

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
LOOMAÖKOLOOGIA ÕPPETOOL

Helena Veinberg

**ISIKSUSE JA TOITUMISKÄITUMISE
SEOSSED ERINEVATES
KESKKONNATINGIMUSTES**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Kaisa Telve

TARTU 2016

Informatsioon

Käesolev töö võtab kokku viimased toitumiskäitumise ja isiksuse seoste uurimused erinevates keskkonnatingimustes ja analüüsib edasisi võimalikke suundasid. Imetajatel, lindudel, kaladel ja lülijalgsetel on leitud toitudes iseloomulikke käitumismustreid, mida tuntakse ka isiksuse või temperamendina, mis on mõjutatud nende paindlikkuse ja keskkonna poolt. Keskkond võib olla sotsiaalne ja looduslik ning inim mõjutustega. Loomade liigisisene isiksustetunnuste varieerumine tagab nendes keskkondades ellujäämise ja aitab liikidel muutuvates tingimustes kohaneda. See uurimisvaldkond on oluline, et õppida taastama elupaiku, tagada liikide püsijäämine ja nende mitmekesisus.

Märksõnad:

Isiksus, temperament, loomade käitumine, toitumiskäitumine, keskkond, elupaik, looduslik keskkond, sotsiaalne keskkond, inim mõju, imetajad, linnud, kalad, lülijalgseted.

Information

Herein the author summarizes latest achievements on personality and foraging behaviour in different environments and analyses future researches on that subject. Mammals, birds, fish and arthropods have shown different behavioural responses, also known as personality or temperament, to foraging, which are affected by their flexibility and the environment they are in. Habitat may be social, natural and human altered. Variation in animal personalities gives species opportunities to stay alive and adapt in changing environments. This subject is important for learning to re-establish habitats, help species to adjust and for biodiversity.

Keywords:

Personality, temperament, animal behaviour, foraging, environment, habitat, natural habitat, social environment, human altered habitat, mammals, birds, fish, arthropods.

SISUKORD

1	Sissejuhatus	4
2	Isiksus	6
3	Isiksuse ja toitumiskäitumise seosed	8
3.1	Imetajad	10
3.2	Linnud	11
3.3	Kalad	12
3.4	Lülijalgsed	13
4	Keskkonna mõju käitumisele	15
4.1	Looduslik keskkond	17
4.2	Sotsiaalne keskkond	19
4.3	Inimmõju	20
5	Arutelu	22
6	Kokkuvõte	25
7	Summary	27
8	Tänuavaldused	28
9	Kasutatud kirjandus	29

1 Sissejuhatus

Loomadele on iseloomulikud erinevad käitumismustrid, mida tuntakse ka isiksuse ehk temperamendina, ja nende koosinemisel käitumissündroomidena (Gosling 2001; Sih *et al.* 2004; Réale *et al.* 2007; Stamps & Groothuis 2010). Igapäevaelus võib seda täheldada koduloomadel, näiteks kodukasside seas eristuvad selgelt uudishimulikud, kartlikud, julged või aktiivsed isendid (Gartner *et al.* 2015). Looma isiksuseomadused määravad tema käitumise erinevates olukordades, näiteks toitudes, liigikaaslastega suheldes (Searle *et al.* 2010) või elupaika valides (Dingemanse *et al.* 2003).

Isiksus peab olema kohane ehk pakkuma piisaval hulgal kasu, et maksimeerida sigimisedukus ja seega liigi püsimine. Isiksus peab olema ka keskkonnatingimuste varieerudes piisavalt plastiline. Vastavalt peab olema kohane käitumisstrateegia ehk reageering erinevatele olukordadele varieerub spetsialist-generalist teljel (Searle *et al.* 2010; Sih 2013). Spetsialistidel kui käitumistüübil on mingid kindlad põhilised käitumuslikud alused ehk nad on kohastunud käituma teatud olukordades alati ühtmoodi. Spetsialistid on näiteks kooalad (*Phascolarctos cinereus*), kes on nõudlikud elupaigatingimuste ja ka toidu suhtes (Smith *et al.* 2013). Generalistid seevastu on paindlikumad (Searle *et al.* 2010) ning võimelised kiirelt ja optimaalselt reageerima lühiajalistele muutuvatele keskkonnatingimustele. Näiteks on sipelgalõvid võimelised asustama erinevaid liivaseid substraate (Alcalay *et al.* 2014).

Seega mõjutab isendi iseloomulikku käitumist väga suurel määral ka teda ümbritsev elukeskkond (Searle *et al.* 2010), mis mõjutab nii toidu kättesaadavust kui ka elupaiga tingimusi (McArthur *et al.* 2014; Modlmeier *et al.* 2014) ning millega peab loom suutma edukalt kohaneda. Lisaks muutuvatele looduslikele oludele (näiteks põud, lühike kevad, soe talv, pikk-külm periood jne), tuleb loomadel toime tulla ka inimtegevuse poolt kaasnevaga nagu muutused elupaigas ja kliimas, põllumajandus, saastatus, võõrliigid jne (Sih *et al.* 2011; Sih 2013).

Uueks ja võõraks elupaigaks on ka linnad, mis pakuvad lihtsamini kättesaadavaid toiduresse ja kaitset looduslike kiskjate eest. Samas on sealne dünaamika teistsugune kui looduses: erinev müratase, inimeste kui potentsiaalsete kiskjate pidev kohalolu ning erinevad võõrad stressorid. Et edukalt linnaelupaiku asustada, peavad loomad uute tingimustega kohanema ning paremini teevad seda loomad, kelle looduslik elupaik sarnaneb linnaga mõnes fundamentaalses aspektis (näiteks loomad, kelle häälightsused on kõrgema sagedusega kui

linnamüra) või kes on julged ja avastamishimulised (Sih 2013). Julgetel loomadel on kõrgem ohulävi kui argadel ja nad kasutavad suurema tõenäosusega uusi võimalusi nagu näiteks inimeste lähedale kolimine, nende pakutud toidu vastu võtmine jne (Sih *et al.* 2011; Sih 2013).

Inimene muudab keskkonda rohkem kui ta endale teadvustab, sest antropogeensed muutused toimuvad kiirelt ja nende mõju on laiaulatuslik (Sih 2013). Seega isiksuse uurimine ökoloogilises võtmes annab võimaluse ennustada loomade hakkamasaamist muutuvast keskkonnas ning uurida looduskaitsete võimaluste rakendamiseks liikide ellujäämist ja mitmekesisuse säilimist (Sih 2013). Veelgi enam, ka loomade toitumiskäitumine sõltub paljudest erinevatest faktoritest (nii välimistest ehk keskkonnast kui ka looma sisemistest ehk näiteks isiksusest) ja hõlmab palju keerukaid otsuseid, alates toitumiskoha, -aja ja toiduobjekti valikust, lõpetades näiteks herbivooride puhul taimede kaitsemehhanismidega toimetulemise ja uue toitumisala valimisega (Galef & Gilardeau 2001; McArthur *et al.* 2014; Mella *et al.* 2015).

Isiksuse seostamine toitumiskäitumisega aitab mõista loomade käitumist nii osana ökosüsteemist kui ka praktikas. Näiteks mõjutavad herbivoorid nii oma toidutaimi kui saakloomana ka kiskjaid (McArthur *et al.* 2014), omades seega olulist rolli ökosüsteemis. Loomade toitumiskäitumise uurimine läbi isiksuse aitab mõista, mis mõju võivad avaldada muutuvad keskkonnatingimused. See annab olulist informatsiooni elupaikade majandamiseks, liikide reintroduktsiooniks või mitmekesisuse säilitamiseks (Searle *et al.* 2010; Sih 2013).

Bakalaureusetöö annab ülevaate ja tulevikuperspektiivid isiksuse ja toitumiskäitumise seoste uurimises erinevates keskkonnatingimustes neljal loomarühmal (imetajad, linnud, kalad ja lüljalgsed). Kuna roomajate ja kahepaiksete puhul on uurimustööde hulk kesine, heidab see valgust suunale, mis vajab tulevikus edasist süvenemist ning seetõttu ei ole autor neid käesolevas töös käsitlenud.

2 Isiksus

Isiksus on individuaalne variatsioon käitumises, mis on ajas korduv ning seda on uuritud peaaegu kõikidel loomarühmadel (Gosling 2001; Réale *et al.* 2007; Stamps & Groothuis 2010; Bergvall *et al.* 2011; Wolf & Weissing 2012; Aplin *et al.* 2014; Modlmeier *et al.* 2014; Wilson *et al.* 2014). Loom võib oma käitumist vastavalt keskkonnaoludele muuta (plastilisus), aga isiksuseomadused jäävad elupaigatingimuste muutudes samaks (Dosmann & Mateo 2014). Isiksus ehk temperament arvatakse olevat päritav (Gosling 2001) - seega sünnib loom teatud isiksusega, mida hiljem kujundab tema elukeskkond (Galef & Giraldeau 2001).

Isiksusetunnuseid mõõdetakse läbi käitumise, kuid katsete läbiviimise tingimused peaksid olema võimalikult standardsed, et tulemusi ei mõjutaks näiteks isendite erinev nälgitase (nälgjane isend võib tunduda agressiivsema), liigikaaslaste lähedus (konkurents) või jooksupaeg (Réale *et al.* 2007; Stamps & Groothuis 2010; Dammhahn & Almeling 2012). Erinevates tingimustes mõõdetud isiksusetunnused ei ole üldistatavad kogu populatsioonile.

Réale jt. (2007) jagavad isiksuse/temperamendi vastavalt keskkonnale viieks mõõdetavaks tunnuseks, mille järgi loomade isiksust määratleda:

1. julge-arg (näiteks hirm inimese või kiskja ees tuttavas situatsioonis),
2. avastamine-vältimine (uues olukorras või keskkonnas uuriv käitumine),
3. aktiivsus (aktiivsustase tuttavas elupaigas, jaotatakse enamasti kaheks – proaktiivsus ja reaktiivsus),
4. agressiivsus (negatiivne reaktsioon liigikaaslaste suhtes näiteks konkurentsis või kaitsepositsioonil),
5. sotsiaalsus (suhtlus liigikaaslastega, grupis käitumine).

Näiteks isendite julgust ja argust on võimalik hinnata riskikäitumise järgi ja see on otseses seoses nende käitumisega uues või potentsiaalselt ohtlikus keskkonnas (Hauschildt & Gerken 2015). Arg loom on toitudes valvsam kui julge. Näiteks arad kangurud *Macropus giganteus* peavad oma ümbruse kontrollimiseks tõstma väga tihti pead, katkestades selle käigus söömise (Favreau *et al.* 2014). Kiskjat vältiv käitumine on ühest küljest tasuv, sest ohtlikus kohas toituv valvas loom saab peituda ja suurendab seeläbi oma ellujäämistõenäosust, kuid teisalt on pikal valvsuses veedetul ajal oma hind, mille puhul ei saa valvas loom nii palju toitu

(näiteks ei kogu piisavalt rasva, et külmas kliimas talve üle elada; Bergvall *et al.* 2011; Bonnot *et al.* 2015).

Isiksusetüüpide vahel on leitud ka omavahelist korreleerumist ja sel juhul räägitakse käitumissündroomist (Sih *et al.* 2004; Réale *et al.* 2007; McDermott *et al.* 2014). Näiteks on leitud, et julgemad ja agressiivsema käitumisega loomad liiguvad suurema tõenäosusega rohkem ringi, läbivad pikemaid distantse ja avastavad selle käigus uusi toitumisalasid (Sih *et al.* 2004; Searle *et al.* 2010; McDermott *et al.* 2014), samas riskides nii kiskja saagiks langemisega. Isastel Madagaskari hiidprussakatel (*Gromphadorhina portentosa*) on leitud, et julged isendid on ka aktiivsemad kui arad, sest korduvalt kiskjatega kokkupuutunud loomad on oma elupaigas liikuma hakates aeglasemad ja tähelepanelikumad ning seega aremad kui isendid, kes ei ole kiskja läheduses viibinud (McDermott *et al.* 2014). Seega keskkond mõjutab iseloomu ehk kogemusel on oluline osa isiksuse avaldumisel (McDermott *et al.* 2014).

Grupisiseseelt võib domineerivam isiksus varjutada alalhoidlikuma ja muuta seeläbi ka teiste isendite käitumist. Näiteks on lülijalgsete puhul näidatud, et julgetest ämblikest *Stegodyphus dumicola* koosnev koloonia reageerib saagile kiiremini ja intensiivsemalt kui argade isendite koloonia (Keiser & Pruitt 2014; Wright *et al.* 2015). Seda nähtust võib täheldada ka karjaloomade puhul, kus julge ja domineeriv isend võib mõjutada karja liikumist uuele maastikule (Searle *et al.* 2010), karja koospüsimit nagu on täheldatud lammastel (Michelena *et al.* 2009) või lindude puhul isendite hajumisel maastikul (Dingemanse *et al.* 2003; Aplin *et al.* 2014).

3 Isiksuse ja toitumiskäitumise seosed

Toitumiskäitumine on oluline komponent looma isiksuse avaldumisel. Näiteks on herbivooride toitumisel palju muutujaid, millega arvestada, sest nad peavad otsustama, kui kaua toituda kisklusohuga piirkonnas, kui palju ja millist toitu süüa ning millal toitumisalalt lahkuda (McArthur *et al.* 2014). Looma isiksuseomadused määravad ära tema valikud nendes muutujates ja on kohastunud vastavas elukeskkonnas hakkamasaamiseks. Näiteks on julged loomad üldiselt aktiivsemad, altimad liikuma uutele toitumisaladele, proovima suurema tõenäosusega uut toitu ja on tõenäolisemad toituma avamaastikul päevasel ajal (Searle *et al.* 2010; Bergvall *et al.* 2011; Wilson *et al.* 2014; Bonnot *et al.* 2015).

Generalistidel ja spetsialistidel on erinevad strateegiad, kuidas kisklusohu korral toituda. Spetsialistid valivad kehvema toidu ja madalama ohu, kuid generalistid pigem kvaliteetsema toidu, aga kõrgema kisklusriski (McArthur *et al.* 2014). Mella jt. (2015) poolt läbi viidud katse tulemused näitavad, et arad ja julged opossumid (*Trichosurus vulpecula*) toituvad erinevalt just riskantsetes toitumistingimustes (kisklusohu olemasolul). Arad isendid toituvad efektiivsemalt, sest nad söövad kiiremini kui julged, veetes seega potentsiaalselt ohtlikumas keskkonnas vähem aega. Samas jätsid mõlema äärmuse esindajad toitu järele samas koguses (GUD - inglise k. *Giving-Up-Density* ehk söömata jäänud toiduressursside hulk alal enne uude toitumispiirkonda liikumist). Teisest küljest on leitud, et just tarbitud toidu hulk on lisaks valvsusele seotud isendite isiksusega (Favreau *et al.* 2014). Spetsialistidel ja generalistidel on ka erinevad meetodid toidu toksilisusega tegelemiseks: oodata ja muuta toksiine kahjutuks ehk seedida (spetsialistid) või vahetada toiduobjekte (generalistid; McArthur *et al.* 2014).

Ka elupaigad ise varieeruvad ning pakuvad erinevaid toitumise võimalusi. Toidu kättesaadavus on tihti limiteeriv tegur, mis näiteks lindude puhul mõjutab ka paljunemisedukust (Perrins 1991; Mägi *et al.* 2009). Erineva isiksusega loomad reageerivad keskkonnatingimuste muutustele erinevalt (Réale *et al.* 2007; Sih 2013), kuid kõige enam on toitumiskäitumine mõjutatud kisklusohust. Näiteks on looma valikuteks, kas riskida kiskja toiduks langemisega ja süüa parema kvaliteediga toitu või valida väiksem oht ning leppida kesisema dieediga (Mella *et al.* 2015). Kui kisklusoht on tegelikult väiksem, siis on edukam julge isend, kes toitub kauem ja otsib kvaliteetsemat toitu. Arg isend, kes viibib alal vähem aega, sööb ebakvaliteetsemat

toitu. Seega erinevad strateegiad tasuvad end ära erinevates situatsioonides ning see on ka üheks põhjuseks, miks isiksuseomadused evolutsiooni käigus ühtlustunud ei ole (Mella *et al.* 2015).

Samas võivad loomad tõlgendada ümbritsevast tulenevaid signaale valesti, sattudes nii kiskja ohvriks või kannatades alatoitumise all. Arad isendid võivad toituda liiga vähe, kuigi reaalne oht on väike, ning julged isendid võivad seevastu kõrget ohtu hinnata liiga madalaks ja langeda seetõttu saagiks (Couchoux & Cresswell 2012). Kiskjate toitumiskäitumine sõltub samuti isiksusest. Näiteks on leitud, et sotsiaalse ämbliku *Stegodyphus dumicola* kolooniad, mis koosnevad rohkelt erineva julgusega isenditest, reageerivad saagile kiiremini ja intensiivsemalt kui ühesuguse julguseastmega isendite kolooniad (Wright *et al.* 2015). Seega mängib isiksus rolli mitte ainult isendi, vaid ka grupi toitumiskäitumisel (Wright *et al.* 2015).

Toitumiskäitumise uurimisel isiksust arvesse võtmata jättes jääksid tulemused pinnapealseks, kaheldavaks ja perspektiivituks, sest isiksus määrab ära, kuidas loomad kohanevad muutuvates keskkonnatingimustes, kuidas nad saavad hakkama näiteks erinevate toidutaimede, kisklusriski ja inimõjutustega, ning see aitab ennustada ja mõista populatsiooni käitumist ja püsimajäämist (Dall *et al.* 2004; Sih *et al.* 2004; Wolf & Weissing 2012; Sih 2013; McArthur *et al.* 2014). Lisaks võimaldab loomade isiksuseomaduste ja toitumiskäitumise seoste uurimine erinevates elupaikades ja tingimustes kasutada neid teadmisi igapäevases praktikas näiteks karjakasvatusel, et loomi erinevates keskkonnatingimustes edukalt karjatada (Searle *et al.* 2010).

3.1 Imetajad

Benus jt. uurisid juba 1990. aastal rottide erinevat agressiivset käitumist sotsiaalses kontekstis (Benus *et al.* 1990). Seega ei ole isiksuse uurimine imetajatel kuigi uudne, sest Gosling (2001) on toonud välja vanimaid selleteemalisi artikleid juba 1960-1970. aastatest ja üksikuid ka varasemast. Näiteks on Utsurikawa 1917. aastal uurinud rottide metsikust läbi nende kalduvuse hammustada ja võrrelnud seda erineva aretusega isendite puhul (Utsurikawa 1917). Iseloomu mõiste loomade käitumise uurimisel on aga kasutusele võetud alles viimase paarikümne aasta jooksul. Isiksuse ja toitumiskäitumise seoseid hakati laialdasemalt uurima alles mõned aastad tagasi. Artikleid selle kohta võib leida näiteks lammastest (Réale & Festa-Bianchet 2003; Michelena *et al.* 2009; Hauschildt & Gerken 2015), hirvedest (Bergvall *et al.* 2011; Ciuti *et al.* 2012), opossumitest (Mella *et al.* 2015), leemuritest (Dammhahn & Almeling 2012), kängurudest (Favreau *et al.* 2014) ja teistest imetajatest.

Imetajate isiksuse ja toitumise seoste kohta on, olenemata võrdlemisi uue uurimissuuna olemusest, teada juba küllaltki palju. Mella jt. (2015) on leidnud, et julged opossumid *Trichosurus vulpecula* toituvad kauem kui arad - nad veedavad rohkem aega toitumisalal. Seda kinnitab ka Bergvalli jt. (2011) katse kabehirvedega (*Dama dama*), et võrreldes argade isenditega, söövad julgemad korruga kauem ja on vähem valvsad. Seega võib eeldada, et kabjaliste toitumiskäitumine sõltub nende iseloomust, kuna isendid vähendavad valvsust ja suurendavad toitumist erineval määral ning käituvad situatsioonides erinevalt (Bergvall *et al.* 2011).

Imetajate toitumiskäitumisele avaldab olulist mõju ka nende elukeskkond. Katsed hiirleemuriga *Microcebus murinus* on näidanud, et kiskjale paremini kättesaadavatel (nt piisavalt madalatel) ja seetõttu ohtlikumatel aladel toitudes on kõik loomad ettevaatlikumad (Dammhahn & Almeling 2012). Arad isendid on aga sealjuures võimelised keskkonnaoludega paremini kohanema ehk nad on oma käitumises plastilisemad kui julged isendid, sest nad lühendasid oma latentsus toitumisalale minnes kuid julgete isendite toitumisalale minemise aeg ei muutunud. Isiksuseomadused paistavad olevat selgelt eristuvad just kõrge ohuga keskkonnas (Dammhahn & Almeling 2012; Bonnot *et al.* 2015).

Hilisemalt ongi hakatud tähelepanu pöörama ka elupaigaolude rollile isiksuse ja toitumise seoste uurimisel, kuid antud valdkond vajab veel kindlasti edasisi vaatlusi. Näiteks on vaja

uurida isiksusetunnuste püsivust ehk korduvust ajas erinevates keskkonnaoludes (Hauschildt & Gerken 2015), et kindlaks teha, kas tegemist on ikka isiksusega või näiteks elupaigatingimuste varieerumisel kaasneva käitumusliku plastilisusega. Püsivuse uurimine võimaldaks näha ette loomade hakkamasaamist muutuvates keskkonnaoludes. Dammhahn ja Almeling (2012) on näiteks leidnud, et imetajate julge- ara telge tuleks veelgi enam vaadelda looduses, kuna siiani on seda uuritud peamiselt laboratoorsete katsetega ning pole teada loomade käitumise korduvus reaalsetes olukordades. Seega on üks suundadest kindlasti loodusliku keskkonna dünaamilisuse mõistmine ja selle mõju loomade isiksuseomadustele (Dammhahn & Almeling 2012).

3.2 Linnud

Gosling (2001) on lindude puhul toonud varaseima isiksust puudutava artikli välja kanadest, kus Hasuo uuris 1935. aastal isendite närvilisust liigikaaslaste suhtes (Hasuo 1935). Linde on uuritud palju ja enim just rasvatihaste (*Parus major*) aktiivsust ja uurivat käitumist (van Overveld & Matthysen 2010; Aplin *et al.* 2014).

Näiteks on uuritud rasvatihaste reaktsiooni ajutistele muutuvatele keskkonnatingimustele, ehk mõjutades lindude toidu kättesaadavust. Selleks hindasid van Overveld ja Matthysen (2010) uurivat käitumist avastamise- vältimise teljel ning linnud jaotati kiireteks ja aeglasteks. Leiti, et harjumuspärase toitumiskoha kadumisel jäävad aeglaselt avastavad isendid esialgu selle lähedusse, kuid plastilisema käitumise ja kiire kohanemise tõttu suudavad pikema aja möödudes leida uued toiduresursid, suurendades seetõttu oma toitumisala. Kiired avastajad seevastu lendavad koheselt tagasi varasemalt teadaolevatele toitumisaladele, toetudes seega kogemusele ning jäädes aeg-ajalt ka kõige viimast teadaolevat toitumiskohta külastama, olenemata selle tühjusest (van Overveld & Matthysen 2010). Uurides reaktiivsete ja proaktiivsete (aktiivsuse telg; Réale *et al.* 2007) rasvatihaste toitumiskäitumise erinevusi, on leitud, et reaktiivsemad isendid eelistavad suure lindude arvuga söötjaid ning proaktiivsed vastupidi tühjemaid (Aplin *et al.* 2014). See võib näidata nii reaktiivsete isendite õppimist liigikaaslastelt kui ka nende suuremat turvatunde vajadust (Aplin *et al.* 2014). Dingemans jt. (2003) on näidanud, et julgemad rasvatihased valivad oma pesapaiga sünnikohast kaugemale kui arad.

Couchoux ja Cresswell (2012) on uurinud toitumiskäitumist kisklusriski seisukohalt punajalg-tildri (*Tringa totanus*) näitel ning leidnud, et valvsus on ajas püsiv ja korduv, sõltub keskkonnatingimustest ning seostub isendite julgusega - julged isendid on vähem valvsad kui arad ning veedavad seetõttu toitudes kauem aega, sõltumata kisklusohust. Seega kuigi isendid käituvad vastavalt olukorrale võimalikult paindlikult, võiks eeldada, et riskantses olukorras ilmnevad nendevahelised erinevused kõige enam just nende isiksusetunnuste tõttu. Samas on riskiolukordade keerukuse tõttu raske hinnata temperamenti ja käitumusliku plastilisuse osakaalu (Couchoux & Cresswell 2012).

Lindude puhul võiks samuti edasi uurida isiksuseomaduste püsivust nagu imetajategi puhul ning teostada rohkem katseid looduslikus keskkonnas, sest laboritingimused ei pruugi ennustada tegelikku olukorda looduses (Couchoux & Cresswell 2012). Täpsemalt oleks vajalik uurida isiksusetunnuste avaldumise mehhanisme, sealhulgas kus ja kuidas mingi isiksus avaldub, mis aitaks mõista populatsiooni dünaamikat ja saatust keskkonnatingimuste muutuste korral (van Overveld & Matthysen 2010). Sealjuures oleks katseliselt vaja tõestada lindude isiksusetunnuste mõju parve avastamiskäitumisele ja keskkonna kasutamisele (Aplin *et al.* 2014).

3.3 Kalad

Kalade puhul võib varaseimaks isiksuse teemaliseks artiklikuks lugeda Shaklee 1963. aasta uurimust erinevatest liikidest isenditega, kus teadlane jälgis nende kartlikkust valguse suhtes (Shaklee 1963, Gosling 2001). 1998. aastal uurisid Coleman ja Wilson päikeseahvenate *Lepomis gibbosus* iseloomuomadusi, kus ühe osana katsest vaadeldi ka erinevate isiksusetunnustega isendite käitumist toitudes (julgust ja argust; Coleman & Wilson 1998). Hilisemalt on näiteks leitud katses ogalikega (*Gasterosteus aculeatus*), et isendid varieeruvad julge- arg teljel ning käituvad isiksusetunnustele vastavalt ka toitudes või kisklusohu korral (Dzieweczynski & Crovo 2011).

Puhastajakalu *Labroides dimidiatus* uurides on leitud, et julged isendid toituisid lühemat aega, liikudes samas rohkem ringi ning puhastades (nokitsedes) vähem mutualistlikke kalu (Wilson *et al.* 2014). Arad isendid toituisid pikemat aega, nokitsedes seejuures rohkem

mutualistlikke kalu ning liikudes vähem ringi. Julged isendid olid aktiivsemad- nad olid peidupaigast kauem aega eemal ning kokkupuutel uute objektidega väiksema latentsusega. Sellised kalad olid ka kauem uue objekti läheduses ja liikusid eksperimentaalala ja peidupaiga vahel tihemini (Wilson *et al.* 2014).

Kogemuse olulisust isiksuse ja toitumiskäitumise seosetele on uurinud Webster ja Laland (2015) luukaritsatel (*Pungitius pungitius*). Isiksusetunnused (sotsiaalsus, aktiivsus ja avastamine) on leitud olevat ajas korduvad ja püsivad, kuid nende ega sotsiaalse infokasutuse (toitumiskoha valik sõltuvalt liigikaaslaste eelistusest ehk nende rohkusest) vahel ei ole leitud olulist seost. Niisamuti pole leitud, et kalade varasem kogemus toiduobjektiga mõjutaks nende hilisemat oskust kasutada kaaslastelt saadud infot (Webster & Laland 2015).

Kuna isiksusetunnused mõjutavad liigikaaslastega suhtlemist (mõjutavad keskkonnas liikumist ja sotsiaalsust), siis peaksid erinevad isiksused siiski seadma erinevad eeldused sotsiaalsetele mõjutustele, sealhulgas õppimisele ja liigikaaslastelt informatsiooni saamisele. See on üks edasisi tulevikusuundasid, sest keskkond on oluline mõjutaja isiksuse ja toitumiskäitumise seostes (Webster & Laland 2015). Edasi tuleks uurida ka isiksusetunnuste ökoloogiat ja evolutsiooni, sest palju on veel teadmata isiksuse ja keskkonnatingimuste suhetest ning isiksuseomaduste ja toitumiskäitumise evolutsioonimehhanismide kohta. Nende tundmaõppimine aitaks ennustada isendite hakkamasaamist inimõjutustega ja ka looduslikult muutuvates keskkonnatingimustes (Wilson *et al.* 2014).

3.4 Lüljalgsed

Lüljalgsete isiksust on uuritud juba aastast 1927, kui Gerould vaatles erinevatest liikidest liblikate sotsiaalsust (Gerould 1927; Gosling 2001). Uuemate artiklite hulgast võib leida isiksuse ja toitumiskäitumise seoste käsitlemist nii putukatel (Alcalay *et al.* 2014; McDermott *et al.* 2014), ämblikel (Pruitt & Riechert 2011; Modlmeier *et al.* 2014; Wright *et al.* 2015) kui ka krabidel (Knotts & Griffen 2016). Grupiviisiliste liikide isendite puhul on vaadeldud ka nende isiksuseomaduste mõju liigikaaslastele ja koloniaalset käitumist.

Madagaskari hiidprussakatel (*Gromphadorhina portentosa*) on leitud, et kiskjaga eelnevalt kokku puutunud prussakad käituvad aremalt kui liigikaaslased, kellel selline kogemus puudus, õppides seega olema ettevaatlikud (McDermott *et al.* 2014). Alcalay jt. (2014) on

sipelgalõvi vastseid (*Myrmeleon hyalinus*) uurides leidnud, et isendid näitavad oma toitumiskäitumises püsivust lõksude ehitamises ja nende asukoha valikus. Võib väita, et sipelgalõvid käituvad läbi keskkonnatingimuste muutuste oma isiksusele vastavalt. Pruitt ja Riechert (2011) on katsest ämblikutega *Anelosimus studiosus* leidnud, et madala sotsiaalsusega isendid ründavad sissetungijad ja kaitsevad seda tehes kolooniat.

Lüljalgsel on täheldatud isiksuseomaduste mõju lisaks isendipõhisele ka grupiviisiliselt. Isendite isiksus määrab ära terve koloonia käitumise (Pruitt & Riechert 2011; Keiser & Pruitt 2014; Wright *et al.* 2015). Sotsiaalse eluviisiga ämblikul *Stegodyphus dumicola* on näidatud, et isiksus mõjutab koloonia kui terviku toitumiskäitumist ehk saagi ründamise kiirus sõltub julgusest. Julgetest isenditest koosnev koloonia reageerib saagile ka rohkemate isenditega kui argadest ämblikest koosnev koloonia. Samuti mängib rolli isiksusetunnuste varieeruvus, sest erinevate isendite koloonia reageerib saagile kiiremini kui ühesuguste tunnustega (Wright *et al.* 2015).

Keiser ja Pruitt (2014) on näidanud, et saagi ründamise korral on koloonia isikuline koosseis olulisem kui suurus, sest julgetest isenditest koosnev grupp ründab saaki kiiremini kui teised katses vaadeldud kolooniad. Uuringu tulemuste põhjal võiks väita, et kümnest julgest ämblikust koosnev koloonia reageeriks saagile sama kiiresti, kui 110 keskmise julgusega isendist koosnev grupp. Lisaks on leitud, et ka looma asukoht parves või karjas sõltub otseselt tema isiksusest. Näiteks aktiivsed krabid *Uca pugilator* veedavad parve servas rohkem aega kui reaktiivsed isendid. Aktiivsemad on aga ligi 50% tõenäosusega pigem parve servaaladel, mis võib nad panna suuremasse kisklusohu (Knotts & Griffen 2016). Kolooniaid moodustavatel ämblikel *Stegodyphus dumicola* on uuritud ka isiksuse ja toitumiskäitumise seoseid läbi elupaiga mõjutamise ning on leitud, et elupaiga (võrgu) struktuur mõjutab keskmist saagi ründamise latentsust ja ründavate isendite arvu, kuid kui võrk teatud aja järel lõhkuda, jääb asemele ehitatud võrgu struktuuri tüüp samaks (Modlmeier *et al.* 2014). Seega võib elupaiga püsivuse olulisus näidata toitumiskäitumise korduvust ehk isiksust (Modlmeier *et al.* 2014).

Oluline on uurida isiksusetunnuste püsivust ajas, mis on puudulik ka teistel loomarühmadel (Alcalay *et al.* 2014). Teiseks on oluline keskkonna mõju erinevatele aspektidele. Lüljalgsel võiks uurida lisaks näiteks, kuidas mõjutab peremeestaime struktuur toitumisedukust erineva isiksusega kolooniate puhul (Modlmeier *et al.* 2014). Samuti on oluline teostada edasisi katseid looduses ning uurida keskkonnatingimuste mõju erinevate isiksusetunnustega kolooniate edukusele (Wright *et al.* 2015). Samuti peaks uurima kiskluse mõju populatsiooni isiksuste dünaamikale ehk kui aktiivsed isendid on suurema tõenäosusega kisklusohvrid (Knotts & Griffen 2016).

4 Keskkonna mõju käitumisele

Loomade toitumiskäitumine sõltub otseselt ja kaudselt neid ümbritsevast keskkonnast, mis võib olla nii sotsiaalne (grupiviisiline) kui füüsiline (looduslik ja antropogeensete mõjutustega). Toitumiskäitumise uurimisel on tähtis silmas pidada, et keskkonnas esineb kõikumisi, mis võivad mõjutada ajutisi erinevaid valikuid toidu suhtes ning mida ei saa pidada looma isiksusetunnusteks (Searle *et al.* 2010). Selle tõttu on eriti oluline, et kõik katsed ja vaatlused oleksid läbi viidud võimalikult sarnastes tingimustes (Réale *et al.* 2007).

Keskkonnatingimuste muutused panevad proovile käitumise plastilisuse, mõjutades käitumisstrateegiaid ja kohasust. Varieeruvate keskkonnatingimuste tõttu tekivad erinevate isiksuseomadustega isenditel erinevad strateegiad seal ellu jäämiseks (Searle *et al.* 2010; McArthur *et al.* 2014; Mella *et al.* 2015). Võib järeldada, et ideaalne loom on võimalikult plastiline ja kohaneb kiiresti muutuvate keskkonnatingimustega (Searle *et al.* 2010). Teisalt väheneb tema konkurentsivõime, võrreldes oma nišis kohasemate spetsialistidega, kuigi viimased ei ole nii plastilised ja neile mõjuvad muutuvad keskkonnatingimused suuremas ulatuses (Searle *et al.* 2010; McArthur *et al.* 2014). Loomad ei suuda üle oma võimete kohaneda, sest näiteks ei ole võimalik kiskjal kohaneda täielikult taimtoidule, kuna tema hambad ja seedesüsteem ei võimalda mäletseda.

Keskkond mõjutab looma valikuid ka tema hilisemas eluperioodis. Searle jt. (2010) on leidnud, et suured rohusööjad, keda on kasvatatud teatud keskkonnatingimustes, eelistavad hiljem toitudes neid samu tingimusi (näiteks mäenõlv, veekogu lähedus). Samuti võib indiviidi isiksus mõjutada tema toitumiskäitumist ning grupiviisilisel eluviisil seeläbi ka kogu karja. Näiteks võib julge isend suurema tõenäosusega liikuda uuele alale ja teised talle järgneda. See tähendab, et teatud isiksusega (eelistustega) isend, kes domineerib karja, määrab ka teiste karja isendite toitumiskäitumise, juhtides neid aladele, kuhu järgijad iseseisvalt ei satuks (Searle *et al.* 2010).

Keskkond võib olla ka sotsiaalne (näiteks liigikaaslased), mõjutades üksikute isendite käitumist. Hauschildt ja Gerken (2015) jagasid lambad (*Ovis aries*) kõrge sotsiaalsusega (ingl. k. - *highly gregarious*) ja madala sotsiaalsusega (ingl. k. - *low gregarious*) gruppideks. Nende katse tulemustest võib järeldada, et võrreldes madala sotsiaalsusega isenditega, on rohkem suhtlemisvalmis loomade käitumine üksteisega paremini sünkroonis. See võib näidata

sotsiaalsuse mõju käitumisele (Hauschildt & Gerken 2015). Samas kadusid karja kokkuviiimisel loomade käitumises sellised erinevused, mis võib olla seletatav, kuna lambad lähtuvad oma käitumises liigikaaslastest – kui äärmuslike isiksusetüüpidega isendid on ühes karjas, siis nende erinevused vähenevad, kui nad üksteise käitumist matkivad (Hauschildt & Gerken 2015).

Reageering keskkonnale mõjutab omakorda toitumiskäitumist. Näiteks ida hallkängurudel (*Macropus giganteus*) on näidatud, et karja suurus või tootumisaala viljakus ei mõjuta üksikute loomade isiksuselist käitumist valvas olles või toitudes (Favreau *et al.* 2014). Küll aga väheneb valvsus ja suureneb toidu tarbimine suuremas karjas (ilmselt turvatunde tõttu). See näitab, et keskkond mõjutab toidu tarbimise hulka, aga olenemata elupaigatingimustest jääb isiksus samaks. Arg loom on julgemast loomast valvsam ka turvalisemas keskkonnas (Favreau *et al.* 2014).

Muutused keskkonnatingimustes mõjuvad igale loomale erinevalt sõltuvalt isiksusest (Réale *et al.* 2007; Sih 2013). Loomadel ei tule toime tulla ainult loodusliku keskkonnaga. Inimene mõjutab loodust väga suurel määral, seega on kiired antropogeensed keskkonnamuutused (inglise k. *human-induced rapid environmental change* ehk HIREC; Sih 2013) olulised uued tingimused, mille mõju tuleks põhjalikult uurida. Loomad on kohastunud mineviku keskkonnatingimustele ja muutused mängivad olulist rolli liikide püsijäämisel (Sih 2013).

4.1 Looduslik keskkond

Looduslikus keskkonnas sõltub isiksuse reaktsioon ühele muutujale teistest muutujatest (Dosmann & Mateo 2014). Loomadel tuleb toitudes pidevalt toime tulla erinevate stressorite ja signaalidega, sest loodus on dünaamiline. Eriti tähelepanelikud peavad olema saakloomad, kes peavad suutma toita nii, et nad ise toiduobjektiks ei langeks (Dammhahn & Almeling 2012). Ellujäämise nimel tuleb seega nii mõnelgi korral loobuda muudest primaarsetest vajadustest.

Näiteks uurides isaste oravate *Urocitellus beldingi* paaritumis- ja toitumiskäitumist kisklusohust sõltuvalt, on leitud, et kõrge kisklusohuga aladel otsivad isendid esmajoones varjupaika, jättes tähelepanuta indlevate emaste või toidu lõhna (Dosmann & Mateo 2014). Kisklus mõjutab ka loomade isiksuseomaduste esinemist looduses. Réale ja Festa-Bianchet (2003) on lumelammast (*Ovis canadensis*) uurides leidnud, et kisklus mõjutab julge temperamendiga isendite arvukust – kõrge kisklus teatud aastatel soosib julgete isendite ellujäämist. Couchoux ja Cresswell (2012) väidavad seevastu, et julge isend peaks olema soositud just madala kisklusriskiga keskkonnas, kus nende risk on ära tasunud – nad toituvad rohkem kui arad loomad ning langevad väiksema tõenäosusega saagiks. Nii on leitud ka opossumitel (*Trichosurus vulpecula*), et julgemad loomad toituvad kõrgema kisklusriskiga aladel juhul, kui seal on ka kvaliteetne toit. Arad loomad seevastu valivad pigem toksilisema toidu, kuid ohutuma ala (Mella *et al.* 2015).

Kuna kisklusrisk on vastavalt elupaigatüübile erinev (näiteks lagedad alad või mets), peavad rohusööjad kvaliteetsemaid toiduresse otsides arvestama lisaks ka taimede kaitsemehhanismidega nagu näiteks toksiinide sisaldus ja teravad okkad ning taimede erinev energeetiline väärtus (vastavalt maastikule ja aastaajale; McArthur *et al.* 2014; Mella *et al.* 2015). Kuna need tegurid võivad vastavalt elupaigatüübile muutuda, tuleb loomal olla piisavalt plastiline, et leida kõrge kvaliteediga toitumis- ja sigimispaike võimalikult turvalises keskkonnas. Nii peavad näiteks avamaastikul pidevas valveseisangus toituvad herbivoorid kohandama oma käitumist vastavalt taimede toksilisusele, muutes oma dieeti ja toitumismustreid (McArthur *et al.* 2014; Mella *et al.* 2015).

Seega peab keskkond olema isiksusele kohane. Näiteks ämblike *Stegodyphus dumicola* puhul võib võrgu struktuuri püsivus sõltuda keskkonna püsivusest (Modlmeier *et al.* 2014). Peremeestaim pakub võrgule tugistruktuuri (näiteks põõsa oksad), mis omakorda mõjutab

potentsiaalsete võrgudisainide arvu ja sellega korduvust toitumiskäitumises (saagi püüdmise tehnikas, võimalikkuses, taktikas). Füüsilise keskkonna mitmekesisus tagab looduses ka koloniaalse isiksuse erinevuse, kuna pakub erinevaid võrgu struktuuri ja disaini võimalusi (Modlmeier *et al.* 2014). Võrgu struktuur ja isendite isiksus peavad olema kooskõlas ja võimaldama koloonia suurima edukuse, vastasel korral ei ole keskkond isendile ellujäämiseks sobiv (Modlmeier *et al.* 2014).

4.2 Sotsiaalne keskkond

Sotsiaalne keskkond on äärmiselt suure kaaluga looma isiksuse ja toitumiskäitumise kujundamisel ja suunamisel. Näiteks on suured rohusööjad võimelised õppima toitumiskäitumist oma liigikaaslastelt, sealjuures hingeõhus avalduvate lõhnade kaudu (Searle *et al.* 2010). Veel on leitud, et rotid ja hiired valivad toitu üksteise hingeõhust tuntava lõhna alusel, eelistades toitu, mida liigikaaslane on tarbinud (Galef & Giraldeau 2001). Isendite toitumist ei mõjuta ainult liigikaaslaste jäljendamine ja neilt õppimine, vaid ka varajases elus kaasa antud kogemus, eelistades näiteks toitu, mille lõhna on nad imetamisealisesena tundnud oma ema piimas (Galef & Giraldeau 2001).

Lisaks kasulikkusele, mida liigikaaslased pakuvad läbi toiduvalikute mõjutamise, tekitab teiste isendite lähedus ka turvatunnet. Suured karjaloomad eelistavad toituda koos ja ühel ajal, sest see vähendab kiskja saagiks langemise riski (Searle *et al.* 2010). Samas katse lammastega, kes jaotati vastavalt julgusele erineva suurusega karjadesse, näitas, et mida väiksem kari, seda rohkem hoiavad loomad toitudes kokku. Suuremate karjade puhul toimub hajumist ja väiksemateks karjadeks jaotumist rohkem (Michelena *et al.* 2009; Knotts & Griffen 2016).

Lisaks sõltub sotsiaalses keskkonnas toitumiskäitumine ka isiksuseomadustest, mis võivad mõjutada nii terve karja käitumist kui ka loomade paiknemist parve või karja sees (Knotts & Griffen 2016). Näiteks on leitud, et julgematest lammastest koosnev kari hajub maastikul suurema tõenäosusega kui argade isendite grupp (Michelena *et al.* 2009) või liiguvad aktiivsemad isendid suurema tõenäosusega parve servaaladele (Knotts & Griffen 2016). Seda on täheldatud ka lindudel. Reaktiivsemad (vähem aktiivsed) rasvatihased eelistavad toitudes suuremaid parvi ning kasutavad suurema tõenäosusega liigikaaslastelt saadud informatsiooni. Proaktiivsed (aktiivsemad) linnud toitusid sõltumatult kõikidel aladel, eelistades siiski toituda koos vähema arvu konkurentidega (Aplin *et al.* 2014).

4.3 Inimmõju

Inimese mõju keskkonnale on suureskaalaline, mõjutades kliimat, loomade elupaiku, keskkonda jõudvaid ained, liikide rändeid ja palju muud (Sih *et al.* 2011; Sih 2013). Näiteks mõjutavad loomi keskkonda jõudvad väetised, mida kasutatakse põllumajanduses, või elupaikade killustatus metsamajandamisel ja teede rajamisel. See muudab looduslikke olusid, millega loomadel edukalt vastavalt oma käitumisstrateegiale ja isiksuseomadustele kohaneda tuleb. Antropogeensete muutustega saavad paremini hakkama plastilisemad liigid, näiteks invasiivsed loomad või linnatingimustega kergemini kohanejad (Sih 2013). Invasiivsed liigid on tihti paindlikumad, suure keskkonnatingimuste taluvusega ning toitumises generalistid (Sih *et al.* 2011).

Populatsiooni isiksuste dünaamika määrab ära ellujäämise ja toimetulemise inimese poolt mõjutatud keskkonnas (Dall *et al.* 2004). Tähtis on populatsiooni üksikindiviidide erinev temperament, sest see annab eelise kiirelt muutuvates antropogeenses keskkonnas toimetulekuks, kuna erineva isiksusega loomad on edukad erinevates tingimustes (Sih *et al.* 2004; Réale *et al.* 2007). Suure ulatuse kõrval on just kiirus teiseks võtmeprobleemiks, miks inimese poolt tekitatud muutused on niivõrd suure mõjuga, sest kohanemiseks on vaja aega, et vältida kahjulikke kohastumusi või sattumist ökoloogilistesse lõksudesse (Sih 2013).

Sih (2013) on toonud välja isiksuseomaduste võimalikud mõjud looma kohanemisele inimese poolt mõjutatud keskkonnas. Kuna julgetel loomadel on kõrgem ohulävi kui argadel, siis peaksid julged isendid suurema tõenäosusega kasutama uutes elupaikades (linnad, külad) tekkivaid võimalusi (lihtsamini kättesaadav ja rohke toit). Nad võtavad ka enne teisi suurema tõenäosusega kasutusele uue ressursi, aga võivad seevastu sattuda kergemini ökoloogilisse lõksu või näiteks mitte ära tunda uut potentsiaalselt ohtlikku kiskjat (Sih *et al.* 2011; Sih 2013).

Näiteks metskitsedel on näidatud, et aremad loomad võtavad ka vähem riske (Bonnot *et al.* 2015). Ohu korral valivad aremad isendid halvema kvaliteediga elupaiga, kus on risk väiksem, aga julgemad loomad seevastu kõrgema kisklusohu, kuid kvaliteetsemate toiduressurssidega elupaiga. Julged isendid toituvad päevasel ajal suurema tõenäosusega avatud maastikul kui arad isendid, kes toituvad lagealadel peamiselt öösel, kui inimoht on väiksem (Bonnot *et al.* 2015).

Inimkäitumise poolt on mõjutatud ka metsiku loodusega keskkonnad. Näiteks punahirvel (*Cervus elaphus*) on näidatud, et hirvede ettevaatlikumat käitumist ei kutsu niivõrd esile suur rahvamass, vaid jahihooaeg ja mootorsõidukid suveperioodil (Ciuti *et al.* 2012). Loomad harjuvad häiringutega ja muudavad oma käitumist vastavalt, sest vastasel korral ei saaks nad näiteks pideva valvsuses veedetud aja tõttu piisavalt toitu. Seda on järeldatud ka kängurudel, kus valvsamad loomad toituvad vähem (Favreau *et al.* 2014). Inimese kohalolu mõjutab küll toitumist, sest hirved asendasid söömise valvsusega, aga samas loomad suurendavad oma valvsust ka jahiperioodil, kus inimoht on suurem (Ciuti *et al.* 2012).

5 Arutelu

Toitumiskäitumise juurde kuulub ka söögi, toitumisala ja –aja valikud. Sealhulgas võib isiksus seada eeldusi, kuidas loom nendes valikutes käitub, mõjutades näiteks toidu tarbimise kogust ja toitumisalal veedetud aega (Bergvall *et al.* 2011). Toitumise efektiivsus võib määrata nii isendi sigimisedukuse kui ellujäämise. Seejuures ei ole looma toitumiskäitumise juures õiget ega valet valikut, kuna keskkonnatingimused muutuvad ja soosivad vastavalt olukorrale erinevaid isiksusetunnuseid (Sih 2013). Näiteks madala kisklusohu korral võib edukas olla julge loom ja kõrge ohu korral arg.

Isiksusetunnuste määratlemisel tuleb arvesse võtta mitmeid mõjutavaid faktoreid, et mõista looma iseloomu võimalikult täpselt. Et neid üldistada suuremale loomarühmale, tuleks peale morfoloogiliste ja füsioloogiliste sarnasuste võtta arvesse ka loomade elupaigatüüp, sest isendid väljendavad oma käitumuslikke vastuseid keskkonnades erinevalt (Réale *et al.* 2007). Lisaks sõltub isiksuseomaduste tõlgendamine nii läbiviidavate katsete meetodikast kui vaatlejast endast, mistõttu tuleb ettevaatlikusega suhtuda näiteks tervele hõimkonnale üldistatud tunnustesse. Näiteks leiavad enamik imetajate uurijaid, et valvsus on ara looma käitumine (McArthur *et al.* 2014; Dosmann & Mateo 2014; Favreau *et al.* 2014; Bonnot *et al.* 2015; Mella *et al.* 2015), kuid Réale ja Festa-Bianchet (2003) leiavad just vastupidist.

Elupaik mõjutab mitmel erineval moel loomade toitumiskäitumise ja isiksuse seoseid. Näiteks võib looduslikus keskkonnas sõltuda ämblike võrgudisain tugistruktuurist, kuhu võrk on ehitatud (Modlmeier *et al.* 2014) ja võrgustruktuur ise annab saagipüüdmise tehnikaks erinevad eeldused. See, kui edukas on isend või nende koloonia toitudes, sõltub isiksusest. Lüliljalgsete puhul on näidatud, et saagi püüdmise kiirus ja ründavate isendite arv on sõltuvuses isiksusest (Keiser & Pruitt 2014; Wright *et al.* 2015). Kui see nii on, siis peab püüdis olema õige struktuuriga, et isendid oleksid maksimaalselt edukad. Ka maastik on oluline keskkonnatingimus, mis peab võimaldama maksimaalset edukust. Näiteks rohusööjate puhul on oluline leida toitumisala, kus oleks maksimaalselt kvaliteetne toit ja minimaalne kisklusohu (McArthur *et al.* 2014). Kisklusrisk on looduslikus keskkonnas üks peamisi muutujaid, millega loomal arvestada tuleb, sest see võib piirata maastikul vabalt liikumist ja sellega toidu valikut ja hulka.

Looduslikus keskkonnas varieeruvad tingimused nii ajas kui ruumis. Näiteks aeg-ajalt muutuvad mikrokliimaatilised tingimused, toidu kättesaadavus ja toksilisus, kisklusrisk, elupaik ise jne ning neid on uuringute läbiviimisel raske ette ennustada (McArthur *et al.* 2014). Seega laboritingimustes teostatud katsete tulemused ei pruugi iseloomustada loomade käitumist looduslikes tingimustes. Näiteks lindudel on leitud, et käitumuslik paindlikkus ehk plastilisus on looduses isiksusest palju olulisem, sest vastus kisklusohule sõltub suuremal määral isendite paindlikkusest (Couchoux & Cresswell 2012). Ka sotsiaalsel keskkonnal on grupiviisiliste loomade elus tugev mõju, sest loomad õpivad ja saavad kogemusi tihti just liigikaaslastelt (Galef & Giraldeau 2001; Searle *et al.* 2010; Webster & Laland 2015). Seega keskkonna eelnev tundmaõppimine ja selle kaasamine uurimuste teostamisel aitab paremini mõista, kuidas loomad reaalsetes olukordades käituvad, mis omakorda aitab teha ennustusi muutuvate tingimuste korral.

Elupaigatüübist võib sõltuda looma toitumisala või –ressursi kasutamine ning suuresti mõjutab seda ka sotsiaalne keskkond. Liigikaaslastelt saadud informatsioon võib anda loomale olulist teavet parima kvaliteediga ressursist või turvalisest toitumisalast (Aplin *et al.* 2014; Webster & Laland 2015). See omakorda näitab liigikaaslaste läheduse kasulikkust, sest nad võivad pakkuda turvatunnet ja hoida kokku toitumiseks kuluvat aega, suurendades nii toitumiskäitumise efektiivsust. Lisaks võib liigikaaslastelt õpitu aidata teha samu valikuid tulevikus kiiremini ja edukamalt.

Elupaigatingimused ei ole püsivad. Loomadel tuleb lühiajaliste keskkonnatingimuste muutuste kõrval hakkama saada ka pikemaajalistega ning paljuski inimeste poolt põhjustatuga (näiteks jahihooajad, maanteed, mootorsõidukite lähedus jne; Ciuti *et al.* 2012; Sih 2013; Bonnot *et al.* 2015). Erineva isiksusega loomad peavad suutma oma toitumisedukust kohandada keskkonnamuutustega samas tempos (Réale *et al.* 2007; Sih 2013). Mida paremini õpime tundma toitumiskäitumise ja isiksuse seoste keerukust ning elupaiga rolli selles, seda lihtsam on ennetada võimalikke liikide väljasuremisi.

Elupaigaomadused võivad vastavalt ka erinevaid isiksusetunnuseid selekteerida. Kui maastik või struktuur on edukas ühele isiksusetüübile, siis peaks see olema suunav selle isiksuse poole. Eelpool mainitud katse lumelammastega (*Ovis canadensis*) näitas, et kisklusrisk soosib julge isiksusetüübi ellujäämist (Réale & Festa-Bianchet 2003). Samas tekib küsimus, kas katseala siseselt varieerub ka isiksuste maastikul paiknemine, sest kisklusrisk peaks olema toitumisalal ebavõrdne ja karjasiseselt varieeruv. Sellele küsimusele on hakatud vastust otsima.

Näiteks krabi *Uca pugilator* puhul on näidatud, et aktiivsemad isendid paiknevad pigem parve servaaladel (Knotts & Griffen 2016). Võib eeldada, et sellise isiksusetüübiga loomad on üleüldiselt liikuvamad ja satuvad sinna tihemini. Samas on leitud, et kuna aktiivsed isendid on ka julgemad ja seetõttu kõrgema ohulävega, siis soosib see servaaladel paiknemist. Igal juhul on parves väljaspool paiknevad isendid suuremas kisklusohus, samas ka suurema võimaliku toitumisedukusega (Knotts & Griffen 2016). See võib mõjutada populatsiooni isiksuseliseid koosseisu.

Isiksuse ja toitumiskäitumise seosete uurimise tulevik ongi keskkonna suureulatuslik kaasamine katsetesse. Looduslikus keskkonnas vaadeldu aitab näha reaalseid situatsioone ning loomade käitumist selles. Samuti peavad katsed toimuma pikemaajaliselt, et näha isiksuseomaduste püsivust, hinnata keskkonnatingimuste muutuste mõju nendele ja toitumiskäitumisele ning mõista elupaiga rolli suuremas pildis (Couchoux & Cresswell 2012; Alcalay *et al.* 2014; Modlmeier *et al.* 2014; Hauschildt & Gerken 2015). Üldiselt on toitumiskäitumist ja isiksust ning nende sõltuvust keskkonnatingimustest hakatud viimastel aegadel järjest enam uurima (Michelena *et al.* 2009; Pruitt & Riechert 2011; Aplin *et al.* 2014; Wilson *et al.* 2014). Samas jääb näiteks kahepaiksete ja roomajate kohta informatsioon senini puudulikuks ja see vajaks kindlasti põhjalikku uurimist. Käesoleva ülevaatliku töö tulemusena on loomarühmade uurimustest kõige olulisem tuua ühise probleemkohana välja enamike seniste katsete lühiajalisus, mis ei hõlma endas keskkonnamuutuste mõju ja isiksuse korduvust vaadeldavates situatsioonides (van Overveld & Matthysen 2010; Dammhahn & Almeling 2012; Hauschildt & Gerken 2015). Nii looduskaitselisi kui praktilisi kaalutlusi silmas pidades on oluline jätkata toitumiskäitumise uuringutes isiksusetunnuste ja elupaigaomaduste kaasamist ning laiendada neid veelgi rohkematele liikidele.

6 Kokkuvõte

Isiksus väljendub isendile omapärase käitumisena, mis on ajas korduv ning mõjutab looma elu erinevaid aspekte, sealhulgas ka toitumist. Isiksuse mõju toitumiskäitumisele võib olla seotud tema dieedi valiku, saagi püüdmise ja muuga. Varieeruvad keskkonnatingimused eeldavad aga lisaks paindlikku käitumist (plastilisus) ehk toimetulekut ajutiste muutustega, mistõttu võib eristada kahte käitumisstrateegiat- spetsialistid on väikese ja generalistid suure plastilisusega. Elupaigatingimuste lühiajalised muutused loovad eelduse ka isiksusetunnuste mitmekesisusele. Lisaks tuleb loomadel kohaneda ka keskkonnas toimuvate suurte muutustega, millest kõige nõudlikumad on antropogeensed mõjud. Inimtegevuse tagajärjed on enamasti kiired ja suureskaalalised, kuid kiirete muutustega on loomadel raske sammu pidada, sest kohanemine vajab aega, et isenditel saaksid tekkida neile võimalikult kasulikud tunnused antud keskkonnas elamiseks. See, kuidas loomad muutuvate tingimustega kohanevad, sõltub nende isiksusest ja käitumuslikust paindlikkusest.

Olenemata liigist, on isenditel leitud isiksusetunnuste erinevusi toitumisel, mis selgitab nende paiknemist maastikul ja elupaigas ning uute oludega kohanemisel. Imetajatel ja lindudel on täheldatud julgete ja argade isendite erinevust valvsusel, toidu tarbimise hulgas ning toitumisalal veedetud ajas. Argadel isenditel on näidatud suuremat kohanemisvõimet. Näiteks aeglaselt avastavad linnud on suurema paindlikkusega, samas kui kiired avastajad lähtuvad varasemast kogemusest. Reaktiivsetel isenditel on täheldatud suuremat sotsiaalse informatsiooni kasutamist kui proaktiivsetel. Kalade uurimisel on ilmnenu, et toitumisel on isendid võimelised kasutama liigikaaslastelt saadud informatsiooni. Lüljalgsetel on näidatud grupiviisilist isiksuselise käitumist, kus julgetest isenditest koosnev koloonia ründab saaki kiiremini ja arvukamalt kui argade isendite koloonia.

Looduslikus keskkonnas on kisklusoht lisaks maastikule suurim loomade toitumiskäitumise ja isiksuse seoste mõjutaja. Samuti sõltub lüljalgsete saagipüüdmise tehnika elupaiga füüsilistest omadustest. Sotsiaalne keskkond mõjutab looma kogemust ja informatsiooni kasutamist ning grupiviisilist toitumiskäitumist. Inimmõju on seotud elupaigatingimuste muutusega, inimese kui kiskja ohuga ning uute elupaikade tekkimisega.

Toitumiskäitumise ja isiksuse seoste tulevikusuund on keskkonnatingimuste edasine kaasamine uurimustesse, sealjuures loodusliku keskkonna dünaamika tundma õppimine ja

tähtsustamine. Veel vajab uurimist elupaikade roll loomade toitumiskäitumise püsivusele ja isiksusetunnuste valikusurvele, samuti inimese põhjustatud tingimuste mõju. Isiksuse- ja elupaigaomaduste kaasamine isendite toitumiskäitumise uurimisel on vajalik nii looduskaitsemeetmete rakendamisel näiteks hävimisohus liikide reintrodutseerimisel kui ka igapäevases kasutuses näiteks karjakasvatamisel.

7 Summary

Personality and foraging in different environments

Individual's behaviour expresses its personality, which is repeatable in time and affects many aspects of animal life, including foraging. The effect of personality on foraging behaviour may be related to diet selection, prey capture etc. Variable environmental conditions also require flexibility (plasticity) *i.e.* adjustment to temporary changes and therefore two behavioural strategies may be noted- specialists have low and generalist high flexibility. Temporary changes in habitat also create a presumption for variation in personality types. Furthermore, animals need to adapt to larger changes in habitat, whence the anthropogenic effects demand the most. The results of human activity are mostly fast and large-scaled, but animals have a hard time adjusting to faster changes because adapting takes time for individuals to acquire the best traits for these habitats. How animals adapt to these traits depends on their personality and behavioural plasticity.

Irrespective of the species, individuals differ in their personality while foraging, which explains their movement in landscape and habitat as well as adjusting to new conditions. Mammals and birds have been shown differences in vigilance, food amount and time spent on foraging area between bold and shy animals. Shy individuals are expressing a higher ability in adjustment. For example slow exploring birds are more flexible, whereas fast explorers are relying on experiences. Reactive birds have been shown to use more social information than proactive ones. Studying fish has shown that they are able to use social information on foraging. Arthropods have shown colony-level personality, where bold groups attack prey faster and with more individuals.

Besides landscape, the predation risk in natural environments has been shown to have biggest influence on animal foraging behaviour and personality. Also, arthropods' prey capture technique seems to rely on physical habitat. Social environment affects animals' experience, information usage and group-level foraging behaviour. Human activity is related to the changes in environment, being a predator themselves and the creation of new habitats. The future research of personality and foraging behaviour should include more natural environments and its dynamic. Furthermore, effect of habitat on foraging persistence and variation in personalities should be more studied, also the effect of human altered conditions. Including personality and habitat characteristics in foraging studies is essential for the implementation of the nature protection measures, for example in reintroducing endangered species, and also for a practical use, for example in herding.

8 Tänuavaldused

Olen äärmiselt tänulik oma juhendajale, Kaisa Telvele, kelle abi ja suunamiseta antud töö ei oleks valminud. Samuti olen tänulik tema õpetustele, teema selgitamisele ja silmaringi avardamisele. Töö valmimisele aitas kaasa ka Jane Veinberg.

9 Kasutatud kirjandus

- Alcalay, Y., Ovadia, O. and Scharf, I., 2014. Behavioral repeatability and personality in pit-building antlion larvae under differing environmental contexts. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68:1985-1993.
- Aplin, L.M., Farine, D.R., Mann, R.P. and Sheldon, B.C., 2014. Individual-level personality influences social foraging and collective behaviour in wild birds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 281:20141016.
- Benus, R.F., Den Daas, S., Koolhaas, J.M. and Van Oortmerssen, G.A., 1990. Routine formation and flexibility in social and non-social behaviour of aggressive and non-aggressive male mice. *Behaviour*, 112:176-193.
- Bergvall, U.A., Schäpers, A., Kjellander, P. and Weiss, A., 2011. Personality and foraging decisions in fallow deer, *Dama dama*. *Animal Behaviour*, 81:101-112.
- Bonnot, N., Verheyden, H., Blanchard, P., Cote, J., Debeffe, L., Cargnelutti, B., Klein, F., Hewison, A.M. and Morellet, N., 2015. Interindividual variability in habitat use: evidence for a risk management syndrome in roe deer?. *Behavioral Ecology*, 26:105-114.
- Ciuti S., Northrup J.M., Muhly T.B., Simi S., Musiani M., Pitt J.A., Boyce M.S., 2012. Effects of Humans on Behaviour of Wildlife Exceed Those of Natural Predators in a Landscape of Fear. *PLoS ONE*, 7:e50611.
- Couchoux, C. and Cresswell, W., 2012. Personality constraints versus flexible antipredation behaviors: how important is boldness in risk management of redshanks (*Tringa totanus*) foraging in a natural system? *Behavioral Ecology*, 23:290-301.
- Dall, S.R.X., Houston, A.I. and McNamara, J.M., 2004. The behavioural ecology of personality: Consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecology Letters*, 7:734-739.

- Dammhahn, M. and Almeling, L., 2012. Is risk taking during foraging a personality trait? A field test for cross-context consistency in boldness. *Animal behaviour*, 84:1131-1139.
- Dingemanse, N.J., Both, C., Van Noordwijk, A.J., Rutten, A.L. and Drent, P.J., 2003. Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270:741-747.
- Dosmann, A. and Mateo, J.M., 2014. Food, sex and predators: animal personality persists with multidimensional plasticity across complex environments. *Animal Behaviour*, 90:109-116.
- Dzieweczynski, T.L. and Crovo, J.A., 2011. Shyness and boldness differences across contexts in juvenile three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* from an anadromous population. *Journal of fish biology*, 79:776-788.
- Favreau, F.R., Goldizen, A.W., Fritz, H., Blomberg, S.P., Best, E.C. and Pays, O., 2014. Within-population differences in personality and plasticity in the trade-off between vigilance and foraging in kangaroos. *Animal Behaviour*, 92:175-184.
- Galef, B.G. and Giraldeau, L.A., 2001. Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Animal behaviour*, 61:3-15.
- Gartner, M.C., Powell, D.M. and Weiss, A., 2015. Personality structure in the domestic cat (*Felis silvestris catus*), Scottish wildcat (*Felis silvestris grampia*), clouded leopard (*Neofelis nebulosa*), snow leopard (*Panthera uncia*), and African lion (*Panthera leo*): A comparative study. *Journal of Comparative Psychology*, 128:414.
- Gosling, S.D., 2001. From mice to men: what can we learn about personality from animal research? *Psychological bulletin*, 127:45-86.
- Hauschildt, V. and Gerken, M., 2015. Individual gregariousness predicts behavioural synchronization in a foraging herbivore, the sheep (*Ovis aries*). *Behavioural processes*, 113:110-112.

- Keiser, C.N. and Pruitt, J.N., 2014. Personality composition is more important than group size in determining collective foraging behaviour in the wild. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 281:20141424.
- Knotts, E.R. and Griffen, B.D., 2016. Individual movement rates are sufficient to determine and maintain dynamic spatial positioning within *Uca pugilator* herds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70:639-646.
- McArthur, C., Banks, P.B., Boonstra, R. and Forbey, J.S., 2014. The dilemma of foraging herbivores: dealing with food and fear. *Oecologia*, 176:677-689.
- McDermott, D.R., Chips, M.J., McGuirk, M., Armagost, F., DiRienzo, N. and Pruitt, J.N., 2014. Boldness is influenced by sublethal interactions with predators and is associated with successful harem infiltration in Madagascar hissing cockroaches. *Behavioral ecology and sociobiology*, 68:425-435.
- Mella, V.S., Ward, A.J., Banks, P.B. and McArthur, C., 2015. Personality affects the foraging response of a mammalian herbivore to the dual costs of food and fear. *Oecologia*, 177:293-303.
- Michelena, P., Sibbald, A.M., Erhard, H.W. and McLeod, J.E., 2009. Effects of group size and personality on social foraging: the distribution of sheep across patches. *Behavioral Ecology*, 20:145-152.
- Modlmeier, A.P., Forrester, N.J. and Pruitt, J.N., 2014. Habitat structure helps guide the emergence of colony-level personality in social spiders. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68:1965-1972.
- Mägi, M., Mänd, R., Tamm, H., Sisask, E., Kilgas, P. and Tilgar, V., 2009. Low reproductive success of great tits in the preferred habitat: a role of food availability. *Ecoscience*, 16:145-157.
- Perrins, C.M., 1991. Tits and their caterpillar food supply. *Ibis*, 133:49-54.

- Pruitt, J.N. and Riechert, S.E., 2011. Within-group behavioral variation promotes biased task performance and the emergence of a defensive caste in a social spider. *Behavioral ecology and sociobiology*, 65:1055-1060.
- Réale, D. and Festa-Bianchet, M., 2003. Predator-induced natural selection on temperament in bighorn ewes. *Animal behaviour*, 65:463-470.
- Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T. and Dingemanse, N.J., 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological reviews*, 82:291-318.
- Searle, K.R., Hunt, L.P. and Gordon, I.J., 2010. Individualistic herds: Individual variation in herbivore foraging behavior and application to rangeland management. *Applied Animal Behaviour Science*, 122:1-12.
- Sih, A., Bell, A. and Johnson, J.C., 2004. Behavioral syndromes: An ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution*, 19:372–378.
- Sih, A., Ferrari, M.C. and Harris, D.J., 2011. Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change. *Evolutionary Applications*, 4:367-387.
- Sih, A., 2013. Understanding variation in behavioural responses to human-induced rapid environmental change: a conceptual overview. *Animal Behaviour*, 85:1077-1088.
- Smith, A.G., McAlpine, C.A., Rhodes, J.R., Lunney, D., Seabrook, L. and Baxter, G., 2013. Out on a limb: habitat use of a specialist folivore, the koala, at the edge of its range in a modified semi-arid landscape. *Landscape ecology*, 28:415-426.
- Stamps, J. and Groothuis, T.G., 2010. The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biological Reviews*, 85:301-325.
- van Overveld, T. and Matthysen, E., 2010. Personality predicts spatial responses to food manipulations in free-ranging great tits (*Parus major*). *Biology letters*, 6:187-190.
- Webster, M.M. and Laland, K.N., 2015. Space-use and sociability are not related to public-information use in ninespine sticklebacks. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69:895-907.

Wilson, A.D., Krause, J., Herbert-Read, J.E. and Ward, A.J., 2014. The personality behind cheating: behavioural types and the feeding ecology of cleaner fish. *Ethology*, 120:904-912.

Wolf, M. and Weissing, F.J., 2012. Animal personalities: consequences for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 27:452-461.

Wright, C.M., Keiser, C.N. and Pruitt, J.N., 2015. Personality and morphology shape task participation, collective foraging and escape behaviour in the social spider *Stegodyphus dumicola*. *Animal Behaviour*, 105:47–54.

Kaudsed viited:

Coleman, K. and Wilson, D.S., 1998. Shyness and boldness in pumpkinseed sunfish: individual differences are context-specific. *Animal Behaviour*, 56:927-936.

Gerould, J.H., 1927. Studies in the General Physiology and Genetics of Butterflies. *The Quarterly Review of Biology*, 2:58-78.

Hasuo, C., 1935. Einfluss vom Milieu auf den Charakter. I. Experimente mit jungen Hühnern/ Experiments with young chickens. *Japanese Journal of Experimental Psychology*, 66:206-219.

Shaklee, A.B., 1963. Comparative studies of temperament: Fear responses in different species of fish. *The Journal of genetic psychology*, 102:295-310.

Utsurikawa, N., 1917. Temperamental differences between outbred and inbred strains of the albino rat. *Journal of Animal Behavior*, 7:111-129.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, **Helena Veinberg**

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose
„Isiksuse ja toitumiskäitumise seosed erinevates keskkonnatingimustes“

mille juhendaja on **Kaisa Telve**

- 1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
 - 1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
 3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **19.05.2016**