



Linna- ja kultuurmaastiku künnivareste (*Corvus frugilegus*) pesapaigavalik ja fekaalse kortikosterooni baastase

Jaanis Lodjak* & Marko Mägi

Zooloogia osakond, Ökoloogia ja Maateaduste Instituut, Tartu Ülikool, Vanemuise 46 Tartu, 51014

Kokkuvõte

Linnamaastikele on iseloomulik kõrge häiritustase, ulatuslik maakasutuse muutus ja loomadele suhteliselt stabiilne antropogeensete toiduobjektide kättesaadavus. Just need on peamised põhjused, mis kujundavad linnadele omaseid kooslusi, kus madalama elurikkuse juures domineerivad üksikud generalistidest omnivoorid. Loomade fenotüübiliselt plastiline käitumismuster ja madalam akuutse stressi vastus võimaldab isenditel kohaneda tiheasustusaladega. Käesolevas uurimuses näidati, et künnivareste (*Corvus frugilegus*) linnapopulatsioonide kolooniad on oluliselt suuremad ja nende elupaigastruktuur erineb kultuurmaastike kolooniate omast, seda nii pesapaiga maakattetüübilise koostise kui struktuurse keerukuse poolest. Ühtlasi seostus mõlemas elupaigas künnivareste koloonia suurus positiivselt hoonestuse ja haljasalade katvusega ning maastiku mitmekesisusega. Samas oli linnalindudel oluliselt madalam sigimisaegne fekaalse kortikosterooni baastase kui kultuurmaastiku isenditel, mis näitab tiheasustusalade künnivareste tõenäoliselt paremat konditsiooni. Tulemused kalduvad toetama varasemaid vareslaste linnastumise uuringuid, kus on leitud, et künnivaresed eelistavad pigem tiheasustusalasid. See lubab eeldada, et linnapopulatsioonide arvukus on stabiilne või kasvav.

Sissejuhatus

Linnastumine on tiheasustusalade laienemisega seotud inimtekkeline maastiku muutus (Vitousek *et al.* 1997), mis on viinud heterogeensete, tugevalt selektiivsete ja pidevalt laienevate ökosüsteemide tekkeni (Partecke, Schwabl & Gwinner 2006; Grimm *et al.* 2008; Slabbekoorn & Ripmeester 2008).

Linn on määratletud kui tiheda ja pideva hoonestusega fragmenteerunud ala, kus on tihe teedevõrk ja palju rohealasid (Palomino & Carrascal 2007; Møller 2008). Linnastunud ökosüsteemile on iseloomulik kõrgeenenud häiringu-režiim, mis on tingitud pidevast inimeste lähedusest, müra- ja kunstlikust valgustatusest ning ulatuslikust maakasutuse muutusest (Partecke, Schwabl & Gwinner 2006; Schlesinger, Manley & Holyoak 2008; Slabbekoorn &

* E-post: jaanis.lodjak@ut.ee

Ripmeester 2008). Nimetatud tegurid on põhjustanud elupaikade pindala kahanemist ja fragmenteerumist ning taimestiku muutumist (Schlesinger, Manley & Holyoak 2008). Suuremas skaalas põhjustab linnastumine elurikkuse vähenemist, kuid samas on linnakeskkonnaga kohanenud liikide populatsioonihedused kõrgemad (Chace & Walsh 2006; Ortega-Álvarez & MacGregor-Fors 2009).

Linnastumise määr on seotud maakasutuse muutumise ulatuse ja reostuskoormusega, millest sõltub elupaigalaikude struktuur ja funktsioon (Alberti, Botsford & Cohen 2001). Tiheasustusaladel vahelduvad tehispinnad looduslikega, mille tulemuseks on elupaikade vahelduv maastikustruktuur (Alberti, Botsford & Cohen 2001; Slabbekoorn & Ripmeester 2008). Sellised muutused viivad koosluste liigilise koosseisu ja populatsiooniheduste järkjärguliste muutusteni (Blair 1999; McKinney 2002). Maastikustruktuuri kvantitatiivseks kirjeldamiseks on kasutatud mitmeid indekseid, mis iseloomustavad ruumi kompositsiooni ning konfiguratsiooni (McGarigal & Marks 1995; Riitters *et al.* 1995; Botequilha-Leitão *et al.* 2006). Maastikukompositsiooni indeksid kirjeldavad eri maakattetüüpide arvu ja proportsionaalset katvust (McGarigal & Marks 1995); konfiguratsioonindeksid iseloomustavad elupaiga ruumilist paiknemist (nt. elupaigalaikude hajutatust ja servatihedust, erinevate eraldiste kuju kompleksust; Botequilha-Leitão *et al.* 2006). Maastikumetriikat on kasutatud näiteks elupaigakasutuse ja struktuuri ning koosluste liigirikkuse ja ökoloogiliste interaktsioonide uuringutes (Robinson *et al.* 1995; Fahrig 2003; Oja, Alamets & Pärnamets 2005; Kasprzykowski 2007). Täpsema üle-

vaate erinevatest indeksitest on andnud Botequilha-Leitão *et al.* (2006) ja McGarigal & Marks (1995).

Linnamaastiku koloniseerimine on keeruline protsess, mille käigus suurenevad populatsioonid uudse elupaiga hõivamise järgselt eksponentsiaalselt kuni keskkonna kandevõime piirini (Rutz 2008). Kuigi konkreetsed põhjused erinevad liigiti, on linnatingimustega kohanemisel oluline osa stabiilisel toidubaasil ning madalamal kisklusel kui looduslikes tingimustes (Anderies, Katti & Shochat 2007; Rutz 2008). Järgides linnastumise intensiivistumise gradienti, saab erinevate liikide kirjeldamiseks kasutada McKinney (2002) jaotust: linna ekspluateerijad ehk sünantrööbid (*urban exploiters*), linnaga kohanejad (*urban adapters*) ning linnamaastike vältijad (*urban avoiders*). Linnaga kohanejad on fakultatiivselt seotud inimtekkelise maastiku ressursidega, olles samas sõltuvad ümbritsevast looduslikust elupaigast. Sünantrööpsed liigid seevastu on suuremal või vähemal määral otseselt sõltuvad linnamaastikus leiduvatest ressursidest. Lindudest kuuluvad linnaga kohanejate ja sünantrööpide hulka valdavalt tuvilaste (*Columbidae*), vareslaste (*Corvidae*), pääsulaste (*Hirundinidae*), turpiialaste (*Icteridae*), kangurlindlaste (*Ploceidae*), kuldnoklaste (*Sturnidae*), varblaslaste (*Passeridae*) ja väiksemate röövlindude esindajad (Johanson 2001; Marzluff 2001).

Üheks peamiseks linnastumise iseloomulikuks tunnuseks on koosluste liigilise mitmekesisuse vähenemine ning kindlate taksonite domineerivuse ja populatsiooniheduste kasv ajas (McKinney 2002; Chace & Walsh 2006; Ortega-Álvarez & MacGregor-Fors 2009). Selline seaduspära on iseloomulik

erinevates bioomides leiduvatele erinevatele aladele (Blair 1999; Chace & Walsh 2006). Tiheasustusaladel mõjutab liigirikust peamiselt lokaalne inimhäärituse intensiivsus ning olulisel, kuid vähemal määral, elupaikade kadumine ja killustumine (Schlesinger, Manley & Holyoak 2008). On näidatud, et linnastumise mõju on nii liblikaliste (*Lepidoptera*) kui lindude puhul suhteliselt sarnane: liigiline mitmekesisus on maksimaalne keskmise hoonestustihedusega aladel ning väheneb graduaalselt linnastumise intensiivistudes (Blair 1999). Keskmise hoonestustihedusega alade suurem liigirikkus, võrreldes madala hoonestustihedusega aladega, on tingitud elupaiga heterogeensusest, mis kasvab mõõduka inimasustuse tingimustes ja soodustab suuremat liigirikust (Blair 2004; Ortega-Álvarez & MacGregor-Fors 2009). Vastupidiselt väheneb koos keskkonna ühetaolisemaks muutumisega isenditele vajalike ressursside hulk, mida kasutavad aga seda edukamalt sünantroopsed liigid, kelle arvukus keskkonna homogeniseerudes kasvab (Johanson 2001; Blair 2004; Ortega-Álvarez & MacGregor-Fors 2009). Liigilise mitmekesisuse vähenemisega toimub samaaegselt liikide funktsionaalne homogeniseerumine, sest linnamaastikus on eelistatud pigem generalistid kui spetsialistid, pigem residendid kui rändsed liigid, pigem õhus ja maapinnal toitujaid, kui puudel toitujad (Allen & O'Connor 2000; Fernández-Juric 2000; Blair 2004). Kuigi linnastuvas keskkonnas on eelisolukorras omnivoorid, võib leida näiteid, kus linnustikus on putuktoiduliste ja granivoorsete liikide osakaal suhteliselt suur (Ortega-Álvarez & MacGregor-Fors 2009). Lisaks suureneb linnastumise intensiivistudes korduvpesitsejate osakaal ning väheneb liikide arv, kes munevad pesitsushoovaid vaid ühe kurna (Blair 2004).

Linnatingimustes võib tugeva valikusurve mõjul suhteliselt kiiresti muutuda isendite fenotüüp, mis omakorda võib pikema aja jooksul viia mikroevolutsiooniliste muutusteni (Grimm *et al.* 2008). Shochat (2004) esitas hüpoteesi, mille kohaselt võivad linnatingimustega kohanenud stabiilse arvukusega liigid ületada keskkonna kandevõime, kui toitumisolud on muutumatud ja seega etteennustatavad (nt prügikastid ja prügimäed). Sellistes tingimustes munevad linnud tavapärasest suuremaid kurni ja seetõttu on lennuvõimestunud pojad halvemas konditsioonis, kuid siiski jäävad paljud neist ellu (Shochat 2004). Püsivad antropogeensed toiduallikad, mis on olulised täiskasvanud isenditele, pole sageli järglastele piisava toiteväärtusega. Nimelt leidsid Heiss, Clark & McGowan (2009), et ameerika vareste (*Corvus brachyrhynchos*) vereplasma valkude ja kaltsiumi tase oli linnalindudel madalam, kui looduslikes elupaikades elutsevail isenditel, kuid lindude lisatoitmisel see erinevus kadus. Oludes, kus toidu kvaliteet halvendab linnastunud isendite tervislikku seisundit, peaks valikusurve tulemusena muutuma isendite toiduobjektide valik. Nii näiteks on toitumise plastilisus võimaldanud Prantsusmaal tuuletallajatel (*Falco tinnunculus*) koloniseerida linnu–linnud muutsid toitumiskäitumist, hakates väikeimetajate asemel toituma värvulistest (Mennechez & Clergeau 2006). Samas näitasid Mennechez & Clergeau (2006) Renne maakonnas Prantsusmaal, et võrreldes looduslike elupaikadega, olid linnades kuldnokad (*Sturnus vulgaris*) alatoitumuses, kaalusid vähem, nende sulgimisedukus oli madalam, ja seda sõltumata poegade sagedasemast toitmisest. Seega polnud linna kuldnokkade toitumiskäitumine

piisavalt plastiline, et võtta toiduks sobilike selgrootute vähesuse korral efektiivselt kasutusele inimtekkelisi toiduallikaid (Mennechez & Clergeau 2006). Lisaks toitumiskäitumise ja sigimispingutuse plastilisusele kinnitab Shochat (2004) esitatud hüpoteesi linnapopulatsioonide isendite suurem ellujäämus. Nimelt näitasid Hōrak & Lebreton (1998), et linnades on nii isastel kui emastel rasvatihastel (*Parus major*) oluliselt kõrgem ellujäämus kui looduslikes elupaikades.

Eelnevalt käsitletud aspektid mõjutavad nii isendite konditsiooni kui pikemaajalist kohasust, mille indikaatorina on tihti kasutatud glükokortikoidide sekretsiooni dünaamika näitajaid (Sapolsky, Romero & Munck 2000; Bonier *et al.* 2009a; Bonier *et al.* 2009b; Heiss, Clark & McGowan 2009; Angelier *et al.* 2010). Siiani pole selge, miks erineb hüpotaalamuse-ajuripatsineerupealise (*hypothalamic-pituitary-adrenal axis*; HPA) telje regulatsioon linnatingimustes (Fokidis & Deviche 2011). Erinevates uuringutes on saadud vastukäivaid tulemusi (Ruiz *et al.* 2002; Partecke, Schwabl & Gwinner 2006; Schoech *et al.* 2007; Heiss, Clark & McGowan 2009). Nimelt, Ruiz *et al.* (2002) näitasid, et tsiitsitajalase *Zonotrichia capensis* linnapopulatsioon oli oluliselt suuremas kroonilises stressis kui kultuurmaastiku populatsioon. Seevastu Schoech *et al.* (2007) leidsid, et linnade florida sininääridel (*Aphelocoma coerulescens*) oli oluliselt madalam kortikosterooni baastase kui loodusliku elupaiga isenditel. Vasturääkivus tuleneb suure tõenäosusega erinevate liikide erinevast kohanemisvõimest linnastunud elupaigaga (Johanson 2001) ja linnadele omasest keskkonnatingimuste mitmekesisusest (Møller 2008). Viimasele lisaks tuleb linnaisenditel kohane

intensiivse häiritusega, mille ühte võimalikku mikroevolutsioonilist muustrit on kirjeldanud Partecke, Schwabl & Gwinner (2006). Autorid leidsid, et muusträsta (*Turdus merula*) linnapopulatsiooni isenditel oli aastaringselt madalam akuutse stressi vastus kui loodusliku elupaiga isenditel, seejuures oli erinevus emaslindudel isastest kontrastsem.

Linnade tugev valikusurve võib tingida sugulise valiku all olevate tunnuste kiiret evolutsioneerumist (Yeh 2004). Välusidrikutel (*Junco hyemalis*) on linnapopulatsiooni isenditel geneetilistest erinevusest põhjustatuna sabasulgede valged laigud 17–20% väiksemad ja pole nii kontrastsed kui looduslike elupaikade isenditel (Yeh 2004). Selline tunnuse varieeruvus võib tähendada valikusurve muutust just linnapopulatsioonis, mis on tingitud nõrgenenud resursikonkurentsist ja seega mõjutanud sugulist valikut (Yeh & Price 2004). Fenotüübilisest plastilisusest ja tunnuste geneetilistest erinevustest põhjustatuna võivad tekkida suletud linnapopulatsioonid, mida on kirjeldatud näiteks Zürichi punarebastel (*Vulpes vulpes*; Wandeler *et al.* 2003), kuid püsiv isendite immigratsioon linnaelupaikadesse vähendab populatsioonide isoleeritust ning aja jooksul kaob geneetiline erinevus loodus- ja linnakeskkonna isendite vahel (Wandeler *et al.* 2003; Riegert, Fainová & Bystřická 2010).

Stohhastiliselt muutuvad ja äärmuslikud keskkonnatingimused põhjustavad selgroogsetel stressivastuse, mis on eri taksonites suhteliselt samane, koosnedes füsioloogilistest, käitumuslikest ja hormonaalsetest protsessidest (Sapolsky, Romero & Munck 2000; Romero 2004). Hormonaalsed protsessid on vahendatud suuresti glükokortikoidide poolt, mida

eritatakse HPA-telje aktiveerumisel neerupealiste kooses (Sapolsky, Romero & Munck 2000). Roomajatel, kahepaiksetel, lindudel ja närilistel on vereplasmas domineerivaks glükokortikoidiks kortikosteroon, teistel imetajatel ja kaladel seevastu kortisool (Romero 2004). Käesolevas töös on stress defineeritud kui homöostaasi kõrvalekalduv optimaalsest (Charmandari, Tsigos & Chrousos 2005), mille tagajärjel tõuseb veres glükokortikoidide tase. See kaitses isendit stressiallika ja organismi enda kaitsemehhanismide ülereageerimise eest (Sapolsky, Romero & Munck 2000).

Stressivastuse regulatsioon toimub peamiselt: (a) glükokortikoidide sünteesiraja aktiveerimise või alla surumise kaudu (peamiselt läbi negatiivse tagasisidestuse); (b) retseptorite arvukuse ja paiknemise muutusega; (c) kortikosteroididega seonduvate globuliinide (*corticosteroid-binding globulin*; CBG; hormooni kandjavalik) taseme muutustega; (d) ensümaatilise konversiooni toimel (Breuner & Orchinik 2002; Malisch & Breuner 2010). Lisaks aitab lokaalset glükokortikoidide taset reguleerida elundites (nt nahk, soolestik, kesk-närvisüsteem) sekreteeritavad kortisool ja kortikosteroon (Davies & MacKenzie 2003; Noti, Sidler & Brunner 2009).

Organismis leiduv domineeriv glükokortikoid võib olla nii vanusekui organispetsiifiline. Nimelt näitasid Schmidt & Soma (2008), et sebra-amadiini (*Taeniopygia guttata*) embrüote vereringes oli kuni munade koorumiseni peamiseks glükokortikoidiks kortisool, mille kontsentratsioon langes pesapoegade varajases koorumisjärgses arengus, kortikosterooni tase vereplasmas aga tõusis. Ühtlasi oli kortisooli kontsentratsioon immuunsüsteemi

organites (harkelundis, Fabriciuse paunas, põrnas) kõrgem kui vereplasmas (Schmidt & Soma 2008). Suure tõenäosusega tuleneb see organite erinevast võimekusest glükokortikoidide lokaalselt sünteesida (Lechner *et al.* 2001).

Nii lindude vereplasma glükokortikoidide baastase kui maksimaalne kontsentratsioon muutuvad stressitingimustes aastaringiselt (Romero 2002). Glükokortikoidide baastasel vahendavad hormoonid suures osas anaboolseid füsioloogilisi funktsioone ning mobiliseerivad energiatagavarasid (Sapolsky, Romero & Munck 2000). Stressitingimustes tõuseb kortikosterooni tase oluliselt ning hormooni poolt vahendatud füsioloogilised protsessid kalduvad olema enam kataboolsed ning erinevaid kulukaid funktsioone (nt sigimine ja kasv) inhibeervad (Wingfield *et al.* 1998; Sapolsky, Romero & Munck 2000). Üldkortikosterooni (kandjavalikudega seotud ja vereringes vabalt ringlev hormoon) kontsentratsioon saavutab maksimumi sigimisajaks (Romero 2002) ning langeb madalaimale sulgimisperiodil. Seda selleks, et sulgimine toimiks kiiresti, sest glükokortikoidid osalevad sulgimiseks vajalike valkude ainevahetuses (Romero, Strohlic & Wingfield 2005). Kortikosterooni vaba fraktsioon (hormoon vereringes, mis ei ole seotud kandjavalikudega) on ajas suhteliselt stabiilne ning selle kontsentratsiooni stabiliseeritakse CBG taseme muutmisega (Romero, Cyr & Romero 2006). Vaba fraktsiooni stabiilne kontsentratsioon on oluline sigimisajal, sest kuigi glükokortikoidid mobiliseerivad isendi energiavarusid (Chrousos & Gold 1992), inhibeervad kõrge kortikosterooni tase gonadotropiinide sekretsiooni hüpofüüsis ja testosterooni sünteesi gonaadides (Sapolsky, Romero & Munck 2000; Goutte *et*

al. 2010). Samas suurendab kõrge glükokortikoidide baastase pesitsemise katkestamise tõenäosust (Wingfield *et al.* 1998). Sigimisaegne hormoonitaseme tõus on üldjoontes iseloomulik kõigile suurematele selgroogsete taksonitele, kuid lähtuvalt elukäigustrateegiast ja olukorra spetsiifilisusest on see siiski plastiline (Romero 2002; Wingfield & Sapolsky 2003; Lancaster *et al.* 2008).

Lindudel seostuvad kortikosterooni baastase ja kohasus (lennuvõimestunud poegade arv) enamasti negatiivselt (Bonier *et al.* 2009a; Bonier *et al.* 2009b; Angelier *et al.* 2010). Siiski on kirjeldatud mitmeid hälbeid näiteks: (a) vanematel isenditel, kellel on madal jääksigimisväärtus; (b) hooajalistel pesitsejatel, kellel sigimisperiood on ajaliselt lühike; (c) biparentaalse lõimetishoolega liikidel, kui üks sugupool hukkub; (d) semelpaarsetel organismidel; (e) liigisiselt erineva sigimisstrateegiaga isastel (Silvestre *et al.* 1998; Breuner *et al.* 2003; Wingfield & Sapolsky 2003; Lancaster *et al.* 2008; Hau *et al.* 2010). Ühtlasi on lühiealistel linnuliikidel sigimispingutuse maksimeerimiseks (Hau *et al.* 2010) sigimisperioodil kortikosterooni tase märgatavalt madalam kui pikaelistel liikidel (Breuner *et al.* 2003). Pikemaealised linnuliigid balansseerivad enam hetkepaljunemise ja jääksigimisväärtuse vahel ega alanda sigides kortikosterooni taset, et säilitada füsioloogiline võimekus reageerida keskkonnast tulenevale stressile (Shultz & Kitaysky 2008). Siiski on näidatud, et populatsioonis võivad esineda erineva stressivastuse strateegiaga isendid (nn. madala ja kõrge stressivastusega isendid; Blas *et al.* 2007), kes sõltuvalt keskkonningimuste muutumisest reageerivad mõjurile adaptiivselt, mis näitab, et sigimisaegne hormonaalne regulatsioon on tugevalt liigi- ja kontekstispetsiifiline.

Käesoleva töö eesmärkideks oli analüüsida: (a) kuidas künnivareste (*Corvus frugilegus*) linnaelupaikade maastiku struktuur erineb kultuurmaastiku pesapaikadest; (b) kas künnivareste fekaalse kortikosterooni tase erineb erinevates elupaikades; (c) kas linna ja kultuurmaastiku kolooniate suurus (pesade arv koloonias) erineb ning (d) kuidas seostub koloonia suurus erinevate maastikuparameetritega (mitmekesisus, rohumaa osakaal, põllumajandusmaade osakaal, metsasus, hoonestus, haljasalade katvus).

Materjal ja meetodika

Pesapaigaeelistuse analüüs

Pesapaigavaliku kirjeldamiseks võeti Eesti Ornitoloogiaühingu (EOÜ) linnuatlase andmebaasist 25 juhuslikku künnivareste kolooniat, kus loendati pesade arv või kasutati EOÜ andmeid koloonia suuruse kohta (tabel 1). Koloonia keskme asukoha koordinaadid kanti kaardile ning ArcGIS 9.2 tarkvara kasutades loodi iga koloonia ümber puhverala raadiusega 3 km, mis on künnivareste poolt aktiivselt kasutatav ala pesapaiga ümber (Griffin & Thomas 2000; Kasprzykowski 2003). Puhveraladele tekitati programmiga Arcview 3.2 rastervõrgustik, mille piksli suurus oli 1 meeter. Võrgustiku koostamiseks kasutati Eesti põhikaardi *psh* vektorfaile Tartu Ülikooli Ökoloogia ja Maateaduste Instituudi digiarhiivist. Põhikaardi rasterandmestik klassifitseeriti ümber 14-ks maakattetüübiks. Eristatud klassideks olid (1) hoonestus, (2) teed/betoneeritud alad, (3) tööstusala, (4) veekogu, (5) põllumajanduslik maa, (6) rohumaa, (7) mets, (8) õue/krundi ala, (9) raba, (10) madal soo, (11) turbaväli, (12) paljas pinnas, (13) kalmistu ja (14) haljasala. Saadud rasterandmete

põhjal arvutati programmiga *Fragstats* 3.2 koloonia kohta Shannoni maastiku mitmekesisuseindeksi (SHDI) ning maastiku kompositsiooni erinevate künnivarestele oluliste klasside (rohumaade, metsade, põllumajanduslike maade, hoonestuse ja haljasalade) katvused (ha).

Fekaalse kortikosterooni analüüs

Glükokortikoidide baastase määrati ekskremendi proovist, mis koguti kolooniatest pesapoeegade koorumise ajal, 3.–6. maini 2010. Linnas koguti ekskremendiproovid kolmest Tartu künnivarese kolooniast (Lodjakoja 58°23'N, 26°42'E, Vabaduse pst. Emajõe-äärne 58°23'N, 26°43'E ja Toomemäe koloonia 58°22'N, 26°42'E), mis asusid suhteliselt tiheda inimasustuse keskel ning on seega intensiivse häiritusega. Kuna Tartust kogutud proovide fekaalse kortikosterooni kontsentratsioonid ei erinevad proovialade vahel ($F_{2,57}=0,70$; $p=0,49$), käsitleti linnavalimit ühtse grupina, et tõsta statistilise testi võimsust. Teiseks proovialaks oli Puhja aleviku (58°20'N, 26°19'E) koloonia, mis paiknes kultuurmaastikul. Puhja kolooniat käsitleti kui madalama inimhäirituse intensiivsusega ala.

Proovid koguti puude alla asetatud kahelt kileribalt suurusega 5x1,5 m. Kileribade asukohti muudeti peale ühe fekaaliproovi kilele langemist ühe puu alt teise alla või nihutati kile sama puu alla võra teisele küljele (juhul, kui puul oli vähem kui 5 isendit). Kileribade nihutamise eesmärk oli välistada sama isendi fekaaliproovi mitmekordset kogumist ja vähendada seega pseudoreplikatsiooni tõenäosust. Kileribasid kontrolliti keskmiselt iga 15 minuti järel ning kiledelt ei kogutud proove, mis kattusid üksteisega. Proovid koguti kilelt spaatliga

15 ml suurustesse steriilsetesse plastikuubidesse. Prooviga saastunud kile ja spaatel puhastati etanooliga, et vältida edasiste proovide saastumist. Peale proovi kogumist lahkus koguja pesade alt, et vähendada lindude häiritust ning võimalikku defekatsiooni sageduse suurendamist. Kõik proovid asetati kuni laboratoorse analüüsini sügavkülma (-20°C). Kõigi alade proovid koguti kahe päeva jooksul, ühe prooviala kohta oli kogumisinervall 1 kuni 2,5 h (mediaan 1 h 52 min). Kortikosterooni tasemed ei erinevad kogumispäevade vahel ($F_{3,81}=1,89$; Tukey HSD, Tartu: $p=0,78$; Puhja: $p=0,99$). Samuti puudus korrelatsioon kortikosterooni kontsentratsiooni ja proovi kogumise kellaaja vahel ($r_s=-0,15$; $p=0,16$).

Ekskrementidest kortikosterooni ekstraheerimiseks järgiti Koch *et al.* (2009) ja Stöwe *et al.* (2008) kasutatud meetodikat. Kogutud proovidest võeti 0,2 g ($199,6 \pm 7,3$ mg; keskmine \pm SD) 1,5 ml suurustesse polüpropüleentuubidesse, kuhu lisati ekstraheerimiseks 0,6 ml metanooli (CH_3OH , 100%) ja 0,4 ml destilleeritud vett. Proov homogeniseeriti (500 rpm; 30 min) ja tsentrifuugiti (2600 rpm; 15 min). Järgnevalt eemaldati proovist orgaaniline faas (peamine 0,6 ml), mis tõsteti uude steriilsesse tuubi. Vedelik aurustati (70°C; ~4h). Alles jäänud sademele lisati 0,2 ml Na-atsetaat ($\text{C}_2\text{H}_3\text{NaO}_2$) puhvrit ja 1 μl glükuronidaas-arüülsulfataasi ja jäeti 38°C juures 16 tunniks inkubeerima. Järgnevalt lisati proovile 0,4 ml analüüsipuhvrit (*assay buffer*) ja 5 μl *Steroid displacement* reagenti ning proovid segati käsitsentrifuugil (~30 s). Edasine hormoonitasemete määramine toimus EIA (*Enzyme ImmunoMetric Assay*; AssayDesign Inc., Ann Arbor, MI, USA) meetodikaga.

Kortikosterooni kontsentratsioon arvutati proovi massi kohta (ng/g) mikroitiiterplaadilt spektromeetriga mõõdetud optiliste tiheduste järgi. Proovide sisene kortikosterooni variatsioonikoefitsient (CV) oli 6,0% (n=84) ja analüüside vaheline CV oli 9,7% (n=6), duplikaatide korduvus (r) oli 0,83. Proovide laboratoorseks analüüsiks kasutati nelja erinevat mikroitiiterplaati, erinevatel plaatidel mõõdetud hormoonide keskmised kontsentratsioonid ei erinenud oluliselt (K-W test: H=6,29; df=3; n=84; p=0,09).

Andmete statistiline analüüs

Andmeanalüüs viidi läbi programmiga R 3.0.2 (R Development Core Team 2013). Maastikuparameetrite (SHDI ja hoonestuse, haljasalade, rohumaade, metsade ning põllumajandusmaade katvus) ja fekaalse kortikosterooni tasemete analüüsimiseks kasutati üldist lineaarset mudelit (GLM). Nii maastikuparameetrite kui fekaalproovide kortikosteroone võrreldi kultuurmaastike kolooniate ja linnapopulatsioonide vahel. Maastikuparameetrite analüüsi oli kaasatud 17 kultuurmaastikukolooniat ja 8 linnakolooniat (tabel 1), fekaalproove koguti kultuurmaastikult 24 (Puhja) ja linnast 60 (Tartu). Koloonia suuruseid linna ja kultuurmaastiku vahel võrreldi Wilcoxon'i mitteparameetrilise testiga. Hoonestuse ja haljasalade katvusparameetrid ning pesade arvukus naturaalogaritmiti, et täita GLM mudelite normaaljaotuse eeldust, ning Levene testiga kontrolliti dispersioonide homogeensust.

Tulemused

Künnivareste pesitsuskolooniad olid suuremad linnades (127 [68–519] pesa; mediaan [min–max]) kui

kultuurmaastikes (54 [10–209] pesa; Wilcoxon test: W=15,0; n=25; p=0,002; joonis 1). Ühtlasi erines oluliselt linnas ja kultuurmaastikus asuvaid künnivareste kolooniaid ümbritseva maastiku kompositsioon (Hotelling test: $T^2_{5,19}=6,33$; p<0,001). Erinevaid kompositsioonifaktoreid eraldi võrreldes selgus, et: (i) linnakolooniate ümbruses oli tihedam hoonestus ($F_{1,23}=106,78$; p<0,001) ja suurem haljasalade ($F_{1,23}=56,04$; p<0,001) katvus kui kultuurmaastikes; (ii) kultuurmaastikus asuvate kolooniate ümbruses oli oluliselt suurem põllumajandusmaade pindala ($F_{1,23}=11,45$; p<0,01); (iii) samas ei erinenud statistiliselt oluliselt kaks elupaika metsasuse ($F_{1,23}=5,45$; p=0,06) ja rohumaade katvuse ($F_{1,23}=3,46$; p=0,08) poolest. Maastiku konfiguratsiooni mitmekesisus koloonia ümber oli linnades suurem kui kultuurmaastiku elupaikades ($F_{1,23}=30,48$; p<0,001; joonis 2).

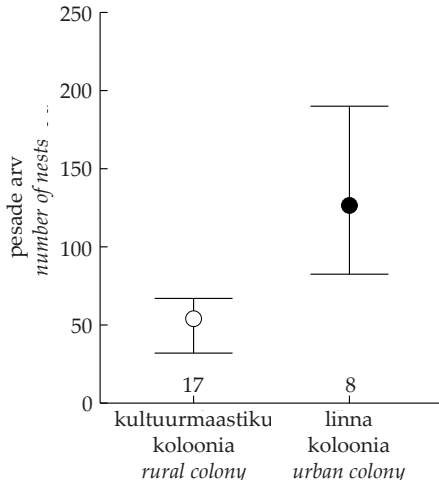
Koloonia suurus seostus positiivselt maastiku mitmekesisusega ($F_{1,21}=9,53$; p=0,03; joonis 3) sarnaselt mõlemas elupaigas (SHDI*elupaik: $F_{1,21}=2,35$; p=0,14). Ühtlasi seostus koloonia suurus positiivselt haljasalade ($F_{1,23}=15,72$; p=0,005) ja hoonestuse rohkusega ($F_{1,23}=15,89$; p=0,005) ning viimati nimetatud seosed ei erinenud elupaikade vahel (haljasala*elupaik: $F_{1,21}=0,73$; p=0,40; hoonestus*elupaik: $F_{1,21}=1,18$; p=0,29). Künnivareste koloonia suurus seostus seevastu negatiivselt maastiku metsasusega ($F_{1,21}=12,44$; p=0,01) sarnaselt mõlemas elupaigas (metsasus*elupaik: $F_{1,21}=0,21$; p=0,65). Künnivareste koloonia suurus ei seostunud elupaiga põllumaade ($F_{1,21}=4,41$; p=0,29) ja rohumaade ($F_{1,21}=5,78$; p=0,15) katvusega ning eelnevad seosed ei erinenud elupaikade vahel (põllumaa*elupaik: $F_{1,21}=1,74$; p=0,20; rohumaas*elupaik: $F_{1,21}=1,33$; p=0,26). Kultuurmaastikus

Tabel 1. Analüüsi kaasatud künnivareste kolooniad ja nende maakondlik paiknemine, pesade arv, elupaiga tüüp (K-kultuurmaastik; L-linn) ning maastikuparameetrid. Kompositsiooni meetrika (rohumaa, põld, mets, haljasala, hoonestus) katvused on esitatud kui pindala (ha) analüüsitud puhvris (vt metoodikat).

Table 1. The rook colonies in the analysis and their location (county), number of nests, habitat type (K-rural; L-urban) and landscape metrics of the habitat. The coverage of composition metrics (grassland, arable land, forest, verdant and built-up area) is given as area in the analyzed buffer zone (see Methods).

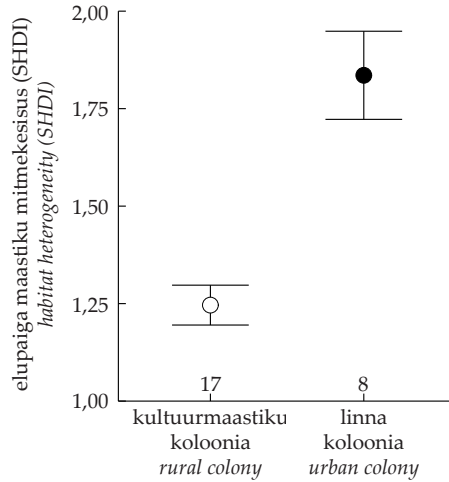
Koloonia Colony	Maakond County	Elupaik Habitat	Pesade arv Number of nests	Rohumaa pindala Grassland area	Põllu pindala Arable land area	Metsa pindala Forest area	Haljasala pindala Verdant area	Hoonestuse pindala Built-up area	SHDI
Alatskivi	Tartu	K	34	245,4	1262,4	1037,0	6,3	0,5	1,3
Haljala	Lääne-Viru	K	45	244,0	1948,1	382,6	14,2	0,7	1,1
Jõgeva	Jõgeva	L	118	96,9	1808,0	291,7	73,5	1,9	1,4
Jõhvi	Ida-Viru	L	86	444,4	857,3	823,0	127,7	2,9	1,8
Kohila	Rapla	K	27	101,1	1227,8	1103,9	3,9	1,2	1,3
Kohtla-Järve	Ida-Viru	L	68	19,3	1107,3	657,6	115,6	3,2	1,7
Maarja Magdaleena	Tartu	K	46	191,2	1413,0	997,4	1,9	0,3	1,2
Nõo	Tartu	K	74	251,3	1668,4	541,6	18,9	0,7	1,4
Orissaare	Saare	K	55	377,8	521,8	544,2	11,6	0,4	1,6
Oru	Harju	K	195	178,9	1474,9	919,2	10,0	0,4	1,3
Palamuse	Jõgeva	K	69	84,5	1709,7	774,7	9,4	0,5	0,9
Pandivere	Lääne-Viru	K	19	92,6	1904,6	757,4	1,0	0,3	0,9
Puhja	Tartu	K	209	119,5	1770,2	654,6	8,6	0,6	1,2
Pärnu	Pärnu	L	164	308,9	282,7	285,6	102,2	5,4	2,1
Rakvere	Lääne-Viru	L	268	253,3	1146,8	439,6	99,5	3,6	1,9
Saadijärve	Tartu	K	61	94,4	1377,4	486,1	1,6	0,5	1,4

Koloonia Colony	Maakond County	Elupaik Habitat	Pesade arv Number of nests	Rohumaa pindala Grassland area	Põllu pindala Arable land area	Metsa pindala Forest area	Haijasala pindala Verdant area	Hoonestuse pindala Built-up area	SHDI
Salutaguse	Rapla	K	24	205,8	1221,3	1064,9	0,6	0,5	1,4
Sürgavere	Viljandi	K	67	175,9	1474,1	982,9	4,9	0,4	1,2
Tabivere	Jõgeva	K	54	110,4	1538,3	683,1	17,6	0,5	1,3
Tamsalu	Lääne-Viru	L	72	168,6	978,5	1162,4	31,5	1,3	1,5
Tartu	Tartu	L	519	577,7	302,5	211,5	215,6	9,1	2,2
Triigi	Lääne-Viru	K	61	143,7	1870,3	715,6	6,3	0,4	0,9
Vana-Võidu	Viljandi	K	10	181,2	1326,6	847,5	14,4	0,4	1,5
Viljandi	Viljandi	L	135	348,6	777,3	365,2	182,5	4,2	2,2
Voore	Jõgeva	K	32	272,5	1415,7	878,5	7,0	0,4	1,3



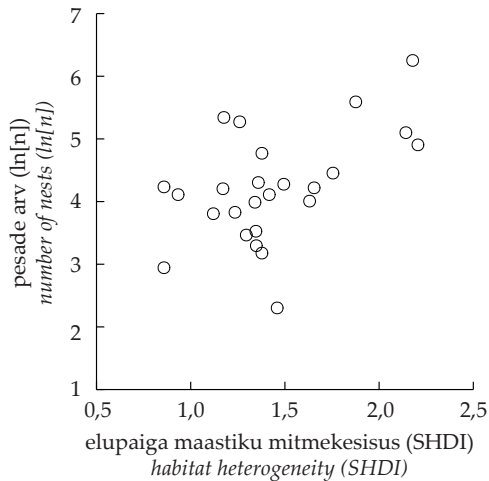
Joonis 1. Pesade arv künnivareste kolooniates kultuurmaastikus (○) ja linnas (●). Punktid tähistavad mediaane ning vurrud kvartiile. Numbrid x-teljel näitavad valimi suurust gruppides.

Figure 1. Differences in median number of nests in rural (○) and urban (●) rook colonies. Whiskers show quartiles in each group. Numbers on x-axis denote the sample sizes.



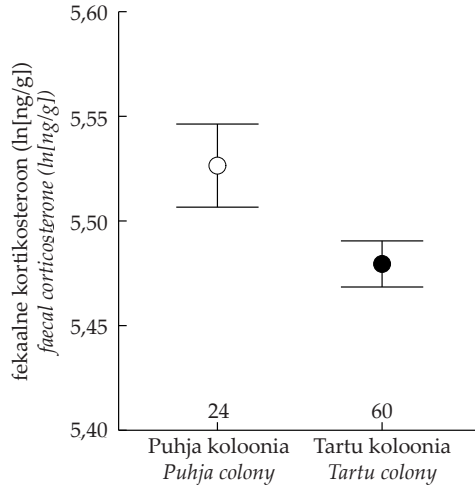
Joonis 2. Elupaiga maastiku mitmekesisus (SHDI) künnivareste kolooniates kultuurmaastikus (○) ja linnas (●). Punktid tähistavad keskmisi ning vurrud standardviga (SE). Numbrid x-teljel näitavad valimi suurust gruppides.

Figure 2. Differences in mean habitat heterogeneity around rural (○) and urban (●) rook colonies. Whiskers show standard error (SE). Numbers on x-axis denote the sample sizes.



Joonis 3. Elupaiga maastiku mitmekesisuse (SHDI) seos künnivareste koloonia suurusega ($n = 25$ kolooniat).

Figure 3. Association between habitat heterogeneity (SHDI) and number of nests in the rook colony ($n = 25$ colonies).



Joonis 4. Fekaalse kortikosterooni erinevus Puhja (○) ja Tartu (●) künnivarestel. Punktid tähistavad keskmisi ning vurrud standardviga (SE). Numbrid x-teljel näitavad valimi suurust gruppides.

Figure 4. Differences between mean faecal corticosterone between Puhja (○) and Tartu (●) rooks. Whiskers show standard error (SE). Numbers on x-axis denote the sample sizes.

paikneva Puhja asula künnivareste keskmine fekaalse kortikosterooni kontsentratsioon oli kõrgem Tartu linna liigikaaslaste omast ($F_{1,83}=4,82$; $p=0,03$; joonis 4).

Arutelu

Linnastumisega kaasnev elupaiga struktuuri muutumine

Antud töös leiti linna- ja kultuurmaastiku künnivareste elupaikade struktuursed erinevused. See ühtib eelnevate töödega, kus on leitud, et linnastumise põhjustatud ulatuslik maakasutuse muutus (Vitousek *et al.* 1997) on viinud suhteliselt spetsiifiliste ökosüsteemide tekkele ning nende pidevale laienemisele (McKinney 2002; Grimm *et al.* 2008). Looduslikest elupaikadest tiheasustusaladele liikudes

toimub elupaiga struktuuri järkjärguline muutumine (McKinney 2002; McDonnell & Hahs 2008). Linnastunud isendite kolooniad asusid alal, mis oli tihedalt läbipõimunud hoonestuse ja haljasaladega. Kultuurmaastiku kolooniate ümbruses domineerisid maastikukompositsioonis põllumajandusmaad koos suuremate metsadega, kuid erinevus elupaikade vahel ei olnud statistiliselt oluline (vt tulemusi); tõenäoliselt puudus erinevus madala statistilise testivõimsuse tõttu. Lisaks elupaikade maakattetüüpide kompositsioonilistele erinevustele oli linna künnivareste kolooniate maastik oluliselt heterogeensem konfiguratsiooniga. Selle tulemusena tekib suurema maakatte vaheldusega linnas lindudele vajalik ressurside laiguline paiknemismuster. Ühtlasi ilmnes, et koloonia suurus seostus

mõlemaselupaigas positiivselt maastiku heterogeensusega, hoonestusega ja haljasalade katvusega. Ulatuslike peamiste toitumisalade (rohumaad ja haljasalad; Kasprzykowski 2003; Mennechez & Clergeau 2006) olemasolul on linnalindudel tõenäoliselt kvaliteetsem toidubaas, mis rahuldab nii isendite energeetilised kui ka toitainelised vajadused. Nimelt leidub tiheasustusaladel oluliselt rohkem antropogeenseid toiduobjekte, mis koos prügimägedelt leitava toiduga täiendavad oluliselt künnivareste toidubaasi (Olea & Baglione 2008). Teisalt oli maastiku struktuur kultuurmaastiku kolooniate ümber homogeensem, sest erinevad maakattetüübid olid omavahel vähemal määral läbipõimunud. See viitab väiksemale keskkonningimuste vaheldumisele, mis ei pruugi suurteil põllumajanduslikel aladel teatud tingimustes tagada kvaliteetset toidubaasi. Künnivarestele on rohumaade kõrval toitumisaladena olulised ka orasepõllud, mille tähtsus väheneb vegetatsiooniperioodi lõpu poole (Kasprzykowski 2003). Maakattetüübi sisesealt võivad eri piirkonnad olla künnivarestele toitumistingimustelt varieeruva kvaliteediga, kuid käesolevas töös seda aspekti ei käsitletud. Mitmetes erinevates elupaigastruktuuri käsitlevates töodes on kasutatud mõnevõrra erinevaid maakatte klassifikatsioone (Griffin & Thomas 2000; Kasprzykowski 2003; Mason & MacDonald 2004; Kasprzykowski 2007; Palomino & Carrascal 2007), mis näitab, et mistahes ruumiandmete klassifitseerimine peab olema nii liigikiu uurimisteema spetsiifiline. See võib mõnevõrra vähendada antud töös esitatud tulemuste üldistusvõimet, sest elupaigavaliku ja koloonia suuruste muster linnastumise gradiendil on erinevatel liikidel väga erinev.

Sigimisaegne fekaalne kortikosterooni erinevus

Käesolevas töös leiti, et linnas elavatel künnivarestel oli madalam fekaalne kortikosterooni tase, kui nende kultuurmaastikus elutsevatel liigikaaslastel. Võimalikke põhjuseid, mis tingivad linnas elavate isendite madalama kortikosterooni baas-taseme, on mitmeid. Siiski tuleb suhtuda mõnevõrra ettevaatlikult ja kriitiliselt linnastunud ja mosaiikses kultuurmaastikus pesitsevate isendite hormonaalse baas-taseme võrdlusesse. Seda eelkõige seepärast, et proovialade vähesus ei luba tulemuste suurt üldistusvõimet. Valitud proovialad, Tartu ja Puhja kolooniad, erinevad eelkõige maastikustruktuuri poolest, kuid kolooniad on võrreldava suurusega.

Siiski on märkimisväärne, et antud töös leiti fekaalne kortikosterooni erinevus Tartu ja Puhja künnivareste vahel. Klassikalise on steroidhormoone mõõdetud vereplasmast (Goymann 2005), mida on järginud ka enamik lindude linnastumist käsitlevad uuringud (Schoech, Bowman & Reynolds 2004; Partecke, Schwabl & Gwinner 2006; Schoech *et al.* 2007; Fokidis, Orchinik & Deviche 2009; Fokidis & Deviche 2011). Verest kortikosterooni määramise puuduseks on, et proov tuleb võtta kohe pärast peale isendi kinni püüdmist (Goymann 2005) ning ajaliselt nihked isendi püügihetke ja vereproovi kogumise vahel võivad põhjustada tulemuste süstemaatilise nihke. Fekaalne kortikosteroon seevastu väljendab kindla perioodi (minimaalselt ~30 min, omnivooridel tugevalt varieeruv) keskmistatud vereplasma kortikosterooni taset ning ei sõltu proovi kogumise ajast (Goymann 2005; Klasing 2005). Nimelt on näidatud, et vereplasmast mõõdetud hormoonide tasemed on oluliselt varieeruvamad kui ekskrementide vastavad näitajad

(Ninnes *et al.* 2010) ja viimase kontsentratsioonid iseloomustavad tõenäoliselt paremini kortikosterooni baastaset, kui vereplasmast tehtud mõõtmised (Goymann 2005). On näidatud, et fekaalse ja plasma kortikosterooni kontsentratsioonid seostuvad üksteisega nõrgalt või ei korreleeru üldse (Goymann 2005; Ninnes *et al.* 2010). Lisaks on näidatud, et ekskrementidest mõõdetud hormooni tase sõltub suuresti liigi toitumisstrateegiast, seedeelundkonna anatoomiast, füsioloogia iseärasustest ja ka normaalse mikrofloora koosseisust (Klasing 2005).

Üheks võimalikuks baastaseme erinevuse põhjuseks võib olla linnalindude kroonilisest stressist põhjustatud hälbed hormonaalses sekretsioonis. Kuldnokkadel on leitud, et kroonilises stressis olevatel isenditel oli nii madalam kortikosterooni baastase kui ka stressivastus, seda nii vabas kui summaarses hormoonifraksioonis (Cyr *et al.* 2007). Samas tõusis kroonilise stressori mõju lõppedes eksperimentaalgrupi lindudel vereplasma glükokortikoidi tase kontrollgrupi lindudega võrreldes samale tasemele. Cyr *et al.* (2007) uuringus eksponeeriti isendeid intensiivsetele stressoritele, mille esinemine on linnamaastikus vähetõenäoline ning seega pole alust arvata, et see võiks kortikosterooni baastasemete erinevusi põhjustada.

Kõige tõenäosemaks künnivareste fekaalse kortikosterooni baastasemete erinevuse põhjuseks on pesapaiga maastikustruktuur ja vähenenud kisklustase, seda isegi tingimustes, kus kiskjate arv linnades on kasvamas (vt Fischer *et al.* 2012). Mitmetes uuringutes on näidatud, et isenditel, kellel on juurdepääs stabiilsele ja kvaliteetsele toidubaasile ning madala kisklusriskiga elupaigale, on madalam glükokortikoidide baas-

tase (Marra & Holberton 1998; Pravosudov *et al.* 2001; Schoech *et al.* 1998; Fontaine *et al.* 2011). Antud töös oli linnastunud künnivarestel oluliselt madalam kortikosterooni tase kui kultuurmaastiku isenditel, mis võib näidata linnalindude paremat konditsiooni ja pikemas perspektiivis kõrgemat kohasust, sest glükokortikoidide kõrgem baastase viitab suuremale allostaatilisele koormusele ja seeläbi suuremale energiavajadusele (Landys, Ramenofsky & Wingfield 2006). Kuna kortikosteroon on mitmete käitumuslike ja sigimisfüsioloogiliste protsesside inhibeerija (Wingfield *et al.* 1998; Sapolsky, Romero & Munck 2000; Goutte *et al.* 2010), siis *Cort-Fitness* hüpoteesi kohaselt on madalama glükokortikoidi baastasemega isendid kõrgema kohasusega (Bonier *et al.* 2009a; Bonier *et al.* 2009b; Angelier *et al.* 2010).

Populatsiooni suuruse muutumine linnastudes

Linnatingimustes kalduvad generalistid ja omnivoorid olema eelisolukorras võrreldes spetsialistidega ning see tingib linnastumisel koosluste astmelise liigilise mitmekesisuse languse ja funktsionaalse homogeniseerumise (Allen & O'Connor 2000; Blair 2004; Schlesinger, Manley & Holyoak 2008). Ühtlasi on sünanthropsete või linnaga kohanemisvõimeliste liikide populatsioonid linnades suuremad, mis tuleneb isendite võimekusest kohaneda intensiivsema häiritusega ja kasutada antropogeenseid toiduallikaid (Johanson 2001; McKinney 2002; Chace & Walsh 2006; Partecke, Schwabl & Gwinner 2006). Sageli on linnaasurkondade kasvu seostatud kisklussurve vähenemisega (Anderies, Katti & Shochat 2007; Fischer *et al.* 2012). Linnakeskkonnaga kohanemisel on kirjeldatud mitmete tunnuste fenotüübilist plastilisust ja

geneetilisi erinevusi, mis tulenevad valikusurve ja mis võib oluliselt erineda looduslike elupaikade omast (Partecke, Van't Hof & Gwinner 2004; Yeh 2004; Yeh & Price 2004; Partecke, Schwabl & Gwinner 2006). On leitud, et kohati on linnapopulatsioonidel madalam sigimisedukus, kuid pidev immigratsioon ümberkaudsetest elupaikadest säilitab tiheasustusalade kõrgemaid populatsioonitihedusi võrreldes looduslike elupaikadega (Marzluff *et al.* 2001; Peach *et al.* 2008). Kuigi tõenäoliselt on künnivareste suuremad populatsioonid tiheasustusaladel tingitud sisserändest, ei pruugi linnaisendite sigimisedukus olla pärsitud, sest isenditel on suhteliselt suurte looduslike rohumaade ja haljasalade näol juurdepääs kvaliteetsemale toidule (selgrootutele). Ühtlasi ilmneb künnivareste madalamast

kortikosterooni tasemest, et linnas on isendid tõenäoselt paremas konditsioonis. Võib oletada, et kortikosteroon inhibeerib linnas isendite sigimisfunktsiooni vähem kui kultuurmaastikes (Chrousos & Gold 1992; Sapolsky, Romero & Munck 2000; Bonier *et al.* 2009a; Bonier *et al.* 2009b). Kui see nii on, siis toetab see suuremate pesitsuskolooniate esinemist võrreldes kultuurmaastike elupaikadega.

Tänuavaldused

Täname Vallo Tilgarit ja Marianne Lindu. Antud uurimuse valmimist toetas teadusettevõttekeskus FIBIR ja finantseeriti ETF grandid 7476 ja sihtfinantseerimisteema SF0180004s09 raames.

Summary

Differences in nest site selection and baseline faecal corticosterone levels between urban and rural rooks (*Corvus frugilegus*)

Urban habitats are typically characterized through high disturbance rates, intense land use changes and quite stable anthropogenic food input. These aforementioned reasons mainly influence urban avian communities, where communities with low biodiversity are dominated by few generalist omnivore species. Individuals with these strategies show great behavioural phenotypic plasticity and lower acute stress response, which make it possible for animals to adapt to urban life. The present study showed remarkable differences between urban and rural habitats, both through landscape composition and configuration. Rooks (*Corvus frugilegus*) had larger colony sizes in urban compared to rural habitats and preferred. Similarly in both habitats, heterogeneous nesting sites, where different land cover types were highly intermixed, at the same time containing far more verdant areas. Furthermore, the individuals from urban colonies had lower baseline faecal corticosterone levels than their rural counterparts, which may indicate that urban rooks are in better condition. The results tend to support the idea that densely populated areas are the preferred habitats for rooks, which is also shown by other urbanization studies with corvids and likely accounts for stable or slightly growing population densities in urban colonies.

Kasutatud kirjandus

- Alberti, M., Botsford, E. & Cohen, A. (2001) Quantifying the urban gradient: Linking urban planning and ecology. *Avian ecology and conservation in an urbanizing world* (eds J.M. Marzluff, R. Bowman & D. R.), pp. 89-115. Kluwer Academic Publishers, Norwell, MA.
- Allen, A.P. & O'Connor, R.J. (2000) Hierarchical correlates of bird assemblage structure on northeastern U.S.A. lakes. *Environmental Monitoring and Assessment*, 62, 15-37.
- Anderies, J.M., Katti, M. & Shochat, E. (2007) Living in the city: Resource availability, predation, and bird population dynamics in urban areas. *Journal of Theoretical Biology*, 247, 36-49.
- Angelier, F., Wingfield, J.C., Weimerskirch, H. & Chastel, O. (2010) Hormonal correlates of individual quality in a long-lived bird: a test of the 'corticosterone–fitness hypothesis'. *Biology Letters*, 6, 846-849.
- Blair, R. (2004) The effects of urban sprawl on birds at multiple levels of biological organization. *Ecology and Society*, 9.
- Blair, R.B. (1999) Birds and butterflies along an urban gradient: Surrogate taxa for assessing biodiversity? *Ecological Applications*, 9, 164-170.
- Blas, J., Bortolotti, G.R., Tella, J.L., Baos, R. & Marchant, T.A. (2007) Stress response during development predicts fitness in a wild, long lived vertebrate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 8880-8884.
- Bonier, F., Martin, P.R., Moore, I.T. & Wingfield, J.C. (2009a) Do baseline glucocorticoids predict fitness? *Trends in Ecology and Evolution*, 24, 634-642.
- Bonier, F., Moore, I.T., Martin, P.R. & Robertson, R.J. (2009b) The relationship between fitness and baseline glucocorticoids in a passerine bird. *General and Comparative Endocrinology*, 163, 208-213.
- Botequilha-Leitão, A., Miller, J., Ahern, J. & McGarigal, K. (2006) *Measuring landscapes: a planner's handbook*. Island Press, Washington, DC.
- Breuner, C.W. & Orchinik, M. (2002) Plasma binding proteins as mediators of corticosteroid action in vertebrates. *Journal of Endocrinology*, 175, 99-112.
- Breuner, C.W., Orchinik, M., Hahn, T.P., Meddle, S.L., Moore, I.T., Owen-Ashley, N.T., Sperry, T.S. & Wingfield, J.C. (2003) Differential mechanisms for regulation of the stress response across latitudinal gradients. *American Journal of Physiology - Regulatory Integrative and Comparative Physiology*, 285.
- Chace, J.F. & Walsh, J.J. (2006) Urban effects on native avifauna: A review. *Landscape and Urban Planning*, 74, 46-69.
- Charmandari, E., Tsigos, C. & Chrousos, G. (2005) Endocrinology of the stress response. *Annual Review of Physiology*, 67, 259-284.
- Chrousos, G.P. & Gold, P.W. (1992) The concepts of stress and stress system disorders: Overview of physical and behavioral homeostasis. *Journal of the American Medical Association*, 267, 1244-1252.
- Cyr, N.E., Earle, K., Tam, C. & Romero, L.M. (2007) The effect of chronic psychological stress on corticosterone, plasma metabolites, and immune responsiveness in European starlings. *General and Comparative Endocrinology*, 154, 59-66.

- Davies, E. & MacKenzie, S.M. (2003) Extra-adrenal production of corticosteroids. *Clinical and Experimental Pharmacology and Physiology*, 30, 437-445.
- Fahrig, L. (2003) Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 487-515.
- Fernández-Juricic, E. (2000) Avifaunal use of wooded streets in an urban landscape. *Conservation Biology*, 14, 513-521.
- Fischer, J.D., Cleeton, S.H., Lyons, T.P. & Miller, J.R. (2012) Urbanization and the Predation Paradox: The Role of Trophic Dynamics in Structuring Vertebrate Communities. *Bioscience*, 62, 809-818.
- Fokidis, H.B. & Deviche, P. (2011) Plasma corticosterone of city and desert Curve-billed Thrashers, *Toxostoma curvirostre*, in response to stress-related peptide administration. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 159, 32-38.
- Fokidis, H.B., Orchinik, M. & Deviche, P. (2009) Corticosterone and corticosteroid binding globulin in birds: Relation to urbanization in a desert city. *General and Comparative Endocrinology*, 160, 259-270.
- Fontaine, J.J., Arriero, E., Schwabl, H. & Martin, T.E. (2011) Nest predation and circulating corticosterone levels within and among species. *The Condor*, 113, 825-833.
- Goutte, A., Angelier, F., Chastel, C.C., Trouvé, C., Moe, B., Bech, C., Gabrielsen, G.W. & Chastel, O. (2010) Stress and the timing of breeding: Glucocorticoid-luteinizing hormones relationships in an arctic seabird. *General and Comparative Endocrinology*, 169, 108-116.
- Goymann, W. (2005) Noninvasive monitoring of hormones in bird droppings - Physiological validation, sampling, extraction, sex differences, and the influence of diet on hormone metabolite levels. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1046, 35-53.
- Griffin, L.R. & Thomas, C.J. (2000) The spatial distribution and size of rook (*Corvus frugilegus*) breeding colonies is affected by both the distribution of foraging habitat and by intercolony competition. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 267, 1463-1467.
- Grimm, N.B., Faeth, S.H., Golubiewski, N.E., Redman, C.L., Wu, J., Bai, X. & Briggs, J.M. (2008) Global Change and the Ecology of Cities. *Science*, 319, 756-760.
- Hau, M., Ricklefs, R.E., Wikelski, M., Lee, K.A. & Brawn, J.D. (2010) Corticosterone, testosterone and life-history strategies of birds. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 277, 3203-3212.
- Heiss, R.S., Clark, A.B. & McGowan, K.J. (2009) Growth and nutritional state of American Crow nestlings vary between urban and rural habitats. *Ecological Applications*, 19, 829-839.
- Hörak, P. & Lebreton, J.D. (1998) Survival of adult Great Tits *Parus major* in relation to sex and habitat; a comparison of urban and rural populations. *Ibis*, 140, 205-209.
- Johanson, R.F. (2001) Synanthropic birds of North America. *Avian ecology and conservation in an urbanizing world* (eds J.M. Marzluff, R. Bowman & D. R.), pp. 49-67. Norwell, MA.
- Kasprzykowski, Z. (2003) Habitat preferences of foraging Rooks *Corvus frugilegus* during the breeding period in the agricultural landscape of eastern Poland. *Acta Ornithologica*, 38, 27-31.

- Kasprzykowski, Z. (2007) Reproduction of the rook, *Corvus frugilegus* in relation to the colony size and foraging habitats. *Folia Zoologica*, 56, 186-193.
- Klasing, K.C. (2005) Potential impact of nutritional strategy on noninvasive measurements of hormones in birds. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1046, 5-16.
- Koch, M., Mostl, E., Steinmetz, H.W., Clauss, M., Masello, J.F. & Quillfeldt, P. (2009) Non-invasive measurement of faecal glucocorticoid metabolites in Upland Geese *Chloephaga picta*. *Polar Biology*, 32, 281-285.
- Lancaster, L.T., Hazard, L.C., Clobert, J. & Sinervo, B.R. (2008) Corticosterone manipulation reveals differences in hierarchical organization of multidimensional reproductive trade-offs in r-strategist and K-strategist females. *Journal of Evolutionary Biology*, 21, 556-565.
- Landys, M.M., Ramenofsky, M. & Wingfield, J.C. (2006) Actions of glucocorticoids at a seasonal baseline as compared to stress-related levels in the regulation of periodic life processes. *General and Comparative Endocrinology*, 148, 132-149.
- Lechner, O., Dietrich, H., Wiegner, G.J., Vacchio, M. & Wick, G. (2001) Glucocorticoid production in the chicken bursa and thymus. *International Immunology*, 13, 769-776.
- Malisch, J.L. & Breuner, C.W. (2010) Steroid-binding proteins and free steroids in birds. *Molecular and Cellular Endocrinology*, 316, 42-52.
- Marra, P.P. & Holberton, R.L. (1998) Corticosterone levels as indicators of habitat quality: effects of habitat segregation in a migratory bird during the non-breeding season. *Oecologia*, 116, 284-292.
- Marzluff, J.M. (2001) Worldwide urbanization and its effects on birds. *Avian ecology and conservation in an urbanizing world* (eds J.M. Marzluff, R. Bowman & D. R.), pp. 19-47. Kluwer Academic Publishers, Norwell, MA.
- Marzluff, J.M., McGowan, K.J., Donnely, R. & Knight, R.L. (2001) Causes and consequences of expanding American crow populations. *Avian ecology and conservation in an urbanizing world* (eds J.M. Marzluff, R. Bowman & D. R.), pp. 331-363. Kluwer Academic Publishers, Norwell, MA.
- Mason, C.F. & MacDonald, S.M. (2004) Distribution of foraging rooks, *Corvus frugilegus*, and rookeries in a landscape in eastern England dominated by winter cereals. *Folia Zoologica*, 53, 179-188.
- McDonnell, M.J. & Hahs, A.K. (2008) The use of gradient analysis studies in advancing our understanding of the ecology of urbanizing landscapes: Current status and future directions. *Landscape Ecology*, 23, 1143-1155.
- McGarigal, K. & Marks, B.J. (1995) *FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure*. USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station, General Technical Report PNW-GTR-351, Portland, Oregon.
- McKinney, M.L. (2002) Urbanization, biodiversity, and conservation. *Bioscience*, 52, 883-890.
- Mennechez, G. & Clergeau, P. (2006) Effect of urbanisation on habitat generalists: starlings not so flexible? *Acta Oecologica*, 30, 182-191.
- Møller, A.P. (2008) Flight distance and population trends in European breeding birds. *Behavioral Ecology*, 19, 1095-1102.

- Ninnes, C.E., Waas, J.R., Ling, N., Nakagawa, S., Banks, J.C., Bell, D.G., Bright, A., Carey, P.W., Chandler, J., Hudson, Q.J., Ingram, J.R., Lyall, K., Morgan, D.K.J., Stevens, M.I., Wallace, J. & Mostl, E. (2010) Comparing plasma and faecal measures of steroid hormones in Adelie penguins *Pygoscelis adeliae*. *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology*, 180, 83-94.
- Noti, M., Sidler, D. & Brunner, T. (2009) Extra-adrenal glucocorticoid synthesis in the intestinal epithelium: more than a drop in the ocean? *Seminars in Immunopathology*, 31, 237-248.
- Oja, T., Alamets, K. & Pärnamets, H. (2005) Modelling bird habitat suitability based on landscape parameters at different scales. *Ecological Indicators*, 5, 314-321.
- Olea, P.P. & Baglione, V. (2008) Population trends of Rooks *Corvus frugilegus* in Spain and the importance of refuse tips. *Ibis*, 150, 98-109.
- Ortega-Álvarez, R. & MacGregor-Fors, I. (2009) Living in the big city: Effects of urban land-use on bird community structure, diversity, and composition. *Landscape and Urban Planning*, 90, 189-195.
- Palomino, D. & Carrascal, L.M. (2007) Habitat associations of a raptor community in a mosaic landscape of Central Spain under urban development. *Landscape and Urban Planning*, 83, 268-274.
- Partecke, J., Schwabl, I. & Gwinner, E. (2006) Stress and the city: urbanization and its effects on the stress physiology in European blackbirds. *Ecology*, 87, 1945-1952.
- Partecke, J., Van't Hof, T. & Gwinner, E. (2004) Differences in the timing of reproduction between urban and forest European blackbirds (*Turdus merula*): Result of phenotypic flexibility or genetic differences? *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 271, 1995-2001.
- Peach, W.J., Vincent, K.E., Fowler, J.A. & Grice, P.V. (2008) Reproductive success of house sparrows along an urban gradient. *Animal Conservation*, 11, 493-503.
- Pravosudov, V.V., Kitaysky, A.S., Wingfield, J.C. & Clayton, N.S. (2001) Long-term unpredictable foraging conditions and physiological stress response in mountain chickadees (*Poecile gambeli*). *General and Comparative Endocrinology*, 123, 324-331.
- R Development Core Team (2013) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Riegert, J., Fainová, D. & Bystřická, D. (2010) Genetic variability, body characteristics and reproductive parameters of neighbouring rural and urban common kestrel (*Falco tinnunculus*) populations. *Population Ecology*, 52, 73-79.
- Riitters, K.H., O'Neill, R.V., Hunsaker, C.T., Wickham, J.D., Yankee, D.H., Timmins, S.P., Jones, K.B. & Jackson, B.L. (1995) A factor analysis of landscape pattern and structure metrics. *Landscape Ecology*, 10, 23-39.
- Robinson, S.K., Thompson Iii, F.R., Donovan, T.M., Whitehead, D.R. & Faaborg, J. (1995) Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science*, 267, 1987-1990.

- Romero, L.M. (2002) Seasonal changes in plasma glucocorticoid concentrations in free-living vertebrates. *General and Comparative Endocrinology*, 128, 1-24.
- Romero, L.M. (2004) Physiological stress in ecology: Lessons from biomedical research. *Trends in Ecology and Evolution*, 19, 249-255.
- Romero, L.M., Cyr, N.E. & Romero, R.C. (2006) Corticosterone responses change seasonally in free-living house sparrows (*Passer domesticus*). *General and Comparative Endocrinology*, 149, 58-65.
- Romero, L.M., Storchlic, D. & Wingfield, J.C. (2005) Corticosterone inhibits feather growth: Potential mechanism explaining seasonal down regulation of corticosterone during molt. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology*, 142, 65-73.
- Ruiz, G., Rosenmann, M., Novoa, F.F. & Sabat, P. (2002) Hematological parameters and stress index in rufous-collared sparrows dwelling in urban environments. *The Condor*, 104, 162-166.
- Rutz, C. (2008) The establishment of an urban bird population. *Journal of Animal Ecology*, 77, 1008-1019.
- Sapolsky, R.M., Romero, L.M. & Munck, A.U. (2000) How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocrine Reviews*, 21, 55-89.
- Schlesinger, M.D., Manley, P.N. & Holyoak, M. (2008) Distinguishing stressors acting on land bird communities in an urbanizing environment. *Ecology*, 89, 2302-2314.
- Schmidt, K.L. & Soma, K.K. (2008) Cortisol and corticosterone in the songbird immune and nervous systems: Local vs. systemic levels during development. *American Journal of Physiology - Regulatory Integrative and Comparative Physiology*, 295.
- Schoech, S.J., Bowman, R., Bridge, E.S. & Boughton, R.K. (2007) Baseline and acute levels of corticosterone in Florida Scrub-Jays (*Aphelocoma coerulescens*): Effects of food supplementation, suburban habitat, and year. *General and Comparative Endocrinology*, 154, 150-160.
- Schoech, S.J., Bowman, R. & Reynolds, S.J. (2004) Food supplementation and possible mechanisms underlying early breeding in the Florida Scrub-Jay (*Aphelocoma coerulescens*). *Hormones and Behavior*, 46, 565-573.
- Shochat, E. (2004) Credit or debit? Resource input changes population dynamics of city-slicker birds. *Oikos*, 106, 622-626.
- Shultz, M.T. & Kitaysky, A.S. (2008) Spatial and temporal dynamics of corticosterone and corticosterone binding globulin are driven by environmental heterogeneity. *General and Comparative Endocrinology*, 155, 717-728.
- Silvestre, J.S., Robert, V., Heymes, C., Aupetit-Faisant, B., Mouas, C., Moalic, J.M., Swynghedauw, B. & Delcayre, C. (1998) Myocardial production of aldosterone and corticosterone in the rat: Physiological regulation. *Journal of Biological Chemistry*, 273, 4883-4891.
- Slabbekoorn, H. & Ripmeester, E.A.P. (2008) Birdsong and anthropogenic noise: Implications and applications for conservation. *Molecular Ecology*, 17, 72-83.

- Stöwe, M., Bugnyar, T., Schloegl, C., Heinrich, B., Kotrschal, K. & Möstl, E. (2008) Corticosterone excretion patterns and affiliative behavior over development in ravens (*Corvus corax*). *Hormones and Behavior*, 53, 208-216.
- Wandeler, P., Funk, S.M., Largiadèr, C.R., Gloor, S. & Breitenmoser, U. (2003) The city-fox phenomenon: Genetic consequences of a recent colonization of urban habitat. *Molecular Ecology*, 12, 647-656.
- Wingfield, J.C., Maney, D.L., Breuner, C.W., Jacobs, J.D., Lynn, S., Ramenofsky, M. & Richardson, R.D. (1998) Ecological Bases of Hormone-Behavior Interactions: The "Emergency Life History Stage". *American Zoologist*, 38, 191-206.
- Wingfield, J.C. & Sapolsky, R.M. (2003) Reproduction and resistance to stress: When and how. *Journal of Neuroendocrinology*, 15, 711-724.
- Withey, J.C. & Marzluff, J.M. (2009) Multi-scale use of lands providing anthropogenic resources by American Crows in an urbanizing landscape. *Landscape Ecology*, 24, 281-293.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J. & Melillo, J.M. (1997) Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science*, 277, 494-499.
- Yeh, P.J. (2004) Rapid evolution of a sexually selected trait following population establishment in a novel habitat. *Evolution*, 58, 166-174.
- Yeh, P.J. & Price, T.D. (2004) Adaptive phenotypic plasticity and the successful colonization of a novel environment. *American Naturalist*, 164, 531-542.

