

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
LOOMAÖKOLOOGIA ÕPPETOOL

Laura-Helena Sepp

**ISIKSUSEOMADUSTE JA VERE KORTIKOSTEROONI-
TASEMETE VAHELISED SEOSSED LINDUDEL**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Mari-Ann Lind, MSc

TARTU 2018

Infoleht

Isiksuseomaduste ja vere kortikosteroonitasemete vahelised seosed lindudel

Isiksusetüübid on evolutsiooni käigus välja kujunenud kohastumustena erinevateks keskkonnatingimusteks. Seetõttu esinevad erineva isiksusetüübiga isenditel ka erinevad vastused stressiolukordadele. Erinevatel toimetulekustrateegiatel põhinevate isiksusetüüpide mudeli kohaselt on stressivastuses osaleva kortikosterooni hulk veres madalam stabiilseteks keskkonnaoludeks kohastunud proaktiivsel isiksusetüübil ja kõrgem muutlikeks oludeks kohastunud reaktiivsel isiksusetüübil. Käesolevas töös analüüsiti isiksuseomaduste ja kortikosteroonitasemete vahelisi seoseid käsitlevaid üksikuurimusi ja leiti nimetatud mudelile nii toetavaid kui ka vastuolulisi tulemusi. Tulevastes uurimustes on oluline viia läbi erinevaid isiksuseomadusi mõõtvaid katseid ja keskenduda isiksusetüüpide uurimiseks sobivaima meetoodika väljatöötamisele.

Märksõnad: linnud, kortikosteroon, stress, isiksusetüüp, toimetulekustrateegia

CERCS: B280 Loomaökoloogia

Associations between personality traits and blood corticosterone levels in birds

Personality types are shaped by evolution as adaptations to different environmental conditions. Therefore, the individuals in different types also differ in their responses to stressful situations. According to the model of personality types as different coping styles, proactive personality type, as an adaptation to stable environmental conditions, has lower corticosterone levels secreted into blood circulation in their stress responses than reactive personality type, as an adaptation to changing environmental conditions. The aim of this study was to give an overview of how the personality types' traits are related to their corticosterone responses. For this, different researches carried out in that field were analyzed and some studies gave support to the model, but some were controversial. In future studies it is important to carry out more experiments that measure different personality traits and to focus on developing a more suitable framework for studying personality types.

Keywords: birds, corticosterone, stress, personality type, coping style

CERCS: B280 Animal ecology

Sisukord

1. Sissejuhatus	4
2. Stress.....	6
2.1. Stressor ja stressivastus.....	6
2.2. Kortikosterooni dünaamika ja mõõtmine	10
3. Isiksusetüübid	12
3.1. Isiksuseomaduste omavaheline korrelatsioon.....	12
3.2. Toimetulekstrateegiatel põhinevad isiksusetüübid	13
4. Isiksuseomaduste ja kortikosteroonitasemete vahelised seosed.....	17
4.1. Ülevaade isiksuseomaduste ja kortikosteroonitasemete vahelisi seoseid käsitlevatest üksikuurimustest	17
4.2. Rasvatihasega läbi viidud uurimused	20
4.3. Sebra-amadiiniga läbi viidud uurimused	21
4.4. Kana ja ida-põldvuti liinidega läbi viidud uurimused.....	22
4.5. Looduslikus keskkonnas läbi viidud uurimused	23
5. Järeldused ja soovitused	27
Kokkuvõte	31
Summary.....	32
Tänuavaldused	33
Kasutatud kirjandus	34

1. Sissejuhatus

Isiksuseomadusi käsitlevaid uuringuid on suurel hulgal läbi viidud inimeste hulgas, aga viimasel ajal on üha enam tähelepanu pööratud ka sellele, kuidas väljenduvad isiksused loomadel. Isiksuseomadusi on kirjeldatud paljudel erinevatesse loomarühmadesse kuuluvatel liikidel, seal hulgas imetajatel, lindudel, roomajatel, kahepaiksetel, kaladel ja selgrootutel (Gosling, 2001). Isiksusetüüpidel on tugev mõju ökoloogilistele ja evolutsioonilistele protsessidele, seal hulgas populatsioonide stabiilsusele ja püsivusele (Wolf & Weissing, 2012). Näiteks on mitmed isiksuseomadused seotud isendite liikumisega ruumis ning sellest tulenevalt ka nende mitte-juhusliku levikuga, mõjutades omakorda vastastikuseid suhteid teiste liikidega ja samuti liikidevahelist koevolutsiooni (Wolf & Weissing, 2012). Peamiselt on isiksusi käsitlevates uuringutes keskendutud liigisisestele erinevustele isiksuseomadustes, isendite käitumises ja võimetes (Gosling, 2001), ent Koolhaas et al. (2010) sõnul peaksid isiksusetüüpe käsitlevad uuringud baseeruma pigem isenditevaheliste erinevuste evolutsiooniliste ja bioloogiliste põhjuste mõistmisel. Kontseptuaalne raamistik selleks on aga veel puudulik.

Koolhaas et al. (1999) pakkusid isiksusetüüpide kirjeldamiseks välja erinevatel toimetulekustrateegiatel (*coping styles*) põhinevad proaktiivse ja reaktiivse isiksusetüübi. Nimetatud isiksusetüübid põhinevad Koolhaas et al. (1999) sõnul bioloogilisel fundamentaalsel iseloomujoontel ja sellest tulenevalt on neid võimalik eristada paljudel erinevatel liikidel. Küll aga võivad need erinevatel liikidel valikusurve tulenevalt olla erineval määral avaldunud ja eristatavad, ent varieeruvad siiski samade isiksuseomaduste ja füsioloogiliste parameetrite poolest, mis ka erinevad samades suundades (Koolhaas et al., 1999). Nimetatud isiksusetüübid on evolutsioneerunud vastusena erinevatele keskkonnaoludele – proaktiivsed isendid on kohastunud elama stabiilsetes ja etteaimatavates keskkonnaoludes, samas reaktiivsed isendid usutakse olevat paremini kohastunud eluks muutlikes keskkonnatingimustes (Koolhaas et al., 1999; Koolhaas et al., 2011). Sellest tulenevalt esinevad proaktiivsetel isenditel niisugused omadused nagu julgem ja agressiivsem vastus erinevatele igapäevaelus ettetulevatele väljakutsetele, julgem riskide võtmine ja varasemate edukate kogemuste põhjal kalduvus rutiinsele käitumisele (Cockrem, 2013). Reaktiivsetele isenditele on omane ümbritseva keskkonna pidev jälgimine, ettevaatlikum ja põhjalikum tegutsemine ning igapäevastele

väljakutsetele mitte agressiivne vastu astumine, vaid püüdlus enda käitumine vastavalt keskkonnast saadud informatsioonile ümber kohandada (Cockrem, 2013).

Kuna aga käitumisega koos esinevad lisaks vastavad sisemised füsioloogilised ja neuroendokriinsed protsessid (Overli et al., 2007), erinevad isiksusetüübid ka nende poolest. Neid protsesse on võimalik uurida isendi kokkupuutel stressori ehk väliskeskkonnast tuleneva kontrollile allumatu stiimuliga, mida isend tajub olevat ohtlik (Romero, 2004; Landys et al., 2006). Niisuguse olukorraga toimetulekuks on vajalikud muutused isendi käitumises ja füsioloogilistes protsessides. Need muutused tagab stressivastus ehk vastusena stressorile aktiveeritud hüpotalamuse-hüpofüüsi-neerupealiste telg (HPA-telg; *hypothalamic-pituitary-adrenal axis*), mille lõpp-produktina vabastatakse isendi vereringesse stressihormooni, milleks lindudel on kortikosteroon (Romero, 2004). Kuna aga reaktiivsed isendid on keskkonnamuutuste suhtes tundlikumad ja ka stressorite näol on tegu muutustega keskkonnas, on pakutud välja, et sellest tulenevalt esinevad neil tugevamad stressivastused ehk nende vere kortikosteroonitase vastusena stressorile tõuseb suuremal määral kui proaktiivsete isendite puhul (Koolhaas et al., 1999). Lisaks korreleerub isiksusetüüpide mudeli kohaselt stressivastuses osaleva kortikosterooni hulga ka veres pidevalt sisalduv kortikosterooni baastase ehk sellest tulenevalt arvatakse proaktiivsetel isenditel kortikosterooni baastase olevat madalam ja reaktiivsetel kõrgem.

Käesoleva töö eesmärk on anda ülevaade sellest, mil määral pakuvad erinevad lindude isiksusetüüpe ja kortikosteroonitasemeid käsitlevad üksikuurimused toetust kirjeldatud proaktiivse ja reaktiivse isiksusetüübi mudelile. Selle põhjal on nii kortikosterooni baastase kui ka stressivastuses osalev kortikosteroonitase madalamad stabiilsete keskkonnatingimustega kohastunud proaktiivsetel isenditel ja kõrgemad muutlike keskkonnatingimustega kohastunud reaktiivsetel isenditel. Töö autorina arvan, et antud mudel võib suuresti toetust leida, ent ilmselt ei ole kõik isenditevahelised erinevused määratletud ainult nimetatud mudeli poolt. Töö pakub täiendust viimasele lindude isiksusetüüpide ja kortikosteroonitasemete vahelisi seoseid käsitlevale ülevaateartiklile (Cockrem, 2007), sest selles valdkonnas on vahepealse aja jooksul ilmunud rohkesti uut kirjandust. Töös antakse ülevaade stressist ja lindude isiksusetüüpidest, analüüsitakse nimetatud valdkonnas läbi viidud uuemaid üksikuurimusi ja arutletakse selle üle, mil määral on isiksusetüübid erinevatele liikidele ülekantavad. Lisaks antakse soovitusi edasiste sel teemal läbi viidavate uuringute jaoks.

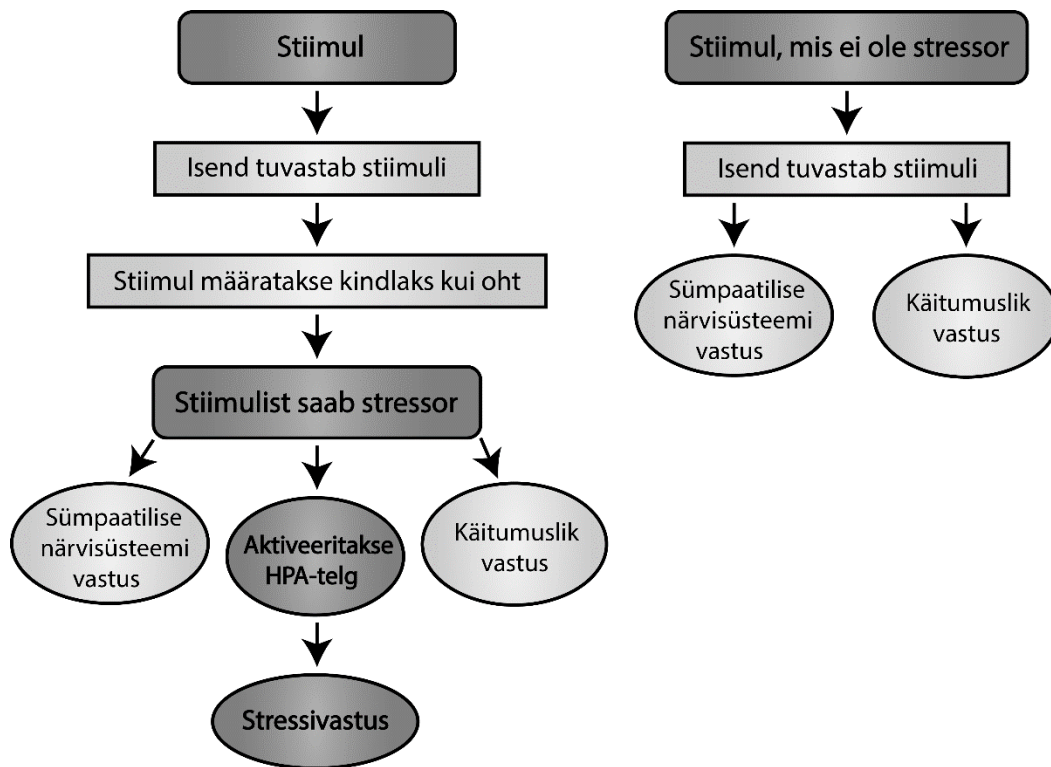
2. Stress

2.1. Stressor ja stressivastus

Stressi on võimalik defineerida väga erinevalt. Varasemalt on stressiks nimetatud näiteks organismi mittespetsiifilist vastust igasugustele kahjulikele stiimulitele, millega ta kokku puutub, ent tegu ei ole kuigi konkreetse definitsiooniga (Koolhaas et al., 2011). McEwen & Wingfield (2003) käsitlevad stressi kui isendit ohustavaid sündmusi, mis kutsuvad osana allostaasist esile organismi füsioloogilisi ja käitumuslikke vastuseid. Allostaas on defineeritud kui füsioloogiliste protsesside kogum, mille tulemusena säilitatakse homöostaas ehk eluks vajalike füsioloogiliselt oluliste parameetrite (näiteks kehatemperatuur ja glükoositase) stabiilsus keskkonnatingimuste muutudes ja erinevates elukäigu etappides (McEwen & Wingfield, 2003). Kuna organismid on evolutsioneerunud jääma ellu kindlates ökoloogilistes niššides, esineb neil ka vastav keskkonnatingimuste ulatus, mille piires organismi erinevad olulised protsessid toimivad efektiivselt, vajamata adaptiivseid muudatusi. Koolhaas et al. (2011) kutsuvad seda isendi regulatiivseks ulatuseks, mis hõlmab endas näiteks isendile sobilikku temperatuurivahemikku ja toidu kättesaadavuse ulatust, milleks ta on kohastunud. Isendi regulatiivsele ulatusele vastab tema kohastumuslik ehk adaptiivne võimekus, kuhu alla kuuluvad näiteks temperatuurilangust ja toidunappust ennetav migratsioon või energiakulude vähendamise eesmärgil pesa ehitamine (Koolhaas et al., 2011).

Tulenevalt isendi regulatiivsest ulatusest ja adaptiivsest võimekusest on looduslik valik kujundanud tema füsioloogia ja käitumise vastavalt niisugustele keskkonnanõudlustele, millega isend kõige tõenäolisemalt kokku puutub, mistõttu tuleks Koolhaas et al. (2011) sõnul käsitleda allostaasi kui füsioloogilist vastust mingisugusele ennustusele. Allostaasi vahendavad lisaks katekolamiinidele ja tsütokineesile ka HPA-telje hormoonid glükokortikoidid. Lindudel on selleks peamiselt stressihormoon kortikosteron ja tegu on hormooniga, mis peegeldab isendi vastuseid keskkonnast tulenevatele väljakutsetele (Sapolsky et al., 2000; McEwen & Wingfield, 2003). Glükokortikoidid esinevad vereringes pidevalt teatud baastasemel, toetades organismi elulisi põhivajadusi ja tagades vastavalt hooajale pisut kõrgendatud tasemel tavapärased ning etteennustatavad muutused isendi elukäigu etappides, näiteks rändel ja sigimiskäitumise puhul (Landys et al., 2006).

Oma igapäevaelus tuleb lindudel reageerida paljudele stiimulitele. Mitmed stiimulid tuvastab isend talle aga ohtlikud olevat ning niisuguseid stiimuleid nimetatakse stressoriteks (Romero, 2004; Landys et al., 2006). Stressorid on sellised stiimulid, mis nõuavad isendi adaptiivse võimekuse ületamist ja kuna adaptiivne võimekus on isenditi erinev, siis võib mõni stiimul, mis on stressor ühe isendi jaoks, teise jaoks aga mitte stressor olla (Koolhaas et al., 2011). Niisuguse olukorrad on enamasti etteennustamatud ja kontrollile allumatud – nendeks võivad olla näiteks kokkupuude kiskjaga või rasked ilmastikutingimused (Landys et al., 2006). Lisaks nimetatud kvalitatiivsetele mõõtmetele toovad Koolhaas et al. (2011) välja ka stressori kvantitatiivse mõõtme ehk intensiivsuse, mille kohaselt tõlgendavad isendid teatud olukordi erinevalt – näiteks vaid kergete või hoopis eluohtlike stressoritena –, mistõttu nad ka vastavad neile erinevalt, seega mõjutab isendi subjektiivne ettekujutus olukorrast selle tagajärgede tõsidust. Cockrem (2007) nimetab stressoriteks niisuguseid stiimuleid, mis kutsuvad esile kortikosterooni poolt vahendatud stressivastuse. Tegu on emotsionaalsete stressoritega, mis erinevad füüsilistest stressoritest (näiteks vere glükoositaseme vähenemine) selle poolest, et nad viivad organismi HPA-telje aktiveerimiseni (Cockrem, 2007; Cockrem, 2013). See eristus on oluline, sest kui tegu on vaid potentsiaalselt ohtlike olukordadega, näiteks oma pesa lähedal inimese nägemisega, siis üldjuhul HPA-telge ei aktiveerita ning stiimulile järgneb vaid isendi käitumuslik vastus, mistõttu pole nimetatud stiimuli näol tegu stressoriga (Müller et al., 2006). Sellele tuginedes defineerib Cockrem (2007) stressi kui seisundit, kus vastusena stressorile on aktiveeritud HPA-telg, mille tulemusena suureneb glükokortikoidide eritamine verre. Võrdlus isendi erinevatest vastustest stiimulile ja stressorile on kujutatud joonisel 1.

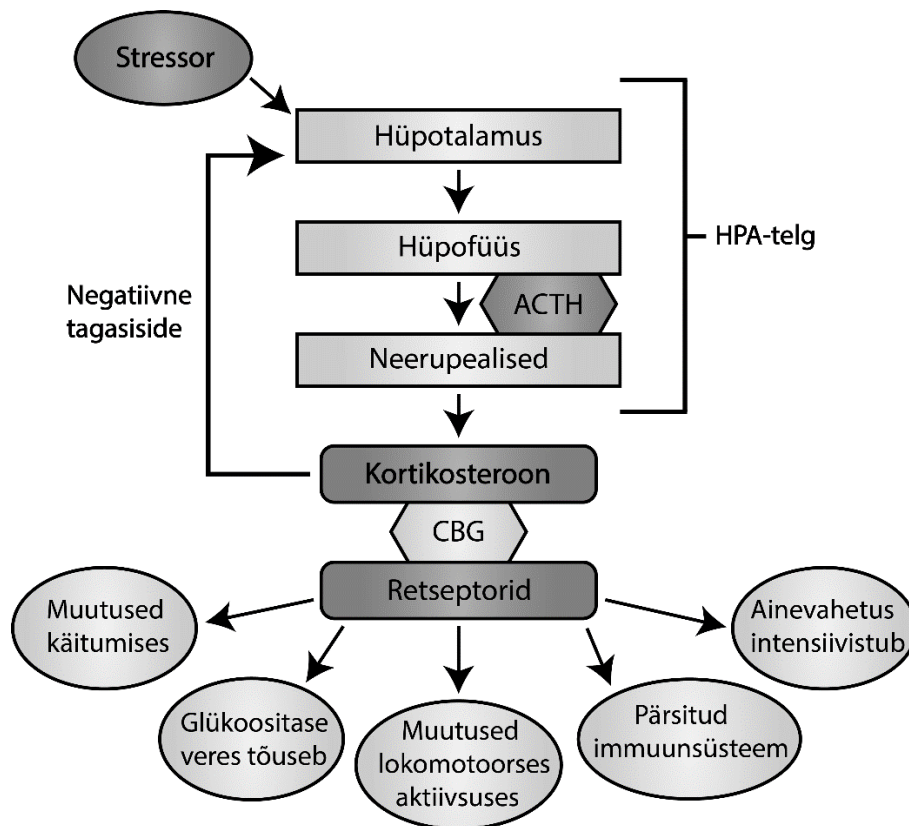


Joonis 1. Kui isend puutub kokku stiimuliga, mis tuvastatakse ohtlikuna, saab sellest stiimulist stressor. Stressor erineb mitte-ohtlikust stiimulist selle poolest, et lisaks sümpaatilise närvisüsteemi ja käitumuslikule vastusele kutsub see HPA-telje aktiveerimise näol esile stressivastuse (Cockrem, 2007).

Romero (2004) defineerib stressivastust kui isendi füsioloogias, hormoonide talitluses ja käitumises esinevaid muutuseid, mille eesmärk on aidata isendil stressoriga toime tulla. Stressivastuses osalevad sümpaatiline närvisüsteem ja HPA-telg (joonis 2), millel on lisaks sellele oluline funktsioon ka ööpäevaste puhke- ja aktiivsusrütmide säilitamisel (McEwen & Wingfield, 2003). Akuutse stressori signaali võtab esmalt vastu ajukoor, misjärel signaal saadetakse hüpotalamusse, kust omakorda saadetakse kortikotropiini vabastava hormooni (CRH; *corticotropin-releasing hormone*) signaal ajuripatsisse (Sapolsky et al., 2000). Seejärel saadab ajuripats adrenokortikotropiini (ACTH; *adrenocorticotropic hormone*) signaali neerupealistesse, kust vereringesse vabastatakse glükokortikoidid (lindudel kortikosteron), mille tulemusena tõuseb glükokortikoidide tase veres (Romero, 2004). Glükokortikoidide mitmed toimed organismile on vahendatud vereloomeliste kandjavalgude kortikosteroidide siduvate globuliinide (CBG; *corticosteroid-binding globulins*) ja kahte tüüpi (Tüüp I ja Tüüp II) retseptorite poolt (Romero, 2004). Glükokortikoidide kõrgendatud tase veres mõjutab vastavalt olukorrale

isendi käitumist, lokomotoorset aktiivsust (Landys et al., 2006) ja ainevahetust, soodustades valkudest ja lipiididest süsivesikute teket ja aidates seega taastada organismi energiavarusid (McEwen & Wingfield, 2003).

Glükokortikoidide kontsentratsiooni veres reguleerib negatiivne tagasiside. Nimelt interakteeruvad glükokortikoidid kõrgendatud kontsentratsiooni korral ajus olevate retseptoritega, peatades HPA-telje esmased signaalid, mille stressor esile kutsus (Dallman et al., 1992). Selle tagajärjel hakkab glükokortikoidide tase veres langema (Dallman et al., 1992). Kui stressor püsib aga pika perioodi vältel, on glükokortikoidid samuti pikema aja jooksul kõrgendatud tasemel, negatiivne tagasiside kaotab oma efektiivsuse ja organismi teistele füsioloogilistele olulistele talitlustele võivad esineda kahjulikud kroonilised mõjud (Romero, 2004). Sellega seotult pakkusid Koolhaas et al. (2011) välja, et HPA-telje taastumise kiiruse järgi on võimalik määratleda, kui intensiivsena konkreetne isend stressorit tajus. Kuna stressivastuse süsteem on aga välja kujunenud eesmärgiga aidata isendil ellu jääda, on selle efektiivne toimimine äärmiselt oluline, sest vastasel juhul võib ta stressiolukorraga mitte toime tulla (Romero, 2004).



Joonis 2. Vastusena stressorile aktiveeritakse HPA-telg, mille tulemusel vabastatakse vereringesse stressihormooni kortikosteroon, mille kõrgendatud tase aitab isendil toime tulla stressiolukorraga (Romero, 2004).

2.2. Kortikosterooni dünaamika ja mõõtmine

Kortikosterooni baastase ja selle muutus stressiolukorras erinevad nii liigiti kui indiviiditi. Leitud on, et stressivastuses verre vabastatava kortikosterooni hulk on isenditel läbi aja üsna püsiva väärtusega, küll aga on niisugust pikema aja jooksul esinevat püsivust kortikosterooni baastaseme puhul vähem täheldatud (Cockrem & Silverin, 2002b; Cockrem et al., 2009; Rensel & Schoech, 2011). Selle selgitamiseks toovad Cockrem et al. (2017) aga välja, et kortikosterooni baastase ei olegi tihtipeale läbi aastate püsiv, sest seda mõjutavad nii ainevahetuslikud protsessid, isendi aktiivsustase kui ka igapäevased keskkonnatingimused, mis võivad läbi aastate suuresti varieeruda. Lisaks põhjustavad ühe aasta jooksul esinevaid erinevusi hormooni baastasemes isendi tavapärased elukäigu etapid nagu migratsioon ja sigimine, mida vereringes olev kortikosteroon toetab (Landys et al., 2006). Näiteks on ühes uuringus isenditel täheldatud kõrgemat kortikosteroonitaset sügise lõpus võrreldes suve lõpuga (Baugh et al., 2017a) või teisel juhul nii hormooni kõrgendatud baastaset kui ka stressitaset kevadisel migratsioonil võrreldes sügisese migratsiooniga (Loshchagina et al., 2018). Seega oleneb eriti just kortikosterooni baastaseme väärtus suuresti konkreetsest hetkest, mil mõõtmine on teostatud. Kuigi stressori poolt esile kutsutud kortikosteroonitase on indiviiditi leitud olevat püsiv, võib aga ühe isendiga korduvalt stressiolukorda esile kutsudes stressivastuses osalev kortikosterooni hulk igal järgneval mõõtmisel olla eelnevast pisut madalam, viidates sellele, et isend harjus konkreetse stressoriga ära (Cockrem & Silverin, 2002b).

Tavapäraselt hinnatakse lindude HPA-telje tundlikkust stressori suhtes kinnipüüdmise ja käsitlemise (*capture and handling*) meetodiga (Wingfield et al., 1995; Cockrem & Silverin, 2002a), mida lind tajub kui emotsionaalset stressorit (Cockrem, 2013). See kujutab endast isendi kinnipüüdmist, mille järel hoitakse teda enamasti 60 minuti jooksul läbi viidava protseduuri ajal kotis, kastis või muus väikeses kinnises paigas ja võetakse kortikosteroonitase mõõtmiseks kindlate ajavahemike tagant vereproovid (Cockrem & Silverin, 2002a). Kortikosteroonitase hakkab tavaliselt tõusma esimese kahe kuni kolme minuti jooksul peale isendi kinnipüüdmist (Dawson & Howe, 1983; Wingfield et al., 1994; Cockrem & Silverin, 2002a), mistõttu võetakse esmane vereproov võimalikult koheselt peale isendi kinnipüüdmist, traditsiooniliselt esimese kolme minuti jooksul. Sel

hetkel on Romero & Reed (2005) sõnul isend veel stressieelses seisundis, sest kortikosteroonitase on siis veel baastaseme lähistel.

Märkimisväärsed isenditevahelised erinevused esinevad aga stressivastuse jooksul vereringesse vabastatud maksimaalses kortikosteroonitasemes (Wingfield et al., 1994). Näiteks saavutab mõnel isendil kortikosteroon maksimaalse taseme 15-30 minuti jooksul alates stressiolukorra algusest (Cockrem & Silverin, 2002a), ent mõnel teisel isendil tõuseb kortikosteroonitase terve 60 minutit kestva protseduuri vältel, saavutades ka tunduvalt kõrgema taseme (Cockrem et al., 2017). Kui stressiolukord möödub, langeb kortikosteroon kõrgendatud tasemelt taas baastasemele. Aeg, mille jooksul baastase uuesti saavutatakse, sõltub nii konkreetsest isendist kui ka stressori intensiivsusest, ent üldiselt on ligikaudu 24 tunni möödudes kortikosteroon taas oma endisele baastasemele jõudnud (Deviche et al., 2016).

3. Isiksusetüübid

3.1. Isiksuseomaduste omavaheline korrelatsioon

Isiksuseomadusi on kirjeldatud paljudel loomadel (Gosling, 2001). Mitmete käitumuslike iseloomujoonte puhul on leitud, et tegu on vähemalt osaliselt pärilike omadustega, mis mõjutavad isendi elukäiku ja alluvad seega ka looduslikule valikule (van Oers et al., 2005). Olgugi, et liigisisest harvaesinevate omadustega isendeil võib oma ebatavalisuse tõttu olla eelis sagedamini esinevate omadustega indiviidide ees (Gosling, 2001), tundub Koolhaas et al. (2010) sõnul loodus aktsepteerivat vaid limiteeritud hulgal erinevaid fenotüüpe ja seega pole isenditevaheline varieeruvus käitumises ja füsioloogilistes protsessides piiritu. Wolf & Weissing (2012) tõid välja, et isiksusetüüpidel esineb läbi aja, erinevate olukordade ja kontekstide kõrgelt struktureeritud varieeruvus.

Varasemalt on mitmetes isiksusi käsitlevates uuringutes keskendutud vaid mingite kindlate omaduste isenditevahelisele võrdlemisele (Gosling, 2001). Viimasel ajal on jõutud aga arvamuseni, et sageli on mitmed käitumuslikud isiksuseomadused omavahel korreleerunud, mistõttu neid tuleks uurida koos, mitte kui eraldiseisvaid omadusi (Sih et al., 2004). Tegu on liikidele ja populatsioonidele omaste korreleerunud käitumise komplektidega, mida nimetatakse käitumuslikeks sündroomideks ja mis peegeldavad isenditevaheliste erinevuste püsivust läbi mitmete olukordade ja kontekstide (Sih et al., 2004). Käitumusliku sündroomi sisest on isendeil aga välja kujunenud erinevad püsivad käitumuslikud tüübid ehk isiksusetüübid (Sih et al., 2004), mis erinevad üksteisest rohkem kui ühe tunnuse poolest (Groothuis & Carere, 2005). Réale et al. (2007) sõnul on oluline märkida, et püsivate isiksusetüüpide esinemine tähendab seda, et püsivad on nimelt isenditevahelised erinevused, mitte aga seda, et konkreetse indiviidi mõni omadus ei võiks läbi aja või keskkonnaolude pisut muutuda. Küll aga puudub isendil võime oma käitumist iga olukorra jaoks lõputult optimeerida, sest ühe isiksuseomaduse muutmine nõuaks ka kõigi teiste „komplekti kuuluvate“ ehk sellega seotud omaduste muutmist (Sih et al., 2004; Groothuis & Carere, 2005).

Isiksusetüüpe on mitmetel erinevatel viisidel kirjeldada püütud. Põhiliselt on vaadeldud isendite käitumist erinevates olukordades, millele vastavalt on nad paigutatud kahte omavahel vastanduvasse isiksusetüüpi (Cockrem, 2013). Erinevatel avastamisstrateegiatel põhinevaid isiksusetüüpe kirjeldasid Groothuis & Carere (2005) kui kiireid

ja aeglased avastajaid. Leiti, et omavahel korreleeruvad niisugused kiiretele avastajatele iseloomulikud omadused nagu julgem lähenemine tundmatutele objektidele ja uudse keskkonna kiirem avastamine, samas kui aeglased avastajad on uudset keskkonda uurides põhjalikumad, tundmatute objektide lähedal kartlikumad ehk neofobsemad ja ohtude osas tundlikumad (Groothuis & Carere, 2005). Kiiretele avastajatele on omane ka rutiinide moodustamine, näiteks ei pööra nad toiduotsinguil nii palju tähelepanu juba varasemalt tuttavale keskkonnale, vaid otsivad eelnevatele kogemustele tuginedes toitu sealt, kust nad seda varem on leidnud (Verbeek et al., 1994). Aeglased avastajad on aga harjunud ümbritsevat keskkonda rohkem jälgima ning pööravad teiste keskkonnast tulevate stiimulite seas rohkem tähelepanu ka toidu paiknemisele ja kohandavad vastavalt keskkonnas esinevatele muutustele ümber ka oma käitumist (Verbeek et al., 1994; Groothuis & Carere, 2005).

Kiired ja aeglased avastajad on oma omaduste poolest hästi ülekantavad paljudes uuringutes kirjeldatud julgele ja tagasihoidlikule (*bold and shy*) isiksusetüübile (Wilson et al., 1994; Groothuis & Carere, 2005). Sarnaselt kiiretele avastajatele võtavad julge isiksusetüübiga isendid rohkem riske, tagasihoidlikud aga pigem väldivad neid (Wilson et al., 1994; Réale et al., 2007). Lisaks sellele on erinevates uuringutes leitud positiivne seos julguse ja agressiivsuse vahel, kus julged isendid kalduvad teisi isendeid rohkem ründama kui tagasihoidlikud (Sih et al., 2004). Paljudel liikidel on seega avastamiskiiruse, julguse, agressiivsuse ja riskide võtmise näol tegu omadustega, mis omavahel korreleeruvad ning mida võib käsitleda kui käitumuslikku sündroomi (Sih et al., 2004).

3.2. Toimetulekustrateegiatel põhinevad isiksusetüübid

Palju uuritud käitumuslikuks sündroomiks peetakse ka Koolhaas et al. (1999) poolt kirjeldatud proaktiivse ja reaktiivse toimetulekustrateegia (*coping style*) telge (Sih et al., 2004), mida on varasemalt vastavalt aktiivseks ja passiivseks toimetulekustrateegiaks nimetatud (Wechsler, 1995). Toimetulekustrateegia on defineeritud kui kindlale isendite grupile omane evolutsiooni käigus välja kujunenud kohastumuslike käitumusmuutrite ja stressivastuste ühtne kogum vastusena erinevatele väljakutsetele, millega nad oma looduslikus elupaigas kokku puutuvad (Koolhaas et al., 1999). Idee

toimetulekustrateegiatest võimaldab suuresti ära seletada isendite käitumises ja selle aluseks olevates füsioloogilistes protsessides esineva varieeruvuse (Koolhaas et al., 2010). Proaktiivse isiksusetüübiga isendeid seostatakse üldiselt agressiivsema käitumisega – näiteks astuvad nad aktiivselt vastu sotsiaalsetes olukordades esinevatele väljakutsetele ja eemalduvad alles lüüasaamise korral, samas reaktiivse isiksusetüübiga isendid käituvad niisugustes olukordades pigem passiivselt ja proovivad olukorra muutmise asemel sellega hoopis kohaneda (Cockrem, 2013). Veel üks näide illustreerimaks erinevaid toimetulekustrateegiaid on katse vaadeldava looma puuri paigutatud šokisondiga, mida loom tuvastab kui uudset objekti, mis on ka ohtlik, sest annab seda puudutavale loomale kerge elektrilöögi (Koolhaas et al., 1999). Olukorraga toimetulek tähendaks antud juhul edasiste elektrilöövide vältimist, ent seda on võimalik teha mitmel moel – proaktiivsetele isenditele on omane pigem agressiivne reageerimine ehk šokisondi peitmine oma puuris oleva allapanu alla, reaktiivsed isendid on objekti suhtes aga kartlikumad ja passiivsemad, hoidudes pigem puuri teise nurka, selle asemel et proovida olukorda kuidagi muuta (Koolhaas et al., 1999). Need näited aitavad selgitada seda, et proaktiivsus on positiivselt korreleerunud agressiivsusega ja reaktiivsus kartlikkusega, agressiivsuse ja kartlikkuse vahel esineb aga negatiivne korrelatsioon (Koolhaas et al., 2010).

Lisaks käitumismustritele ja neist tulenevatele isiksuseomadustele erinevad proaktiivne ja reaktiivne isiksusetüüp ka füsioloogiliste ja neuroendokriinsete protsesside ehk hormoonide talitluse poolest (Koolhaas et al., 1999). Stressiolukorras on reaktiivsele isiksusetüübile iseloomulik suurem HPA-telje reaktsioon, mille tulemusel hakkab stressivastuses osaleva peamise hormooni kortikosterooni tase veres tõusma kiiremini ja suuremal määral kui proaktiivse isiksusetüübi puhul (Koolhaas et al., 1999; Baugh et al., 2013). Näiteks tõuseb madalama kortikosteroonivastusega proaktiivsetel isenditel stressihormooni tase tihti vaid kuni 30 minuti jooksul, püsides seejärel stabiilsena või hakates langema, ent kõrgema kortikosteroonivastusega reaktiivsetel isenditel tõuseb kortikosteroonitase püsivalt vähemalt 60 minuti jooksul (Cockrem et al., 2017). Niisugune erinevus tuleneb sellest, et reaktiivse isiksusetüübiga isendid on keskkonna stiimulite osas tundlikumad ja sellega kaasneb ka kortikosteroonitaseme suurem muutus vastusena stressorile (Cockrem et al., 2017).

HPA-telje erinev reaktiivsus pakub selgitust ka mitmete käitumuslikele erinevustele. Näiteks on leitud, et reaktiivsele isiksusetüübile omane tardumine (*freezing*), mille

põhjustab mõne olukorra poolt esile kutsutud hirmutunne, on seotud kõrge glükokortikoidide tasemega veres (Koolhaas et al., 1999). Ka Overli et al. (2007) märgivad, et nii isendi füsioloogilisi, käitumuslikke kui ka emotsionaalseid vastuseid erinevatele olukordadele juhivad sisemised neuroendokriinsed signaalisüsteemid, mistõttu ei saa isendi käitumine esineda sõltumatult tema sisemistest protsessidest. Sellest järeldub, et erinevad isiksusetüüpidesse jaotamised nagu kiired ja aeglased avastajad, julged ja tagasihoidlikud ning proaktiivsed ja reaktiivsed isendid peegelduvad tegelikult kõik ühest ja samast nähtusest, milleks on indiviiditi erinevad stressivastused, ja seetõttu tuleks neid käsitleda ühtsete isiksusetüüpina (Koolhaas et al., 1999; Groothuis & Carere, 2005; Overli et al., 2007). Ka Cockrem (2013) rõhutas, et proaktiivsele toimetulekustrateegiale on iseloomulikud eelnevalt kirjeldatud kiire avastamise ja julgusega seotud isiksuseomadused ning reaktiivsele vastavalt aeglase avastamise ja tagasihoidlikkusega seotud omadused (tabel 1). Antud töös käsitletakse nimetatud isiksusetüüpe ühtselt nimetuste all proaktiivne ja reaktiivne.

Erinevad isiksusetüübid on kohastunud paremaks toimetulekuks erinevates keskkonnatingimustes (Koolhaas et al., 1999). Kuna keskkond võib erinevatel perioodidel olla kas stabiilsemate või muutlikemate oludega, on proaktiivsed isendid paremini kohastunud eluks stabiilsetes ja etteaimatavates keskkonnatingimustes, reaktiivsetel on kohastumuslik eelis aga muutlikes keskkonnaoludes (Koolhaas et al., 1999; Koolhaas et al., 2011). See tuleneb sellest, et reaktiivsed isendid, olles ka oma avastamistegevuses aeglasemad ja põhjalikumad ning riskide osas ettevaatlikumad, pööravad end vahetult ümbritsevale keskkonnale rohkem tähelepanu ja on erinevate keskkonnamuutuste osas tundlikumad kui proaktiivsed isendid (Cockrem, 2013). Lisaks iseloomustab nende käitumist suurem paindlikkus, sest erinevalt rutiinne moodustama kipuvatest proaktiivsetest isenditest reageerivad nad keskkonnast tulenevatele stiimulitele pidevalt, ent vastavad neile vaid siis, kui see on tõesti vajalik (Koolhaas et al., 1999). Seega sõltubki konkreetse isendi ja tema isiksusetüübi kohasus sellest, missugustes keskkonnatingimustes ta parasjagu on – ei ole olemas üht isiksusetüüpi, mis oleks parima kohasusega kõigi olukordade jaoks, vaid kumbki isiksusetüüp on kohastunud hästi toime tulema erinevates tingimustes (Cockrem, 2013). Proaktiivse ja reaktiivse isiksusetüübiga seotud omadused on kokku võetud järgnevas tabelis 1.

Tabel 1. Proaktiivsele ja reaktiivsele isiksusetüübile omased isiksuseomadused (Cockrem, 2013).

Omadus	Proaktiivne	Reaktiivne
Käitumuslik strateegia ohuolukorras	võitle või põgene (<i>fight or flight</i>)	tardu või peida (<i>freeze or hide</i>)
Käitumuslik tüüp	julge ja agressiivne	ettevaatlik ja vähem agressiivne
Avastamistegevus	kiire ja pealiskaudne	aeglane ja põhjalik
Käitumise paindlikkus	jäik ja rutiinne moodustav	paindlikum
Kartlikkus (k.a objekti neofobia ja riskikartlikkus)	madalam kartlikkus	kõrgem kartlikkus
Kortikosteroonitase stressivastuses	pigem madal	pigem kõrge
Tundlikkus vahetute keskkonnamuutuste suhtes	madalam tundlikkus	kõrgem tundlikkus
Kohastumus keskkonna- olude suhtes	kõrgem kohasus stabiilsetes keskkonnaoludes	kõrgem kohasus muutlikes keskkonnaoludes
Võime keskkonna- muutustega toime tulla	tuleb halvemini toime	tuleb paremini toime

4. Isiksuseomaduste ja kortikosteroonitasemete vahelised seosed

4.1. Ülevaade isiksuseomaduste ja kortikosteroonitasemete vahelisi seoseid käsitlevatest üksikuurimustest

Isiksusetüüpide ja kortikosteroonitasemete vaheliste seoste uurimiseks käsitlesin üksikuurimusi, kus oli mõõdetud erinevaid proaktiivsele ja reaktiivsele isiksusetüübile iseloomulikke omadusi ja lisaks viidud läbi ka eelnevalt põgusalt kirjeldatud stressivastust esile kutsuv kinnipüüdmise ja käsitlemise protseduur (peatükk 2.2). Üldiselt eelistasin niisuguseid uurimusi, kus mõõdeti isiksuseomadusi vähemalt kahes erinevas olukorras, et määratleda nende omavahelist korrelatsiooni. Kui aga mõõdetud omadused omavahel ei korreleerunud, olen välja toonud kortikosteroonitasemete muutused eraldi iga erineva vaadeldud omaduse kohta.

Lühike ülevaade uurimuste tulemustest on esitatud alljärgnevas tabelis 2.

Tabel 2. Ülevaade lindude isiksuseomaduste ja kortikosterooni baastasemete ning stressivastuses vereringesse vabastatud kortikosteroonitasemete seoseid käsitlevatest uurimustest.

Liik	Valimi suurus	Loodus/ aretatud/ vangistus	Vaadeldud omadus(ed)	KORTi baastase/ stressitase	Viide
hahk (<i>Somateria mollissima</i>)	251	loodus	kartlikkus (FID)	ei / +	(Seltmann et al., 2012)
ida-põldvutt (<i>Coturnix japonica</i>)	32	aretatud	kartlikkus (TI)	0 / -	(Hazard et al., 2008)
kana (<i>Gallus domesticus</i>)	34	aretatud	kartlikkus (TI) kartlikkus (objekti neofobia)	0 / + 0 / 0	(Fraisie & Cockrem, 2006)
koduvarblane (<i>Passer domesticus</i>)	18	loodus	uudse objekti avastamine riskikartlikkus	0 / - 0 / 0	(Lendvai et al., 2011)
rasvatihane (<i>Parus major</i>)	16	vangistus	uudse keskkonna avastamiskiirus	0 / -	(Baugh et al., 2013)
rasvatihane (<i>P. major</i>)	16	aretatud	uudse keskkonna avastamiskiirus ja objekti neofiilia	0 / -	(Baugh et al., 2012)
	68	vangistus	uudse keskkonna avastamiskiirus	0 / 0	
rasvatihane (<i>P. major</i>)	25	vangistus	kartlikkus (objekti neofobia ja riskikartlikkus)	+ / +	(Baugh et al., 2017a)
rasvatihane (<i>P. major</i>)	33 katse, 21 kontroll	aretatud	kartlikkus (objekti neofobia)	0 / -	(Baugh et al., 2017b)
sebra-amadiin (<i>Taeniopygia guttata</i>)	43	vangistus	uudse keskkonna avastamiskiirus	0 / 0	(Crino et al., 2017)

Liik	Valimi suurus	Loodus/ aretatud/ vangistus	Vaadeldud omadus(ed)	KORTi baastase/ stressitase	Viide
sebra-amadiin (<i>T. guttata</i>)	50	aretatud	uudse keskkonna avastamiskiirus ja riski võtmine	ei / +	(Martins et al., 2007)
			objekti neofobia	ei / 0	
suur-maskuula (<i>Sula granti</i>)	222	loodus	agressiivsus	+ / -	(Grace & Anderson, 2014)
			ärevus (pesamaterjali ümberpaigutamine)	+ / -	
			ärevus (väikesed pearaputused)	- / +	
välusidrik (<i>Junco hyemalis</i>)	58	loodus	kartlikkus (FID)	0 / +	(Atwell et al., 2012)
	40	vangistus	uudse keskkonna avastamiskiirus	0 / -	

Lühendid ja täiendavad selgitused:

KORT – kortikosteroon

- + omadus(t)e kasvades KORTi baastase või KORTi stressitase suureneb
- omadus(t)e kasvades KORTi baastase või KORTi stressitase väheneb
- 0 omadus(t)e kasvades KORTi baastase või KORTi stressitase ei erine
- ei – nimetatud KORTi taset uurimuses ei mõõdetud

FID – *flight initiation distance*, lendutõusmist algatav vahemaa; vahemaa, kui lähedale inimene saab vaadeldavale isendile kõndida enne, kui isend lendu tõuseb

TI – *tonic immobility*, tooniline immobiilsus; lühiajalise füüsilise kinnihoidmise poolt esile kutsutud seisund, kus isendi motoorsed liigutused ja reageerimine välistele stiimulitele on alla surutud

Loodus – uurimus on läbi viidud isendite looduslikus elupaigas

Vangistus – isendid on sündinud looduses, ent üles kasvanud (või on vaid katse läbi viidud) vangistuses

Aretatud – isendid kuuluvad kunstliku valiku teel aretatud liinidesse kas erinevate isiksuseomaduste või kortikosteroonitasemete järgi

4.2. Rasvatihasega läbi viidud uurimused

Baugh et al. (2017a) leidsid oma katsetes looduses sündinud ja vangistuses üles kasvanud rasvatihastega, et kõrgema kortikosterooni stressitasemega korreleerusid positiivselt nii suurem objekti neofobia kui ka riskikartlikkus. Lisaks oli tegu ainsa uuringuga, kus leiti, et lisaks kortikosterooni stressitasemele esines eeldatav korrelatsioon ka kortikosterooni baastasemega, kus proaktiivse isiksusetüübiga isenditel oli kortikosterooni baastase madalam kui reaktiivse isiksusetüübiga isenditel. Proaktiivse ja reaktiivse isiksusetüübi mudelile saadi toetust ka Baugh et al. (2012) poolt läbi viidud uuringus kiire avastamistegevuse ja julguse (objekti neofiilia näol) ning aeglase avastamistegevuse ja kartlikkuse (objekti neofobia) järgi aretatud rasvatihase liinidega. Kiirete avastajate liini isendite kortikosterooni stressitasemed olid tõesti madalamad kui aeglase avastajate liini isenditel. Sama uurimuse raames viidi katsed läbi ka loodusest püütud, ent vangistuses üles kasvanud isenditega, kelle puhul aga avastamiskiiruse ja kortikosterooni stressitasemete vahel korrelatsiooni ei esinenud (Baugh et al., 2012).

Samas teises rasvatihase loodusliku populatsiooni isenditega (kes katsete ajaks viidi vangistusse) läbi viidud uuringus (Baugh et al., 2013) leiti, et uudse keskkonna avastamiskiiruse ja madala kortikosterooni stressitaseme vahel esines eeldatud positiivne korrelatsioon. Küll aga täheldati, et niisugune korrelatsioon esines vaid 90 minuti jooksul mõõdetud stressitasemete puhul, mitte aga 30 minuti jooksul mõõdetud tasemete puhul, mis võib selgitada ka Baugh et al. (2012) poolt läbi viidud uurimuse tulemusi, kus looduses sündinud isenditega soovitud tulemusi ei saadud ilmselt seetõttu, et seal mõõdeti kortikosteroonitasemeid vaid 30 minuti jooksul. Sellest võib järeldada, et rasvatihase puhul on erinevate isiksuseomaduste järgi aretatud liini isenditega kergem soovitud tulemusi saavutada, ent looduslike populatsioonide isendeil tuleks mõõta kortikosteroonitasemeid stressiolukorras pikema aja jooksul, sest isiksusetüübid ei ole ilmselt nii suurel määral eristunud.

Baugh et al. (2017b) leidsid aga isiksusetüüpide ja kortikosteroonitasemete vahel hoopis vastupidiseid seoseid, kasutades katsetes kiire ja aeglase avastamistegevuse järgi aretatud rasvatihase liine. Uurimuses leiti, et kiiretele avastajatele oli küll omane julgem käitumine uudse objekti lähistel (neofiilia), ent nende kortikosterooni stressitasemed olid kõrgemad kui aeglastel avastajatel. Lisaks leiti, et kui enne kinnipüüdmist ja käsitlemist, mis on

tavapärase meetodi stressivastuste uurimisel, puutusid isendid kokku uudse objekti kui psühholoogilise stiimuliga, siis sellest tulenevalt oli nende isendite kortikosterooni stressitaseme kõrgenenud kumulatiivselt nii uudse objektiga kokkupuute kui käsitsemise tulemusena, võrreldes isenditega, kes eelnevalt uudse objektiga kokku ei puutunud. Seega leiti, et kuigi uudse objekti näol ei olnud tegu millegi ohtlikuga, oli see siiski piisavalt etteaimamatu, et kutsuda esile täiendav kortikosterooni taseme tõus, pakkudes kinnitust sellele, et HPA-teljel esineb reaktsioon uudsetele objektidele. Ometi põhjus, miks need erinevate avastamiskiiruste järgi aretatud liinid oma kortikosterooni tasemete poolest vastupidistes suundades erinesid, jääb selgusetuks, sest eelnevalt mainitud sama liigiga läbi viidud uurimuste tulemused pigem toetasid proaktiivse ja reaktiivse isiksusetüübi mudelit.

4.3. Sebra-amadiiniga läbi viidud uurimused

Martins et al. (2007) poolt läbi viidud uuring kõrgemate ja madalamate kortikosterooni stressitasemete järgi aretatud sebra-amadiini liinidega aga ei toetanud proaktiivse ja reaktiivse isiksusetüübi mudelit. Uuringus keskenduti seostele vastupidises vormis, sest uuriti, kas madala kortikosterooni taseme järgi aretatud isenditel (madal liin) esinevad pigem proaktiivsed isiksuseomadused ja kõrgema kortikosterooni tasemega isendeil (kõrge liin) reaktiivsed, mitte aga sellele, kas teatud isiksuseomadustega lindudel esinevad erinevused ka kortikosterooni poolt vahendatud stressivastustes. Katsete tulemusel leiti, et madala liini siseselt esines positiivne korrelatsioon kortikosterooni stressitaseme ja uudse keskkonna avastamiskiiruse vahel, objekti neofobia osas aga puudus igasugune korrelatsioon. Riskikartlikkust mõõtvasse katsesse lisati vaadeldavale isendile juurde ka kaaslane, sest eelnevate isolatsioonis läbi viidud katsete vähesed tulemused usuti olevat põhjustatud sebra-amadiini sotsiaalse loomuse poolt, ent leiti taaskord, et madala liini isendid olid kõrgema riskikartlikkusega, seega olid kõik saadud tulemused proaktiivse ja reaktiivse mudeliga vastuolus (Martins et al., 2007). Sellest võib järeldada, et standardsed uurimismeetodid, mis paljudele lindudele sobivad, ei pruugi sebra-amadiini puhul paika pidada, seega tuleks uurimusi läbi viies eksperimendid kohandada vastavalt konkreetse uuritava liigi jaoks sobilikuks – näiteks antud juhul võis niivõrd vastakaid tulemusi mõjutada see, et sebra-amadiin ei reageeri sotsiaalsele

isolatsioonile hästi, mis aga mõne teise liigi puhul probleeme ei tekita. Seega tuleks eksperimentid disainida vastavalt konkreetsele liigile, mille isendeid uuritakse, kui tegu ei ole just liikidevaheliste erinevuste uurimisega.

Ka Crino et al. (2017) poolt sama liigi vangistuses elavate isenditega läbi viidud uuringu tulemusel ei esinenud kortikosteroonitasemete ja uudse keskkonna avastamiskiiruse vahel korrelatsiooni. Samas kasutati katsetes toitu, seega usuti, et tulemusi mõjutas isendite erinev motiveeritus toitumiseks (Crino et al., 2017). Kuna aga kortikosteroonitaset mõõdeti uuringus vaid 15 minuti jooksul peale stressorit, võis see olla tulemuste puudumise põhjuseks, sest nii lühikese aja jooksul jõuab kortikosteroon tõenäoliselt oma maksimaalse tasemeni vaid vähestel isendil. Kuna aga kumbki sebraamadiiniga läbi viidud uurimus ei pakkunud toetust proaktiivse ja reaktiivse isiksusetüübi mudelile, on võimalik, et konkreetset liigil on isiksusetüübid pisut teistsuguste omaduste poolest eristatavad või on vaja liigi jaoks uurimismeetodeid sobivamaks kohandada.

4.4. Kana ja ida-põldvuti liinidega läbi viidud uurimused

Üheks võimaluseks mõõta isendi kartlikkust ehk potentsiaalse ohu tajumise tulemusel tekkinud hirmutunnet (Boissy, 1995) on TI (*tonic immobility*; tooniline immobiilsus) ehk lühiajalise füüsilise kinnihoidmise poolt esile kutsutud seisund, kus isendi motoorsed liigutused ja reageerimine välistele stiimulitele on alla surutud. Fraisse & Cockrem (2006) leidsid oma katsetes farmis elavate valgete *White Leghorn* ja pruunide *Hyline* tõugu kanadega, et valgetele kanadele omane pikem toonilise immobiilsuse aeg (suurem kartlikkus) oli seotud ka kõrgema kortikosterooni stressitasemega võrreldes pruunide kanadega. Lisaks mõõdeti isendite julgust uudsete objektide lähistel, ent objekti neofobia osas kana liinide vahel käitumuslikke erinevusi ei tuvastatud (Fraisse & Cockrem, 2006). Kuna suurem kartlikkus (TI näol) oli korrelatsioonis ka kõrgema kortikosteroonitasemega, võib arvata, et mingil määral on proaktiivne ja reaktiivne isiksusetüüp erinevatele kanatõugudele ülekantavad. Objekti neofobia katse vähese tulemuste põhjuseks võis olla see, et uudne objekt paigutati toidukünasse, seega võis isendi huvi uudse objekti vastu olla mõjutatud sellest, kui suur oli tema motiveeritus parasjagu toituda. Teisalt, kuna tegu on inimese poolt munatööstuse jaoks aretatud

kanatõugudega, kes ei ole kohastunud eluks looduses, siis võib arvata, et nende toimetulekustrateegiad erinevad looduses elavate isendite toimetulekustrateegiatest.

Proaktiivse ja reaktiivse mudeliga täiesti vastuolulised tulemused leidsid aga Hazard et al. (2008), kus toonilise immobiilsuse aeg oli pikem isendeil, kelle stressist tulenev kortikosteroonitase oli tunduvalt madalam. Katsed viidi läbi ida-põldvuti liinidega, mis olid aretatud pika toonilise immobiilsuse (*LTI, long tonic immobility*) ja lühikese toonilise immobiilsuse (*STI, short tonic immobility*) järgi. LTI liini isendeil usuti pika TI järgi olevat pigem reaktiivne ja STI isendeil proaktiivne isiksusetüüp, ent kortikosterooni stressitasemed olid hoopis STI liini isendeil kõrgemad kui LTI liini isendeil. Sellest tulenevalt pakuti välja, et konkreetset liigil esinevad isiksusetüübid ei kuulu proaktiivse ja reaktiivse isiksuse mudelisse (Hazard et al., 2008). Võimalik, et antud juhul mängis aga rolli ka see, et katses vaadeldi vaid üht omadust, nimelt kartlikkust, mida vaadeldi ka vaid ühes olukorras. Ka Jones et al. (1991) tõid välja, et muidu kõrge kartlikkusega isend võib näiteks regulaarse käsitlemisega (mis toonilise immobiilsuse mõõtmisega kaasneb) ära harjuda, mille tulemusel väheneb tema hirm inimeste ees, ent see ei kahanda isendi üleüldist kartlikku loomust. Seega võisid STI liini isendid olla käsitlemisega rohkem ära harjunud, ent omada muidu kartlikumat loomust. See tõstataks aga järgmise küsimuse: miks ei olnud sellisel juhul ka LTI liini isendid käsitlemisega samamoodi ära harjunud, kui mõlema liini isendid puutusid inimestega sama palju kokku? Kuna isiksusetüübid usutakse olevat korreleerunud käitumise komplektid, siis oleks paslik viia läbi katseid erinevates olukordades või kontekstides, mitte piirduda vaid ühe katsega.

4.5. Looduslikus keskkonnas läbi viidud uurimused

Mitmed uurimused on läbi viidud ka vaadeldavate isendite looduslikes elupaikades. Üheks võimaluseks, mille järgi looduses on võimalik hinnata isendi riskikartlikkust, on FID (*flight initiation distance*) ehk vahemaa, kui lähedale inimene saab isendile minna, enne kui ta lendu tõuseb. Selle järgi on võimalik hinnata riski, mida isend on valmis võtma, kui talle läheneb kiskja – seega reaktiivsetele isenditele, kes on riskikartlikumad, peaks olema omane suurem FID (Blumstein, 2006). Sellele leidsid kinnitust Selmann et al. (2012) oma uuringus, mis viidi läbi loodusliku haha populatsiooniga. Uurimuse tulemusel leiti, et pikemad FID-id olid korrelatsioonis kõrgema kortikosteroonitasemega

stressiolukorras ehk neile isendeile oli iseloomulik ilmselt reaktiivne isiksusetüüp. Nimetatud uuring viidi läbi mitme aasta vältel ning FID leiti olevat läbi aastate isenditi püsiva suurusega, seega saadi lisaks kinnitus ka isiksuseomaduste püsivusele (Seltmann et al., 2012).

Ka Atwell et al. (2012) leidsid oma uuringus kahe hiljuti lahknunud välusidriku (*Junco hyemalis*) populatsiooniga, et linnakeskkonda elama asunud populatsiooni isendeil esines lühema FID-i ja kiirema avastamistegevuse näol pigem proaktiivne isiksusetüüp ja oma looduslikus elupaigas mäestikes elavatel isendeil pigem reaktiivne isiksusetüüp. Katsed viidi läbi FID-i puhul isendite looduslikes elupaikades ja avastamiskiiruse mõõtmiseks kummastki populatsioonist vangistusse viidud isenditega. Lisaks leiti, et mõõdetud isiksuseomadused korreleerusid ka kortikosterooni stressitasemetega, kus linnapopulatsiooni kiirem avastamine ja lühem FID olid korrelatsioonis madalama kortikosterooni stressitasemega ja vastupidine oli omane mäestikes elavale populatsioonile – samasugune korrelatsioon leiti olevat linnakeskkonnas elavatel isendeil ka populatsioonisiselt (Atwell et al., 2012). Seega oli linnapopulatsioon ilmselt põlvkondade kaupa linnakeskkonna poolt pakutavatest stabiilsetest keskkonnatingimustest tulenevalt üha julgemaks kohastunud. Ka Møller (2008) toob välja, et kuna linnas elades on risk langeda kiskja ohvriks väiksem, siis on loogiline, et sealsed isendid on kohastunud olema julgemad ning madalama riskikartlikkusega. Madalama hirmulävega isendeil oleks aga inimeste lähedal elamine problemaatilisem, sest nad on inimeste suhtes kartlikumad ja see tõstaks liialt nende stressitaset (Møller, 2008). Võimalik, et linnapopulatsiooni isendite lühem FID tulenes sellest, et nad olid inimeste lähedusega rohkem harjunud. Loodusliku mäestikes elava populatsiooni isendite pikem FID viitab aga sellele, et kuna need isendid ei puutu inimestega nii tihti kokku kui linnapopulatsiooni isendid, siis on nad inimeste lähedusega vähem harjunud ja seega riskide võtmisel ettevaatlikumad.

Lendvai et al. (2011) poolt läbi viidud uuringus koduvarblase looduses elavate isenditega tuvastati aga proaktiivse ja reaktiivse isiksusetüübi asemel hoopis kolm erinevat isiksusetüüpi: julged, tagasihoidlikud ja uudishimulikud isendid, millest julged võib samastada proaktiivse ja tagasihoidlikud reaktiivse isiksusetüübiga, ent uudishimulikud on antud juhul eraldiseisev kategooria. Tagasihoidlikud isendid olid kõrgema riskikartlikkusega ja julged madalama riskikartlikkusega, ent avastamistegevus (pesakasti katusele kinnitatud objekti ees tiirutamine) oli kummalgi isiksusetüübil

vähene, samas uudishimuliku isiksusetüübiga isendid olid rohke avastamistegevusega ja keskmise riskikartlikkusega. Kortikosteroonitasemetega esines seos aga vaid avastamistegevuse puhul – mida rohkem esines avastamistegevust, seda madalam oli isendi kortikosterooni stressitase, ent riskikartlikkuse osas seos puudus (Lendvai et al., 2011). Sellest võib järeldada, et kuigi avastamistegevuse ja kortikosteroonitaseme vahel olev seos leiti olevat justkui kooskõlas proaktiivse ja reaktiivse isiksusetüübi mudeliga, siis varieeruvad isiksusetüübid looduses varieeruvad siiski rohkematel telgedel kui vaid proaktiivsuse ja reaktiivsuse telg.

Äärmiselt vastakaid tulemusi said ka Grace & Anderson (2014) suur-maskuuladega nende looduslikus elupaigas läbi viidud uuringus. Uurimuses hinnati lindude agressiivsust (objektide ja enda peeglist nähtud peegelpildi vastu) ja kaht erinevat reaktiivsele isiksusetüübile iseloomuliku ärevusena tõlgendatud käitumist, milleks olid väikesed pearaputused (*shaking*) ja pesamaterjali ümberpaigutamine (*gardening*). Kõik katsed viidi läbi nii sotsiaalses kui ka isoleeritud kontekstis. Leiti, et madalama stressivastusega isendeil esines suurem agressiivsus, kui nad olid üksi, ent mitte sotsiaalses kontekstis, mis pakub osalist toetust proaktiivsele isiksusetüübile. Kartlikkusega seostatud ärevuse osas olid tulemused aga vastakad – kogu stressivastuses vabastatud kortikosterooni hulk oli positiivses korrelatsioonis rohkemate raputustega (toetades reaktiivset isiksusetüüpi), ent negatiivses seoses pesamaterjali ümberpaigutamisega. Sotsiaalses kontekstis olid mõlemad korrelatsioonid aga vastupidised. Samas pakkusid Grace & Anderson (2014) välja, et ärevusena tõlgendatud käitumistel võivad olla ka teised tõlgendused, näiteks proaktiivsele isiksusetüübile iseloomulik territoriaalsuse demonstreerimine, mis selgitaks osati niisuguseid vastakaid tulemusi. Ka kortikosterooni baastasemete ja stressitasemete vahel leiti olevat kõigi omaduste puhul pigem negatiivne kui positiivne korrelatsioon (Grace & Anderson, 2014), ent kuna uuring viidi läbi mitme aasta jooksul ja kortikosterooni baastasemete puhul ei täheldatud läbi aastate püsivust, võib ka see pakkuda baastasemete vastakatele tulemustele selgitust. Kuna kortikosterooni stressitaset mõõdeti nimetatud uuringus vaid 40 minuti jooksul, siis võib ka sellel olla tulemustele teatav mõju, sest paljudel isendeil ei pruuginud siis kortikosteroon veel oma maksimaalset taset saavutanud olla.

Selge on see, et looduses läbi viidud katsed on kindlasti keerulisemad, sest looduslikus keskkonnas võib isendite käitumine olla mõjutatud mitmetest väliskeskkonna stiimulitest, mille olemasolust ja mõjust isendile ei pruugi inimesel aimugi olla, ent mis võivad

mõjutada nii vaadeldava isendi käitumist kui ka kortikosteroonitaset. Vangistuses läbi viidud eksperimentides on aga inimesel kontroll igasuguste keskkonnatingimuste üle, mis annab isendi käitumise uurimisele ka paremad võimalused. Seega ei ole looduses võimalik alati isendi käitumist objektiivselt hinnata ja tuleks täpsemalt läbi mõelda, missuguseid eksperimente viia läbi looduses ja missuguseid on targem läbi viia vangistuses. Kõigi looduses läbi viidud uuringute tulemustest võib järeldada, et üheks paremaks meetodiks looduslikus keskkonnas isendite isiksuseomadusi mõõta on FID, sest see on seotud isendi kartlikkusega kiskjate vastu ja kuna ka inimest tuvastavad linnud ohustavana, siis peaks riskikartlikkus olema mõlemas olukorras isenditi sarnane. Samas ärevuse mõõtmine looduses on juba tunduvalt subjektiivsem, sest vaid isendi käitumist vaadeldes ei ole tegelikult võimalik kindel olla, missugust omadust mõõdetakse nagu tõi oma ärevust mõõtvast uuringus välja ka Grace & Anderson (2014). Väga vastuoluliste tulemuste põhjenduseks looduses läbi viidud uuringutega võib olla aga ka see, et looduslikus populatsioonis ei pruugi olla isendid vaid proaktiivse ja reaktiivse telje põhjal eristunud.

5. Järeldused ja soovitused

Käsitletud üksikuurimuste hulgas oli proaktiivse ja reaktiivse isiksusetüübi mudelile nii toetust pakkuvaid kui ka sellega vastuolus olevate tulemustega uurimusi. Kõige enam toetavaid tulemusi saadi vangistuses läbi viidud katsete puhul, kus isendid olid pärit looduslikest populatsioonidest (Atwell et al., 2012; Baugh et al., 2013; Baugh et al., 2017a). Põhjuseks, miks aga kahes niisuguses uuringus isiksuseomaduste ja kortikosteroonitasemete vahel seoseid ei leitud (Baugh et al., 2012; Crino et al., 2017), olid ilmselt liiga lühikesed kortikosteroonitasemete mõõtmise ajavahemikud (15 ja 30 minutit), sest selle aja jooksul ei jõua kortikosteroonitase paljudel isenditel suure tõenäosusega veel maksimumini ning seega ei pruugigi eeldatavaid seoseid esineda (Cockrem et al., 2017). Vangistuses läbi viidud katsete eeliseks on see, et keskkonnatingimusi on võimalik reguleerida ja kontrollida ning see võib olla ka põhjuseks, miks niisugused katsed kõige paremaid tulemusi andsid.

Erinevate omaduste järgi aretatud liinide puhul esines aga täiesti vastakaid tulemusi. Kuigi võiks arvata, et kindlate omaduste järgi aretatud liinide puhul erinevad isiksusetüübid just suuremal määral, nagu kinnitas Baugh et al. (2012) poolt läbi viidud uuring, näitavad siiski Baugh et al. (2017b) ja Hazard et al. (2008) poolt läbi viidud uurimuste tulemused vastupidist, sest nende puhul kaasnesid kõrgemad kortikosteroonitasemed just proaktiivsele isiksusetüübile iseloomulike omadustega. Ka Martins et al. (2007), kes lähenesid isiksusetüüpide uurimisele hoopis kortikosteroonitasemete järgi aretatud liinidega, vastakatest tulemustest võib järeldada, et ainult kortikosteroonitasemete järgi isendite aretamine ei ole ilmselt kuigi relevantne meetod. Erinevatel kanatõugudel leiti aga olevat küll seosed isiksuseomaduste ja kortikosteroonitasemete vahel (Fraisse & Cockrem, 2006), olgugi et aretatud olid need munatootmise eesmärgil. Sellest kõigest võib järeldada, et kui isiksuseomaduste järgi liine aretada, siis oleks äärmiselt oluline viia isenditega läbi eksperimente erinevates olukordades ja kontekstides, mitte toetuda vaid ühele omadusele, mida mitmes uuringus aga tehti. Kuna isiksusetüübid peaksid olema korreleerunud käitumise komplektid, mis tähendab, et erinevad isiksuseomadused peaksid üksteisega korreleeruma, siis aitaks mitme erineva katse läbiviimine tunduvalt paremini isendite isiksusetüüpe määrata. Lisaks võivad erinevatel liikidel isiksuseomadused natuke erinevalt väljendunud olla,

mistõttu tuleks edaspidi keskenduda rohkem sellele, et töötada välja konkreetse uuritava liigi jaoks kõige sobivamad eksperimendid.

Isendite looduslikes elupaikades läbi viidud uurimuste puhul saadi samuti vastakaid tulemusi. Ühest küljest tundub olevat isiksusetüüpide uurimine isendite looduslikus keskkonnas kõige tõetruum viis, sest nii saab jälgida isendite käitumist nende igapäevaelus, ent teisalt on see ka kõige keerulisem, sest isendite käitumist ja kortikosteroonitasemeid võivad mõjutada kõikvõimalikud väliskeskkonnast pärinevad stiimulid, millest uurijad pole teadlikud ja mida ei ole võimalik kontrolli all hoida. Seetõttu võib aga olla isendite käitumist keeruline tõlgendada nagu näitasid ka Grace & Anderson (2014) oma läbi viidud uuringus, kus ei oldud päris kindlad, kas ärevusena tõlgendatud käitumine oli ikkagi kartlikkusega seotud või hoopis territoriaalsusega. Looduses läbi viidavate uuringute puhul on oluline mõelda läbi, missugused oleksid parimad meetodid uuringute läbiviimiseks, nii näiteks Selmann et al. (2012) ja Atwell et al. (2012) uurimuste positiivsetest tulemustest võib järeldada, et FID-i määramine on looduslikus keskkonnas üsna hästi töötav meetod isiksusetüüpide tuvastamisel. Samas Lendvai et al. (2011) leidsid, et looduses võivad isiksusetüübid tunduvalt komplekssemalt väljenduda ja tuvastasid hoopis kolm erinevat isiksusetüüpi, mis küll erineb proaktiivse ja reaktiivse isiksusetüübi mudelist, ent viitab sellele, et looduses ei ole ilmselt isiksusetüüpe nii kerge eristada kui vangistuses, kus on võimalik kõiki keskkonnatingimusi kontrollida.

Olgugi et Baugh et al. (2014) sõnul on kortikosterooni baastase tihtipeale positiivselt korreleerunud kortikosterooni stressitasemega, siis antud uurimistöös käsitletud üksikuurimuste puhul sellele üldiselt kinnitust ei saadud. Ainsaks erandiks oli Baugh et al. (2017a) poolt läbi viidud uuring, kus reaktiivsele isiksusetüübile olid tõesti lisaks kõrgemale stressitasemele omane ka kõrgem kortikosterooni baastase. Kuna ülejäänud uurimustes aga niisugust seost ei leitud olevat, võib järeldada, et tegu on pigem erandiga ning kortikosterooni baastase ja stressitaseme vahel üldiselt positiivset korrelatsiooni ei esine. Seda aitab selgitada ka see, et mitmetes uuringutes on kortikosterooni baastase leitud olevat tunduvalt vähem püsiv kui kortikosterooni stressitase.

Enamus uuringutes mõõdeti kortikosteroonitaset stressivastuses kas maksimaalse saavutatud tasemena või kogu stressivastuse jooksul verre vabastatud kortikosterooni hulkana, ent Koolhaas et al. (2011) tõid välja, et stressivastuse mõõtmisel tuleks

keskenduda eelkõige sellele, kui kiiresti isend stressivastusest taastub ehk kui kiiresti ta taas oma kortikosterooni baastaseme saavutab. Isendi taastumiskiiruse järgi oleks võimalik paremini hinnata, kui intensiivne oli isendi jaoks mingi stressor, sest intensiivsemalt tuvastatud stressorid mõjutavad ilmselt isendit pikema aja jooksul, pannes nende adaptiivse võimekuse rohkem proovile. Lisaks pakuvad Koolhaas et al. (2011) välja, et kinnipüüdmise ja käsitlemise asemel võiks kasutada niisuguseid stressoreid, millel oleks isendi jaoks ka teatav ökoloogiline paikapidavus, mis kutsuks esile tema naturaalse kaitsemehhanismi ja näitaks isendi adaptiivset võimekust, mitte aga ei sunniks teda oma füsioloogilise võimekuse piirile. Seega võiks edasistes uuringutes stressivastuse esilekutsumiseks katsetada erinevaid stressoreid ning stressivastuses esinevat kõrgendatud kortikosteroonitaset mõõta nii stressivastuse ajal kui ka selle järgselt niivõrd pika aja jooksul, et isendi kortikosterooni baastase jõuaks taastuda.

Ka isiksuseomaduste määramiseks läbiviidavate eksperimentide kavandamisele tuleks rohkem tähelepanu pöörata. Näiteks oleks kasulik rohkem arvesse võtta liikidevahelisi erinevusi, mille järgi eksperimente konkreetse liigi jaoks sobivamaks muuta, sest näiteks ühele liigile hästi sobiv kartlikkust mõõtev eksperiment võib mõnele teisele liigile, mille kõigil isendeil on madalam hirmulävi, mitte sobida, sest see ei pruugi tuvastada isenditevahelisi erinevusi (Martins et al., 2007). Katsed tuleks aga disainida nii, et oleks võimalik kindel olla, missugust omadust isendite käitumise järgi mõõdetakse, nii näiteks koos toiduga läbiviidud objekti neofobiat hindavate katsete tulemused võivad olla mõjutatud sellest, et isendite erinev huvi või kartus uudse objekti vastu tulenes nende erinevast motiveeritusest toitumiseks (Crino et al., 2017). Lisaks sellele tuleks isiksuseomadusi mõõta erinevates olukordades ja kontekstides, et nende omavahelist korrelatsiooni paremini mõista – ka see võib liigiti erineda, ent mitmetes uuringutes olid järeldused isiksusetüüpide kohta tehtud vaid ühe läbiviidud katse põhjal.

Seega võib järeldada, et isiksusetüübid esinevad küll paljudel liikidel, ent oluline on keskenduda nende uurimiseks sobivaimate uurimismeetodite väljatöötamisele. Kuna isiksusetüübid on välja kujunenud evolutsiooni käigus kui kohastumused erinevateks keskkonnatingimusteks, siis tuleks neid uurides tähelepanu pöörata sellele, et rakendatavad meetodid oleksid mingil määral seotud ka niisuguste olukordadega, millega isendid looduses kokku puutuvad. See võimaldaks paremini esile kutsuda niisuguseid toimetulekustrateegiaid, mis esinevad isendeil ka looduses, ning aidata selgemalt mõista isendite kohastumusi ja nende bioloogilisi põhjuseid.

Laiemas pildis annab kortikosteroonitaseme mõõtmine võimaluse määratleda, kui intensiivsena tajuvad isendid erinevaid stressoreid ehk kui suurel määral kogevad nad erinevates oludes olles stressi. Need teadmised võimaldavad omakorda mõista, missuguseid elutingimusi pakkuda nii linnukasvanduses kui ka teadusuuringute eesmärgil vangistuses peetavatele lindudele, et nende stressitase oleks võimalikult madal. Kuna isendite kõrge stressitase võib mõjutada ka teistes valdkondades läbi viidavate uurimuste tulemusi, võimaldaks saadud teadmiste rakendamine ka stressi mitte käsitlevates uuringutes saada täpsemaid tulemusi. Erinevatesse isiksusetüüpidesse kuuluvatel isenditel võivad eri stiimulid erineval määral stressiseisundit esile kutsuda ja seega oleks võimalik selle varieeruvuse paremal mõistmisel eri isiksusetüüpidesse kuuluvatele isenditele pakkuda just nende jaoks sobivaimaid elutingimusi. Isiksusetüüpide ülekantavuse tõttu paljudele erinevatele liikidele võivad saadud teadmised olla kasulikud lisaks ka teistesse loomarühmadesse kuuluvate liikide uurimisel.

Kokkuvõte

Lindudel tuleb oma looduslikus keskkonnas pidevalt erinevatele stiimulitele reageerida. Osasid stiimuleid tajuvad nad aga ohtlikena ja nende näol on tegu stressoritega, mis kutsuvad isenditel esile stressivastuse. Stressivastuses vabastatakse vereringesse stressihormooni kortikosteroon, mille kõrgendatud tase aitab isendil stressiolukorraga toime tulla ning mille järgi on võimalik ka määratleda, kui intensiivsena tajub lind mingit stressorit. Sellel, kui tundlikud on isendid väliskeskkonnast tulenevate stiimulite osas, baseeruvad aga ka erinevad isiksusetüübid – proaktiivse isiksusetüübiga isendid on väliskeskkonna stiimulite osas madalama tundlikkusega, mistõttu on nende stressivastuses osalev kortikosterooni hulk madalam kui reaktiivse isiksusetüübiga isenditel, kes on keskkonnast tulenevate stiimulite osas tundlikumad.

Siinses töös käsitletud proaktiivne ja reaktiivne isiksusetüüp on evolutsiooni käigus kohastunud paremaks toimetulekuks erinevates keskkonnatingimustes. Proaktiivsed linnud, olles julgemad tegutsejad ja agressiivsemad vastuhakkajad erinevatele keskkonna poolt pakutavatele väljakutsetele, on kohastunud eluks stabiilsetes keskkonnatingimustes. Reaktiivsed linnud suhtuvad ümbritsevasse keskkonda aga suurema ettevaatlikkusega ja püüavad keskkonna poolt pakutavate väljakutsetega vastu hakkamise asemel hoopis kohaneda, olles seega paremini kohastunud muutlikeks keskkonnatingimusteks.

Käesolevas uurimistöös analüüsiti erinevaid isiksuseomaduste ja kortikosteroonitasemete vahelisi seoseid käsitlevaid üksikuurimusi. Mitmed tulemused toetasid proaktiivse ja reaktiivse isiksusetüübi mudelit – proaktiivsusega seotud omadustega isenditel olid üldiselt madalamad kortikosterooni stressitasemed kui reaktiivsete omadustega lindudel. Leidsid aga ka mudeliga vastuolus olevaid tulemusi, mis olid enamasti põhjustatud sellest, et sobivaim meetodika isiksusetüüpide uurimiseks on alles väljatöötamisel. Töö tulemustest selgus, et edasistes uurimustes tuleks pöörata tähelepanu erinevaid isiksuseomadusi mõõtvate katsete läbiviimisele ja kortikosterooni stressitaseme mõõtmisele piisava aja jooksul, mil see jõuaks saavutada maksimaalse taseme. Lisaks tuleks isiksusetüüpide uurimiseks välja töötada niisugune meetodika, millel oleks isendi jaoks ka teatav ökoloogiline paikapidavus, mis tooks esile tema loodusliku toimetulekustrateegia ja aitaks seega paremini mõista erinevate kohastumuste taga olevaid bioloogilisi põhjuseid.

Summary

Associations between personality traits and blood corticosterone levels in birds

In their natural environment birds have to constantly react to different kind of stimuli. Some of these are perceived to be dangerous and therefore identified as stressors, initiating a stress response. During a stress response, the stress hormone corticosterone is secreted into blood circulation, helping an individual cope with the stressor. Elevated plasma corticosterone levels can also be used to determine how intense the bird perceived a stressor to be. Also, different personality types are based on how sensitive they are to environmental stimuli. Birds with proactive personality type are less sensitive to environmental stimuli and thus, their corticosterone levels during the stress response are also less elevated than for those of reactive personality type who are more sensitive to environmental stimuli.

The proactive and reactive personality types that were discussed in this study have been shaped by evolution as adaptations to different environmental conditions. Proactive birds, being bolder and aggressively acting on environmental challenges, are more adapted to life in stable environmental conditions. At the same time, reactive birds are more careful and attempt to adjust to environmental challenges instead of fighting them, so they are more adapted to life in changing environmental conditions.

This study was based on the analysis of different researches that studied the relationships between personality traits and corticosterone levels. Some of the results showed support to the proactive and reactive model – traits inherent to proactive type were linked to lower corticosterone stress responses than traits related to reactive types. However, some of the results did not support the proactive and reactive types' model mostly due to lack of sufficient methodology in studying the personality types. Therefore, in future studies, it is important to focus more on experiments that measure different personality traits and also to measure corticosterone levels during the stress response until they have reached their peak level. In addition, it is important to focus on developing more suitable methods for studying personality types, such as experiments that have a certain ecological accuracy for the individual, initiating its natural coping strategy. That would aid in the understanding of the biological reasons that coping styles' adaptations are based on.

Tänuavaldused

Soovin tänada oma juhendajat Mari-Ann Lindu, kelle toetav suhtumine, asjakohane kriitika ja soovituselid olid suureks abiks töö valmimisele. Lisaks soovin tänada Peeter Hõrakut kasulike kommentaaride eest.

Kasutatud kirjandus

- Atwell, J. W., Cardoso, G. C., Whittaker, D. J., Campbell-Nelson, S., Robertson, K. W. & Ketterson, E. D. (2012). Boldness behavior and stress physiology in a novel urban environment suggest rapid correlated evolutionary adaptation. *Behavioral Ecology* 23: 960-969.
- Baugh, A. T., Schaper, S. V., Hau, M., Cockrem, J. F., de Goede, P. & van Oers, K. (2012). Corticosterone responses differ between lines of great tits (*Parus major*) selected for divergent personalities. *General and Comparative Endocrinology* 175: 488-494.
- Baugh, A. T., Senft, R. A., Firke, M., Lauder, A., Schroeder, J., Meddle, S. L., van Oers, K. & Hau, M. (2017a). Risk-averse personalities have a systemically potentiated neuroendocrine stress axis: A multilevel experiment in *Parus major*. *Hormones and Behavior* 93: 99-108.
- Baugh, A. T., van Oers, K., Dingemanse, N. J. & Hau, M. (2014). Baseline and stress-induced glucocorticoid concentrations are not repeatable but covary within individual great tits (*Parus major*). *General and Comparative Endocrinology* 208: 154-163.
- Baugh, A. T., van Oers, K., Naguib, M. & Hau, M. (2013). Initial reactivity and magnitude of the acute stress response associated with personality in wild great tits (*Parus major*). *General and Comparative Endocrinology* 189: 96-104.
- Baugh, A. T., Witonsky, K. R., Davidson, S. C., Hyder, L., Hau, M. & van Oers, K. (2017b). Novelty induces behavioural and glucocorticoid responses in a songbird artificially selected for divergent personalities. *Animal Behaviour* 130: 221-231.
- Blumstein, D. T. (2006). Developing an evolutionary ecology of fear: how life history and natural history traits affect disturbance tolerance in birds. *Animal Behaviour* 71: 389-399.
- Boissy, A. (1995). Fear and fearfulness in animals. *Quarterly Review of Biology* 70: 165-191.

- Cockrem, J. F. (2007). Stress, corticosterone responses and avian personalities. *Journal of Ornithology* 148: 169-178.
- Cockrem, J. F. (2013). Corticosterone responses and personality in birds: Individual variation and the ability to cope with environmental changes due to climate change. *General and Comparative Endocrinology* 190: 156-163.
- Cockrem, J. F., Barrett, D. P., Candy, E. J. & Potter, M. A. (2009). Corticosterone responses in birds: Individual variation and repeatability in Adelie penguins (*Pygoscelis adeliae*) and other species, and the use of power analysis to determine sample sizes. *General and Comparative Endocrinology* 163: 158-168.
- Cockrem, J. F., Candy, E. J., Barrett, D. P., Agnew, P. & Potter, M. A. (2017). Individual variation and repeatability of corticosterone responses of little penguins (*Eudyptula minor*) sampled in two successive years at Oamaru, New Zealand. *General and Comparative Endocrinology* 244: 86-92.
- Cockrem, J. F. & Silverin, B. (2002a). Sight of a predator can stimulate a corticosterone response in the great tit (*Parus major*). *General and Comparative Endocrinology* 125: 248-255.
- Cockrem, J. F. & Silverin, B. (2002b). Variation within and between birds in corticosterone responses of great tits (*Parus major*). *General and Comparative Endocrinology* 125: 197-206.
- Crino, O. L., Buchanan, K. L., Trompf, L., Mainwaring, M. C. & Griffith, S. C. (2017). Stress reactivity, condition, and foraging behavior in zebra finches: effects on boldness, exploration, and sociality. *General and Comparative Endocrinology* 244: 101-107.
- Dallman, M. F., Akana, S. F., Scribner, K. A., Bradbury, M. J., Walker, C.-D., Strack, A. M. & Cascio, C. S. (1992). Stress, Feedback and Facilitation in the Hypothalamo-Pituitary-Adrenal Axis. *Journal of Neuroendocrinology* 4: 517-526.
- Dawson, A. & Howe, P. D. (1983). Plasma corticosterone in Wild starlings (*Sturnus vulgaris*) immediately following capture and in relation to body weight during the annual cycle. *General and Comparative Endocrinology* 51: 303-308.

- Deviche, P., Bittner, S., Davies, S., Valle, S., Gao, S. & Carpentier, E. (2016). Endocrine, metabolic, and behavioral effects of and recovery from acute stress in a free-ranging bird. *General and Comparative Endocrinology* 234: 95-102.
- Fraisse, F. & Cockrem, J. F. (2006). Corticosterone and fear behaviour in white and brown caged laying hens. *British Poultry Science* 47: 110-119.
- Gosling, S. D. (2001). From mice to men: what can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin* 127: 45-86.
- Grace, J. K. & Anderson, D. J. (2014). Corticosterone stress response shows long-term repeatability and links to personality in free-living Nazca boobies. *General and Comparative Endocrinology* 208: 39-48.
- Groothuis, T. G. G. & Carere, C. (2005). Avian personalities: characterization and epigenesis. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 29: 137-150.
- Hazard, D., Leclaire, S., Couty, M. & Guemene, D. (2008). Genetic differences in coping strategies in response to prolonged and repeated restraint in Japanese quail divergently selected for long or short tonic immobility. *Hormones and Behavior* 54: 645-653.
- Jones, R. B., Mills, A. D. & Faure, J.-M. (1991). Genetic and experiential manipulation of fear-related behavior in Japanese Quail Chicks (*Coturnix coturnix japonica*). *Journal of Comparative Physiology* 105: 15-24.
- Koolhaas, J. M., Bartolomucci, A., Buwalda, B., de Boer, S. F., Flugge, G., Korte, S. M., Meerlo, P., Murison, R., Olivier, B., Palanza, P., Richter-Levin, G., Sgoifo, A., Steimer, T., Stiedl, O., van Dijk, G., Wöhr, M. & Fuchs, E. (2011). Stress revisited: a critical evaluation of the stress concept. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 35: 1291-1301.
- Koolhaas, J. M., de Boer, S. F., Coppens, C. M. & Buwalda, B. (2010). Neuroendocrinology of coping styles: towards understanding the biology of individual variation. *Front Neuroendocrinol* 31: 307-321.

- Koolhaas, J. M., Korte, S. M., De Boer, S. F., Van Der Vegt, B. J., Van Reenen, C. G., Hopster, H., De Jong, I. C., Ruis, M. A. W. & Blokhuis, H. J. (1999). Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 23: 925-935.
- Landys, M. M., Ramenofsky, M. & Wingfield, J. C. (2006). Actions of glucocorticoids at a seasonal baseline as compared to stress-related levels in the regulation of periodic life processes. *General and Comparative Endocrinology* 148: 132-149.
- Lendvai, A. Z., Bokony, V. & Chastel, O. (2011). Coping with novelty and stress in free-living house sparrows. *Journal of Experimental Biology* 214: 821-828.
- Loshchagina, J., Tsvey, A. & Naidenko, S. (2018). Baseline and stress-induced corticosterone levels are higher during spring than autumn migration in European robins. *Hormones and Behavior* 98: 96-102.
- Martins, T. L., Roberts, M. L., Giblin, I., Huxham, R. & Evans, M. R. (2007). Speed of exploration and risk-taking behavior are linked to corticosterone titres in zebra finches. *Hormones and Behavior* 52: 445-453.
- McEwen, B. S. & Wingfield, J. C. (2003). The concept of allostasis in biology and biomedicine. *Hormones and Behavior* 43: 2-15.
- Møller, A. P. (2008). Flight distance of urban birds, predation, and selection for urban life. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63: 63-75.
- Müller, C., Jenni-Eiermann, S., Blondel, J., Perret, P., Caro, S. P., Lambrechts, M. & Jenni, L. (2006). Effect of human presence and handling on circulating corticosterone levels in breeding blue tits (*Parus caeruleus*). *General and Comparative Endocrinology* 148: 163-171.
- Overli, O., Sorensen, C., Pulman, K. G. T., Pottinger, T. G., Korzan, W., Summers, C. H. & Nilsson, G. E. (2007). Evolutionary background for stress-coping styles: relationships between physiological, behavioral, and cognitive traits in non-mammalian vertebrates. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 31: 396-412.

- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T. & Dingemans, N. J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* 82: 291-318.
- Rensel, M. A. & Schoech, S. J. (2011). Repeatability of baseline and stress-induced corticosterone levels across early life stages in the Florida scrub-jay (*Aphelocoma coerulescens*). *Hormones and Behavior* 59: 497-502.
- Romero, L. M. (2004). Physiological stress in ecology: lessons from biomedical research. *Trends Ecol Evol* 19: 249-255.
- Romero, L. M. & Reed, J. M. (2005). Collecting baseline corticosterone samples in the field: is under 3 min good enough? *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 140: 73-79.
- Sapolsky, R. M., Romero, L. M. & Munck, A. U. (2000). How Do Glucocorticoids Influence Stress Responses? Integrating Permissive, Suppressive, Stimulatory, and Preparative Actions. *Endocrine Reviews* 21: 55-89.
- Selmann, M. W., Öst, M., Jaatinen, K., Atkinson, S., Mashburn, K. & Hollmén, T. (2012). Stress responsiveness, age and body condition interactively affect flight initiation distance in breeding female eiders. *Animal Behaviour* 84: 889-896.
- Sih, A., Bell, A. & Johnson, J. C. (2004). Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends Ecol Evol* 19: 372-378.
- van Oers, K., de Jong, G., van Noordwijk, A. J., Kempenaers, B. & Drent, P. J. (2005). Contribution of genetics to the study of animal personalities: a review of case studies. *Behaviour* 142: 1185-1206.
- Wechsler, B. (1995). Coping and coping strategies: a behavioural view. *Applied Animal Behaviour Science* 43: 123-134.
- Verbeek, M. E. M., Drent, P. J. & Wiepkema, P. R. (1994). Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. *Animal Behaviour* 48: 1113-1121.

- Wilson, D. S., Clark, A. B., Coleman, K. & Dearstyne, T. (1994). Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends Ecol Evol* 9: 442-446.
- Wingfield, J. C., O'Reilly, K. M. & Astheimer, L. B. (1995). Modulation of the Adrenocortical Responses to Acute Stress in Arctic Birds: A Possible Ecological Basis. *American Zoologist* 35: 285-294.
- Wingfield, J. C., Suydam, R. & Hunt, K. (1994). The adrenocortical responses to stress in snow buntings (*Plectrophenax nivalis*) and Lapland longspurs (*Calcarius lapponicus*) at Barrow, Alaska. *Comparative Biochemistry and Physiology* 108C: 299-306.
- Wolf, M. & Weissing, F. J. (2012). Animal personalities: consequences for ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 27: 452-461.

Lihtlitsents

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Laura-Helena Sepp,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Isiksuseomaduste ja vere kortikosteroonitasemete vahelised seosed lindudel“, mille juhendaja on Mari-Ann Lind,
 - 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, **22.05.2018**