas (maal) ja milline on selle seos sigimisedukusega.

1.4 Töö eesmärk ja olulisus

Magistritöö eesmärk oli uurida 2023. aastal Tartu linnas ja Kilingi-Nõmme metsas pesitsevate rasvatihaste innovatiivse käitumise (uudse probleemi lahendamise) varieeruvuse põhjuseid ja seoseid sigimisedukusega (koorunud ja lennuvõimestunud linnupoegade arv, lennuvõimestunud linnupoegade kehakaal). Lindude iseloomuomadusi uuriti uudse käitumistestiga (vaata metoodika). Siinmail on varasemalt uuritud rasvatihaste iseloomuomadusi maal (Koosa ja Tilgar, 2016; Krams jt, 2013; Tilgar ja Koosa, 2019) ja linnas (Senar jt, 2017), kuid autori parimate teadmiste kohaselt ei ole Eestis veel uuritud kognitiivse võimekuse seoseid iseloomuomaduste ja muude teguritega siinsetel maa ja linna rasvatihaste populatsioonides nende looduslikus elukeskkonnas. Antud teema uurimine on oluline, sest linnu võime lahendada uudseid probleeme mõjutab isendi sigimisedukust ja poegade ellujäämist (Cauchard jt, 2013; Cole jt, 2012) ning innovatiivsest käitumisest ja iseloomust oleneb, kas ja kuidas isend saab hakkama uudsete olukordadega muutavas keskkonnas.

Innovatiivsus ja kohasus on omavahel keeruliselt seotud, kuid empiirilised uuringud näitavad, et looduses on rasvatihaste innovatiivne käitumine positiivselt seotud isendi sigimisedukusega ja poegade ellujäämisega (Cauchard jt, 2013; Cole jt, 2012; Preiszner jt, 2017). Pesades, kus vähemalt üks rasvatihane lahendab uudse probleemi edukalt, on suurema kurnaga ja lennuvõimestub rohkem linnupoegi (Cauchard jt, 2013, 2017; Cole jt, 2012). Teisalt, maal probleemi lahendanud linnud võivad, hoolimata edukast sigimisest, olla tundlikumad kisklusele ja seetõttu hüljata oma pesa suurema tõenäosusega (Cole jt, 2012, kuid vaata Preiszner jt, 2017). Probleemi lahendamine on positiivselt seotud ka koorunud poegade arvu (Cauchard jt, 2013; Preiszner jt, 2017). Innovatiivne käitumine ei ole seotud täiskasvanud rasvatihaste ellujäämusega (Cole jt, 2012).

Töös uurisin, (I) kas rasvatihased lahendavad uudset probleemi Tartu linnas kui uudes elukeskkonnas paremini kui Kilingi-Nõmmes? Varasemalt on rasvatihaste innovatiivsust uuritud läbi uudse probleemi lahendamise linnas ja/või maal (linn vs maal: Preiszner jt, 2017; ainult linnas: Grunst jt, 2020; ainult maal: Cauchard jt, 2013, 2017). Üldiselt ollakse

linnas probleemide lahendamisel edukamad kui maal (Preisznier jt, 2017), kusjuures rohkem linnastunud piirkondades või teede, radade lähedal lahendatakse probleemi edukamalt (Grunst jt, 2020). Eeldades, et linnas kui uudes elukeskkonnas on innovatiivsus olulisem kui maal, mis on linnu jaoks kui harjumuspärane elukeskkond, siis Tartu linnas lahendavad pesitsevad rasvatihased püstitatud probleemi paremini kui maapiirkondades elavad tihased.

(II) Kas probleemi lahendamine Tartu linna ja maa vahel on seotud sugudega? Varasemalt on leitud, et emased ja isased rasvatihased lahendavad probleeme erinevalt: emased maa- ja linnatihased on rohkem motiveeritud lahendama (Preisznier jt, 2017) ja maal lahendavad emased suurema tõenäosusega kui isased (vastavalt 40,8% 142-st vs 22,7% 141-st, Cauchard jt, 2017). Sellest tulenevalt eeldan, et emased lahendavad isastest probleemi edukamalt.

(III) Kas iseloom (proaktiivsed versus reaktiivsed) on seotud uude probleemi lahendamisega? Proaktiivse iseloomuga isendid on uudishimulikud ja julged, kuid reaktiivse iseloomuga isendid argliku käitumisfenotüübiga (Carere jt, 2005; Cockrem, 2007). Varasemalt on leitud, et julge käitumisfenotüübiga isendid on stressiolukorras suurema hoiatushüüete ja nokalöökkide arvuga, ent madalama hingamissagedusega (Hollander jt, 2008; Senar jt, 2017). Arvestades, et iseloom võib mõjutada probleemi lahendamist, siis eeldan, et proaktiivse iseloomuga isendid lahendavad probleemi edukamalt kui reaktiivse iseloomuga isendid.

(IV) Kas uude probleemi lahendamine on seotud sigimisedukusega (koorunud linnupoegade arvu, lennuvõimestunud linnupoegade arvu ja kehakaaluga)? Varasemalt on leitud, et uude probleemi lahendanud rasvatihased on suurema sigimisedukusega (Cauchard jt, 2013; Cole jt, 2012; Preisznier jt, 2017), kuid see ei erine elupaikade vahel (Preisznier jt, 2017). Eeldan, et probleemide lahendamine on seotud sigimisedukusega.

Eesmärgi täitmiseks ja hüpoteeside kontrollimiseks viisin läbi 2023. aasta kevadel kognitiivsuse katse, mis põhines uude probleemi lahendamisel, kus täiskasvanud rasvatihastel tuli pesakasti sisemiseks tõmmata nõõri, et avada uks, mis katab pesaava. Katsed viisin läbi looduses ja vanalinde motiveerisin probleemi lahendama, et toita pesapoegi nende toiduvajaduse ja kasvukiiruse tipp-perioodil.

2. Materjal ja metoodika

2.1 Uurimisobjekti kirjeldus

Tihaslaste sugukonda kuuluv monogaamne rasvatihane on Euraasias, sh Eestis, üldlevinud värvuline (Perrins, 1979; Telve, 2018). Euroopas on rasvatihast metsavärvulistest kõige enam uuritud. Antud liik pesitseb looduses puuõõnsustest, kuid asustab meelsasti ka pesakaste (Perrins, 1979), taludes hästi häirimist. Tänu eelnevale on rasvatihastega võimalik läbi viia mitmesuguseid kompleksseid eksperimente ilma, et linnud pesa maha jäta. Sigimisperioodil ehitab pesa emaslind. Kurna suurus on 7-15 muna ja mune haub emaslind üksi. Haudumine algab pärast viimase muna munemist ja kestab kuni 14 päeva (Koosa ja Tilgar, 2016). Tavaliselt lennuvõimestub 7-9 linnupoega pesakonna kohta ja pesast lahkutakse ca 17 päeval pärast koorumist. Pesakonna eest hoolitsevad mõlemad vanalinnud (Cauchard jt, 2013).

Emaseid ja isaseid rasvatihaseid on võimalik eristada morfoloogiliste tunnuste põhjal; ehkki mõnede isendite puhul võib osutuda sugude määramine tunnuste sarnasuse tõttu keeruliseks. Kui sugupooled on silmnähtavalt erinevad, siis saab neid hõlpsasti määrata üle rinnaesise ja kõhu musta triibu järgi, mis isastel on tavaliselt laiem ja laieneb jalgade suunas, kuid emastel on kitsam ja alakõhul katkendlik. Samuti on isaslindude pealagi värvuselt läikivmust. Emaslindude pealagi on tuhmim must ja võibolla isegi pruuni alatooniga. Sama pesakonna täiskasvanud lindude põselaigu suurused võivad erineda. Seetõttu võib-olla põselaik kui lisatunnus sugude eristamisel.

2.2 Uurimisala kirjeldus

2.2.1 Kilingi-Nõmme ja Tartu linna uurimisalad

Uurimus viidi läbi 2023. aasta mai-juunikuus Tartu linna uurimisalal (58°41' N, 26°66' E) ja Edela-Eestis Kilingi-Nõmme linna ümbruses (58°17' N, 24°90' E). Kilingi-Nõmmes paiknev uurimisala koosneb leht-ja okasmetsadest. Võrreldes okasmetsadega asetsevad lehtmetsad maastikul rohkem killustatult. Sealsed lehtmetsad on rikkaliku alustaimestikuga ja puuliikidest domineerivad hall lepp (*Alnus incana*) ja arukask (*Betula pendula*). Okasmetsades domineerivad harilik kuusk (*Picea abies*) ja harilik mänd (*Pinus sylvestris*). Kilingi-Nõmmel asetsevad pesakastid puutüvedel 1,4-1,7 meetri kõrgusel maapinnast.

Pesakastid paiknevad uurimisalal liinidena teede ning metsasihtide ääres 50-60 meetriste vahedega. Uurimisalal on kokku ca 700 pesakasti, kus igas liinis on 20-160 pesakasti (sisemõõtmed: 11 x 11 x 30 cm, pesakasti avaase läbimõõt: 3,5-4 cm).

Tartu linna uurimisala koosneb ligikaudu 30 pesakastist (2023. aasta seisuga), mis jaotuvad viide piirkonda ca viie kuni kaheksa pesakastiga gruppidesse. Linnas paiknevad pesakastid 2,2-2,5 meetri kõrgusel pargis või tänavate ääres puudel ja raudtee ääres müratõkkeseinal. Pesakastide vahe on 50-60 meetrit (sisemõõtmed: 11 x 11 x 35 cm; pesakasti avaase läbimõõt: 3,5-4 cm). Puuliikidest on esindatud tamm (*Quercus robur*), suurelehine pärn (*Tilia platyphyllos*) ja harilik pärn (*Tilia cordata*).

Mõlemal uurimisalal puhastati ja vaadati üle kõik pesakastid kevadel, enne sigimisperioodi algust. Seejärel kontrolliti rasvatihaste poolt asustatud pesakaste regulaarselt munemiskuupäeva (esimene munetud muna on 0 päev), kurna suuruse (munade arv) ja koorumiskuupäeva teada saamiseks.

2.3 Välitööd

2.3.1 Kognitiivsuse katse

Kognitiivsuse katseks oli uudse probleemi lahendamine looduses, seda meetodikat on varasemalt kasutatud Rootsi rasvatihaste populatsioonidel Cauchard jt (2013, 2017). Probleem seisnes pesakastile kinnitatud plastmassist ukse avamisel, mis oli tavaolekus kinni ja takistas linnul pesakasti sisenemast. Pesapoegade toitmise takistamine motiveerib täiskasvanud lindu probleemi lahendama, sest poegade kasvuperioodil on toitmine järglaste seisundile ja ellujäämusele olulise tähtsusega (Cauchard jt, 2013).

Probleemi lahendamiseks ja ukse avamiseks tuli linnul jalaga tõmmata nõöri (**joonis 1**). Tõmmates nõöri, saavad nad enda pea ja keha läbi avaase libistada. Kui linnud pessa lähevad, siis üks küll sulgub, kuid linnud saavad ukse lükkamisel pesast lihtsasti väljuda. Tavaliselt kasutavad rasvatihased objektide avamisel nokka ja harvadel juhtudel jalga, mistõttu paneb selline probleemi püstitus rasvatihased veelgi enam proovile, sest nõuab lindudel lahendamiseks head koordinatsiooni, liigutuste täpsust ja leidlikkust (Cauchard jt, 2013).



Joonis 1. Kuvatõmmis uude probleemi püstitusest (vasakul) ja selle lahendamisest (paremal) Kilingi-Nõmme uurimisalal. Autor: Laura Pipper, kuvatõmmis 06.08.2023

Katse viidi läbi kahel järjestikusel päeval täiskasvanud rasvatihastega, kui linnupojad olid 7-11 päevased. Rasvatihaseid motiveeriti probleemi lahendamata pesapoegade mangumisega ajal, mil pojad on toidu suhtes kõige nõudlikumad ehk päeva esimest poolt ajavahemikus 0600-1400. Katse viidi läbi ainult siis, kui pojad ei olnud enne katse algust toidu osas tungivalt häälekad (s.t näljased) või kehvast konditsioonis (s.t liiga kõhnad, parasiitidega nakatunud või suremas). Poegade näljasust pesakonna kohta hinnati enne ja pärast katset järgmiselt: 0 - ei ole häälekad; 1 - nokk on avatud üksikutel isenditel, kuid ei ole häälekad; 2 - mõned isendid on häälekad; 3- kõik isendid on tungivalt häälekad. Mõlemas populatsioonis enamus pesakondades pesapojad, kas ei olnud häälekad või olid häälekad vaid üksikud isendid. Pesapojad olid kognitiivsuse katse ajal heas seisundis.

Katse kestus oli üks tund, et vältida pesapoegade potentsiaalset nälgimist juhul, kui vanemad ei tule toime probleemi lahendamisega. Katse sooritamisel kasutati peidetud videokaamerat (Canon Legria HFM506), mis paigaldati enne katse algust pesakastist viie kuni viieteistkümmne meetri kaugusele, olenevalt taimestiku tihedusest. Ebasoodsate ilmastikutingimuste (vihma) korral lükati katse edasi järgmisele päevale.

2.3.2 Käitumisfenotüübi test

Peale kognitiivsuse katset, püüti nädala jooksul kinni täiskasvanud rasvatihased ja viidi läbi test käitumisfenotüübi (julge vs arg) määramiseks. Esmalt püüti lind pesalõksu abil kinni ja hoiti 15 minutit riidest hingatava koti sees, et vähendada stressi ja et linnul oleks aega rahuneda. Linde püüti pesalõksuga maksimaalselt üks tund päevas, et vältida linnupoegade nälgimist. Seejärel määrati vanalindude sugu morfoloogiliste tunnuste põhjal. Samuti määrati vanus (üheaastased vs vanemad), kehakaal 0,1 g täpsusega ja digitaliseeritud nihikuga tiiva ja jooksme pikkus 0,1 mm täpsusega.

Iseloomutunnuste nagu hingamissageduse, nokalöövide (näpu nokkimised) ja hoiatushüüete arvu põhjal määrati lindude käitumisfenotüüp, kus madalama hingamissageduse ja suurema hoiatushüüete ja nokalöövide arvuga isendid seostati julge käitumisfenotüübiga (Hollander jt, 2008; Senar jt, 2017). Hingamissageduse mõõtmiseks, hoiti lindu peos kõht ülespoole ja kolmekümne sekundi jooksul loendati hingamissagedust rindmiku liikumise järgi. Seejärel võeti lind istuvasse asendisse, linnu jalad sõrmede vahel. Nüüd lähendati nimetissõrm nokast ühe kuni kahe sentimeetri kaugusele ja viieteistkümne sekundi jooksul loendati näpu nokkimisi vastu sõrme. Samaaegselt loendati hoiatushüüdeid. Peale käitumistesti ja mõõtmisi lasti linnud tagasi loodusesse. Kui linnupojad olid 14 päevased, siis loendati lennuvõimestunud pojad ja mõõdeti nende jooksme pikkus, tiib ja kehakaal. Täiskasvanud linnud ja lennuvõimestunud pojad rõngastati. Uuringu jaoks taotleti loomkatse luba 16.03.2022 nr 210.

Tartu linnas oli valimi suuruseks kaheksa pesakonda ja Kilingi-Nõmme uurimisalal kolmkümmend üks pesakonda. Pärast kognitiivsuse katset maal üks pesa rüüstati, mistõttu jäeti üks pesakond statistilisest analüüsist välja ja maal jäi valimi suuruseks kolmkümmend pesakonda. Käitumistestideks püüti kokku 52 vanalindu 76-st. Kuna kinnipüütud 52-st isendist kahel puudusid andmed kehakaalu kohta, siis jäeti need isendid analüüsist välja, jättes linnas valimi suuruseks kolmteist ja maal kolmkümmend isendit. Linnas püüti emas- ja isaslindude enam-vähem võrdselt (vastavalt 54% ja 46%). Maal moodustasid valdava osa valimist emaslinnud (83%).

2.4 Andmeanalüüs

2.4.1 Videosalvestiste kodeerimine BORIS programmiga ja videoanalüüs

Videosalvestustelt lindude käitumise kodeerimiseks ja analüüsimiseks kasutati BORIS versioon 8.24.1 (Behavioural Observation Research Interactive Software) vabavaralist tarkvara (Friard ja Gamba, 2016). BORIS programm võimaldab kodeerida ja analüüsida loomade käitumist videosalvestuselt või otseülekanandelt (Friard ja Gamba, 2016). Programm on kasutajasõbralik, kus kasutaja saab keskkonna seadistada vastavalt vajadustele ja eelistustele (Friard & Gamba, 2016).

Videote kodeerimiseks kasutati projektipõhist etogrammi. Etogramm sisaldas loetelu “state” ja punktsündmustest ja subjektidest. Sündmusteks on rasvatihaste kokkupuuted pesakasti ja püstitatud probleemiga. “State” sündmusteks on pesakastile paigaldatud uks, katus, pesakasti parem ja vasak nurk, pesakasti sisenemine ja väljumine, pesakasti esine, parem ja vasak külg. Punktsündmusteks on esimese katsepäeva algus, teise katsepäeva algus ja lõpp, kinnijäänud uks, ukse avamine jalaga tõmmates nööri ja ukse avamine nokaga. Subjektiks on linnu sugu, mis määrati videolt lähtudes järgmistest morfoloogilistest põhitunnustest: must triip rinnaesisel ja kõhul, pealagi (särav must isastel, tuhmim emastel), kaela must vööt (isastel laiem ja ühtlane, emastel katkendlik ja/või kitsam). Lisatunnustena kasutati põselaigu ja kehasuurust.

Vaatluste käigus kodeeriti isendite käitumist pesakastil ja kokkupuutel probleemiga. Kodeerimise järgselt eksporditi vaatlused CSV faili. Failist vaadati ja sisestati Exceli andmetabelisse, millistes pesakondades isendid probleemi lahendasid. Mõlemad katsepäevad moodustasid kokku ühe vaatluse. Tulenevalt pesakondade arvust on kokku 38 vaatlust. Isendid, kes läksid läbi pesakasti ukse pesakasti vähemalt ühel katsepäeval, loeti kui “lahendajateks”, ja isendid, kes ei puudutanud üldse või puudutasid ust aga ei läinud läbi ukse kummalgi katsepäeval, loeti “läbikukkujateks”. Maal kolmekümnest pesakonnast kümme ja linnas kaheksast pesakonnast viis lahendas probleemi vähemalt üks paarilistest. Maal lahendasid probleemi edukalt kuusteist isendit 60st, kellest kaheksa olid emased. Tartu linnas lahendasid seitse isenditest 16st, kellest kolm olid emased.

Kuna neofobia võib mõjutada olenevalt liigist lindude osalust probleemide lahendamisest (nt mõjutab mainakuldnokkades: Griffin ja Diquelou, 2015, Barbadoose leevikestes linna-

ja metsapopulatsioonis: Audet jt, 2016, kuid mitte linnakeskkonnas kaljutuvides: Bouchard jt, 2007), siis arvutati andmetabelisse iga isendi kohta neofobia. Neofobia on aeg (sekundites), mis isendil kulus esmakordsele kokkupuutele pesakasti ja probleemiga (sh nõoriga juhul, kui lind lendas näiteks katuselt või pesakasti küljelt otse nõõrile). Kui isend lendas vastu pesa ust, loeti see esimeseks kokkupuuteks pesakastiga ja sellisel juhul on neofobia väärtuseks null. Vaid ühe maapopulatsiooni pesakasti emas- ja isaslinnu neofobia sai väärtuseks nulli.

2.4.2 Statistiline andmeanalüüs

Andmeid analüüsiti R 4.1.2 tarkvaraga (R Core Team, 2021). Tartu linna ja Kilingi-Nõmme maa populatsioonide võrdlemiseks kasutati üldistatud lineaarset segamudelit (GLMM) paketi *lme4* (Bates jt, 2015). Sõltuvaks tunnuseks on binoomjaotusega probleemi lahendamine (“lahendajad” kui jah või “läbikukkujad” kui ei), mida hinnati kahe testi peale kokku. Arvutati lennuvõimestunud linnupoegade kehakaalu, tiiva pikkuse ja jooksmise pikkuse keskmised pesakonna kohta. Katse alguse kellaeg teisendati sekunditeks. Mudelisse kaasati vanalinnu sugu ja huvipakkuvad kovariaadid (**tabel 1**).

Tabel 1. Statistilises analüüsis kasutatud kovariaatide loetelu

Kovariaadid
1. Põhiandmed
1.1 Kognitiivsuse testiga seotud näitajad:
Pesapoegade näljasus enne katset
Pesapoegade näljasus pärast katset
Vanalindude hoiatushüüed enne katse algust
Linnupoegade vanus katsepäeval
Kognitiivsuse katse sooritamise kuupäev
Kognitiivsuse katse sooritamise algus (kellaeg sekundites)
1.2 Sigimisnäitajad:
Koorunud linnupoegade arv kognitiivsuse katsepäeval
Lennuvõimestunud linnupoegade arv 14.-15. päeval pärast koorumist
Lennuvõimestunud linnupoegade kehakaalu keskmine (gramm) pesakonna kohta

Kovariaadid

1.3 Muud näitajad:

Munemiskuupäev

Lennuvõimestunud linnupoegade tiiva pikkuse keskmine (mm)

Lennuvõimestunud linnupoegade jooksme pikkuse keskmine (mm)

Neofobia (s)

2. Vanalindudega seotud näitajad

2.1 Iseloomuomadused

Hingamissagedus 30 sekundi jooksul

Hoiatushüüed 15 sekundi jooksul

Nokalöögid vastu näppu 15 sekundi jooksul

2.2 Kehamõõtmed

Kehakaal (gramm)

Tiiva pikkus (cm)

Jooksme pikkus (mm)

Uuriti probleemi lahendamist populatsioonide vahel (linn vs maa) ja selle seost sooga. Selleks kasutati kovariaatidena põhiaandmeid (**tabel 1**). Asupaiga mõju uuriti ka eraldi mudelis ilma kovariaatideta, sest kõiki probleemi lahendamise katses osalenud linde ei püütud kinni.

Kovariaadid nagu kehamõõtmed (vanalindude ja linnupoegade), katse kuupäev ja algus kellaeg, linnupoegade vanus katsepäeval, munemiskuupäev, sigimistäitajad ja neofobia standardiseeriti funktsiooniga *scale*. Kõikidesse mudelitesse kaasati juhusliku faktorina pesakast, sest mõlemad sugupooled sõltusid samast pesast. Sobiv mudel valiti Δ Akaike (AIC) põhjal, kus samaväärsete mudelite $\Delta AIC < 2$ (Burnham ja Anderson, 2002). Parim mudel on väikseima AIC väärtuse ja faktorite arvuga.

Iseloomuomaduste omavahelise korrelatsiooni analüüsimisel leiti, et hingamissageduse ja hoiatushüüete arvu vahel esineb negatiivne korrelatsioon. Nokalöövide- ja hingamissagedusevaheline korrelatsioon on positiivne. Ka linnupoegade kehamõõtmed

(kehakaalu, tiiva ja jooksme pikkuste keskmised) on omavahel positiivses korrelatsioonis. Seetõttu analüüsiti neid tunnuseid ükshaaval eraldi mudelites.

2.5 Töö autori roll

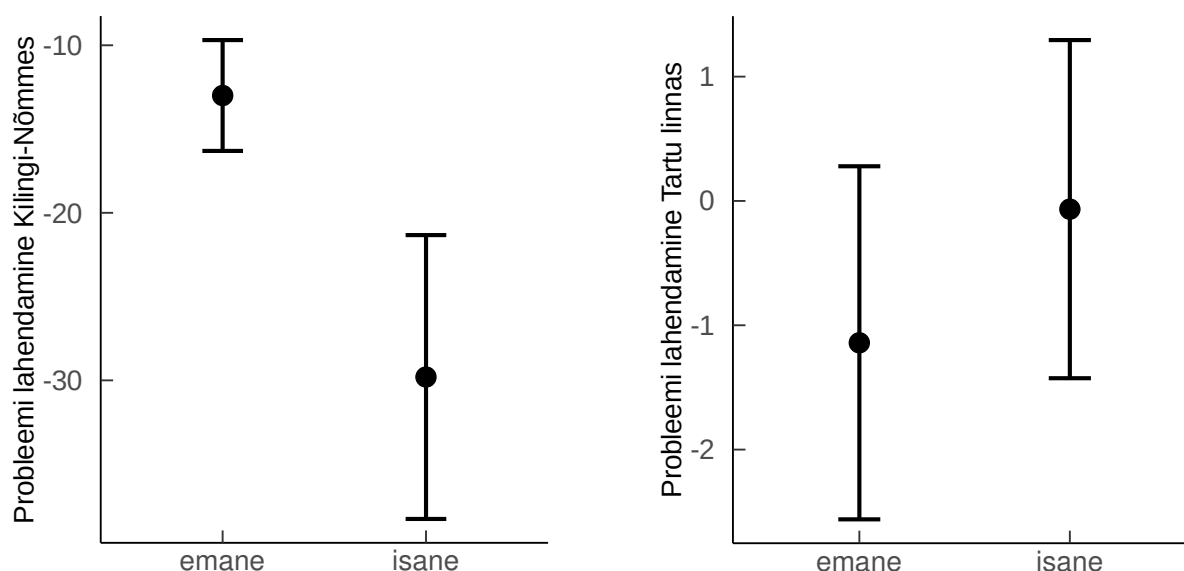
Osaesin välitöödel enne pesitsusperioodi algust Kilingi-Nõmmes ja Tartu linnas. Kontrollisin Tartus asustatud pesakaste. Viisin läbi kognitiivsuse katse mõlemas populatsioonis ja Kilingi-Nõmmes lisaks käitumistestid. Riin Viigipuu aitas läbi viia käitumisteste ning õpetas ja aitas mõõta täiskasvanud rasvatihaseid ja pesapoegi Kilingi-Nõmmes. Kuna kognitiivsuse katse ja käitumistestid toimusid mõlemas populatsioonis samaaegselt, siis Vallo Tilgar viis lõpule Tartu linnas kognitiivsusksatsed ja püüdis vanalinde.

Kodeerisin videod BORIS programmiga vastavalt etteantud protokollile ja koostas andmetabeli. Töös kasutatud kognitiivsuse katse (selle disain ja läbiviimise protokoll, katseks vajalikud tarvikud, juhend videomaterjali kodeerimiseks BORIS tarkvaras) on pärit rahvusvahelisest ökoloogilis-kognitiivsuse projektist, mille koordinaatorid on Dr. Blandine Doligez ja Dr. Laure Cauchard. Kirjutasin valmis esimese versiooni magistritööst ja viisin sisse parandused ja täiendused vastavalt juhendaja nõuannetele. Juhendaja abiga viisin läbi statistilise andmeanalüüsi.

3. Tulemused

3.1 Probleemi lahendamine Tartu linna ja Kilingi-Nõmme populatsioonide vahel

Tartu linnas ja Kilingi-Nõmme populatsioonis täiskasvanud rasvatihased ei erine uudse probleemi lahendamises oluliselt (**tabel 2**). Oluline interaktsioon elupaiga ja soo vahel (**tabel 2**) näitab, et probleemi lahendamine erineb sugude vahel ainult maal, kuid mitte linnas (**joonis 2**). Munemisaeg mõjutab probleemi lahendamist peaaegu oluliselt (**tabel 2**) ehk probleemi lahendamine kaldub paranema hilisematel munejatel.



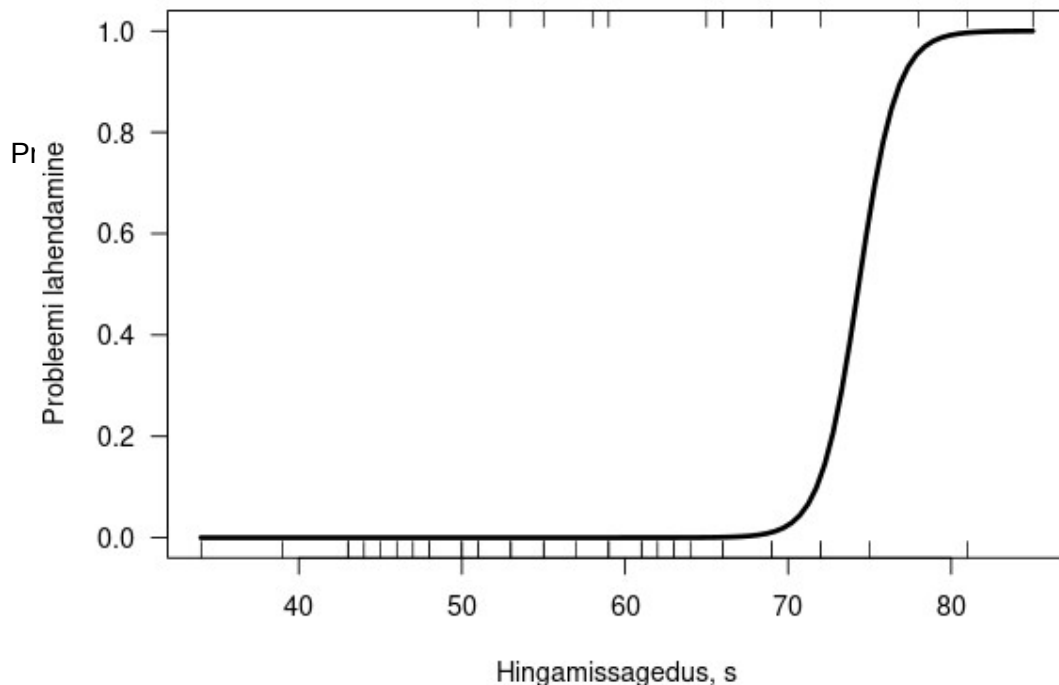
Joonis 2. Uudse probleemi lahendamine Kilingi-Nõmme populatsioonis (vasakul) on seotud sugudega, kuid seda mitte Tartu linnas (paremal).

Tabel 2. Probleemi lahendamine populatsioonide vahel, SE tähistab standardviga

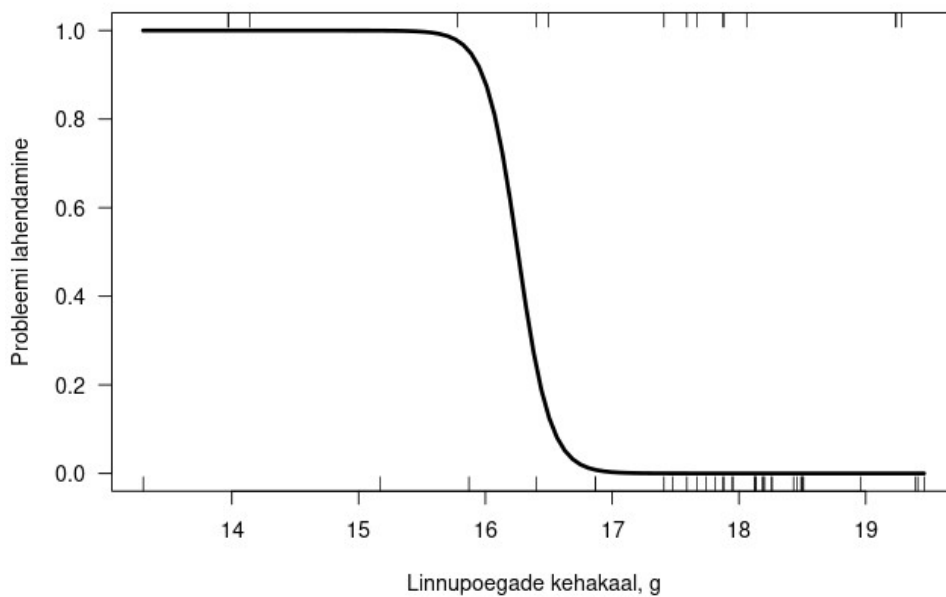
	Koefitsient	SE	z-väärtus	p-väärtus
Intercept	-0.56	1.52	-0.37	0.71
Elupaik (kontr. linn)	-2.09	2.03	-1.03	0.3
Sugu (kontr. emane)	1.25	1.17	1.06	0.29
scale(Munemisaeg)	1.48	0.87	1.70	0.0901 .
Elupaik:Sugu	-3.44	1.48	-2.33	0.0198 *
N		36 pesa		

3.2 Probleemi lahendamise seos iseloomuomaduste, isendi kvaliteedi ja sigimisedukusega

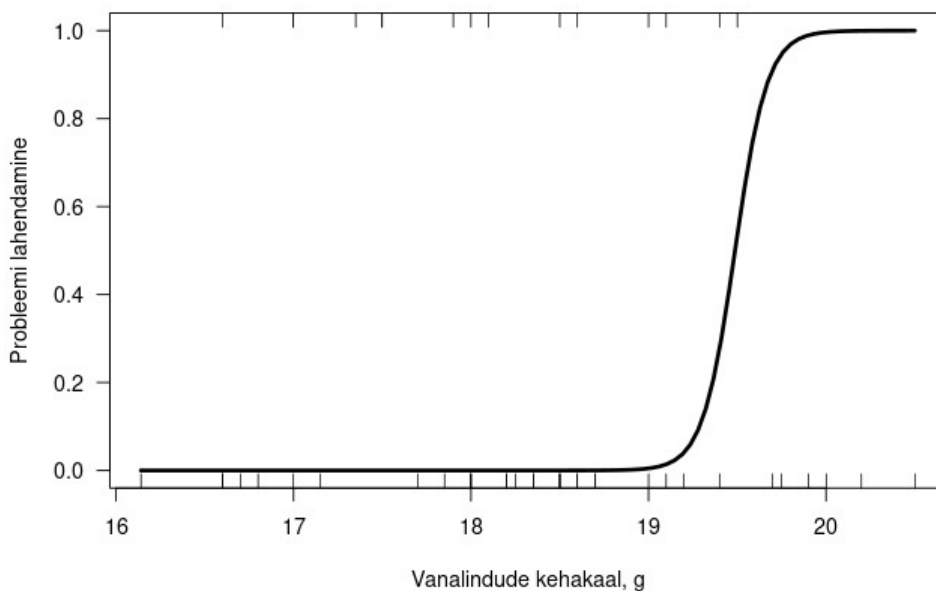
Iseloomutunnuseid uuriti kolineaarsuse tõttu alternatiivsetes mudelites. Hingamissagedus on populatsioonide vahel oluliselt positiivselt seotud probleemi lahendamisega (**joonis 3**). Hingamissageduse asendamisel nokalöökide või hoiatushüüetega on seos mitteoluline. Probleemi lahendamine on positiivselt seotud vanalinnu (**joonis 4**) ja negatiivselt lennuvõimestunud linnupoegade kehakaaluga (**joonis 5, tabel 3**). Samas mudelis on oluline ka interaktsioon soo ja elupaiga vahel.



Joonis 3. Hingamissageduse (mõõdetud 30 sekundi jooksul) seos uudse probleemi lahendamisega Tartu linnas ja maal. Must pidevjoon tähistab probleemi lahendamist. Vertikaalsed kriipsud pidevjoonest üleval ja all tähistavad andmepunkte.



Joonis 4. Lennuvõimestunud linnupoegade keskmise kehakaalu (g) seos uude probleemi lahendamisega Tartu linnas ja maal. Must pidevjoon tähistab probleemi lahendamist. Vertikaalsed kriipsud pidevjoonest üleval ja all tähistavad andmepunkte.



Joonis 5. Vanalinnu kehakaalu (g) seos uude probleemi lahendamisega Tartu linnas ja Kilingi-Nõmmes. Must pidevjoon tähistab probleemi lahendamist. Vertikaalsed kriipsud pidevjoonest üleval ja all tähistavad andmepunkte.

Tabel 3. Probleemi lahendamise seos hingamissagedusega Kilingi-Nõmme ja Tartu linna populatsioonide vahel, SE tähistab standardviga

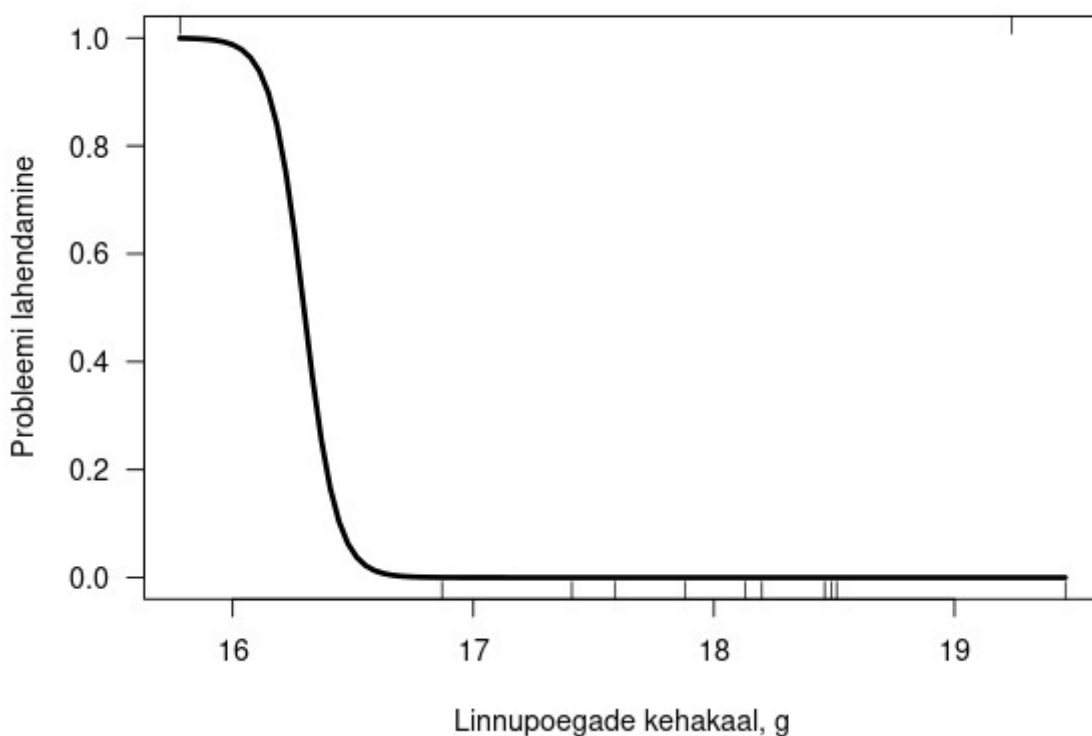
	Koefitsient	SE	z-väärtus	p-väärtus
Intercept	-67.73	24.70	-2.74	0.00611 **
Elupaik (kontr. linn)	6.53	7.76	0.84	0.40
Sugu (kontr. emane)	-2.31	3.73	-0.62	0.54
Hingamissagedus	0.85	0.31	2.76	0.00574 **
scale(Poegade kehakaal)	-11.35	4.73	-2.40	0.01642 *
scale(Vanalinnu kehakaal)	11.73	5.79	2.02	0.04283 *
Elupaik:Sugu	-22.92	10.70	-2.14	0.03227 *
N		36 pesa		

Probleemi lahendamine on Kilingi-Nõmme (maa) populatsioonis oluliselt negatiivselt seotud isaslinnu sooga (**tabel 4**).

Tabel 4. Probleemi lahendamine Kilingi-Nõmme populatsioonis, SE tähistab standardviga

	Koefitsient	SE	z-väärtus	p-väärtus
Intercept	-16.35	7.54	-2.17	0.03006 *
Sugu (kontr. emane)	-28.58	9.61	-2.98	0.00293 **
scale(Poegade kehakaal)	-8.12	2.79	-2.92	0.00356 **
Sugu:scale(Poegade kehakaal)	-21.48	8.12	-2.65	0.00816 **
N		28 pesa		

Probleemi lahendamine isalindudel on negatiivselt seotud lennuvõimestunud linnupoegade kehakaaluga (koefitsient: -14.55, SE: 6.96, z-väärtus: -2.09, $p = 0.0366$) (**joonis 6**). Täiskasvanud linnu kehakaal ega koorunud poegade arv ei mõjuta probleemi lahendamist oluliselt ($p > 0.05$).



Joonis 5. Kilingi-Nõmme populatsioonis on probleemi lahendamine isalindudel seotud lennuvõimestunud linnupoegade kehakaaluga (g). Pidevjoon tähistab probleemi lahendamist. Vertikaalsed kriipsud üleval ja all pidevjoont tähistavad andmepunkte.

Kurna suurus, koorunud ning lennuvõimestuvate linnupoegade arv (testitud eraldi mudelites) ei seostunud innovaatilise käitumisega (p väärtused vastavalt 0.84, 0.93 ja 0.88). Samuti ei korreleerunud probleemi lahendamisega koorumisedukus ($p = 0.92$).

4. Arutelu

4.1 Populatsioonide erinevused

Magistritöös uuriti Pärnumaa metsades ja Tartu linnas pesitsevate täiskasvanud rasvatihaste innovatiivset käitumist läbi uudse probleemi lahendamise ja selle seoseid erinevate teguritega. Üldiselt lahendatakse probleemi Kilingi-Nõmme populatsioonis paremini kui Tartu linna populatsioonis (probleemi lahendanud rasvatihastest vastavalt 15% ja 9%), kuid see ei erine populatsioonide vahel oluliselt. Sarnase tulemuse linna ja maa rasvatihastega on saanud Vincze jt (2024) ja koduvarblastega Papp jt (2015). Tulemus on vastuolus paljude teiste uuringutega, kus on leitud, et linnas ollakse uudse probleemi lahendamisel oluliselt edukamad kui maal (Audet jt, 2016; Biondi jt, 2022; Grunst jt, 2020; Liker ja Bókony, 2009; Preiszner, jt 2017). Elupaiga mõju probleemi lahendamisele võib varieeruda tulenevalt probleemi raskusastmest ja/või tüübist (Papp jt, 2015; Preiszner jt, 2017; Vincze ja Kovacs, 2022).

Kuigi probleemi lahendamine linnas ei ole isendi jaoks sigimisedukuse poolest ilmtingimata kasulik (Preiszner, jt 2017), on mitmeid võimalikke põhjuseid, miks linnalinnud üldiselt lahendavad probleeme metsades elavatest lindudest edukamalt. Esiteks, innovatiivsus linnas võib soosida suuremat ellujäämist, olgugi et seda ei ole testitud linnalindude populatsioonides (Preiszner jt, 2017). Maal on probleemi lahendamine rasvatihaste hulgas seotud poegade lennuvõimestumisedukusega, kuid mitte vanalindude ellujäämusega (Cauchard jt, 2013; Cole jt, 2012). Teiseks, linn kui linna jaoks uudne elukeskkond muutub pidevalt lühikese aja jooksul, kus linnud ja muud loomad puutuvad kokku ootamatute probleemide ja väljakutsetega (Lee ja Thornton, 2021). See põhjustab linnas suuremat ressursipõhist konkurentsi (toit, pesapaigad), võrreldes tavapärase elupaigaga, mistõttu ollakse linnas rohkem motiveeritud uudseid probleeme lahendama (Preiszner jt, 2017). Seetõttu kasutavad linnalinnud uudse probleemi lahendamiseks rohkem eri strateegiaid (nt nokkimine, haaramine, lükkamine, küünistega löömine) ning nad on uudishimulikumad ja vähem neofobsemad kui maal elavad liigikaaslased (Biondi jt, 2022), kuid see ei kehti kõikide linnuliikide kohta (Audet jt, 2016). Muuhulgas lahendatakse linnas uudset probleemi järjepidevamalt kui maal, kus ebaefektiivsete strateegiate kasutamist ei jätkata nii kaua (Biondi jt, 2022). Kolmandaks, lõivsuhe uudse käitumise ja ellujäämise vahel võib linnas olla väiksem kui maal

(Preisznier jt, 2017). Olles igapäevaselt antropogeenses keskkonnas, kus kohanetakse inimestega, võib rasvatihase riskitundlikkus kiskjate vähesuse tõttu aja jooksul väheneda (Preisznier jt, 2017). Teisalt, toidumajade laialdane levik ja arvukus võib põhjustada väiksemat toidukonkurentsi sigimisperioodi välisel ajal (Preisznier jt, 2017).

Üheks põhjuseks, miks Tartu linna ja Pärnumaal asuva Kilingi-Nõmme populatsiooni vahel ei leitud olulisi erinevusi probleemi lahendamises võib olla, et mõlemas populatsioonis paiknesid enamus pesakastidest suhteliselt teede või radade ääres, kus maal võivad linnud olla mõnevõrra adapteerunud inimtekkeliste häiringutega ja ei pelga uudust. Teiseks, kuigi linn võib soosida innovatiivsust linnalindudes, siis linna eri piirkonnad on erineva linnastumisega, kus rohkem linnastunud piirkondades või teede, radade lähedal lahendatakse uudset probleemi edukamalt kui vähem linnastunud piirkondades (Grunst jt, 2020; Sol jt, 2011). Ka kisklusrisk võib linnas varieeruda ja mõjutada lindude innovatiivsust (Sol jt, 2011). Tartu linnas paiknes enamik pesi Ropka pargis (viis pesa kaheksast). Käesolevas töös küll ei uuritud Tartu linna eri piirkondade linnastumise mõju uudse probleemi lahendamisele, kuid võib arvata, et Ropka pargis kui vähem linnastunud piirkonnas, võrreldes Õnne -ja Sõbra tänava ja Tamme puiestee piirkondadega, ei avaldunud linnastumise mõju probleemi lahendamisele niivõrd drastiliselt kui mõnes teises uurimuses. Ka võib uudse käitumise erinevuse tuvastamist linna ja maa populatsioonide vahel raskendada linnalindude väike valimi suurus (Thornton ja Lukas, 2012), mis suurendab märgatavalt keskvärtuse hinnangu varieeruvust, võrreldes Kilingi-Nõmme populatsiooniga.

4.2 Sugude erinevus

Uudse probleemi lahendamine erineb Pärnumaa metsades pesitsevate tihaste populatsioonis sugude vahel, kuid seda mitte Tartu linnas. Maal lahendavad isased rasvatihased probleemi vähem kui emaslinnud. Sarnase tulemuse on saanud Cauchard jt (2017, 2024), kes leidsid, et metsaelupaigas lahendavad emased uudset probleemi edukamalt kui isased. Selle üheks põhjuseks on emaste suurem motivatsioon järglaste eest hoolitseda kui isastel (Cauchard jt, 2024). Isegi kui mõlemad vanalinnud toidavad poegi, siis emased hoolitsevad järglaste eest rohkem, sest nemad munevad ja hauvad mune (Cauchard jt, 2024). Näiteks kui emased on haudumise ajal pesas 60-83% oma ajast, siis isased on pesa läheduses vaid kolmandik ajast (Mota-Rojas jt, 2023). Teiseks põhjuseks on

arvatud, et isalindude hulgas esineb sagedamini paariväliseid kopulatsioone, mille tulemusena ei ole nad kindlad enda geneetilises isaduses ja seetõttu võivad olla vähem motiveeritud järglasi toitma (Preisner jt, 2017).

Vanemhool ja poegade toitmise seotud uudse probleemi lahendamine võivad olla seotud ka erinevustega hormoonides nagu prolaktiin, kortikosteron, gonadotropiinid (LH, FSH) ja steroidid (testosteron, progesteron, östradiol) (Mota-Rojas jt, 2023). Üldiselt järglaste toitmisel, prolaktiini kontsentratsiooni suurenemisel vanemhool suureneb, samas kui kortikosterooni baastaseme suurenemisel võib vanemhool väheneda (Mota-Rojas jt, 2023). Pärast haudumist vähenevad emas- ja isaslindudel steroidide ja gonadotropiinide tasemed (Mota-Rojas jt, 2023). Testosteron võib olenevalt liigist mõjutada isaste vanemhoolt (Goymann ja Dávila, 2017), kuid tõenäoliselt mitte rasvatihastel (van Duyse jt, 2002).

4.3 Iseloom

Iseloom võib soosida erinevaid alternatiivseid elukäigustrateegiaid, kus proaktiivsed isendid panustavad käitumisstrateegiale, mis maksimeerib sigimist, ja reaktiivsed isendid kasutavad strateegiat, mis maksimeerib nende ellujäämist (Cole ja Quinn, 2011). Proaktiivse iseloomuga isendid on tavaliselt julge käitumisfenotüübiga, mis väljendub madalamas hingamissageduses ja suure hoiatushüüete ja nokalöövide arvus (Hollander jt, 2008; Senar jt, 2017).

Leidsin, et hingamissageduse ja hoiatushüüete arvu vahel on negatiivne ja hingamissageduse ja nokalöövide arvu vahel on positiivne korrelatsioon. Probleemi lahendamine on oluliselt seotud hingamissagedusega, kus suurema hingamissagedusega (reaktiivse iseloomuga) isendid võivad lahendada Kilingi-Nõmme ja Tartu linna populatsioonides uudset probleemi tõenäolisemalt. Seos hingamissageduse ja iseloomu vahel ei ole siiski üheselt mõistetav. Hiirtel on varasemalt leitud, et stressiolukorras hoopiski agressiivsemad isendid (iseloomuomadus, mis on omane proaktiivse iseloomuga isenditele) kogevad suuremat adrenaliini ja on suurema hingamissagedusega (Réale jt, 2010).

Kuidas võiks reaktiivne iseloom soosida uudset käitumist? Vastupidiselt proaktiivsetele isenditele, reaktiivse iseloomuga isendid võivad olla arglikud, ent oma ümbruskonda avastatakse põhjalikult ja aeglaselt, kus energiat kulutatakse vähem ja ollakse pikema eluea, aeglase sigimise, kasvu ja ainevahetusega, madala sigimisedukusega ja tugeva immuunsüsteemiga (Réale jt, 2010). Olles aga arglik, on raske saada ligi ressursidele (Réale jt, 2010). Sellise iseloomuga isendid kalduvad elama elupaikades, mis on madala kvaliteedi (limieeritud toit), parasitismi ja kisklusega (Réale jt, 2010). Arglikud isendid võivad muutuda teisalt väga agressiivseks ja julgeks, kui konkurents on näiteks toidu ja/või elupaiga nappuse tõttu suur (Réale jt, 2010). Seega võiks uudne käitumine olla mitteoluline valikutegur tavapärastest tingimustes, kuid võib osutada reaktiivse iseloomuga isenditele kasulikuks kohastumuseks ebastabiilsetes ja uudsetes elupaikades, kus leidlikkus võimaldab paremini toitu leida ja ellu jääda.

4.4 Isendi kvaliteet ja sigimisedukus

Uudse probleemi lahendamine on osaliselt seotud sigimisedukusega. Käesolevas töös ei leitud probleemi lahendamise seost koorunud poegade või lennuvõimestunud poegade arvuga, nagu seda on varasemalt leitud maapopulatsioonis poegade mangumisega motiveeritud katses (Cauchard, 2013). Ka toidu kättesaadavusega motiveeritud katses, kus uuriti sigimisedukust linnas ja maal, saadi, et takistuse eemaldanud isendid on suurema koorumisedukuse ja lennuvõimestus rohkem poegi (Preisner jt, 2017). Siiski leidsin, et metsas elavatel tihastel on probleemi lahendamine seotud negatiivselt lennuvõimestunud linnupoegade kehakaaluga. Detailsem anlüüs näitas, et see seos kehtub just isalindudel ehk lennuvõimestunud poegade kehakaalu suurenemisel väheneb isaste rasvatihaste probleemi lahendamise tõenäosus. Siiski tuleb mainida, et see tulemus on küllaltki spekulatiivne ekstreemumite tõttu, mis mõjutavad seose kuju väga tugevalt. Teised uurijad on leidnud, et probleemi edukalt lahendanud emaslindude pojad ei ole suurema kehakaaluga (Cole jt, 2012). Varem ei ole leitud, et looduses lennuvõimestunud poegade kehakaal on seotud probleemi lahendamisega (Cauchard jt, 2017; Cole jt, 2012; Preisner jt, 2017). Linnupoegade väiksem kehakaal võib mõjutada isaste käitumist, sest näljased pojad manguvad rohkem ja stimuleerivad isaseid neid toitma. Emased on alati motiveeritud, kuid isaste motivatsioon sõltub kontekstist rohkem (nt Gow jt, 2013; Tanner jt, 2008). Heades tingimustes toidavad isased vähem kui emased, ent poegade nälja korral (väiksem kehakaal) suurendavad isased oma panust ja nende motivatsioon toitmiseks suureneb.

Siiski tuleb saadud tulemustesse suhtuda ettevaatlikkusega. Isaste vähene probleemi lahendamine maal võibolla seotud probleemülesande tüübi kui sellega, et isased ei ole innovatiivsed. Samuti võis tulemusi kallutada isaste väike valim.

See, millal munemist alustatakse võib mõjutada linnu võimet lahendada uudset probleemi: linnud, kes munevad ajaliselt hiljem (väiksema kvaliteediga emaslinnud), võivad probleemi rohkem lahendada kui linnud, kes munevad varem; olgugi et töös ei ole munemisaeg oluliselt seotud probleemi lahendamisega. Ka varasemalt ei ole leitud, et looduses või laboris on rasvatihaste probleemi lahendamine seotud munemisaajaga (Cauchard jt, 2013; 2017; Cole jt, 2012). Munemisaeg võib siiski osutada rasvatihaste puhul oluliseks, sest linnud ajastavad munemist röövikute kättesaadavusega, mis võib omakorda mõjutada sigimisedukust (Cauchard jt, 2017; Grunst jt, 2021). Ka keskkonnatingimused võivad munemisaega mõjutada, kus karmimas keskkonnas munetakse hiljem ja lennuvõimestunud pojad on väiksema kehamassiga (Cauchard jt, 2017). Antud töös ei ole munemisaeg oluliselt seotud lennuvõimestunud poegade kehakaaluga.

Käesolevas töös selgus, et suurema kehakaaluga täiskasvanud rasvatihased lahendavad probleemi tõenäolisemalt. Varasemalt ei ole leitud, et kehakaal mõjutab oluliselt rasvatihasel või Barbadosel leevikestel innovatiivse probleemi lahendamist (Audet jt, 2016; Serrano-Davies jt, 2017). Küll aga on leitud toiduga motiveeritud uuringus, et koduvarblased, kes on suurema kehakaaluga, lahendavad probleemi kiiremini kui väiksema kehakaaluga isendid (Papp jt, 2015). Isendi kvaliteet (kehakaal) võib mõjutada uudset probleemi lahendamist ja selle mõju võib erineda liikide vahel ja liigisiselt.

Kokkuvõttes, (I) Tartu linnas kui uudses elukeskkonnas ei lahendata uudset probleemi oluliselt paremini kui Kilingi-Nõmme populatsioonis. (II) Emased rasvatihased lahendavad probleemi edukamalt kui isased, kuid see ilmnes vaid maapopulatsioonis. (III) Hüpootees, et proaktiivse iseloomuga isendid lahendavad probleemi edukamalt kui reaktiivse iseloomuga isendid, ei pea paika. Probleemi lahendavad edukamalt reaktiivse iseloomuga isendid, kui eeldada, et suurem hingamissagedus peegeldab reaktiivset käitumist. (IV) Innovatiivse probleemi lahendamine ei ole seotud sigimisedukusega (koorunud ja lennuvõimestunud poegade). Ilmnes nõrk seos, et halvemas konditsioonis lennuvõimestunud poegade puhul lahendasid isaslinnud uudset probleemi edukamalt.

Kokkuvõte

Muutuvad keskkonningimused loovad isendi elukeskkonnas ootamatuid ja uudseid olukordi, seda eriti just linnakeskkonnas, kus lühikese aja jooksul puututakse kokku rohkem erinevate keskkonnastiimulitega (nt koduloomad, prügi kui uudne toiduessurs, müra, valgussaaste). Isendi innovatiivsest käitumisest ja iseloomust sõltub, kas ja kuidas ta tuleb toime uudsete olukordadega muutuv keskkonnas. Innovatiivset käitumist saab hõlpsasti hinnata läbi uudse probleemi lahendamise, kus linnu võime lahendada uutset probleemi võib mõjutada otseselt või kaudselt isendi sigimisedukust ja ellujäämist. Käesolevas töös valisin mudelliigiks rasvatihase, kes on tuntud oma innovatiivse käitumise poolest looduses. Lind on laialdase levikuga metsa- ja linnakeskkonnas, asustades meelsasti pesakaste ja taludes hästi häirimist, ilma et ta oma pesa hülgaks.

Töö eesmärgiks oli uurida pesitsevate täiskasvanud rasvatihaste innovatiivset käitumist 2023. aastal Tartu linnas ja Kilingi-Nõmme metsades, täpsemalt selle varieeruvuse põhjuseid ja seoseid sigimisedukusega. Innovatiivne käitumine seisnes uudse probleemi lahendamises, et pääseda pessa poegi toitma. Lindude iseloomu uurisin erinevate käitumistestidega. Madala hingamissageduse, suurema hoiatushüüete ja nokalöövide arvuga isendeid seostasin proaktiivse iseloomuga (ka julge käitumisfenotüübiga).

Töö käigus leidsin, et rasvatihaste uudse probleemi lahendamine ei erinenud Tartu linna (kui uudse elukeskkonna) ja Kilingi-Nõmme populatsioonides oluliselt. Sugu oli seotud probleemi lahendamisega vaid metsapopulatsioonis, kus emaslinnud lahendasid probleemi edukamalt kui isaslinnud. Muuhulgas leidsin, et probleemi lahendasid tõenäolisemalt parema kvaliteediga (suurema kehakaaluga) täiskasvanud rasvatihased. Eeldades, et hingamissagedus näitab reaktiivset käitumist, siis reaktiivse iseloomuga isendid lahendasid mõlemas populatsioonis uutset probleemi edukamalt. Sigimisedukus (koorunud ja lennuvõimestunud poegade arv) ei seostunud probleemi lahendamisega, kuid isased võisid näljasemate (väiksema kehakaaluga) poegade korral rohkem pingutada, et probleemi edukalt lahendada. Kokkuvõttes, rasvatihaste innovatiivne käitumine sarnaneb Tartu linnas ja Kilingi-Nõmme metsades. Isendite erinev innovatiivsus on metsas seotud soo ja hingamissagedusega.

Summary

Changing environmental conditions create unexpected and novel situations for individuals in their habitats, particularly in urban areas where a greater variety of environmental stimuli (e.g., domesticated animals, garbage as a novel food resource, noise, light pollution) are encountered over a short periods of time. How individuals cope with these unfamiliar scenarios in changing environments is determined by their innovative behavior and personality. Innovative behavior, which can be effectively assessed through problem-solving tasks, may significantly impact an individual's reproductive success and survival. For this study, I chose the great tit as the model species due to their known innovative behavior in the wild. This species is widespread and common both in rural and urban areas, readily nests in nest boxes, and tolerates disturbance without abandoning their nests.

The purpose of this study was to investigate the innovative behavior of the adult great tit during breeding season of 2023 in the city of Tartu and the rural areas of Kilingi-Nõmme, focusing specifically on the causes of behavioral variation and its associations with reproductive success. I measured innovative behavior using a novel problem-solving task that required the bird to enter a nest box to feed its nestlings. Additionally, I assessed the personality of the individuals through behavioral tests. Proactive personalities (bold behavioral phenotype) were identified by lower breathing rates, higher alarm call and increased (finger) pecking counts.

The study found that the ability to solve novel problem did not differ significantly between the urban population in Tartu (as a novel living environment) and the rural population in Kilingi-Nõmme. However, within the rural population, females were more successful at solving the problem than males. Furthermore, adult birds in better physical condition (heavier) were more likely to solve the problem. Birds with a higher breathing rate were more likely to solve the problem, when assuming that higher breathing rate, indicative of a reactive personality, were also more likely to succeed in problem-solving. Despite these findings, reproductive success was not associated with problem-solving ability. Overall, great tits exhibited similar levels of innovative behavior across different habitats. In the rural area, individual differences in innovativeness were linked to sex and breathing rate.

Tänuavaldused

Pühendan käesoleva töö selle valmimise käigus varalahkunud õele Tatjanale, kes on olnud mulle eeskujuks oma teotahte ja töökusega, toetanud mind emotsionaalselt Kilingi-Nõmmes välitöödel ja tundnud siirast huvi töö tulemuste vastu.

Soovin tänada enda juhendajat Vallo Tilgarit, kes pakkus mulle võimaluse osaleda projektis ja seejuures toetas mind terve magistritöö vältel. Aitäh, et oled jaganud enda teadmisi lindudest ja näidanud, kuidas tehakse teadust. Aitäh konstruktiivse tagasiside, soovitude ja tähelepanekute eest, mis on aidanud töö paremaks muuta.

Tänan projekti koordinaatoreid Dr. Blandine Doligez'i ja Dr. Laure Cauchard'i, kes on projekti kaasanud Tartu Ülikooli. Olen tänulik ka loomaökoloogia nooremteadurile Riin Viigipuule abi ja õpetuste eest välitöödel. Tänan ka kõiki teisi loomaökoloogia õppetoolist, kes on mind soovitustega toetanud.

Tänan rasvatihaseid, ilma kellelta ei oleks antud töö võimalik. Olen igavesti tänulik selle võimaluse eest uurida rasvatihaseid ja nende innovatiivset käitumist nendele omases elukeskkonnas ja saadud uutele teadmistele, kogemustele ja isiklikule arengule.

Lõpetuseks soovin tänada enda perekonda, kes on minusse alati uskunud ja olnud minu jaoks olemas. Tänan enda partnerit, kes on mind inspireerinud ja olnud mulle toeks rasketel perioodidel.

Kasutatud kirjandus

Viitamisel kasutati American Psychological Association 7th edition stiili.

- Amy, M., van Oers, K., ja Naguib, M. (2012). Worms under cover: Relationships between performance in learning tasks and personality in great tits (*Parus major*). *Animal Cognition*, 15(5), 763–770. <https://doi.org/10.1007/s10071-012-0500-3>
- Anderson, R. C., Searcy, W. A., Peters, S., Hughes, M., DuBois, A. L., ja Nowicki, S. (2017). Song learning and cognitive ability are not consistently related in a songbird. *Animal Cognition*, 20(2), 309–320. <https://doi.org/10.1007/s10071-016-1053-7>
- Aplin, L. M., Sheldon, B. C., ja Morand-Ferron, J. (2013). Milk bottles revisited: social learning and individual variation in the blue tit, *Cyanistes caeruleus*. *Animal Behaviour*, 85(6), 1225–1232. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.03.009>
- Atkore, V. M., ja Dasgupta, S. (2006). Himalayan Griffon Gyps himalayensis feeding on chir pine *Pinus roxburghii* needles. *Indian Birds*, 2(6). https://indianbirds.in/pdfs/IB2.6_Atkore_Dasgupta_Griffon.pdf
- Audet, J. N., Couture, M., Lefebvre, L., ja Jarvis, E. D. (2024). Problem-solving skills are predicted by technical innovations in the wild and brain size in passerines. *Nature Ecology and Evolution*, 8, 806–816. <https://doi.org/10.1038/s41559-024-02342-7>
- Audet, J. N., Ducatez, S., ja Lefebvre, L. (2016). The town bird and the country bird: Problem solving and immunocompetence vary with urbanization. *Behavioral Ecology*, 27(2), 637–644. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv201>
- Audet, J.-N., Couture, M., ja Jarvis, E. D. (2023). Songbird species that display more-complex vocal learning are better problem-solvers and have larger brains. *Science*, 381(6663), 1170–1175. <https://doi.org/https://doi.org/10.1126/science.adh3428>
- Balda, R. P., ja Kamil, A. C. (1989). A comparative study of cache recovery by three corvid species. *Animal Behaviour*, 38(3), 486–495.
- Barrett, L. P., Marsh, J. L., Boogert, N. J., Templeton, C. N., ja Benson-Amram, S. (2022). Links between personality traits and problem-solving performance in zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Royal Society Open Science*, 9(6). <https://doi.org/10.1098/rsos.212001>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., ja Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48. doi:10.18637/jss.v067.i01.
- Benson-Amram, S., ja Holekamp, K. E. (2012). Innovative problem solving by wild spotted hyenas. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1744). <https://doi.org/https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1450>

- Biondi, L. M., Bó, M. S., ja Vassallo, A. I. (2010). Inter-individual and age differences in exploration, neophobia and problem-solving ability in a Neotropical raptor (*Milvago chimango*). *Animal Cognition*, *13*(5), 701–710. <https://doi.org/10.1007/s10071-010-0319-8>
- Biondi, L. M., Fuentes, G., ja Susana, M. (2022). Behavioural factors underlying innovative problem-solving differences in an avian predator from two contrasting habitats. *Animal Cognition*, *25*(3), 529–543. <https://doi.org/10.1007/s10071-021-01569-2>
- Bogale, B. A., Sugawara, S., Sakano, K., Tsuda, S., ja Sugita, S. (2012). Long-term memory of color stimuli in the jungle crow (*Corvus macrorhynchos*). *Animal Cognition*, *15*(2), 285–291. <https://doi.org/10.1007/s10071-011-0439-9>
- Bókony, V., Lendvai, Á. Z., Vágási, C. I., Pătraș, L., Pap, P. L., Németh, J., Vincze, E., Papp, S., Preiszner, B., Seress, G., ja Liker, A. (2014). Necessity or capacity? Physiological state predicts problem-solving performance in house sparrows. *Behavioral Ecology*, *25*(1), 124–135. <https://doi.org/10.1093/beheco/art094>
- Bondo, K. J., ja Brigham, M. R. (2016). Plasticity by migrant yellow-rumped warblers: foraging indoors during unseasonable cold weather. *Society for Northwestern Vertebrate Biology*, *97*(2), 139–143.
- Boogert, N., Giraldeau, L.-A., ja Lefebvre, L. (2008). Song complexity correlates with learning ability in zebra finch males. *Animal Behaviour*, *76*(5), 1735–1741. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.08.009>
- Borgia, G., ja Gore, M. A. (1986). Feather stealing in the satin bowerbird (*Ptilonorhynchus violaceus*): male competition and the quality of display. *Animal Behaviour*, *34*(3), 727–738.
- Bouchard, J., Goodyer, W., ja Lefebvre, L. (2007). Social learning and innovation are positively correlated in pigeons (*Columba livia*). *Animal Cognition*, *10*(2), 259–266. <https://doi.org/10.1007/s10071-006-0064-1>
- Brodin, A., ja Urhan, A. U. (2014). Interspecific observational memory in a non-caching Parus species, the great tit *Parus major*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *68*(4), 649–656. <https://doi.org/10.1007/s00265-013-1679-2>
- Burnell, K. L., ja Tomback, D. F. (1985). Steller's Jays Steal Gray Jay Caches: Field and Laboratory Observations. *The Auk*, *102*(2), 417–419.
- Burnham, K. P., ja Anderson, D. R. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach Second Edition*. Springer-Verlag New York, Inc.
- Carere, C., Drent, P. J., Privitera, L., Koolhaas, J. M., ja Groothuis, T. G. G. (2005). Personalities in great tits, *Parus major*: stability and consistency. *Animal Behaviour*, *70*(4), 795–805. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.01.003>

- Cauchard, L., Angers, B., Boogert, N. J., Lenarth, M., Bize, P., ja Doligez, B. (2017). An experimental test of a causal link between problem-solving performance and reproductive success in wild great tits. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00107>
- Cauchard, L., Bize, P., ja Doligez, B. (2024). How to solve novel problems: the role of associative learning in problem-solving performance in wild great tits *Parus major*. *Animal Cognition*, 27(1). <https://doi.org/10.1007/s10071-024-01872-8>
- Cauchard, L., Boogert, N. J., Lefebvre, L., Dubois, F., ja Doligez, B. (2013). Problem-solving performance is correlated with reproductive success in a wild bird population. *Animal Behaviour*, 85(1), 19–26. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.10.005>
- Cauchard, L., ja Doligez, B. (2023). Editorial: Links between cognition and fitness: Mechanisms and constraints in the wild. *Frontiers in Ecology and Evolution*. <https://doi.org/https://doi.org/10.3389/fevo.2022.1113701>
- Cockrem, J. F. (2007). Stress, corticosterone responses and avian personalities. *Journal of Ornithology*, 148(2). <https://doi.org/10.1007/s10336-007-0175-8>
- Cole, E. F., Cram, D. L., ja Quinn, J. L. (2011). Individual variation in spontaneous problem-solving performance among wild great tits. *Animal Behaviour*, 81(2), 491–498.
- Cole, E. F., Morand-Ferron, J., Hinks, A. E., ja Quinn, J. L. (2012). Cognitive ability influences reproductive life history variation in the wild. *Current Biology*, 22(19), 1808–1812. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.07.051>
- Cole, E. F., ja Quinn, J. L. (2011). Personality and problem-solving performance explain competitive ability in the wild. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1731). <https://doi.org/https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1539>
- Cooke, A. C., Davidson, G. L., van Oers, K., ja Quinn, J. L. (2021). Motivation, accuracy and positive feedback through experience explain innovative problem solving and its repeatability. *Animal Behaviour*, 174, 249–261. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2021.01.024>
- Cristol, D. A., ja Switzer, P. v. (1975). Avian prey-dropping behavior. II. American crows and walnuts. *Behavioral Ecology*, 10(3). <https://doi.org/https://doi.org/10.1093/beheco/10.3.220>
- Daniels, S. E., Fanelli, R. E., Gilbert, A., ja Benson-Amram, S. (2019). Behavioral flexibility of a generalist carnivore. *Animal Cognition*, 22(3), 387–396. <https://doi.org/10.1007/s10071-019-01252-7>
- Delgado-V, C. A., ja Correa-H, J. C. (2015). Sugar Packet Opening by Noisy Miners (*Manorina melanocephala*): A Novel Foraging Behavior. *The Wilson Journal of Ornithology*, 127(3), 542–544. <https://www.jstor.org/stable/24640626>

- Dixon, M. M., Jones, P. L., Ryan, M. J., Carter, G. G., ja Page, R. A. (2022). Long-term memory in frog-eating bats. *Current Biology*, 32(12), R557–R558. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.05.031>
- Dochtermann, N. A., Schwab, T., ja Sih, A. (2014). The contribution of additive genetic variation to personality variation: Heritability of personality. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1798). <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2201>
- Drent, P. J., van Oers, K., ja van Noordwijk, A. J. (2003). Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270(1510). <https://doi.org/https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2168>
- Ducatez, S., Audet, J. N., ja Lefebvre, L. (2013). Independent appearance of an innovative feeding behaviour in Antillean bullfinches. *Animal Cognition*, 16(3), 525–529. <https://doi.org/10.1007/s10071-013-0612-4>
- Ducatez, S., Clavel, J., ja Lefebvre, L. (2015). Ecological generalism and behavioural innovation in birds: Technical intelligence or the simple incorporation of new foods? *Journal of Animal Ecology*, 84(1), 79–89. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12255>
- Ducatez, S., Lefebvre, L., Sayol, F., Audet, J. N., ja Sol, D. (2020a). Host Cognition and Parasitism in Birds: A Review of the Main Mechanisms. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.00102>
- Ducatez, S., Sol, D., Sayol, F., ja Lefebvre, L. (2020b). Behavioural plasticity is associated with reduced extinction risk in birds. *Nature Ecology and Evolution*, 4(6), 788–793. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1168-8>
- Estók, P., Zebok, S., ja Siemers, B. M. (2010). Great tits search for, capture, kill and eat hibernating bats. *Biology Letters*, 6(1), 59–62. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0611>
- Fisher, J. B., ja Hinde, R. A. (1949). The opening of milk bottles by birds.*.
- Friard, O. ja Gamba, M. (2016). BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 1325–1330. doi:10.1111/2041-210X.12584
- Gow, E. A., Musgrove, A. B., ja Wiebe, K. L. (2013). Brood age and size influence sex-specific parental provisioning patterns in a sex-role reversed species. *Journal of Ornithology*, 154(2), 525-535. <https://doi.org/10.1007/s10336-012-0923-2>
- Goymann, W., ja Dávila, P. F. (2017). Acute peaks of testosterone suppress paternal care: Evidence from individual hormonal reaction norms. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1857). <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0632>
- Griffin, A. S., ja Diquelou, M. C. (2015). Innovative problem solving in birds: a cross-species comparison of two highly successful passerines. *Animal Behaviour*, 100, 84–94. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.11.012>

- Griffin, A. S., Diquelou, M., ja Perea, M. (2014). Innovative problem solving in birds: a key role of motor diversity. *Animal Behaviour*, *92*, 221–227.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.04.009>
- Griffin, A. S., ja Guez, D. (2014). Innovation and problem solving: A review of common mechanisms. *Behavioural Processes*, *109*, 121–134.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.08.027>
- Grunst, A. S., Grunst, M. L., Pinxten, R., ja Eens, M. (2020). Sources of individual variation in problem-solving performance in urban great tits (*Parus major*): Exploring effects of metal pollution, urban disturbance and personality. *Science of The Total Environment*, *749*.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141436>
- Grunst, A. S., Grunst, M. L., Staes, N., Thys, B., Pinxten, R., ja Eens, M. (2021). Serotonin transporter (SERT) polymorphisms, personality and problem-solving in urban great tits. *Scientific Reports*, *11*(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-021-03466-7>
- Healy, S. D. (1995). Spatial memory in rufous hummingbirds (*Selasphorus rufus*): A field test. *Animal Learning & Behavior*, *23*(1).
- Hollander, F. A., van Overveld, T., Tokka, I., ja Matthysen, E. (2008). Personality and Nest Defence in the Great Tit (*Parus major*). *Ethology*, *114*(4), 405–412.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2008.01488.x>
- Hämäläinen, L., Mappes, J., Rowland, H. L., Teichmann, M., ja Thorogood, R. (2020). Social learning within and across predator species reduces attacks on novel aposematic prey. *Animal Ecology*, *89*(5), 1153–1164. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13180>
- Isden, J., Panayi, C., Dingle, C., ja Madden, J. (2013). Performance in cognitive and problem-solving tasks in male spotted bowerbirds does not correlate with mating success. *Animal Behaviour*, *86*(4), 829–838. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.07.024>
- Jiménez-Ortega, D., Kolm, N., Immler, S., Maklakov, A. A., ja Gonzalez-Voyer, A. (2020). Long life evolves in large-brained bird lineages*. *Evolution*, *74*(12), 2617–2628.
<https://doi.org/10.1111/evo.14087>
- Jo, H., McCune, K. B., Jablonski, P. G., ja Lee, S. im. (2023). Long-term memory of experienced jays facilitates problem-solving by naïve group members in the wild. *Scientific Reports*, *13*(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-023-46666-z>
- Keagy, J., Savard, J.-F., ja Borgia, G. (2009). Male satin bowerbird problem-solving ability predicts mating success. *Animal Behaviour*, *78*(4), 809–817.
- Koosa, K., ja Tilgar, V. (2016). Is hissing behaviour of incubating great tits related to reproductive investment in the wild? *Acta Ethologica*, *19*(3), 173–180. <https://doi.org/10.1007/s10211-016-0239-y>
- Kozlovsky, D. Y., Branch, C. L., ja Pravosudov, V. v. (2015). Problem-solving ability and response to novelty in mountain chickadees (*Poecile gambeli*) from different elevations.

- Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69(4), 635–643. <https://doi.org/10.1007/s00265-015-1874-4>
- Krams, I., Vrublevska, J., Koosa, K., Krama, T., Mierauskas, P., Rantala, M. J., ja Tilgar, V. (2014). Hissing calls improve survival in incubating female great tits (*Parus major*). *Acta Ethologica*, 17(2), 83–88. <https://doi.org/10.1007/s10211-013-0163-3>
- Kummer, H., ja Goodall, J. (1985). Conditions of innovative behaviour in primates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 308(1135). <https://doi.org/https://doi.org/10.1098/rstb.1985.0020>
- Laine, V. N., Gossmann, T. I., Schachtschneider, K. M., Garroway, C. J., Madsen, O., Verhoeven, K. J. F., de Jager, V., Megens, H. J., Warren, W. C., Minx, P., Crooijmans, R. P. M. A., Corcoran, P., The Great Tit HapMap Consortium., Sheldon, B. C., Slate, J., Zeng, K., vanOers, K., Visser, M. E., ja Groenen, M. A. M. (2016). Evolutionary signals of selection on cognition from the great tit genome and methylome. *Nature Communications*, 7. <https://doi.org/10.1038/ncomms10474>
- Landová, E., Hotová Svádová, K., Fuchs, R., Štys, P., ja Exnerová, A. (2017). The effect of social learning on avoidance of aposematic prey in juvenile great tits (*Parus major*). *Animal Cognition*, 20(5), 855–866. <https://doi.org/10.1007/s10071-017-1106-6>
- Lee, V. E., ja Thornton, A. (2021). Animal Cognition in an Urbanised World. In *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.633947>
- Lefebvre, L., ja Sol, D. (2008). Brains, lifestyles and cognition: Are there general trends? *Brain, Behavior and Evolution*, 72(2), 135–144. <https://doi.org/10.1159/000151473>
- Lermite, F., Peneaux, C., ja Griffin, A. S. (2017). Personality and problem-solving in common mynas (*Acridotheres tristis*). *Behavioural Processes*, 134, 87–94. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.beproc.2016.09.013>
- Levey, D. J., Londoño, G. A., Ungvari-Martin, J., Hiersoux, M. R., Jankowski, J. E., Poulsen, J. R., Stracey, C. M., ja Robinson, S. K. (2009). Urban mockingbirds quickly learn to identify individual humans. *PNAS*, 106(22), 8959–8962. <https://doi.org/10.1073/pnas.0811422106>
- Levey, D. J., Poulsen, J. R., Schaeffer, A. P., Deochand, M. E., Oswald, J. A., Robinson, S. K., ja Londoño, G. A. (2023). Wild mockingbirds distinguish among familiar humans. *Scientific Reports*, 13(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-023-36225-x>
- Liker, A. S., ja Bókony, V. (2009). Larger groups are more successful in innovative problem solving in house sparrows. *PNAS*, 106(19), 7893–7898. <https://doi.org/https://doi.org/10.1073/pnas.0900042106>
- MacKay, J. R., ja Haskell, M. J. (2015). Consistent Individual Behavioral Variation: The Difference between Temperament, Personality and Behavioral Syndromes. *Animals*, 5(3), 455–478. <https://doi.org/https://doi.org/10.3390/ani5030366>

- Mateos-Gonzalez, F., Quesada, J., ja Senar, J. C. (2011). Sexy birds are superior at solving a foraging problem. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 7(5). <https://doi.org/https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.0163>
- Morand-Ferron, J., Cole, E. F., ja Quinn, J. L. (2016). Studying the evolutionary ecology of cognition in the wild: a review of practical and conceptual challenges. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 91(2), 367–389. <https://doi.org/10.1111/brv.12174>
- Morand-Ferron, J., Cole, E. F., Rawles, J. E. C., ja Quinn, J. L. (2011). Who are the innovators? A field experiment with 2 passerine species. *Behavioral Ecology*, 22(6), 1241–1248. <https://doi.org/https://doi.org/10.1093/beheco/arr120>
- Morand-Ferron, J., ja Quinn, J. L. (2011). Larger groups of passerines are more efficient problem solvers in the wild. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(38), 15898–15903. <https://doi.org/10.1073/pnas.1111560108>
- Morinay, J., Cauchard, L., Bize, P., ja Doligez, B. (2020). The Role of Cognition in Social Information Use for Breeding Site Selection: Experimental Evidence in a Wild Passerine Population. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.559690>
- Mota-Rojas, D., Marcet-Rius, M., Domínguez-Oliva, A., Buenhombre, J., Daza-Cardona, E. A., Lezama-García, K., Olmos-Hernández, A., Verduzco-Mendoza, A., ja Bienboire-Frosini, C. (2023). Parental behavior and newborn attachment in birds: life history traits and endocrine responses. In *Frontiers in Psychology*, 14. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2023.1183554>
- Neuschulz, E. L., Mueller, T., Bollmann, K., Gugerli, F., ja Böhning-Gaese, K. (2014). Seed perishability determines the caching behaviour of a food-hoarding bird. *Animal Ecology*, 84(1), 71-78. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12283>
- Osbrink, A., Meatte, M. A., Tran, A., Herranen, K. K., Meek, L., Murakami-Smith, M., Ito, J., Bhadra, S., Nunnenkamp, C., ja Templeton, C. N. (2021). Traffic noise inhibits cognitive performance in a songbird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288(1944). <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2851>
- Overington, S. E., Cauchard, L., Côté, K.-A., ja Lefebvre, L. (2011a). Innovative foraging behaviour in birds: What characterizes an innovator? *Behavioural Processes*, 87(3), 274-285. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.beproc.2011.06.002>
- Overington, S. E., Griffin, A. S., Sol, D., ja Lefebvre, L. (2011b). Are innovative species ecological generalists? A test in North American birds. *Behavioral Ecology*, 22(6), 1286–1293. <https://doi.org/10.1093/beheco/arr130>

- Papp, S., Vincze, E., Preiszner, B., Liker, A., ja Bókony, V. (2015). A comparison of problem-solving success between urban and rural house sparrows. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69(3), 471–480. <https://doi.org/10.1007/s00265-014-1859-8>
- Perrins, C.M. (1979). British tits. William Collins Sons & Co Ltd, Glasgow.
- Pesendorfer, M. B., Sillett T. S., Koenig W. D., ja Morrison, S. A. (2016). Scatter-hoarding corvids as seed dispersers for oaks and pines: A review of a widely distributed mutualism and its utility to habitat restoration. *The Condor*, 118(2), 215-237. <https://doi.org/10.1650/CONDOR-15-125.1>
- Pfeffer, K., Fritz, J., ja Kotrschal, K. (2002). Hormonal correlates of being an innovative greylag goose, *Anser anser*. *Animal Behaviour*, 63(4), 687–695. <https://doi.org/https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1949>
- Prasher, S., Evans, J. C., Thompson, M. J., ja Morand-Ferron, J. (2019). Characterizing innovators: Ecological and individual predictors of problem-solving performance. *PLoS ONE*, 14(6). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0217464>
- Preiszner, B., Papp, S., Pipoly, I., Seress, G., Vincze, E., Liker, A., ja Bókony, V. (2017). Problem-solving performance and reproductive success of great tits in urban and forest habitats. *Animal Cognition*, 20(1), 53–63. <https://doi.org/10.1007/s10071-016-1008-z>
- Quader, S. (2006). What Makes a Good Nest? Benefits of Nest Choice to Female Baya Weavers (*Ploceus philippinus*). *The Auk*, 123(2), 475–486. <https://doi.org/10.1093/auk/123.2.475>
- Quinn, J. L., Cole, E. F., Reed, T. E., ja Morand-Ferron, J. (2016). Environmental and genetic determinants of innovativeness in a natural population of birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1690). <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0184>
- R Core Team, 2021. R. The R Foundation for Statistical Computing.
- Réale, D., Garant, D., Humphries, M. M., Bergeron, P., Careau, V., ja Montiglio, P. O. (2010). Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1560), 4051-4063. doi: 10.1098/rstb.2010.0208
- Riters, L. v. (2011). Pleasure seeking and birdsong. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 35(9), 1837–1845. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2010.12.017>
- Rowell, M. K., Pillay, N., ja Rymer, T. L. (2021). Problem solving in animals: Proposal for an ontogenetic perspective. *Animals*, 11(3), 1-21. <https://doi.org/10.3390/ani11030866>
- Salwiczek, L. H., Watanabe, A., ja Clayton, N. S. (2010). Ten years of research into avian models of episodic-like memory and its implications for developmental and comparative cognition. *Behavioural Brain Research*, 215(2), 221–234.

- Sayol, F., Sol, D., ja Pigot, A. L. (2020). Brain Size and Life History Interact to Predict Urban Tolerance in Birds. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.00058>
- Senar, J. C., Garamszegi, L. Z., Tilgar, V., Biard, C., Moreno-Rueda, G., Salmón, P., Rivas, J. M., Sprau, P., Dingemanse, N. J., Charmantier, A., Demeyrier, V., Naválpotro, H., ja Isaksson, C. (2017). Urban great tits (*Parus major*) show higher distress calling and pecking rates than rural birds across Europe. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00163>
- Serrano-Davies, E., O'Shea, W., ja Quinn, J. L. (2017). Individual foraging preferences are linked to innovativeness and personality in the great tit. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71(11). <https://doi.org/10.1007/s00265-017-2389-y>
- Sherry, D. (1984). Food storage by black-capped chickadees: Memory for the location and contents of caches. *Animal Behaviour*, 32(2), 451–464.
- Shettleworth, S. J., ja Krebs, J. R. (1982). How marsh tits find their hoards: the roles of site preference and spatial memory. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 8(4), 354–375.
- Sih, A., ja del Giudice, M. (2012). Linking behavioural syndromes and cognition: A behavioural ecology perspective. In *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1603), 2762–2772. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0216>
- Slagsvold, T., ja Wiebe, K. L. (2011). Social learning in birds and its role in shaping a foraging niche. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1567). <https://doi.org/https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0343>
- Sol, D., Duncan, R. P., Blackburn, T. M., Cassey, P., ja Lefebvre, L. (2005). Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments. *PNAS*, 102(15), 5460–5465. <https://doi.org/10.1073/pnas.0408145102>
- Sol, D., Griffin, A. S., Bartomeus, I., ja Boyce, H. (2011). Exploring or avoiding novel food resources? the novelty conflict in an invasive bird. *PLoS ONE*, 6(5). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019535>
- Sol, D., Lapiedra, O., ja González-Lagos, C. (2013). Behavioural adjustments for a life in the city. *Animal Behaviour*, 85(5), 1101–1112. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.01.023>
- Sol, D., Olkowicz, S., Sayol, F., Kocourek, M., Zhang, Y., Marhounová, L., Osadnik, C., Corssmit, E., Garcia-Porta, J., Martin, T. E., Lefebvre, L., ja Němec, P. (2022). Neuron numbers link innovativeness with both absolute and relative brain size in birds. *Nature Ecology and Evolution*, 6(9), 1381–1389. <https://doi.org/10.1038/s41559-022-01815-x>
- Sol, D., Székely, T., Liker, A., ja Lefebvre, L. (2007). Big-brained birds survive better in nature. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1611).

- <https://doi.org/https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3765>
- Sol, D., Timmermans, S., ja Lefebvre, L. (2002). Behavioural flexibility and invasion success in birds. *Animal Behaviour*, 63(3), 495–502.
- <https://doi.org/https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1953>
- Tanner, M., Kölliker, M., ja Richner, H. (2008). Differential food allocation by male and female great tit, *Parus major*, parents: are parents or offspring in control? *Animal Behaviour*, 75(4), 1563–1569.
- Telve, K. (2018). Rasvatihane, in: Linnuatlas. Eesti haudelindude levik ja arvukus. Eesti Ornitoloogiaühing, Tartu, pp. 360–361
- Templeton, C. N., Laland, K. N., ja Boogert, N. J. (2014). Does song complexity correlate with problem-solving performance in flocks of zebra finches? *Animal Behaviour*, 92, 63–71.
- <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.03.019>
- Thornton, A., ja Lukas, D. (2012). Individual variation in cognitive performance: developmental and evolutionary perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1603), 2773–2783.
- <https://doi.org/https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0214>
- Thys, B., Pinxten, R., Raap, T., de Meester, G., Rivera-Gutierrez, H. F., ja Eens, M. (2017). The Female Perspective of Personality in a Wild Songbird: Repeatable Aggressiveness Relates to Exploration Behaviour. *Scientific Reports*, 7(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-017-08001-1>
- Tilgar, V., ja Koosa, K. (2019). Hissing females of great tits (*Parus major*) have lower breeding success than non-hissing individuals. *Ethology*, 125(12), 949–956.
- <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/eth.12952>
- Timm, K., Tilgar, V., ja Saag, P. (2015). DRD4 gene polymorphism in great tits: gender-specific association with behavioural variation in the wild. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69(5), 729–735. <https://doi.org/10.1007/s00265-015-1887-z>
- Toxopeus, I. B., Sterck, E. H. M., van Hooff, J. A. R. A. M., Spruijt, B. M., ja Heeren, T. J. (2005). Effects of trait anxiety on performance of socially housed monkeys in a learning test. *Brill*, 142(9–10), 1269–1287. <https://doi.org/https://doi.org/10.1163/156853905774539373>
- van Duyse, E., Pinxten, R., ja Eens, M. (2002). Effects of Testosterone on Song, Aggression, and Nestling Feeding Behavior in Male Great Tits, *Parus major*. *Hormones and Behavior*, 41(2), 178–186.
- van Horik, J. O., Langley, E. J. G., Whiteside, M. A., ja Madden, J. R. (2017). Differential participation in cognitive tests is driven by personality, sex, body condition and experience. *Behavioural Processes*, 134, 22–30.
- <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.beproc.2016.07.001>

- van Horik, J. O., ja Madden, J. R. (2016). A problem with problem solving: Motivational traits, but not cognition, predict success on novel operant foraging tasks. *Animal Behaviour*, 114, 189–198. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.02.006>
- Vincze, E., Kačergytė, I., Mussoi, J. G., Urhan, U., ja Brodin, A. (2024). *Are comparable studies really comparable? Suggestions from a problem-solving experiment on urban and rural great tits*. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-4027997/v1>
- Vincze, E., ja Kovács, B. (2022). Urbanization's Effects on Problem Solving Abilities: A Meta-Analysis. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.834436>
- Vincze, E., Pipoly, I., Seress, G., Preiszner, B., Papp, S., Németh, B., Liker, A., ja Bókony, V. (2019). Great tits take greater risk toward humans and sparrowhawks in urban habitats than in forests. *Ethology*. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/eth.12922>
- Wetzel, D. P. (2017). Problem-solving skills are linked to parental care and offspring survival in wild house sparrows. *Ethology*, 123(6–7), 475–483. <https://doi.org/10.1111/eth.12618>
- Yoshiaki, N., ja Hiroyoshi, H. (2001). When and where did crows learn to use automobiles as nutcrackers? *Tohoku Psychologica Folia*, 60, 93–97. <https://tohoku.repo.nii.ac.jp/record/1503/files/0040-8743-2001-60-93.pdf>
- Zsolt Garamszegi, L., Erritzøe, J., ja Pape Møller, A. (2007). Feeding innovations and parasitism in birds. *Biological Journal of the Linnean Society*, 90. <https://academic.oup.com/biolinnean/article/90/3/441/2701158>

Lisad

Lisa 1. Ülevaade innovatiivsuse katsetest laboris ja looduses. PS! Tegemist ei ole lõpliku loeteluga.

Probleemülesanne	Keskkond	Liik	Mõjutegurid	Mõju esinemine	Viide
Probleemi lahendamine (värvide seostamine toidu preemiaga)	laboris	Rasvatihased (<i>Parus major</i>), ainult isased	Motivatsioon, iseloom	+ -	Amy jt, 2012
Viis kognitiivset testi: toidu otsimine, värvide eristamine (+ tagurpidi), <i>detour-reaching</i> , ruumiline õppimine	labor	Laulusidrik (<i>Melospiza melodia</i>)	Neofobia	+	Anderson jt, 2016
Probleemi lahendamine neljas erinevas variatsioonis (takistuse eemaldamine, kas tõmmates/koputades, haarates/ümberpöörates, augustades/rebestades, liigutades)	labor	203 värvulist 15 liigist, kellest 13 olid loodusest kinnipüütud ja kaks olid kodustatud	Aju suurus, motoorsus, katsetingimused (loodusest kinnipüütud vs kodustatud, kehaseisund, toit, püüdmiskoht, paastumisaeg) iseloom (arglikkus, neofobia)	+ - -	Audet jt, 2024
Probleem lahendamine (assotsiatiivne õppimine, tagurpidi õppimine, enesekontroll)	labor	23 Põhja-Ameerika linnuliiki, kellest 19 olid looduses kinni püütud laululinnu liiki, 2 kodustatud laululinnu liiki ja 2 loodusest kinni püütud mitte laulvat liiki.	Aju suurus, kehaseisund, laulu keerukus	+ + +	Audet jt, 2023

Probleemülesanne	Keskkond	Liik	Mõjutegurid	Mõju esinemine	Viide
Probleemi lahendamine (kaane-sahtli ülesanne, värvide eristamine)	labor	Barbados leevike (<i>Loxigilla barbadensis</i>)	Linnastumise määär,	+	Audet jt, 2016
			immuno-kompetents,	+	
			temperament (neofobia, julgus),	-	
			jooksme pikkus,	-	
			sugu,	-	
			kehakaal,	-	
			kehaseisund	-	
Kolme probleemi lahendamine (nööri tõmbamine, traadi eemaldamine, kaane ümberpööramine)	labor	Sebra-amadiin (<i>Taeniopygia guttata</i>)	Sugu,	-	Barrett jt, 2022
			domineerimine,	+	
			julgus,	+	
			aktiivsus,	-	
			riskikäitumine,	-	
			kangekaelsus,	+	
			agressiivsus	-	
Probleemi lahendamine (kaane tõmbamine,	labor	Väikekarakaara (<i>Milvago chimango</i>)	Uudishimulikkus,	-	Biondi jt, 2010
			neofobia,	+	
			vanus	+	
Probleemi lahendamine	labor	Väikekarakaara	Elupaik,	+	Biondi jt, 2022

Probleemülesanne	Keskkond	Liik	Mõjutegurid	Mõju esinemine	Viide
(kaane tõmbamine, lükkamine, libistamine, kergitamine)			sugu,	-	
			neofobia,	+	
			uudishimulikkus,	+	
			motoorika	+	
Probleemi lahendamine (toidu omastamine nelja erineva söötjaga).	labor	Koduvarblane (<i>Passer domesticus</i>)	TAS,	-	Bokony jt, 2013
			kusihape,	-	
			MDA,	-	
			tGSH,	+	
			kortikosteroon,	+	
			<i>Coccidiasina</i> parasiidid,	+	
			kehamass,	-	
Probleemi lahendamine	labor	Sebra-amadiin, ainult isased	Laulu keerukus,	+	Boogert jt, 2008
			õppimiskiirus	+	
Probleemi lahendamine (nööri tõmbamine)	loodus	Rasvatihane	Sigimisedukus (kurna suurus, koorumisedukus, lennuvõimestunud poegade arv),	+	Cauchard jt, 2013
			munemiskuupäev,	-	
			vanemhool (mitu korda pesakasti külastati),	-	

Probleemülesanne	Keskkond	Liik	Mõjutegurid	Mõju esinemine	Viide
			vanalindude kehaseisund,	+	
			linnupoegade kehaseisund,	-	
			neofobia,	+	
			sugu	-	
Probleemi lahendamine (nööri tõmbamine)	loodus	Rasvatihane	Sigimisedukus (kurna suurus),	+	Cauchard jt, 2017
			munemiskuupäev,	-	
			linnupoegade arv (teisel päeval),	-	
			aasta,	+	
			sugu,	+	
			motivatsioon,	-	
			linnupoegade keskmine kehakaal,	-	
			linnupoegade keskmine jooksme pikkus	+	
Probleemi lahendamine (kangi tõmbamine)	labor	Rasvatihane	Sugu,	-	Cole jt, 2011
			vanus,	+	
			kehaseisund,	-	
			päritolu,	+	
			aastaaeg (talv),	+	

Probleemülesanne	Keskkond	Liik	Mõjutegurid	Mõju esinemine	Viide
Probleemi lahendamine (kangi tõmbamine)	labor	Rasvatihane	neofobia,	-	Cole jt, 2012
			uudishimulikkus	-	
			Munemiskuupäev,	-	
			kurna suurus,	+	
			pesa hülgamine,	+	
			lennuvõimestunud poegade arv,	+	
			lennuvõimestunud poegade keskmise kehamass,	-	
			toidukvaliteet (röövikute arv),	-	
			vanemhool (toitmine),	-	
			elupaigakvaliteet,	-	
			vanus,	-	
			sugu,	+/-	
aasta	+/-				
Probleemi lahendamine (kangi tõmbamine)	labor	Rasvatihane	Iseloom (uudishimulikkus),	+	Cole ja Quinn, 2011
			kehasuurus,	-	
			neofobia,	-	

Probleemülesanne	Keskkond	Liik	Mõjutegurid	Mõju esinemine	Viide
			motivatsioon,	-	
			vanus,	+	
			päritolu,	-	
			konkurents	+	
Probleemi lahendamine (kangi tõmbamine)	labor	Rasvatihane	Iseloom (uudishimulikkus),	-	Cooke jt, 2021
			motivatsioon (näljasus),	+	
			varasem kogemus,	+	
			sugu	-	
Probleemi lahendamine (takistuse eemaldamine)	loodus	Rasvatihane	metallireostus,	-	Grunst jt, 2020
			linnast tingitud häiring,	+	
			sigimisedukus,	-	
			uudishimulikkus,	-	
Probleemi lahendamine (takistuse eemaldamine)	labor	Rasvatihane	SERT polümorfism,	+	Grunst jt, 2021
			munemiskuupäev,	+	
			lennuvõimestunud poegade arv,	-	
			sugu,	+	

Probleemülesanne	Keskkond	Liik	Mõjutegurid	Mõju esinemine	Viide
Kuus erinevat kognitiivsuse testi	labor	Faasan (<i>Phasianus colchicus</i>), linnupojad	julgus,	-	van Horik jt, 2017
			uudishimulikkus,	+	
			neofobia,	+	
			Sugu,	+	
			kehaseisund (kehamass),	+	
Probleemi lahendamine (ukse avamine)	loodus	Lääne-sininäär (<i>Aphelocoma wollweberi</i>)	iseloомуomadused (julgus, aktiivsus, motivatsioon),	+	Jo jt, 2023
			Varasem kogemus	+	
Probleemi lahendamine (takistuse eemaldamine)	labor	Mägiti hane (<i>Poecile gambeli</i>)	Erinev kõrgus,	+	Kozlovsky jt, 2015
			sugu,	-	
			neofobia	-	
Probleemi lahendamine (toidu vältimine)	labor	Rasvati hane	Saak (söödav vs. mitte),	+	Landová jt, 2017
			õppimine teiselt linnult,	+	
Probleemi lahendamine	labor	Mainakuldnokk (<i>Acridotheres tristis</i>)	Neofobia,	-	Lermite jt, 2017
			neofiilia	-	
			konkurentsivõime,	-	
			uudishimulikkus	+	
Probleemi lahendamine	labor	Koduvarblane	sooline koosseis,	-	Liker ja Bókony, 2009

Probleemülesanne	Keskkond	Liik	Mõjutegurid	Mõju esinemine	Viide
(kaane eemaldamine)			grupi suurus,	+	
			elupaik,	+	
			neofobia,	-	
Probleemi lahendamine (kangi tõmbamine)	labor, loodus	Rasvatihane, sinitihane (<i>Cyanistes caeruleus</i>)	Vanus,	+	Morand-Ferron jt, 2011
			asupaik (labor vs. loodus),	+	
			liik,	-	
			sugu,	-	
			tiiva pikkus	-	
Kuue erineva probleemi lahendamine (nööri tõmbamine)	loodus	Rasvatihane, sinitihane	Grupi suurus,	+	Morand-Ferron ja Quinn, 2011
			varasem kogemus,	+	
			katse läbiviimise aeg (päeval/ööpäevaringelt),	-	
			neofobia,	-	
			kisklusrisk (seadme kaugus tihedast taimkattest, 1m või 4m)	+	
Probleemi lahendamine (kangi tõmbamine)	loodus	Kaelus-kärbsenäpp (<i>Ficedula albicollis</i>)	Motivatsioon,	+	Morinay jt, 2020
			sugu,	+	
			vanus,	+	

Probleemülesanne	Keskkond	Liik	Mõjutegurid	Mõju esinemine	Viide
Probleemi lahendamine (<i>detour-reaching</i> , kaane ümberpööramine, nõõri tõmbamine)	labor	Sebra-amadiin	kurna suurus (rasvatihane)	+	Osbrink jt, 2021
			Liiklusmüra,	+	
			õppimine teiselt linnult, neofobia	- +	
Probleemi lahendamine (toidu omastamine nelja erineva söötjaga)	labor	Koduvarblane	Linnastumise määr (ehitiste tihedus, taimkate, tehisteede olemasolu, inimpopulatsiooni tihedus),	+	Papp jt, 2015
			püügi kuupäev,	-	
			püügi kellaaeg,	-	
			elupaik,	-	
			sugu,	+	
			kehakaal,	+	
			jooksme pikkus,	-	
			kehaseisund	-	
Kahe probleemi lahendamine (takistuse eemaldamine, toidu hankimine)	loodus	Rasvatihane	Sigimisedukus (kurna suurus, koorumisedukus, lennuvõimestunud poegade arv, linnupoegade keskmise kehakaal),	+/-	Preisner jt, 2017
			lennuvõimestunud poegade osakaal	-	

Probleemülesanne	Keskkond	Liik	Mõjutegurid	Mõju esinemine	Viide
			linnupoegade keskmine jooksme pikkus	-	
			vastus kisklusele ja inimhäiringule, riskikäitumine	-	
			neofobia,	-	
			elupaik,	-	
			vanemhool,	-	
			katse kuupäev,	-	
			linnupoegade vanus,	-	
			vanalindude vanuseklass	-	
			sugu,	+	
Probleemi lahendamine (kangi tõmbamine)	labor	Rasvatihane	Vanus,	+	Quinn jt, 2016
			iseloom (uudishimulikkus),	+	
			päritolu keskkond,	+	
			aastaaeg (talv),	+	
			sugu,	-	
			lokaalse populatsiooni tihedus,	+	
			emamõjud,	-	

Probleemülesanne	Keskkond	Liik	Mõjutegurid	Mõju esinemine	Viide
			elupaigakvaliteet	+	
Probleemi lahendamine (kangi tõmbamine)	labor	Rasvatihane	Iseloom (uudishimulikkus), elupaik, vanus, sugu, kehakaal, jooksme pikkus, energiatarve,	- - - - -	Serrano-Davies jt, 2017
			saagi tüüp ja mitmekesisus, majutamise kuupäev	- -	
Kahe probleemi lahendamine (kaane pööramine ja takistuse eemaldamine)	labor	Sebra-amadiin, ainult isased	Grupi suurus, lauluga seonduvad näitajad,	- -	Templeton jt, 2014
Probleemi lahendamine (seotud toidu kaevamisega petri tassi ja topsi alt)	labor	Faasan	Noka kasutus, katse järjekorras mitmes, keha seisund, motivatsioon, sugu	- + + + -	van Horik ja Madden, 2016

Probleemülesanne	Keskkond	Liik	Mõjutegurid	Mõju esinemine	Viide
Probleemi lahendamine (takistuse eemaldamine)	loodus	Koduvarblane	Vanemhool (pesa külastamine, järglaste toitmine suuremate toiduobjektidega)	-	Wetzel, 2017
			Järglaste ellujäämus	+	

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Laura Pipper,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose “Innovatiivne käitumine rasvatihasel (Parus major): varieeruvuse põhjused ja seosed sigimisedukusega”, mille juhendaja on Vallo Tilgar (*PhD*), 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 4.0, 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.

Laura Pipper

28.05.2024