



Antropogeensete keskkonnamuutuste mõju monogaamsete lindude sigimisstrateegiatele

Amaranta Põld* & Tuul Sepp

Ökoloogia ja maateaduste instituut, Tartu Ülikool, J. Liivi 2, Tartu, 50409

Kokkuvõte

Viimaste kümnendite jooksul on lindude sigimisstrateegiad erialases teaduskirjanduses märkimisväärselt laia tähelepanu pälvinud. Kuigi tänapäeval põhitõeks saanud seaduspärad on sõnastatud juba suhteliselt ammu ning on selge, et need sõltuvad olulisel määral keskkonnast, on vähe teada selle kohta, millised muutused esinevad sigimisstrateegiates keskkonningimuste muutumisel. On tõendeid, et tänapäevaste järskude antropogeensete keskkonnamuutuste kontekstis ei jõua linnud muutuvate oludega piisavalt kiiresti kohastuda, põhjustades arvukuse langust isegi soodsas seisundis olevatel liikidel. Kaasaegsete evolutsiooniprotsesside jälgimine on liigikaitse seisukohalt kriitilise tähtsusega, mistõttu on oluline mõista, milliste mehhanismide kaudu keskkonnamõjud lindudele mõju avaldavad. Sigimisstrateegiate muutumise uurimine pakub selleks rohkelt uusi võimalusi.

Käesolevas töös antakse ülevaade lindude sigimisstrateegiatest ja nende adaptiivsusest kolmes erinevas pesitsuse etapis: (1) otsus lahutada või säilitada partner; (2) otsused paariväliste järglaste saamise kohta ja (3) vanemlikud investeeringud. Seejärel hinnatakse võimalikke keskkonnamõjusid nendele sigimisstrateegiatele, toetudes erialakirjandusest teadaolevatele seaduspäradele. Keskkonnamõjusid sigimisstrateegiatele hinnati kolmes kategoorias: (1) kliimamuutused, (2) reostus, sh keemiline ja sensoorne ning (3) elupaikade muundumine ja kadu. Kui kliimamuutuste mõjud näisid avaldavat kõige mitmekülgsemat mõju, siis reostuse mõju sigimisstrateegiatele peaks avalduma peamiselt füsioloogiliste või sotsiaalsete, elupaikade muundumine aga demograafiliste mehhanismide kaudu.

Töö eesmärgid täideti kõigest osaliselt, sest ilmnes mõningaid kitsaskohti, mis võisid mõjutada keskkonnamõjude olulisuse tõlgendamist. Kui mõjusid vanemlikele

* E-post: amarantapld@gmail.com

investeeringutele on rohkem uuritud, siis seosed keskkonnamuutuste ning lahutuste ja paariväliste suhete vahel jäid käesolevas töös pigem spekulatiivseks, sest olid andmete vähesuse tõttu sageli loodud kaudsetel meetoditel. Edaspidi tuleks selles töös esitatud potentsiaalseid keskkonnategurite ja sigimisstrateegiate seoseid otse kontrollida sellistel liikidel, kellele sigimisstrateegiate muutusest tekkinud negatiivne mõju kohasusele on olemasolevate teadmiste põhjal tõenäoliselt suurim: vee- ja röövlinnud ning pikaajalised alaliselt monogaamsed linnud. Tulevaste uuringute abil oleks võimalik saada olulisi teadmisi kaasaegse evolutsiooni kohta, mis omakorda võivad aidata jõuda efektiivsemate kaitsemeetmeteni.

Sissejuhatus

Maal on ajalooliselt toimunud viis massilist väljasuremislainet (Raup & Sepkoski 1982), kuid antropotseenis on alanud kuues (Barnosky *et al.* 2011). Seekordne väljasuremistelaine toimub enneolematu tempos ning lisaks paljude liikide täielikule kadumisele kaasneb sellega populatsioonide kahanemine olulisel määral ka soodsas seisundis olevatel liikidel (Ceballos *et al.* 2017). Ellujäämiseks tuleb oludega kohastuda, kuid evolutsioon ei pruugi suuta praeguste keskkonnamuutustega piisavalt kiiresti kaasas käia (Radchuk *et al.* 2019). Youngi jt (2016) sõnul on viieks olulisimaks loomaliikide väljasuremise põhjuseks antropotseenis küttimine, elupaikade kadu ja muundumine, võõrliigid ja haigused, reostus ning kliimamuutused. Selleks, et liike efektiivsemalt kaitsta, on oluline mõista, milliste mehhanismide kaudu keskkonnamuutused elusloodusele mõju avaldavad, nii otseselt kui ka kaudselt, ning jälgida kaasaegseid evolutsiooniprotsesse.

Umbes 90% lindudest on näiliselt monogaamsed (Lack 1968), kuigi selline

paarumissüsteem on loomariigis pigem erandlik. Küllap sellepärast, aga ka nende paarumissüsteemi sarnasuse tõttu inimestega, said lindude sigimisstrateegiad 20. sajandi teises pooles kirjanduses äärmiselt palju tähelepanu ning tollel ajal sõnastati peamised tänapäevased põhitõed (olulisemad tööd näiteks: Williams 1966, Rowley 1983, Wickler & Seibt 1983, Choudhury 1995, Black 1996, Gowaty 1996). Hoolimata põhjalikest teadmistest lindude sigimisstrateegiatega seotud seaduspärade kohta on keskkonnamuutuste mõjusid nendele uuritud üllatavalt vähe. Otseseid keskkonnamuutuste mõjusid kooselu püsimisele (nt lahutuste või paariväliste järglaste määrale) peaaegu polegi uuritud, see-eest vanemlike investeeringute kohta (nt pesitsusedu-kuse näol) on teada pisut rohkem.

Käesoleva töö eesmärgid on:

- Anda ülevaade monogaamsete lindude sigimisstrateegiatest ja nende adaptiivsusest erinevate sigimise etappide kaupa: (1) lahtus/koospüsimine; (2) paarivälised suhted ja (3) vanemlik investeering.

- Selgitada välja, milliste mehhanismide kaudu võivad sigimisstrateegiaid eri etappides mõjutada inimtekkelised keskkonnamuutused: (1) kliimamuutused; (2) reostus, sh keemiline ja sensoorne ja (3) elupaikade muundumine ja kadu.
- Arutleda, milliste elukäigutunnuste ja elutempoga liikide puhul võib sigimisstrateegiate muutus olla adaptiivne vastus ja milliste puhul mitte.

Monogaamia esinemine lindudel

Monogaamia on loomariigis suhteliselt haruldane, esinedes vaid 9% imetajatest (Lukas & Clutton-Brock 2013) ning üksikutel kala- ja konnaliikidel (Whiteman & Côté 2004, Brown *et al.* 2010). Anisogaamia ehk sugudevahelise gameetide suuruse erinevuse tõttu on isastele kasulik paljuneda võimalikult paljude partneritega, emastel aga võimalikult kvaliteetsete partneritega (Trivers 1972), mistõttu on monogaamia isastele näiliselt ebasoodne strateegia (Wickler & Seibt 1983). Sellest hoolimata on näiliselt monogaamsed umbes 90% linnuliikidest (Lack 1968), mistõttu on tegu suhteliselt erandliku liigirühmaga. Black (1996) toob välja kolm põhjust, miks monogaamsus võib lindudele kasu tuua:

- parem koostöö partneriga
- suurenenud panus lõimetishooldesse
- väiksemad partneri otsimisega seotud riskid

Paljudel näiliselt monogaamsetel linnuliikidel esineb paariväliseid suhteid (vt lähemalt allpool). Näiteks leidsid

Gowaty ja Karlin (1984), et seni monogaamseks peetud ida-sinilindudel (*Sialia sialis*) esines paariväliseid järglasi 9% kõigist pesakondadest. Vastukaaluks Lacki (1968) hinnangule on nüüdseks teada, et ligikaudu 90% liikidest esineb pesakonnas teiste isaste poolt viljastatud järglasi (Griffith *et al.* 2008). Siit ilmneb vajadus eristada sotsiaalset ja seksuaalset monogaamiat, kus sotsiaalne monogaamia viitab püsivale sotsiaalsele seotusele (nt poegade ühiselt kasvamine) ja seksuaalne monogaamia geneetilisele truudusele. Mõlemad vormid võivad esineda koos, aga ei pruugi (Gowaty 1996). Selle definitsiooni järgi on:

- linnud, kellel esineb paariväliseid suhteid, sotsiaalselt monogaamsed
- linnud, kes pairituvad ainult ühe kindla isendiga, kuid ei moodusta püsivat paarisidet, seksuaalselt monogaamsed
- linnud, kes pairituvad eksklusiivselt oma sotsiaalse partneriga, nii sotsiaalselt kui ka seksuaalselt monogaamsed

Griffith jt (2008) on leidnud, et sotsiaalselt monogaamsetel liikidel esineb paariväliseid järglasi keskmiselt pea viiendikus kõigist pesakondadest ning seksuaalselt monogaamseid liike on sotsiaalselt monogaamsete liikide seas vaid 25%. Seetõttu viidatakse selle töö raames terminiga “monogaamia” eelkõige sotsiaalsele monogaamiale.

Monogaamseks saab lugeda linde, kellel tekib **paariside** (*pair bond*), st vanemlikke investeeringuid teevad

mingil määral mõlemad, veetes kokkuvõttes koos kauem aega, kui pelgalt paaritumiseks vaja (Ens *et al.* 1996). Samas ei eelda monogaamiat, et paarisideme kestvus oleks eriti pikk. Näiteks osadel pardiliikidel (*Anas spp.*) võib paariside lõppeda niipea, kui emane lõpetab munemise (Ens *et al.* 1996). Sellist monogaamiat vormi, kus partnerit vahetatakse pärast igat pesitsushooaega või igat pesitsuskatset, nimetatakse kirjanuduses enamasti **sarimonogaamiaks** (*serial monogamy*) (Breed & Moore 2012). Selle vastandiks võib lugeda **alalist monogaamiat** (*perennial monogamy*), mille puhul on eelistatud ühe partneri säilitamine mitme hooaja või isegi kogu eluaja vältel – selline monogaamia vorm on esindatud vähemalt pooltes linnuseltsides (Black 1996, Black 2001).

Monogaamsete lindude sigimisstrateegiad

Lahutamine

Levinumad lahutuse hüpoteesid

Nii lahutust kui ka paariväliseid suhteid võib vaadelda kui sigimisstrateegiaid, mille abil oma kohasust suurendada (Dhondt & Adriaensen 1994). Lahutus on mõistlikum olukorras, kus potentsiaalsete partnerite kvaliteedi hindamiseks ja võrdlemiseks on piisavalt aega, paarivälised suhted aga juhul, kui aeg on piiratud (Sullivan 1994).

Enne iga pesitsust tuleb isendil vastu võtta otsus, kas jätkata oma varasema partneriga või leida uus. Kui paarisideme

mõlemad osapooled on järgneval hooajal elus, kuid ei pesitse enam koos, on tegu **lahutusega** (Black 1996). Jeschke ja Kokko (2008) täheldasid lahutuste esinemist 92% linnuliikidest, kuid lahutuste sagedused varieeruvad nii liigiti kui ka populatsiooniti väga suurel määral (Black 1996), kusjuures liikidevahelisi erinevusi põhjustab tõenäoliselt elukäigutunnuste varieerumine, mille tõttu erineb ka lahutuse või koospüsimise hind (Choudhury 1995). Järgnevalt kirjeldatakse kuut levinumat lahutuse hüpoteesi lindudel, mis on kirjanduses enim kajastust leidnud. Kuigi nende vahel on suuri kattuvusi ja on vaieldud nii paljude hüpoteeside vajalikkuse üle (nt Choudhury 1995), leidub siiski igal hüpoteesil oma nüanss või lähenemisnurk (Tabel 1).

Parema valiku hüpotees (*better option hypothesis*) on tõenäoliselt levinuim hüpotees lahutuse kohta lindudel. Selle põhjal on lahutus ühe partneri konkreetse otsuse tagajärg eesmärgiga leida kvaliteetsem partner ja/või territoorium (Baeyens 1981, Ens *et al.* 1993). See tähendab, et paarisideme kehvem osapool jääb pärast lahutust „kaotajaks“ ja kvaliteetsem osapool „võidab“ (Heg *et al.* 2003). Kui üks sugupool (tavaliselt emane) investeerib järglastesse rohkem, on ta tõenäoliselt partneri osas valivam (Trivers 1972). Sellest tulenevalt võivad emased olla sagedamini need, kes kvaliteetsema partneri või territooriumi leidmise eesmärgil lahutavad – seda on täheldatud näiteks harakatel (*Pica pica*) (Baeyens 1981), must-kärbsenäppidel (*Ficedula hypoleuca*) (Lifjeld & Slagsvold 1988) ja pandani-tikkasabadel (*Malurus coronatus*) (Hidalgo Aranzamendi *et al.* 2016).

Tabel 1. Ülevaade lahutuse mõjust kohasusele ja valiku iseloomust erinevate hüpoteeside puhul
Table 1. Overview of the effects of divorce on the the fitness and natural selection pressures in cases of various hypotheses.

Hüpotees Hypothesis	PV	K	EV	J	TM	SL
Kohasuse muutus Fitness change	+ / -	+ / +	+	0	0	0
Tegu teadliku otsusega Result of the conscious decision	+ / -	+	+	-	-	-
Valik partneri järgi Decision made according to partner's choice	+	+	+	+	-	+
Valik territooriumi järgi Decision made based on the territory	+	-	-	-	+	-
Viited Reference	Baeyens 1981 Ens <i>et al.</i> 1993	Coulson 1966	Johnston & Ryder 1987	Owen <i>et al.</i> 1988	Dhondt & Adriaensen 1994	Taborsky & Taborsky 1999

PV – parem valik, K – kokkusobimatus, EV – ekslik valik, J – juhuslik, TM – toolimäng, SL – sunnitud lahutus. Kohasuse muutuse puhul “+/-” = mõju osapoolte kohasusele erisuunaline; “+/+” = kohasus tõuseb mõlemal partneril; “+” = algatava osapoolle kohasus tõuseb; “0” = algatava osapoolle kohasus võib, aga ei pruugi tõusta.

PV – better option hypothesis, K – incompatibility hypothesis, EV – errors of mate choice hypothesis, J – accidental loss hypothesis; TM – musical chairs hypothesis; SL – forced divorce hypothesis. In the case of fitness change: ‘+/-’ = effect on fitness opposite for either participant of the interaction; ‘+/+’ = fitness of either participant of the interaction likely to increase; ‘+’ = fitness expected to increase for the initiator; ‘0’ = fitness of the initiator may increase, but not necessarily.

Kokkusobimatuse hüpoteesi (*incompatibility hypothesis*) kohaselt on partnerid, kelle omavaheline pesitsusedukus on madal, mingil põhjusel kokkusobimatud ja seega lahutavad tõenäolisemalt (Coulson 1966). Siin on tugev kattuvus parema valiku hüpoteesiga, kuid erinevalt viimasest ei ole Coulsoni hüpoteesi eelduseks tingimata kummagi partneri üldine madal kvaliteet, vaid pigem kummagi isendi spetsiifiliste omaduste koosmõju (Johnston & Ryder 1987). Näiteks võib esineda kokkusobimatus

sugulusristumise puhul isegi siis, kui kumbki isend eraldi on kvaliteetne (Kempnaers *et al.* 1998). Pärast kokkusobimatute partnerite lahutust peaks tõusma mõlema isendi kohasus (Choudhury 1995).

Eksliku valiku hüpotees (*errors of mate choice hypothesis*) kattub teatud mõttes nii kokkusobimatuse kui parema valiku hüpoteesidega, kuid läheneb küsimusele teise nurga alt. Johnstoni ja Ryderi (1987) järgi võib lahutus olla

algusel partneri valikul tehtud eksimuse tagajärg. Wittenberger (1983) on toonud välja kolm võimalust valiku langetamiseks partneri otsimisel:

- valik langeb esimesele isasele, kes ületab emase minimaalse nõuete lävendi;
- emane võrdleb isaseid järjestikku, kuniks viimase isendi kvaliteet on eelnenud isendi omast madalam;
- emane analüüsib kõiki võimalikke isaseid ja valib nende seast parima.

Mida rohkem kriteeriume, seda keerulisem on valiku langetamine (Wittenberger 1983) ja seda tõenäolisem on, et ekslikult valitakse kesisem partner. Noored linnud eksivad tõenäolisemalt partneri valikul ja lahutavad seega sagedamini (Johnston & Ryder 1987). Pärast lahutust varasema eksliku valiku tõttu peaks ühe või mõlema partneri kohasus tõusma (Choudhury 1995).

Lahutus ei pruugi olla kummagi partneri teadlik või soovitud valik. **Juhusliku lahutuse hüpoteesi** (*accidental loss hypothesis*) järgi esineb lahutus, kui juhuslike sündmuste tõttu partnerid pesitsuspaigas õigel ajal ei kohtu ning mõistlikum on pesitseda uue partneriga, kui oodata eelmist (Owen *et al.* 1988). Sellisel juhul ei sõltu lahutus varasemast pesitsusedukusest ja kummagi kohasus ei pruugi paraneda (Choudhury 1995). Taaskohtudes võidakse paarisidet jätkata oma vana partneriga (Choudhury 1995).

Toolimängu hüpotees (*musical chairs hypothesis*) kattub osaliselt parema valiku ja juhusliku lahutuse hüpoteesidega,

kuid on seotud rangelt territooriumiga. Selline lahutus esineb lindudel, kes pesitsusaladele jõudes valivad parima territooriumi ja ei ole seetõttu tingimata partnerile truud (Dhondt & Adriaensen, 1994). Täpselt nagu sellele hüpoteesile nime andnud mängus, kus muusika vaikides tuleb omale kiiresti tool leida, jäävad hiljem kohale jõudvad linnud oma territooriumist ilma. Erinevalt parema valiku hüpoteesist ei eelda toolimängu hüpotees, et lahkuläinud paari varasem pesitsusedukus oleks olnud madal (Dhondt & Adriaensen, 1994).

Taborsky ja Taborsky (1999) sõnas-
tatud **sunnitud lahutuse hüpoteesi** (*forced divorce hypothesis*) kohaselt võib suure emaslindude osakaaluga populatsioonides esineda “sunnitud” lahutust, kui üksikud emased puutuvad pidevalt kokku paarunud isastega ja on sotsiaalselt domineerivad. Likeri jt. (2014) metaanalüüs näitas, et emaste ülekaal viib lahutuseni kaks korda tihedamini kui isaste ülekaal, samas isaste ülekaal tingib paariväliste suhete sagenemise. See võib tingida lahutuse ka parema valiku hüpoteesi kohaselt, pakkudes valivamale sugupoolele suuremat valikuvõimalust. Sunnitud lahutuse hüpotees aga eeldab, et otsus lahutada ei tule paarisideme seest, vaid nad “aetakse lahku” kolmanda osapoole poolt.

Lahutuste adaptiivsus

Kui lahutus on adaptiivne strateegia, peaks sellele eelnema madal pesitsusedukus (Dubois & Cézilly 2002) ja/või võimalus seda uue partneriga parandada (Black 1996). Ensi (1996) sõnul on keeruline

lahutuse adaptiivsust hinnata, kui tegu pole kummagi partneri teadliku otsuse, vaid näiteks kolmanda osapoolse sekku-misega, nagu kirjeldab sunnitud lahutuse hüpotees. Ülal kirjeldatud lahutuse hüpoteesidest on otseselt adaptiivsed kokku-sobimatuse, parema valiku ja eksliku valiku hüpoteesid, sest pärast lahutust ühe või mõlema partneri kohasus tõuseb või paraneb pesitsusedukus (Choudhury 1995). Parema valiku hüpoteesi puhul võidab ainult vana partneri kvaliteetsema vastu vahetada otsustanud isend, mitte mõlemad (Heg *et al.* 2003), seega on sellise lahutuse adaptiivsus ainult ühepoolne. Isegi, kui lahutus on adaptiivne strateegia, tuleb arvestada, et kuna partneri vahe-tusel on oma hind, võib isendi kohasus esimest korda uue partneriga pesit-sedes isegi väheneda, kuid pikas plaanis siiski tõusta (Culina *et al.* 2015).

Pikka aega kestva paarisideme puhul on võimalik lihvida omavaheline koostöö täiuseni (Black 1996), mistõttu pikaajalistel monogaamsetel lindudel, näiteks hanelistel (*Anseriformes*), sõltub pesitsusedukus otseselt sellest, kui kaua on koos pesit-setud (Ens *et al.* 1996, Rees *et al.* 1996, Black 2001). Kõrge suremusega liikidel on ka lahutuste määrad kõrgemad (Rowley 1983, Ens *et al.* 1996, Jeschke & Kokko 2008) – kuigi sama partneriga jätkates võiks pesit-susedukus kasvada, on mõistlikum pesit-seda uue partneriga, kui eelmine pole veel kohale jõudnud ja tema saatus on ebaselge (Black 1996). Sellisel juhul saab ka juhuslik lahutus olla adaptiivne. Samuti võib lahutus pesitsuspaigale hilinemise tõttu (toolimängu hüpotees) olla kaudselt adaptiivne, kui eeldada, et territooriumist ja seeläbi ka partnerist ilma jäänud isend

hilines oma kehvema kvaliteedi, mitte juhuslike sündmuste tõttu.

Kui lahutus on vähemalt ühe partneri (teadliku) otsuse tagajärg, peaks see olema adaptiivne (Tabel 1). See tähendab, et uue partneriga pesitsemise järgselt peaks kohasus tõusma. Muutused keskkonna-tingimustes võivad aga tekitada olukorra, kus otsus lahutada tehakse valedel alustel. Piltlikult öeldes tähendab see, et oma part-neris nähakse viga olukorras, kus tegeli-kult on süüdi inimene.

Paarivälised suhted

Paarivälised suhted on monogaamsete lindude sigimisstrateegia, mille tule-museks on järglased, kes pole saanud oma põhipartneriga. Paariväliste suhete sagedus varieerub nii liigiti kui ka populatsiooniti ning on sigimisstra-teegia, mille abil mõlemad sugupooled saavad tõsta oma kohasust (Petrie & Kempenaers 1998, Griffith *et al.* 2008).

Paariväliste suhete kirjeldamiseks on kirjanduses kasutatud erinevaid termi-neid, mida võib käsitleda paariväliste suhete mõõdikutena. Käesoleva töö kontekstis on koondatud ühe mõiste alla järgmised levinumad mõõdikud:

- paarivälised järglased – *extra-pair offspring* (EPO) / *extra-pair young* (EPY)
- paarivälise isadus – *extra-pair pater-nity* (EPP)
- paarivälised viljastused – *extra-pair fertilization* (EPF)
- paarivälised kopulatsioonid – *extra-pair copulation* (EPC)

Paarivälise isaduse määr näitab paarivälise järglaste suhtelist hulka pesas või kogu populatsioonis (Hoi & Griggio 2010) ja on seega paarivälise järglaste mõistega võrdlemisi sünonüümne. Paarivälised viljastused ja kopulatsioonid on olemuselt samuti sarnased mõõdikud, kuid kopulatsioon ei garanteeri viljastumist. Näiteks on osa linnuliikide emased võimelised paarivälise kopulatsioonide järgselt sperme selekteerima ning selle abil omatakse mingil määral kontrolli oma järglaste isaduse üle (Petrie & Kempenaers 1998). Kui ülejäänud mõõdikud vajavad tuvastamiseks molekulaarseid meetodeid, siis paariväliseid kopulatsioone saab tuvastada ka vaatluse põhjal. Kuigi nende mõõdikute erinevad nüansid muudavad nende omavahelise otsese võrdlemise keerukaks, sobivad selle töö kontekstis need kõik kirjeldama paarivälise suhte edukust või sagedust.

Triversi (1972) järgi peaksid isased investeerima eelkõige suuremasse järglaste hulka, emased aga võimalikult kvaliteetsetesse järglastesse. Sellest tulenevalt on isaslindude saadav kasu paarivälisest suhetest küllaltki selge, kuid leitud on, et paarivälised suhted tasuvad sageli ära ka emaste vaatepunktist. Näiteks saavad emased paarivälise suhte abil tõsta oma kohasust juhul, kui paarivälisel partneril on võrreldes nende põhipartneriga kvaliteetsemad geenid (Birkhead & Møller 1992). Samuti on tõendeid, et paarivälised suhted on viis suurendada oma järglaste geneetilist varieeruvust, tõstes nende kohasust ettearvamatus keskkonnas (Charmantier *et al.* 2004, Botero & Rubenstein 2012).

Colwelli ja Oringi (1989) järgi on aga emastel võimalik paarivälise suhte abil erinevaid partnereid n-ö **katsetada** (*mate sampling*) ning Cézilly ja Nager (1995) on leidnud, et liigid, kellel esineb rohkem paariväliseid suhteid, ka lahutavad rohkem. Nendest strateegiatest lähtuvalt ei ole asjaolu, et truudusetus võib olla ka emastele tulus, Triversi (1972) teooriaga vastuolus, sest paarivälised suhted on kummalegi sugupoolele adaptiivsed eri põhjustel.

Vanemlik investering kui sigimisstrateegia

Hetkepaljunemist ja jääksigimisväärtust on omavahel oluline tasakaalus hoida ning kohandada vastavalt keskkonnanätingimustele – mida kõrgem on vanalindude suremus, seda suurem peaks olema ka nende optimaalne sigimispingutus ja seda rohkem on mõtet riske võtta (Williams 1966). See-eest mida aeglasema elutempoga on lind, seda mõistlikum on ebasoodsates tingimustes ohverdada hetkepaljunemine, sest see moodustab jääksigimisväärtusest vaid marginaalse osa. On leitud, et lisaks hetkepaljunemise-jääksigimisväärtuse suhtele esineb lõivsuhe ka vanemliku investeringu ja ellujäämuse vahel, kusjuures keskmiselt on sellel oluline mõju eelkõige isastele, aga mitte emastele (Santos & Nakagawa 2012). Seda võib selgitada asjaolu, et üldjuhul on emased niikuinii rohkem kohastunud lõimetishooldesse investeerima, isased aga investeerivad suhteliselt rohkem täiendavatesse paaritumisvõimalustesse (Queller 1997).

Lõimetishoolet võib defineerida kui vanemlikke tunnuseid, mis suurendavad järglaste kohasust, nõudes vanematelt ajalist, energeetilist või füsioloogilist ressursi, tulles seega nii vanema ellujäämuse kui ka teiste järglaste eest hoolitsemise arvelt (Clutton-Brock 1991, Williams 2018). Kohaseimad peaksid seega olema need isendid, kes on võimelised vastavalt keskkonnatingimistele leidma optimaalseima vanemliku investeeringu suuruse (Sockman *et al.* 2006). Paindlikkus lõimetishoolde osas peaks sõltuma hetkepaljunemise ja jääksigimisväärtuse lõivsuhte tõttu linnu elutempost (Williams 1966, Erikstad *et al.* 1998). Näiteks kasvanud kiskluseriski korral hülgavad pesad eelkõige väikeste kurnadega linnud (Mohring *et al.* 2021), samuti on täheldatud pesade hülgamist ekstreemsete ilmastikuolude korral (nt Sharpe *et al.* 2019).

Sigimisstrateegiaid on võimalik keskkonnatingimustega vastavusse viia mitmes etapis:

- partneri valik ning otsus partner säilitada või temast lahutada;
- paarivälise järglaste hankimine;
- vanemlik investeering.

Mida varasemas etapis sigimisstrateegiat oludega kohandada, seda vähem kulukas see tõenäoliselt on, mistõttu oleks mõttekas olla paindlikum eelkõige sigimise esimestes etappides, nagu paarilise valik või otsus lahutada. Selleks ajaks, kui pesitsust on juba alustatud ja pojad on olemas, on märkimisväärne osa investeeringust tehtud. Samas on esimestes etappides valikuga

eksimisel suurem hind, näiteks jättes pesitsemata, kui tegelikult oleksid olud seda võimaldanud. Valede otsuste hind peaks aga vähendama sigimisstrateegiatega paindlikkust. Vanemlik investeering on viimane võimalus oma otsuseid vajadusel korrigeerida ja ebasoodsate keskkonnatingimuste korral oma jääksigimisväärtust kaitsta.

Keskkonnamuutuste mõju sigimisstrateegiatele

Kliimamuutused

Kliimamuutuste all käsitletakse eelkõige keskmise temperatuuri tõusu, kuid sellega on seotud ka ekstreemsete ilmastikuolude sagenemine (sh tormid ja kuumalained), fenoloogilised muutused, jää- ja lumikatte vähenemine, sademete hulga muutused jne. Valitsustevahelise Kliimamuutuste Nõukogu (*Intergovernmental Panel on Climate Change*, IPCC) raport (2014) väidab 95% kindlusega, et käimasoleva kliimasoojenemise peamiseks põhjustajaks on inimene. Seega ei ole antud töös võetud tingimuseks, et käsitletavas kirjanduses oleks juhtumipõhiselt tõestatud kliimamuutuste või erakordsete ilmastikuolude inimtekkelisus. Ka juhul, kui inimõju peaks puuduma, saab ilmastiku mõjude põhjal kooselu püsimisele lindudel teha ennustusi selle kohta, millised võivad olla trendid antropogeenset päritolu muutuste puhul.

Muutlikum keskkond võib põhjustada rohkem lahutusi ja paariväliseid järglasi. Seda hüpoteesi toetas Botero ja Rubensteini (2012) 122 linnuliigil läbi viidud metaanalüüs. Selle abil tagatakse

oma järglastele suurem geneetiline mitmekesisus ja seega ka paremad šansid toimetulekuks olukorras, kus keskkonningimused on raskesti ette ennustatavad (Charmantier *et al.* 2004). Cézilly ja Nager (1995) leidsid, et paari- väliste suhete ja lahutuste hulga vahel on paljudel liikidel positiivne seos ning seostasid seda Colwelli ja Oringi (1989) teooriaga, et paariväline kopu- latsioon on üks viise, kuidas emased tutvuvad potentsiaalsete uute partneri- tega. Olukorras, kus kliima- või muud keskkonnamuutused tõstavad paari- väliste suhete hulka, peaks seega seda enam kasvama ka lahutuste hulk, sest emastel tekib rohkem võimalusi oma endine partner püsivalt uuega asendada, kui ajutise partneri kvaliteet osutub paremaks (parema valiku hüpotees).

Kuigi on juba pikalt teada, et klii- mamuutused mõjutavad lindude sigi- misedukust ja -käitumist, on Ventura jt (2021) seni teadaolevalt ainsad, kes on lindudel leidnud otsese seose klii- mamuutuste ja lahutuste sagenemise vahel. Nende poolt seiratud mustkulm- albatrossid (*Thalassarche melanophris*) lahutasid tõenäolisemalt pärast ebaõn- nestunud pesitsusi, mis on kooskõlas varem leituga (nt Dubois & Cézilly 2002). Märkimisväärne on aga, et lahutuse tõenäosuse ja vee pinnatemperatuuri anomaaliate vahel oli samuti oluline seos sõltumata sellest, kas pesitsus oli varasemalt ebaõnnestunud või ei.

Kliimamuutused võivad tingida lisaks pesitsusedukuse langusele ka suuremuse kasvu vanalindudel. Kõrge suuremusega liikidel on lahutuste määrad üldjuhul

kõrgemad (Rowley 1983, Ens *et al.* 1996, Jeschke & Kokko 2008). Coulson ja Thomas (1985) leidsid, et kaljukajakatel (*Rissa tridactyla*) esineb populatsiooni- siseselt kõrgema suuremusega aastate järgselt rohkem lahutusi, kusjuures kõrge suuremus oli seotud ekstreemsete ilmastikuoludega. Kuna tegu on suhte- liselt pikaeliste lindudega, kes on koha- seimad eelkõige pikaajalistes paariside- metes, seostasid Coulson ja Thomas (1985) lahutuste sagenemist suure lesestunud ja seega vabade partnerite hulgaga. Suur vabade partnerite hulk soosib lahutust parema valiku hüpoteesi või sunnitud lahutuse hüpoteesi kohaselt.

Rasked ilmastikutingimused võivad kahjustada partneritevahelisi sotsiaal- seid sidemeid, viies omakorda lahutu- seni (Johnston & Ryder 1987). Näiteks punanokk-kajakatel (*Larus novaehollan- diae*) mängib paarisideme loomisel ja hoidmisel olulist rolli rituaalne toitmine (Tasker & Mills 1981). Toidunappus, mis selles uurimuses oli põhjustatud ebasoodsatest ilmastikutingimustest, võib seega kahjustada nende paariside- meid ja tõsta lahutuste hulka (Johnston & Ryder 1987).

Paindlikkus vanemhoole jagamise osas võib olla üks viise, kuidas kesk- konna- ja kliimamuutustest tingitud probleeme leevendada. Mänd jt (2013) leidsid, et kuigi tavaolukorras oli must- kärbsenäppidel emaslindude roll poegade toitmisel isaste omast olulisem, muutusid rollid rasketes keskkonna- tingimustes võrdsemaks. Selles katses imiteeriti halvenenud keskkonningi- musi kunstlikult, takistades ajutiselt

vanematel poegi toitmast. Võib eeldada, et sarnaseid mustreid võib näha ka juhul, kui toidubaasi nappus tekib looduslike tegurite tõttu. Kui vanemate summaarne pingutus tõuseb, võib olla võimalik kliimamuutuste tõttu kasvanud riske leevendada.

Rasketest keskkonnatingimusest tingitud isahoole muutusi on täheldatud ka tüllidel (*Charadrius spp.*) (Vincze *et al.* 2017). Nii kõrgemate keskmiste temperatuuride kui ka suuremate temperatuurikõikumiste korral kasvas isaslindude roll munade haudumisel. Sarnaselt muutustele must-kärbsenäppide tööjaotuses poegade toitmisel aitab see tõenäoliselt vähendada rasketest keskkonnatingimustest tekkinud pesitsuse ebaõnnestumise riski. Samas on ka mõned liigid, kelle puhul pesitsemise ebaõnnestumine võib hoopis lahutuse tõenäosust vähendada. Halimubieke jt (2020) leidsid, et vastuolulisel kombel lahutavad tüllid tõenäolisemalt, kui pesitsus õnnestub, ebaõnnestumise korral proovitakse aga sama partneriga uuesti pesitseda. Samas leiti, et jahedamas kliimas elavate tülliliikide paarisidemed on püsivamad ja mida kõrgem on temperatuur, seda rohkem esineb lahutusi.

On linnuliike, kel esineb jagatud lõimetishoolet – hoolitsetakse liigikaaslaste, aga mitte iseenda otseste järglaste eest, peamiselt hankides toitu, kuid ka kaitstes territooriumi või osaledes pesaehitusel, haudumisel jne (Stacey & Koenig 1990). Hamiltoni (1964) sugulusvaliku teooria kohaselt peaks liigikaaslaste abistamise korral selle kasu

indiviidile ületama enda järglaste kasvatamisest saadava kasu, mistõttu selle adaptiivsus sõltub sugulusastmest. On liike, kes teevad järglaste kasvatamisel koostööd eelkõige alles siis, kui endal on pesitsemine ebaõnnestunud. Näiteks leidsid Hatchwell jt (2013), et sabatihastel (*Aegithalos caudatus*) sõltub jagatud vanemhoole määr kisklusest ja pesitsushooaja pikkusest, kusjuures lähisugulasi abistati meelsamini. Kui sellistel liikidel peaks rohkem pesitsusi keskkonnamuutuste tõttu ebaõnnestuma, võib ka see suurendada jagatud vanemhoole määra. Sarnaselt Hatchwelli jt (2013) leitule, et jagatud vanemhool oli suurim keskmiste kisklustasemetes juures, tuleks seda eeldada ka teiste pesitsuse ebaõnnestumist tekitavate tegurite puhul. Kui hukuvad vaid üksikud pesakonnad, ei ole aitajaid eriti palju, kuid kui enamik pesitsuskatseid ebaõnnestub, ei ole jällegi kedagi aidata.

Jagatud lõimetishoolet esineb lisaks eelnevalt kirjeldatud teistelgi viisidel. Näiteks võib grupielulistel lindudel üks sotsiaalselt domineeriv monogaamne paar vähendada panustamist oma järglaste lõimetishooldesse, kui neile alluvad liigikaaslasted neid järglaste eest hoolitsemisel abistavad (nn koorma jagamise efekt – *load-lightening effect* (Crick 1992)). Taoline grupidünaamika on palju levinum troopilises kliimas (Fry 1972). Wiley ja Ridley (2016) leidsid, et valge-vadavilpad (*Turdoides bicolor*) viisid kõrgemate päevaste temperatuuride korral poegadele vähem toitu, kuid see kehtis eelkõige domineeriva vanempaari, mitte abistajate puhul. Seega näib, et lõimetishoolet omavahel jagavatel

gruppidel on kliimamuutuste kontekstis mõningane eelis klassikalise vanemhoole mudeli korral, kus kõik linnud hoolitsevad vaid omaenda otseste järglaste eest. Samuti on ekstreemsete olude mõjud seda väiksemad, mida suurem on lõimetishoolet jagav grupp (Wiley & Ridley 2016). Ei ole teada, kas selline strateegia tasuks kliimamuutuste kontekstis ära ka parasvöötmes pesitsevatel lindudel.

Kliimamuutused võivad esile kutsuda sugulise valiku nihet ehk muutusi partneri valiku printsiipides. Rändlindudel saabuvad üldiselt isased pesitsusaladele emastest varem (protandria), kusjuures mida kvaliteetsem on isend, seda varem ta saabub (Francis & Cooke 1986, Møller 1990). Varem saabuvad isendid hõivavad parimad territooriumid, kuid varakult saabumise kõrget hinda suudavad kompenseerida vaid kõige kvaliteetsemad isendid (Kokko 1999). Suitsupääsukeste (*Hirundo rustica*) isaslinnud jõuavad pesitsuspaika emastest keskmiselt nädala võrra varem ja teistest isastest varem jõudnud isendid on pikema sabahargiga (Møller 1990). Sabahark on suitsupääsukestel oluline sugulise valiku ornament ja pikema sabahargiga isased on kvaliteetsemad partnerid (Møller 1990). Lehikoinen jt (2019) leidsid, et umbes 50 aasta jooksul on kliimamuutuste tõttu põhjapoolkera lindude kevadine ränne pesitsuspaikadele nihkunud keskmiselt nädala võrra varasemaks. Ka suitsupääsukesed jõuavad kliimamuutuste tõttu pesitsuspaikadele üha varem, kuid see mõjutab eelkõige isaslindude, suurendades protandriat (Møller 2004). Mølleri

(2004) uuringutest selgub veel, et aastate jooksul kasvas sabahargi keskmine pikkus isastel, kuid mitte emastel. Pole selge, kas emased oskavad muutunud olukorras sabahargi pikkuse järgi isaste kvaliteeti adekvaatselt hinnata. Kui ei, võivad sugulise valiku signaalid olla ebaausad, sest ka vähem kvaliteetsete isaste sabahargid näivad piisavalt pikad. Selle arvelt võivad lahutused sagedeneda, sest emased asuvad korrigeerima oma ekslikku valikut. Samuti võib esineda seda rohkem lahutusi, mida erinevama ajal partnerid pesitsusaladele jõuavad, eriti lühikese eluea ja pika rändetee-konnaga lindudel, nagu suitsupääsuke (Arai *et al.* 2009). Viimasel juhul on tegu lahutusega juhusliku lahutuse või toolimängu hüpoteesi järgi.

Kliimamuutustest tingitud sugulise valiku nihet on täheldatud sugulise valiku signaalides. Näiteks kaelus-kärbesenäppidel (*Ficedula albicollis*) on ornamentiks, mis indikeerib emasele otseselt isaslinnu geneetilist kvaliteeti, valge laubalaigu suurus (Sheldon *et al.* 1997). Suurema laubalaiguga isased konkureerivad omavahel rohkem ja panustavad vähem lõimetishooldesse (Qvarnström 1997). Evans ja Gustaffson (2017) leidsid aga, et suguline valik soosis väiksema laubalaiguga isaseid aastatel, millele oli eelnenu soe kevad, ja suurema laubalaiguga isaseid aastatel, millele eelnes külm kevad. 34 aasta lõikes pöördus selles populatsioonis suguline valik laubalaigu suuruse osas vastupidiseks. Nii võime kliimamuutuste tingimustes ennustada seniste sugulise valiku signaalide tähenduse mõnetist muutumist lindudel.

Reostus

Keemiline reostus

Antropogeenne (keemiline) keskkonnareostus põhjustab lindudel erinevaid negatiivseid tervisemõjusid, mis ulatuvad kergetest subletaalsetest mõjudest otseselt letaalseteni välja (Richard *et al.* 2021). Keemilise reostuse mõjust lindude sigimisstrateegiatele on vähe teada, kuna mõjud on suuresti kaudsed ja vahendatud teiste tunnuste poolt, nagu langenuid sigimisedukus või muutused lindude tervislikus seisundis. Kuna linnu tervislik seisund mõjutab seda, kui palju investeeritakse partnerivalikusse (Cotton *et al.* 2006) või lõimetishooldesse (Badyaev & Hill 2002), on seosed reostuse poolt põhjustatud sigimisstrateegiate muutustele tõenäoliselt olemas, kuid võimalik, et nende muutuste mõju kohasusele jääb reoainete otsese tervisemõju varju ning pole seega väga lihtsasti mõõdetav. Põhjust selliseid seoseid uurida oleks eelkõige nõrgema, subletaalse mõjuga reoainete puhul, mille negatiivne tervisemõju kohasust väga tugevalt ei mõjuta. Selliste reoainete puhul oleks põhjust küsida, kas (1) koosmõju sigimisstrateegia muutusega muudab reoaine mõju kohasust määravaks või (2) sigimisstrateegia muutus aitab kompenseerida aine mõju tervisele. Järgnevalt tuuakse esile vaid mõned näited reostuse võimalikust mõjust sigimisstrateegiatele, mis on vahendatud muutustest kas täiskasvanud lindude tervises või poegade elumuses, rõhutades samas, et tegemist on enamasti spekulatiivse seosega.

Reoainete ja sigimisstrateegiate uurimisel on teadlastele enim huvi pakkunud ained, mis mõjutavad närvisüsteemi ja endokriinsüsteemi, ning selle kaudu lindude käitumist. Üheks selliseks aineks on metüüüelavhõbe (MeHg). MeHg on organometalliline katioon (keemiline valem $[CH_3Hg]^+$), mis moodustub elavhõbedagaaside settimisel veekeskkonnas (Zahir *et al.* 2005). Tegu on bioakumulatiivse neurotoksiiniga, mille kontsentratsioonid organismis tõusevad seda enam, mida kõrgemal on loom toiduahelas, muutes kalatoidulised linnud sellele eriti haavatavaks (Scheuhammer *et al.* 2007). MeHg on oma orgaanilise komponendi tõttu rasvlahustuv ja seega võimeline läbima hematoentsefaalset barjääri (Zahir *et al.* 2005). See tähendab, et MeHg mõjutab mitteletaalsete kontsentratsioonide juures potentsiaalselt loomade närvisüsteemi ja endokriinsüsteemi, sh käitumist. MeHg negatiivset mõju lindudele on ilmselt enim uuritud jääkauridel (*Gavia immer*) Põhja-Ameerikas. Evers jt (2004, 2008) on leidnud, et kõrge organismi MeHg sisaldusega jääkaurid on vähem aktiivsed, nende vere kortikosteroonitase on tõusnud ja neil esineb muutusi pesitsuskäitumises, näiteks sagedasemat munade valveta jätmist. Munade hooletumat valvamist võib käsitleda investeeringu muutusena lõimetishooldesse ja seega sigimisstrateegia muutumisenä, kuid pole teada, kas see on linnu kohasust silmas pidades adaptiivne muutus või mitte. Sarnast mõju lõimetishooldele on näidatud ka õõnepääsukestel (*Tachycineta bicolor*) – kõrgema vere MeHg sisaldusega isendid tegid haudumisel rohkem ja pikemaid pause (Hartman *et al.* 2019). Jääkaurid on

väikese suremusega pikaelised linnud (Piper *et al.* 2017), mistõttu vähenenud investering poegadesse ühel kehva tervisega sigimishooajal võiks olla adaptiivne vastus, kuid kui tingimused pole järgnevatel aastatel paremad (kui reostuse tase keskkonnas ei lange), pole sigimisingutuse edasilükkamine ilmselt pikas perspektiivis kohasuse seisukohalt mõttekas. Õõnepääsukeste kui pigem lühiealiste lindude (Winkler *et al.* 2020) puhul on vähenenud lõimetishoole adaptiivne vastus aga ainult juhul, kui reostuse negatiivne tervisemõju kombinatsioonis sigimisingutusega linnu ellujäämistõenäosust oluliselt langetaks.

MeHg mõju sigimisstrateegiatele võib avalduda ka otsese mõju kaudu sigimiskäitumisele, kuna on teada, et see aine võib esile kutsuda häiringuid selgroogsetel loomadel suguhormoonide taset reguleerival hüpofüüsi-hüpotalamusgonaadi teljel (HPG – *hypothalamic-pituitary-gondal axis*) (Tan *et al.* 2009). Näiteks Frederick ja Jayasena (2011) leidsid, et toidu kaudu MeHg-ga kokku puutunud valgeiibistel (*Eudocimus albus*) esines nii isas- kui emaslindudel häiringuid sigimiskäitumises muutunud östradioli ja testosterooni ekspressiooni tõttu. Katse viidi läbi poollooduslikes tingimustes ning kasutatud MeHg tasemed olid võrreldes teiste sarnaste uuringutega madalad, kuid see-eest pikaajalised, peegeldades looduslikke olusid seega küllaltki suure usaldusväärsusega. Kõrgema MeHg tingimustes elanud isaslinnud olid pulmamängudes vähem aktiivsed ja moodustasid omavahel rohkem homoseksuaalseid paare (kuni 55% isastest).

Kui reained satuvad organismi toidu kaudu, võivad sugupooled olla erinevalt mõjutatud. Jääkauridel (*Gavia immer*) on reainete tase organismis emaslindudel madalam kui isaslindudel, sest emased söövad väiksemaid kalu ning väljutavad osa mürgainetest munade kaudu (Burgess *et al.* 2005). Samuti võivad erineda toitumisalad. Tõmmukajakatel (*Larus fuscus*) toituvad isased võrreldes emaslindudega rohkem merel (Camphuysen *et al.* 2015), olles seega potentsiaalselt haavatavamad reostusele. Rait-tormilindudel (*Macronectes halli*) on täheldatud vastu pidist – emased toituvad merel isastest sagedamini (González-Solís *et al.* 2000). Kui reostus mõjutab ühe sugupoole ellujäämistõenäosust rohkem kui teise sugupoole oma, võib selle tulemusena populatsioonis esineda rohkem lahutusi või paariväliseid suhteid, olenevalt sellest, kas populatsioonis on emaste või isaste ülekaal (Liker *et al.* 2014). Ebapiisav isaste hulk võib tõsta aga ka näiteks homoseksuaalselt paarunud emaste hulka (Conover & Hunt 1984, Coulson & Thomas 1985). Sellisel juhul muudaks sigimistrateegiat just reostuse poolt vähem mõjutatud sugupool, et võtta kohasuse mõttes parim muutunud demograafilisest olukorrast.

Lisaks lõimetishooldesse kulutatud energia kokkuhoiule võivad mõned linnud reostuse tervisemõju kompenseerimiseks vähendada ka investeringut paarisuhte hoidmisse. Polübroomitud difenüüleetreid (PBDEd) kasutatakse lisandina erinevates materjalides, et vähendada nende tuleohtlikkust (de Wit 2002). Sarnaselt MeHg-le on PBDEd

rasvlahustuvad ja bioakumuleeruvad keskkonnamürgid, mis ohustavad enim toiduahela tipus olevaid loomi (de Wit 2002), eriti röövlindude (Guigueno & Fernie 2017). PBDE-de mõjul võtavad ameerika tuuletallajad (*Falco sparverius*) vähem osa paarisideme loomisest ja hoidmisest olulistest tegevustest ja kopuleeruvad vähem (Fernie *et al.* 2008). Sellest tulenevalt oli oodatavalt madalam ka nende pesitsusedukus (Fernie *et al.* 2009). Uuring viidi läbi vangistuses elavate isenditega, kuid kasutatud PBDE kontsentratsioonid olid sarnased vabalt elavatel lindudel leitudga.

Kompensatoorset muutust sigimistrateegias keskkonna kahjuliku tervise mõjuga toimetulekuks on näidatud ka sugurakkude tasemel. Yang jt (2020) avastasid, et raskemetallidega saastatud piirkonnas elavatel põldvarblastel (*Passer montanus*) olid pikemad ja kiirema ujumisvõimega spermid, mida tõlgendati kui võimalikku kohastumust/kohanemist ebastabiilse keskkonnaga, kus tasub investeerida pigem kiirese sigimisse kui ellujäämisse (kiirem elutempo). Spermi suurem arv, pikkus ja kiirus võivad tõsta isaslinnu edukust paarivälise partnerite leidmisel (Laskemoen *et al.* 2010, Bennison *et al.* 2015, Yang *et al.* 2021) ning seega suurendada käesoleva sigimishooaja edukust. Tõepoolest näitasid samad autorid jätku-uuringus, et saastunud piirkonnas elavatel varblastel esineb rohkem paariväliseid järglasi (Yang *et al.* 2021). Kuigi pole teada, milline oli leitud seose pikaajalise mõju lindude kohasusele, võib siinkohal siiski eeldada kompensatoorset, adaptiivset mehhanismi reostuse põhjustatud negatiivse kohasuse mõju kompenseerimiseks.

Sensoorne reostus

Organismide sensoorsete süsteemide ja suhtlemisviisi evolutsioon sõltub otseselt nende elukeskkonnast (Endler 1992). Kiiiresti muutuv keskkonnas tuleb seega kohaneda uute suhtlemisviisidega, eriti intensiivse valgus- ja mürareostuse kontekstis.

Valgusreostus on meie planeedil aina süvenev probleem (Kyba *et al.* 2017), mõjutades oluliselt lindude rännet (Gauthreaux Jr. & Belser 2006), fenoloogiat ja pesitsusedukust (Senzaki *et al.* 2020) ning paljude värvuliste puhul ka ühte olulisimat sugulise valiku signaali – laulmist ja selle ajastust (Da Silva *et al.* 2014). Antropogeenset müra-st tulenev reostus on samuti tõsine keskkonnaprobleem, millel Euroopa Keskkonnaagentuuri raporti (Peris 2020) sõnul on lisaks elusloodusele tõsised tagajärjed ka inimeste tervisele. Kuna nii valgus- kui ka mürareostus on tihedalt seotud linnastumisega ja esinevad sageli paralleelselt, on kohati keeruline nende mõjusid eristada (Nordt & Klenke 2013). Ilmselt on võimalik ka nende sünergeetiline mõju.

Paljudel liikidel eelistavad emased vanemaid isendeid noortele (Brooks & Kemp 2001) ning sellega seoses võib ööpäevarütme rikkuv valgusreostus põhjustada ebaausaid signaale vanuse hindamisel. On leitud, et emased sinitihased (*Cyanistes caeruleus*) eelistavad vanemaid isaslindude, eristades eri vanuses isendeid laulu järgi (Poesel *et al.* 2006). Laul on emaslinnule heaks partneri kvaliteedi indikaatoriks ning

vanemad ja kvaliteetsemad isased alustavad hommikuti laulmist noortest varem, olles ühtlasi edukamad paarivälise järglaste soetamisel (Poesel *et al.* 2006). Kempenaers jt (2010) leidsid, et öise tänavavalgustusega piirkondades elavad isased sinitihased alustasid laulmist varem kui linnud, kes elasid loodusliku valgusrežiimiga keskkonnas ja olid võrreldes nendega kaks korda edukamad paarivälise partnerite leidmisel. Varasem laulmine hoolimata vanusest annab emaslinnule ebaausa signaali partneri kvaliteedi kohta ning võib põhjustada vigu paarilise valikus (ja sellest tulenevalt ka hiljem rohkem lahutusi eksliku valiku hüpoteesi alusel). Sellisel juhul võib eeldada kahte võimalikku tulevikuperspektiivi. Esiteks on võimalik, et varane laulmine kaotab osa oma tähtsusest kvaliteedisignaalina, kui seda suudavad ka vähem kvaliteetsed isendid. Teiseks on võimalik, et sugulise valiku signaal võimendub langenud hinna tõttu veelgi ning kvaliteetsete isaste laulmine nihkub veelgi varasemaks, et oleks võimalik tõestada oma üliluslikkust konkurentide suhtes.

Kui valgusreostus mõjutab eelkõige laulmise ajastust, siis mürarikas keskkonnas tuleb vokaalset signaali ennast vastavalt oludele kohandada (*vocal adjustment* – Patricelli & Blickley 2006). Sageli kohandatakse laulu sagedust – kõrgema sagedusega laulu suurema mürataseme juures on täheldatud näiteks rasvatihastel (*Parus major*) (Slabbekoorn & Peet 2003), lõunaööbikutel (*Luscinia megarhynchos*) (Brumm 2004) ja laulusidrikutel (*Melospiza melodia*) (Wood & Yezerinac 2006). Luther ja Baptista (2009)

30 aasta pikkusest uuringust selgus, et valgekiird-sidrikutel (*Zonotrichia leucophrys*) on müratasemete kasvades samuti esinenud vokaalset kohandamist kõrgemate sageduste suunas ning naaberpopulatsioonidelt võeti üle kõrgema sagedusega dialekte. Fernández-Juricic jt (2005) leidsid, et mürarikas keskkonnas elavatel aed-karmiineevikestel (*Haemorrhous mexicanus*) on lisaks kõrgemale sagedusele laulus ka vähem noote. Kuna emased aed-karmiinleevikesed eelistavad pikema lauluga partnereid (Nolan & Hill 2004), võis linnakeskkonnas olevatel lindudel olla keerulisem partnerit leida (Fernández-Juricic *et al.* 2005). See eest ühes sebra-amadiinidega (*Taeniopygia guttata*) tehtud eksperimendis leiti, et kõrge taustmüra tingimustes ei pruukinud emased linnud oma õiget partnerit ära tunda (Swaddle & Page 2007). See soosib lahutust juhuliku valiku hüpoteesi alusel. Swaddle'i ja Page'i (2007) tulemuste ülekantavus vabalt elavatele isenditel on küsitav, sest katse viidi läbi kunstlikes tingimustes, samas sarnanesid kasutatud müratasemed linnakeskkonnale.

Elupaikade muundumine ja kadu

Looduslike maastike muutmine inimese poolt põllumaadeks ja linnadeks avaldab olulist mõju ökosüsteemidele, sest sobivad elupaigad kaovad ja killustuvad, muutes viise, kuidas organismid omavahel interakteeruvad (Tylianakis *et al.* 2008). Urbaniseerivas keskkonnas erineb toimetulek liigiti, jaotades linnud „ekspluateerijateks“, „kohanejateks“ ja „vältijateks“ (Blair 1996). Parem ressurside kättesaadavus muudab linnastuva

maastiku paljudele liikidele meelepäraseks, kuid „vältijatel“ läheb järjest kehvemini. Samas võib ka näiliselt hästi toimetulevatele lindudele muutuda linn ökolööksuks.

Pipoly jt (2019) leidsid, et linnakeskkonnas elavatel rasvatihastel oli kaks korda rohkem paariväliseid järglasi, kui maal elavatel liigikaaslastel. Sinitihastel on leitud seos tehisvalgusest tuleneva varase laulmise ja paariväliste suhete edukuse vahel (Kempnaers *et al.* 2010). Vastukaaluks pakuvad Pipoly jt (2019), et paariväliste suhete sagenemine linnakeskkonnas tekib hoopis suurema asustustiheduse tõttu või on võimalus, kuidas karmis keskkonnas kohasust suurendada. Esiteks on paarivälised suhted võimalus uusi potentsiaalseid partnereid katsetada (Colwell & Oring 1989, Cézilly & Nager 1995), teiseks tagatakse oma järglastele mitmekesisem geneetiline pagas tulemaks toime ettearvamatus keskkonnas (Botero & Rubenstein 2012).

Marzluff jt (2016) uurisid eri tundlikkusega liikide hakkamasaamist muutuvall maastikul (metsast uusarenduseks). „Vältijatest“ kuuserästad (*Catharus swainsoni*) ja lääne-metskäblikud (*Troglodytes pacificus*) levisid maastiku muutumisel lähedastele metsaaladele, kuid nende pesitsusedukus langes. Laulusidrikud, täpikmaasidrikud (*Pipilo maculatus*), välusidrikud (*Junco hyemalis*) ja võsakäblikud (*Thyromanes bewickii*) kui „kohanejad“ või „ekspluateerijad“ kohanesid uute oludega nii, et pesitsusedukus ei kannatanud. Sunnitud territooriumivahetus

võib tingida partnerite jõudmise uuele alale eri aegadel või satutakse erinevatele territooriumidele. Kui killustunud maastik põhjustab suuremat asustustihedust, võib see soosida paariväliste suhete sagenemist ja lahutust parema valiku hüpoteesi järgi, sest partnerivalikul tekib suurem sortiment (Colwell & Oring 1989).

Muutuva maastikuga toimetulekus võib olla ka liigisiseseid sugudevahele erinevusi. Emased karbussäälikud (*Setophaga citrina*) on isastest ettevaatlikumad ja vähem aldis ületama lagedaid alasid (Norris & Stutchbury 2002). See tähendab, et killustunud maastiku korral on valiv sugupool vähem liikuv ja kaaslaste valik on piiratud. Norrise ja Stutchbury (2002) sõnul võib see pärssida emaslindude levimist killustunud maastikule, tingides neil aladel ebaproportsionaalselt palju paarumata isaseid. On ebaselge, kas puutumatu metsaaladel võib sellisel juhul tekkida emaslindude arvu ülekaal. Viimasel juhul võib populatsioonis esineda rohkem lahutusi, isaste ülekaalu puhul aga rohkem paariväliseid suhteid (Liker *et al.* 2014).

Piiratud sünnijärgse levimisega lindudel on elupaikade kao ja killustumise korral suurem oht inbriidinguks. Kommunaalse pesitsemisega liikidel, kellele esineb jagatud lõimetishoole, jäävad järglased sageli sünnipaika, et pesitsevat paari edaspidi aidata (Craig & Jamieson 1988). Taoline süsteem on näiteks pandani-tikkasabadel (*Malurus coronatus*), kelle seas inbriiding on suhteliselt levinud (Aranzamendi *et al.* 2016).

Aranzamendi jt (2016) leidsid, et lähisugulastest moodustunud paarid lahutasid järgneval hooajal 64%, mitte suguluses olevad partnerid aga kõigest 14% tõenäosusega. Huvitaval kombel ei märgatud lahutuse järgselt olulist pesitsusedukuse tõusu, mis peaks esinema, kui toimub lahutus kokkusobimatuse hüpoteesi järgi. Samas leiti, et lahutuse järgselt levisid emased parematele territooriumidele. On leitud tõendeid, et osadele kommunaalse pesitsemisega liikidele, nt türkiis-tikkasabadele (*Malurus splendens*) ei ole inbriiding kahjulik (Rowley *et al.* 1986). Kui sünnipaigast inbriidingu vältimiseks vajalikule kaugusele levimine peaks olema maastiku killustatuse või sobivate elupaikade vähenemise tõttu raskendatud klassikalise lõimetiishooldega lindudel, siis võib kasvada ka lahutuste tõenäosus kokkusobimatuse hüpoteesi alusel.

Arutelu

Kliimamuutused näivad omavat selles töös käsitletud keskkonnategurite seast potentsiaalselt kõige mitmekülgsemat mõju lindude sigimisstrateegiatele ning otseseid ja kaudseid seoseid leiti selles töös nii lahutustele, paarivälisetele suhetele kui ka vanemlikele investeeringutele. Lahutuste sagenemine kliimaatiliste- või ilmastikutingimuste tõttu võib kõige tõenäolisemalt olla tingitud pesitsusedukuse langusest, kuid sellised seosed on hetkeseisuga spekulatiivsed ning teadaolevalt eksisteerib ainult üks uurimus (Ventura *et al.* 2021), kus on leitud otsene seos kliimamuutuste ja lahutuste sagenemise vahel. Lahutuste sagenemist populatsioonis võib tingida

ka vanalindude suremuse kasv (Coulson & Thomas 1985), mis on kooskõlas üldiste seaduspäradega (Rowley 1983, Ens *et al.* 1996, Jeschke & Kokko 2008). Kliimamuutused võivad eri mehhanismide (näiteks fenoloogiliste muutuste kaudu) muuta ka partnerivaliku strateegiaid, sest tingivad sugulise valiku nihet (Møller 1990, Evans & Gustafsson 2017), mis ebaausate signaalide tekkimisel võivad omakorda tõsta lahutuste hulka.

Lahutuste sagenemine peaks omama negatiivset mõju kohasusele eelkõige pikaealistel alaliselt monogaamsetel lindudel, kuid eelnimetatud seaduspärade tõttu ei tohiks see kõrge suremusega lühiealistele lindudele olulist kohasusemõju avaldada. Ilmekaim näide kliimamuutuste mõjust paarivälisetele suhetele on Botero ja Rubensteini (2012) metaanalüüs, mille tulemused olid kooskõlas varasemate spekulatsioonidega, et etteenustamatutes tingimustes on adaptiivsem anda järglastele edasi võimalikult mitmekülgne geneetiline pagas (Charmantier *et al.* 2004). Tõendeid vanemlike investeeringute muutumisest ebasoodsates keskkonnanatingimustes on mitmeid, näiteks soorollide võrdsustumise näol (Mänd *et al.* 2013, Vincze *et al.* 2017), mida kliimamuutused võivad vahendada toidunappuse vms kaudu. Suurem investeering järglastesse võib isaslindude ellujäämist vähendada (Santos & Nakagawa 2012). Samas on raske mõõta panuse suurust, kui investeeringu tüüp on muutunud. Näiteks olukorras, kus isaslinnud panustavad rohkem poegade toitmisel, võib see panus tulla territooriumi kaitsmise arvelt (Mänd *et al.*

2013) ja summaarset investeringut on keerukas hinnata.

Keemiline reostus avaldab mõju sigimisstrateegiate eelkõige füsioloogiliste muutuste kaudu. Mõju poegade elumusele võib pikaajalistel alaliselt monogaamsetel lindudel tõsta lahutuse tõenäosust, kuid see seos on spekulatiivne. Mõju vanalindude elumusele aga võib pärsida nende vanemlike investeringuid. Mõjud sigimisstrateegiate teisenemisest tulenevale kohasusemuutusele võivad reostuse puhul olla aga hoolimata linnu elutempo võrdlemisi ebaolulised, kui jäävad reostuse otseste mõjude varju. Keskkonnareostusest tulenevalt võivad muutuda spermide omadused ja seega tõusta paariväliste suhete levimus populatsioonis (Yang *et al.* 2020, Yang *et al.* 2021). Pigem on sellisel juhul tegu elutempo korrigeerimisega vastusena ebasoodsatele keskkonnatingimustele, kui otseste füsioloogiliste reostuse mõjudega. Keskkonnareostus võib tingida ka muutusi partnerieelistuses, tõstes homoseksuaalse paarumise levimust. See võib toimuda otseselt hormonaalse ekspressiooni muutuse tõttu (Frederick & Jayasena 2011, Jayasena *et al.* 2011) või kaudselt tingituna reostuse ebasümmeetrilisest mõjust eri sugupooltel. Kuigi viimast on näidatud mitmel liigidel, pole siiani uurimusi, mis seaksid reostuse ebasümmeetrilise mõju sugupooltele muutustega sigimisstrateegiates.

Antropogeenne müra ja valgus kui sensoorse reostuse allikad näivad mõjutavat sigimisstrateegiaid peamiselt sensoorsete süsteemide manipuleerimise kaudu. Sarnaselt eelnevatele

keskkonnateguritele tingib sensoorne reostus lahutusi kõige tõenäolisemalt vähenenud pesitsusedukuse kaudu, kuid pesitsusedukust müra- ja valgusreostuse kontekstis uurivates töödes näib olevat mudelorganismina kasutatud ebaproportsionaalselt palju pesakastides pesitsevaid värvulisi. Valgusreostusest tulenevad ööpäevase rütmi häiringud võivad soosida paariväliste suhete omamist, sest laulust saadav signaal võib muutuda ebaausaks (Kempnaers *et al.* 2010). Mürarikkas keskkonnas muundub lindude laul aga vokaalse kohandamise tõttu, tekitades uusi dialekte (nt Luther & Baptista 2009) või põhjustades emaslinnus segadust oma partneri identiteedi osas (Swaddle & Page 2007).

Elupaikade muundumine ja kadu tingib muutusi sigimisstrateegiates peamiselt demograafiliste mõjude kaudu. Suurem asustustihedus soosib paariväliste suhete levimust populatsioonis (Pipoly *et al.* 2019), kuid võib olla aluseks ka lahutuste sagenemisele, kui emaslindudel peaks tekkima võimalus rohkem partnereid omavahel võrrelda (Colwell & Oring 1989). Maastiku eripäradest tulenevad levimispiirangud võivad mõjutada sugupooli erinevalt (Norris & Stutchbury 2002), tingides potentsiaalselt sugupoolte osakaalu muutusi populatsioonides, või tingida inbriidingu levimuse kasvu (Aranzamendi *et al.* 2016), soodustades potentsiaalselt paariväliste suhete teket või isegi lahutust kokkusobimatuse hüpoteesi järgi. Samuti võib lahtus esineda sunnitud territooriumivahetuse tõttu (Marzluff *et al.* 2016), kuid sellistel

liikidel võib niikuinii valdav olla pigem territooriumi- kui partneritruudus. Sarnaselt sensoorsele reostusele paistab, et elupaigakasutuse eelistusi killustuva maastiku kontekstis on ebaproportsionaalselt palju uuritud kiire elutempoga värvulistel, mistõttu sigimisstrateegiate muutumise mõju kohasusele on keeruline hinnata.

Erinevate keskkonnamõtjude koostöömimisest lindude kohasusele on vähe teada, kuid tuleb arvestada, et mõjud võivad üksteist võimendada, aga potentsiaalselt ka pärssida. Ka võib kohati olla keeruline mõista, milline tegur suuremat mõju avaldab. Näiteks Senzaki jt (2020) sõnul võivad kõrgematest temperatuuridest tingitud mõjud olla valgusreostuse tõttu ülehinnatud, samas mürareostus võib tingida kliimamõtjude alahindamise.

Osa põhjusest, miks paljud seosed antropogeensete keskkonnamuutuste ja lahutuste sagenemise vahel on käesolevas töös spekulatiivsed, on kitsaskohad teadaolevates seaduspärades. Kuigi Dubois ja Cézilly (2002) metaanalüüs näitas selget seost pesitsuse täieliku ebaõnnestumise (vähemalt ühe poja koorumine kajastus õnnestumisena) ja lahutuse tõenäosuse vahel, on keeruline hinnata, kas seos esineb ka pesitsusedukuse mõningase languse ja lahutuste vahel. Et kontrollida käesolevas töös loodud seoste esinemist looduses, peaks olema edasine samm selgitada välja, kas pesitsusedukuse või kohasuse langus samuti nii üheselt lahutuste sagenemisega korreleerub. Pesitsusedukuse mõõte on palju erinevaid, mistõttu

on nende võrreldavus raskendatud. Näiteks võidakse pesitsusedukust väljendada lennuvõimestunud poegade või koorunud poegade arvuna, kurna suurusena jne. See-eest pesitsuse täielike ebaõnnestumiste hulka võidakse kergesti alahinnata, sest varakult luhtunud pesitsuskatsed jäävad sageli statistikast välja (Dubois & Cézilly 2002). Samas võidakse alahinnata ka lahutuste hulka, sest järgmistel hooaegadel pesitsuspaika mitte jõudnud linnud loetakse tavaliselt hukkunuks, kuid osad linnud vahetavad partnerist lahutades ka territooriumi, mistõttu võidakse lahutusi mingil määral väärtalt lehestumisena tõlgendada.

Keskkonnamuutustest põhjustatud sigimisstrateegiate varieeruvuse mõju kohasusele pole siiani uuritud, kuid kindlasti oleks see oluline uurimisküsimus, mõistmaks sigimisstrateegiate paindlikkuse adaptiivsust kiiresti muutuvates tingimustes. Kaudsete seoste välja toomisel esinevad sigimisstrateegiate muutused kui mingi teise, otsesema mõjuga kaasnevad kõrvalproduktid. Selleks, et kontrollida käesolevas töös keskkonnamuutuste mõjust sigimisstrateegiatele tehtud järelduste õigsust, tuleks neid kontrollida otse, näiteks inspireerituna Ventura jt (2021) artiklist, kuid sageli võib olla raske põhjust tagajärjest eristada. Keskkonnamuutustest tulenevate primaarsete probleemide kõrvalproduktid võivad iseseisvalt olla eristamatu kohasusemõjuga, kuid olukorras, kus linnud on muutunud keskkonnamuutustele niigi haavatavaks, võivad määravaks saada ka näiliselt väheolulised mõjud.

Sigimisstrateegiate paindlikkuse mõju kohasusele antropogeensete keskkonnamuutuste kontekstis võib sõltuda ka linnuliigi ökoloogiast või elutempost. Arvestades teadaolevaid seaduspärasid, siis sigimisstrateegiate muutumise kontekstis näivad olevat kõige haavatavamad (1) veelinnud ja röövlinnud suure reostuskoormuse tõttu ja (2) pikaealised alaliselt monogaamsed linnud. Veelinnud, eriti kalatoidulised, ja röövlinnud on tänu paiknemisele toiduahela tipus haavatavamad bioakumulatiivsetele reoainetele, millel on võime tekitada häiringuid närvi- ja endokriinsüsteemis, mõjutades seetõttu potentsiaalselt ka sigimisstrateegiaid. Pikaealised linnud, kes on kohastunud ühe partneriga järjekustel aastatel koos pesitsemata, kannataksid potentsiaalselt rohkem sellest, kui populatsioonis lahutuste arv saaks. Sellisest kaaslasest lahutamine, kes muutunud keskkonna kontekstis on suboptimaalne, ei pruugi olla kohane, kui pikas plaanis tingimused ei parane. Võib tekkida olukord, kus sarnaselt kiire elutempoga lindudele tasub ka pikaealistel liikidel rohkem riskida, sest partneri vahetuse või pesitsemata jätmise hind muutub liiga kõrgeks. Edasised uurimused käesoleval teemal peaksid seega eelkõige käsitlema vee- ja röövlindude ning pikaealisi alaliselt monogaamseid linde.

Kasutatud kirjandus

- Arai, E., Hasegawa, M. & Nakamura, M. (2009). Divorce and asynchronous arrival in Barn Swallows *Hirundo rustica*. *Bird Study*, **56**, 411–413.
- Badyaev, A. V. & Hill, G. E. (2002). Paternal care as a conditional strategy: Distinct reproductive tactics associated with elaboration of plumage ornamentation in the house finch. *Behavioral Ecology*, **13**, 591–597.
- Baeyens, G. (1981). Functional aspects of serial monogamy: The magpie pair-bond in relation to its territorial system. *Ardea*, **69**, 145–166.
- Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O. U., Swartz, B., Quental, T. B., Marshall, C., McGuire, J. L., Lindsey, E. L., Maguire, K. C., Mersey, B. & Ferrer, E. A. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, **471**, 51–57.
- Bennison, C., Hemmings, N., Slate, J., & Birkhead, T. (2015). Long sperm fertilize more eggs in a bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **282**, 20141897.
- Birkhead, T. R., & Møller, A. P. (1992). *Sperm competition in birds: Evolutionary causes and consequence*. Academic Press, London, UK.
- Black, J. M. (1996). Pair bonds and partnerships. In (ed J. M. Black) *Partnerships in Birds: The Study of Monogamy*. Oxford University Press, UK.
- Black, J. M. (2001). Fitness consequences of long-term pair bonds in barnacle geese: Monogamy in the extreme. *Behavioral Ecology*, **12**, 640–645.
- Blair, R. B. (1996). Land Use and Avian Species Diversity Along an Urban Gradient. *Ecological Applications*, **6**, 506–519.

- Botero, C. A. & Rubenstein, D. R. (2012). Fluctuating Environments, Sexual Selection and the Evolution of Flexible Mate Choice in Birds. *Plos One*, **7**, e32311.
- Breed, M. D. & Moore, J. (2012) *Animal behavior* (1st Edition). Academic Press, USA.
- Brooks, R. & Kemp, D. J. (2001). Can older males deliver the good genes? *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 308–313.
- Brown, J. L., Morales, V. & Summers, K. (2010). A Key Ecological Trait Drove the Evolution of Biparental Care and Monogamy in an Amphibian. *The American Naturalist*, **175**, 436–446.
- Brumm, H. (2004). The impact of environmental noise on song amplitude in a territorial bird. *Journal of Animal Ecology*, **73**, 434–440.
- Burgess, N. M., Evers, D. C. & Kaplan, J. D. (2005). Mercury and other Contaminants in Common Loons Breeding in Atlantic Canada. *Ecotoxicology*, **14**, 241–252.
- Camphuysen, K. C. J., Shamoun-Baranes, J., van Loon, E. E. & Bouten, W. (2015). Sexually distinct foraging strategies in an omnivorous seabird. *Marine Biology*, **162**, 1417–1428.
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R. & Dirzo, R. (2017). Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **114**, E6089–E6096.
- Cézilly, F. & Nager, R. G. (1995). Comparative evidence for a positive association between divorce and extra-pair paternity in birds. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **262**, 7–12.
- Charmantier, A., Blondel, J., Perret, P. & Lambrechts, M. M. (2004). Do Extra-Pair Paternities Provide Genetic Benefits for Female Blue Tits *Parus caeruleus*? *Journal of Avian Biology*, **35**, 524–532.
- Choudhury, S. (1995). Divorce in birds: A review of the hypotheses. *Animal Behaviour*, **50**, 413–429.
- Clutton-Brock, T. H. (1991). *The evolution of parental care*. Princeton University Press, UK.
- Colwell, M. A. & Oring, L. W. (1989). Extra-pair mating in the spotted sandpiper: A female mate acquisition tactic. *Animal Behaviour*, **38**, 675–684.
- Conover, M. R. & Hunt, G. L., Jr. (1984). Experimental Evidence That Female-Female Pairs in Gulls Result from a Shortage of Breeding Males. *The Condor*, **86**, 472–476.
- Cotton, S., Small, J. & Pomiankowski, A. (2006). Sexual Selection and Condition-Dependent Mate Preferences. *Current Biology*, **16**, 755–765.
- Coulson, J. C. (1966). The Influence of the Pair-Bond and Age on the Breeding Biology of the Kittiwake Gull *Rissa tridactyla*. *Journal of Animal Ecology*, **35**, 269–279.
- Coulson, J. C., & Thomas, C. S. (1985). Changes in the Biology of the Kittiwake *Rissa tridactyla*: A 31-Year Study of a Breeding Colony. *Journal of Animal Ecology*, **54**, 9–26.
- Craig, J. L., & Jamieson, I. G. (1988). Incestuous Mating in a Communal Bird: A Family Affair. *The American Naturalist*, **131**, 58–70.
- Crick, H. Q. P. (1992). Load-lightening in cooperatively breeding birds and the cost of reproduction. *Ibis*, **134**, 56–61.

- Culina, A., Radersma, R. & Sheldon, B. C. (2015). Trading up: The fitness consequences of divorce in monogamous birds. *Biological Reviews*, **90**, 1015–1034.
- Da Silva, A., Samplonius, J. M., Schlicht, E., Valcu, M. & Kempenaers, B. (2014). Artificial night lighting rather than traffic noise affects the daily timing of dawn and dusk singing in common European songbirds. *Behavioral Ecology*, **25**, 1037–1047.
- de Wit, C. A. (2002). An overview of brominated flame retardants in the environment. *Chemosphere*, **46**, 583–624.
- Dhondt, A. A. & Adriaensen, F. (1994). Causes and Effects of Divorce in the Blue Tit *Parus caeruleus*. *Journal of Animal Ecology*, **63**, 979–987.
- Dubois, F. & Cézilly, F. (2002). Breeding Success and Mate Retention in Birds: A Meta-Analysis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **52**, 357–364.
- Endler, J. A. (1992). Signals, Signal Conditions, and the Direction of Evolution. *The American Naturalist*, **139**, 125–153.
- Ens, B. J., Choudhury, S. & Black, J. M. (1996). Mate fidelity and divorce in monogamous birds. J. M. Black (Toim), Partnerships in Birds: The Study of Monogamy. Oxford University Press, UK.
- Ens, B. J., Safriel, U. N. & Harris, M. P. (1993). Divorce in the long-lived and monogamous oystercatcher, *Haematopus ostralegus*: Incompatibility or choosing the better option? *Animal Behaviour*, **45**, 1199–1217.
- Erikstad, K. E., Fauchald, P., Tveraa, T. & Steen, H. (1998). On the cost of reproduction in long-lived birds: The influence of environmental variability. *Ecology*, **79**, 1781–1788.
- Evans, S. R. & Gustafsson, L. (2017). Climate change upends selection on ornamentation in a wild bird. *Nature Ecology & Evolution*, **1**, 0039.
- Evers, D. C., Lane, O. P., Savoy, L. & Goodale, W. (2004). Assessing the impacts of methylmercury on piscivorous wildlife using a wildlife criterion value based on the Common Loon, 1998–2003 (Unpubl. report BRI 2004–2005 submitted to the Maine Department of Environmental Protection). BioDiversity Research Institute, Gorham, Maine.
- Evers, D. C., Savoy, L. J., DeSorbo, C. R., Yates, D. E., Hanson, W., Taylor, K. M., Siegel, L. S., Cooley, J. H., Bank, M. S., Major, A., Munney, K., Mower, B. F., Vogel, H. S., Schoch, N., Pokras, M., Goodale, M. W. & Fair, J. (2008). Adverse effects from environmental mercury loads on breeding common loons. *Ecotoxicology*, **17**, 69–81.
- Fernández-Juricic, E., Poston, R., De Collibus, K., Morgan, T., Bastain, B., Martin, C., Jones, K. & Treminio, R. (2005). Microhabitat Selection and Singing Behavior Patterns of Male House Finches (*Carpodacus mexicanus*) in Urban Parks in a Heavily Urbanized Landscape in the Western U.S. *Urban Habitats*, **3**, 49–69.
- Fernie, K. J., Shutt, J. L., Letcher, R. J., Ritchie, I. J., & Bird, D. M. (2009). Environmentally Relevant Concentrations of DE-71 and HBCD Alter Eggshell Thickness and Reproductive Success of American Kestrels. *Environmental Science & Technology*, **43**, 2124–2130.
- Fernie, K. J., Shutt, J. L., Letcher, R. J., Ritchie, J. I., Sullivan, K., & Bird, D. M. (2008). Changes in Reproductive Courtship Behaviors of Adult American Kestrels (*Falco sparverius*) Exposed to Environmentally Relevant Levels of the Polybrominated Diphenyl Ether Mixture, DE-71. *Toxicological Sciences*, **102**, 171–178.

- Francis, C. M. & Cooke, F. (1986). Differential Timing of Spring Migration in Wood Warblers (*Parulinae*). *The Auk*, **103**, 548–556.
- Frederick, P. & Jayasena, N. (2011). Altered pairing behaviour and reproductive success in white ibises exposed to environmentally relevant concentrations of methylmercury. *Proceedings. Biological Sciences*, **278**, 1851–1857.
- Fry, C. H. (1972). The social organisation of bee-eaters (*Meropidae*) and co-operative breeding in hot-climate birds. *Ibis*, **114**, 1–14.
- Gauthreaux Jr., S. A., & Belser, C. G. (2006). Effects of Artificial Night Lighting on Migrating Birds. C. Rich & T. Longcore (Ed), *Ecological Consequences of Artificial Night Lighting*. Island Press, Washington, DC, USA.
- González-Solís, J., Croxall, J. P. & Wood, A. G. (2000). Sexual dimorphism and sexual segregation in foraging strategies of northern giant petrels, *Macronectes halli*, during incubation. *Oikos*, **90**, 390–398.
- Gowaty, P. A. (1996). Battles of the sexes and origins of monogamy. J. M. Black (Ed), *Partnerships in Birds: The Study of Monogamy*. Oxford University Press, UK.
- Gowaty, P. A. & Karlin, A. A. (1984). Multiple Maternity and Paternity in Single Broods of Apparently Monogamous Eastern Bluebirds (*Sialia sialis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **15**, 91–95.
- Griffith, S. C., Owens, I. P. F. & Thuman, K. A. (2008). Extra pair paternity in birds: A review of interspecific variation and adaptive function. *Molecular Ecology*, **11**, 2195–2212.
- Guigueno, M. F., & Fernie, K. J. (2017). Birds and flame retardants: A review of the toxic effects on birds of historical and novel flame retardants. *Environmental Research*, **154**, 398–424.
- Halimubieke, N., Kupán, K., Valdebenito, J. O., Kubelka, V., Carmona-Isunza, M. C., Burgas, D., Catlin, D., St Clair, J. J. H., Cohen, J., Figuerola, J., Yasué, M., Johnson, M., Mencarelli, M., Cruz-López, M., Stantial, M., Weston, M. A., Lloyd, P., Que, P., Montalvo, T., ... Székely, T. (2020). Successful breeding predicts divorce in plovers. *Scientific Reports*, **10**, 15576.
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. I & II. *Journal of Theoretical Biology*, **7**, 1–16.
- Hartman, C. A., Ackerman, J. T. & Herzog, M. P. (2019). Mercury Exposure and Altered Parental Nesting Behavior in a Wild Songbird. *Environmental Science & Technology*, **53**, 5396–5405.
- Hatchwell, B. J., Sharp, S. P., Beckerman, A. P. & Meade, J. (2013). Ecological and demographic correlates of helping behaviour in a cooperatively breeding bird. *Journal of Animal Ecology*, **82**, 486–494.
- Heg, D., Bruinzeel, L. W. & Ens, B. J. (2003). Fitness consequences of divorce in the oystercatcher, *Haematopus ostralegus*. *Animal Behaviour*, **66**, 175–184.
- Hidalgo Aranzamendi, N., Hall, M. L., Kingma, S. A., Sunnucks, P., & Peters, A. (2016). Incest avoidance, extrapair paternity, and territory quality drive divorce in a year-round territorial bird. *Behavioral Ecology*, **27**, 1808–1819.
- Hoi, H., & Griggio, M. (2010). Monogamy and Extra-Pair Parentage. M. D. Breed & J. Moore (Eds), *Encyclopedia of Animal Behavior* (pp. 475–482). Academic Press.

- IPCC. (2014). *Climate Change 2014: Synthesis Report* (R. K. Pachauri & L. A. Meyer, Toim). IPCC, Genf, Šveits.
- Jayasena, N., Frederick, P. C. & Larkin, I. L. V. (2011). Endocrine disruption in white ibises (*Eudocimus albus*) caused by exposure to environmentally relevant levels of methylmercury. *Aquatic Toxicology*, **105**, 321–327.
- Jeschke, J. M. & Kokko, H. (2008). Mortality and other determinants of bird divorce rate. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**, 1–9.
- Johnston, V. H., & Ryder, J. P. (1987). Divorce in Larids: A Review. *Colonial Waterbirds*, **10**, 16–26.
- Kempnaers, B., Adriaensen, F., & Dhondt, A. A. (1998). Inbreeding and divorce in blue and great tits. *Animal Behaviour*, **56**, 737–740.
- Kempnaers, B., Borgström, P., Loës, P., Schlicht, E., & Valcu, M. (2010). Artificial Night Lighting Affects Dawn Song, Extra-Pair Siring Success, and Lay Date in Songbirds. *Current Biology*, **20**, 1735–1739.
- Kokko, H. (1999). Competition for early arrival in migratory birds. *Journal of Animal Ecology*, **68**, 940–950.
- Kyba, C. C. M., Kuester, T., Sánchez de Miguel, A., Baugh, K., Jechow, A., Hölker, F., Bennie, J., Elvidge, C. D., Gaston, K. J., & Guanter, L. (2017). Artificially lit surface of Earth at night increasing in radiance and extent. *Science Advances*, **3**, e1701528.
- Lack, D. L. (1968). *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London, UK.
- Laskemoen, T., Kleven, O., Fossøy, F., Robertson, R. J., Rudolfsen, G., & Lifjeld, J. T. (2010). Sperm quantity and quality effects on fertilization success in a highly promiscuous passerine, the tree swallow *Tachycineta bicolor*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **64**, 1473–1483.
- Lehikoinen, A., Lindén, A., Karlsson, M., Andersson, A., Crewe, T. L., Dunn, E. H., Gregory, G., Karlsson, L., Kristiansen, V., Mackenzie, S., Newman, S., Røer, J. E., Sharpe, C., Sokolov, L. V., Steinholtz, Å., Stervander, M., Tirri, I.-S., & Tjørnløv, R. S. (2019). Phenology of the avian spring migratory passage in Europe and North America: Asymmetric advancement in time and increase in duration. *Ecological Indicators*, **101**, 985–991.
- Lifjeld, J. T. & Slagsvold, T. (1988). Mate fidelity of renesting pied flycatchers *Ficedula hypoleuca* in relation to characteristics of the pair mates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **22**, 117–123.
- Liker, A., Freckleton, R. P., & Székely, T. (2014). Divorce and Infidelity Are Associated with Skewed Adult Sex Ratios in Birds. *Current Biology*, **24**, 880–884.
- Lukas, D. & Clutton-Brock, T. H. (2013). The Evolution of Social Monogamy in Mammals. *Science*, **341**, 526–530.
- Luther, D., & Baptista, L. (2009). Urban noise and the cultural evolution of bird songs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **277**, 469–473.
- Marzluff, J. M., DeLap, J. H., Oleyar, M. D., Whittaker, K. A. & Gardner, B. (2016). Breeding Dispersal by Birds in a Dynamic Urban Ecosystem. *Plos One*, **11**, e0167829.
- Mohring, B., Angelier, F., Jaatinen, K., Parenteau, C., & Öst, M. (2021). Parental Investment Under Predation Threat in Incubating Common Eiders (*Somateria mollissima*): A Hormonal Perspective. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **9**, 637561

- Møller, A. P. (1990). Male tail length and female mate choice in the monogamous swallow *Hirundo rustica*. *Animal Behaviour*, **39**, 458–465.
- Møller, A. P. (2004). Protandry, sexual selection and climate change. *Global Change Biology*, **10**, 2028–2035.
- Mänd, R., Rasmann, E. & Mägi, M. (2013). When a male changes his ways: Sex differences in feeding behavior in the pied flycatcher. *Behavioral Ecology*, **24**, 853–858.
- Nolan, P. M., & Hill, G. E. (2004). Female choice for song characteristics in the house finch. *Animal Behaviour*, **67**, 403–410.
- Nordt, A. & Klenke, R. (2013). Sleepless in Town – Drivers of the Temporal Shift in Dawn Song in Urban European Blackbirds. *Plos One*, **8**, e71476.
- Norris, R. & Stutchbury, B. (2002). Sexual differences in gap-crossing ability of a forest songbird in a fragmented landscape revealed through radiotracking. *The Auk*, **119**, 528–532.
- Owen, M., Black, J. M., & Liber, H. (1988). Pair Bond Duration and Timing of Its Formation in Barnacle Geese (*Branta leucopsis*). M. W. Weller (Ed), *Waterfowl in Winter* (pp. 23–38). University of Minnesota Press, USA.
- Patricelli, G. L. & Blickley, J. L. (2006). Avian Communication in Urban Noise: Causes and Consequences of Vocal Adjustment. *The Auk*, **123**, 639–649.
- Peris, E. (2020). Environmental Noise in Europe (Nr 22/2019). European Environment Agency.
- Petrie, M., & Kempenaers, B. (1998). Extra-pair paternity in birds: Explaining variation between species and populations. *Trends in Ecology & Evolution*, **13**, 52–58.
- Piper, W. H., Brunk, K. M., Flory, J. A., & Meyer, M. W. (2017). The long shadow of senescence: Age impacts survival and territory defense in loons. *Journal of Avian Biology*, **48**, 1062–1070.
- Pipoly, I., Szabó, K., Bókony, V., Preiszner, B., Seress, G., Vincze, E., Schroeder, J., & Liker, A. (2019). Higher Frequency of Extra-Pair Offspring in Urban Than Forest Broods of Great Tits (*Parus major*). *Frontiers in Ecology and Evolution*, **7**, 00229
- Poesel, A., Kunc, H. P., Foerster, K., Johnsen, A., & Kempenaers, B. (2006). Early birds are sexy: Male age, dawn song and extrapair paternity in blue tits, *Cyanistes* (formerly *Parus*) *caeruleus*. *Animal Behaviour*, **72**, 531–538.
- Queller, D. C. (1997). Why do females care more than males? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **264**, 1555–1557.
- Qvarnström, A. (1997). Experimentally increased badge size increases male competition and reduces male parental care in the collared flycatcher. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **264**, 1225–1231.
- Radchuk, V., Reed, T., Teplitsky, C., van de Pol, M., Charmantier, A., Hassall, C., Adamík, P., Adriaensen, F., Ahola, M. P., Arcese, P., Miguel Avilés, J., Balbontin, J., Berg, K. S., Borrás, A., Burthe, S., Clobert, J., Dehnhard, N., de Lope, F., Dhondt, A. A., Kramer-Schadt, S. (2019). Adaptive responses of animals to climate change are most likely insufficient. *Nature Communications*, **10**, 3109.
- Raup, D. M., & Sepkoski, J. J. (1982). Mass Extinctions in the Marine Fossil Record. *Science*, **215**, 1501–1503.

- Rees, E. C., Lievesley, P., Pettifor, R. A., & Perrins, C. (1996). Mate Fidelity in Swans: An Interspecific Comparison. J. M. Black (Ed.), *Partnerships in Birds: The Study of Monogamy*. Oxford University Press, UK.
- Richard, F.-J., Southern, I., Gigauri, M., Bellini, G., Rojas, O., & Runde, A. (2021). Warning on nine pollutants and their effects on avian communities. *Global Ecology and Conservation*, **32**, e01898.
- Rowley, I. (1983). Re-mating in birds. P. Bateson (Ed), *Mate choice*. Cambridge University Press, UK.
- Rowley, I., Russell, E., & Brooker, M. (1986). Inbreeding: Benefits may outweigh costs. *Animal Behaviour*, **34**, 939–941.
- Santos, E. S. A., & Nakagawa, S. (2012). The costs of parental care: A meta-analysis of the trade-off between parental effort and survival in birds. *Journal of Evolutionary Biology*, **25**, 1911–1917.
- Scheuhammer, A. M., Meyer, M. W., Sandheinrich, M. B., & Murray, M. W. (2007). Effects of Environmental Methylmercury on the Health of Wild Birds, Mammals, and Fish. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, **36**, 12–19.
- Senzaki, M., Barber, J. R., Phillips, J. N., Carter, N. H., Cooper, C. B., Ditmer, M. A., Fristrup, K. M., McClure, C. J. W., Mennitt, D. J., Tyrrell, L. P., Vukomanovic, J., Wilson, A. A., & Francis, C. D. (2020). Sensory pollutants alter bird phenology and fitness across a continent. *Nature*, **587**, 605–609.
- Sharpe, L., Cale, B., & Gardner, J. L. (2019). Weighing the cost: The impact of serial heatwaves on body mass in a small Australian passerine. *Journal of Avian Biology*, **50**, 02355.
- Sheldon, B. C., Merilö, J., Qvarnström, A., Gustafsson, L., & Ellegren, H. (1997). Paternal genetic contribution to offspring condition predicted by size of male secondary sexual character. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **264**, 297–302.
- Slabbekoorn, H., & Peet, M. (2003). Birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature*, **424**, 267–267.
- Sockman, K. W., Sharp, P. J., & Schwabl, H. (2006). Orchestration of avian reproductive effort: An integration of the ultimate and proximate bases for flexibility in clutch size, incubation behaviour, and yolk androgen deposition. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **81**, 629–666.
- Stacey, P. B., & Koenig, W. D. (1990). Introduction. Cooperative breeding in birds: Long-term studies of ecology and behavior. Cambridge University Press, UK.
- Sullivan, M. S. (1994). Mate choice as an information gathering process under time constraint: Implications for behaviour and signal design. *Animal Behaviour*, **47**, 141–151.
- Swaddle, J. P., & Page, L. C. (2007). High levels of environmental noise erode pair preferences in zebra finches: Implications for noise pollution. *Animal Behaviour*, **74**, 363–368.
- Zahir, F., Rizwi, S. J., Haq, S. K., & Khan, R. H. (2005). Low dose mercury toxicity and human health. *Environmental Toxicology and Pharmacology*, **20**, 351–360.
- Taborsky, B., & Taborsky, M. (1999). The Mating System and Stability of Pairs in Kiwi *Apteryx* spp. *Journal of Avian Biology*, **30**, 143–151.

- Tan, S. W., Meiller, J. C., & Mahaffey, K. R. (2009). The endocrine effects of mercury in humans and wildlife. *Critical Reviews in Toxicology*, **39**, 228–269.
- Tasker, C. R., & Mills, J. A. (1981). A functional analysis of courtship feeding in the red-billed gull, *Larus novaehollandiae scopulinus*. *Behaviour*, **77**, 222–241.
- Trivers, R. (1972). *Parental Investment and Sexual Selection. Sexual Selection and the Descent of Man*. Aldine, Chicago, USA.
- Tylianakis, J. M., Didham, R. K., Bascompte, J., & Wardle, D. A. (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, **11**, 1351–1363.
- Ventura, F., Granadeiro, J. P., Lukacs, P. M., Kuepfer, A., & Catry, P. (2021). Environmental variability directly affects the prevalence of divorce in monogamous albatrosses. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **288**, 20212112.
- Vincze, O., Kosztolányi, A., Barta, Z., Küpper, C., Alrashidi, M., Amat, J. A., Argüelles Ticó, A., Burns, F., Cavitt, J., Conway, W. C., Cruz-López, M., Desucre-Medrano, A. E., dos Remedios, N., Figuerola, J., Galindo-Espinosa, D., García-Peña, G. E., Gómez Del Angel, S., Gratto-Trevor, C., Jönsson, P., ... Székely, T. (2017). Parental cooperation in a changing climate: Fluctuating environments predict shifts in care division. *Global Ecology and Biogeography*, **26**, 347–358.
- Whiteman, E. A., & Côté, I. M. (2004). Monogamy in marine fishes. *Biological Reviews*, **79**, 351–375.
- Wickler, W., & Seibt, U. (1983). Monogamy: An ambiguous concept. P. Bateson (Ed.), *Mate Choice*. Cambridge University Press, UK.
- Wiley, E. M., & Ridley, A. R. (2016). The effects of temperature on offspring provisioning in a cooperative breeder. *Animal Behaviour*, **117**, 187–195.
- Williams, G. C. (1966). Natural Selection, the Costs of Reproduction, and a Refinement of Lack's Principle. *The American Naturalist*, **100**, 687–690.
- Williams, T. D. (2018). Physiology, activity and costs of parental care in birds. *Journal of Experimental Biology*, **221**, jeb169433.
- Winkler, D. W., Hallinger, K. K., Ardia, D. R., Robertson, R. J., Stutchbury, B. J., & Cohen, R. R. (2020). Tree Swallow (*Tachyneta bicolor*). A. F. Poole (Ed), *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.
- Wittenberger, J. F. (1983). *Tactics of mate choice*. Mate Choice. Cambridge University Press, UK.
- Wood, W. E., & Yezerinac, S. M. (2006). Song Sparrow (*Melospiza melodia*) Song Varies with Urban Noise. *The Auk*, **123**, 650–659.
- Yang, W., Wang, S., Yang, Y., Shen, Y. & Zhang, Y. (2021). Improvement of sperm traits related to the high level of extra-pair fertilization in tree sparrow population under long-term environmental heavy metal pollution. *Science of The Total Environment*, **790**, 148109.
- Yang, Y., Zhang, H., Wang, S., Yang, W., Ding, J. & Zhang, Y. (2020). Variation in sperm morphology and performance in tree sparrow (*Passer montanus*) under long-term environmental heavy metal pollution. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, **197**, 110622.
- Young, H. S., McCauley, D. J., Galetti, M., & Dirzo, R. (2016). Patterns, Causes, and Consequences of Anthropocene Defaunation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **47**, 333–358.

Summary

Effects of anthropogenic environmental change on mating strategies of monogamous birds

During recent decades, a significant amount of research has been conducted regarding different mating strategies of birds. While contemporary knowledge of avian mating strategies and their dependence on certain environmental factors have been established for quite a long time, it is poorly known how mating strategies shift with environmental change. There is ample evidence that adapting to ongoing rapid anthropogenic environmental changes has been too slow, triggering population declines even in species of least concern. Regarding future conservation efforts, it is critically important to monitor contemporary evolutionary processes and the mechanisms by which environmental changes influence birds. Research on shifts in mating strategies may offer new directions for this.

In the current study, an overview of avian mating strategies and their adaptiveness was given for three different stages of breeding: (1) the decision to divorce or retain mates; (2) decisions regarding extra-pair relationships and (3) parental investments. Then, potential effects on those mating strategies from environmental change were assessed based on previous research. Anthropogenic environmental effects were assessed in three categories: (1) climate change, (2) chemical and sensory pollution and (3) habitat change and loss. While the effects of climate change seemed to be the most diverse, then mating strategy shifts from pollution are mainly due to physiological or social mechanisms, and habitat change mostly affects mating strategies through demographical mechanisms.

The objectives of the current study were only partly achieved as certain limits became evident that could affect interpretations of the relevance of some environmental impacts. While environmental effects on parental investments have been researched more, then the correlations between environmental change, divorce and extra-pair relationships mainly remained speculative and indirect in this thesis due to a lack of relevant studies. Further research should be conducted to directly test the correlation between environmental change and shifts in mating strategies. Future studies should be carried out on species which have the largest expected negative effect on fitness from shifts in mating strategies due to environmental change – aquatic birds and birds of prey, and long-lived species displaying perennial monogamy – thus potentially leading towards better conservation efforts and further knowledge of contemporary evolution.