

**TARTU ÜLIKOOL**  
**ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT**  
**ZOOLOOGIA OSAKOND**  
**LOOMAÖKOLOOGIA ÕPPETOOL**

Olger Lehtsaar

**KÄITUMINE ELUTEMPO SÜNDROOMI KONTEKSTIS:**  
**LINNASTUMISE ROLL ISIKSUSE LAHTIHAAKIMISEL ELUTEMPOST**

Bakalaureusetöö

12 EAP

Juhendaja: Tuul Sepp

Tartu 2018

**Käitumine elutempo sündroomi kontekstis: linnastumise roll isiksuse lahtihaakimisel elutempost**

Viimase kümnendi jooksul avaldatud käitumisökoloogilised uuringud on püüdnud integreerida loomade käitumistunnused ja isiksuseomadused elutempo sündroomi raamistikku, vabas looduses (eelkõige maapiirkondades) tehtud uuringud toetavad suures osas seda lähenemist. Samas puudub selge arusaam keskkonna ja geenide rolli osakaalust loomade käitumise individuaalses varieeruvuses. Vastuse võib anda loomade käitumine linnastumise kontekstis, sest see globaalne protsess nõuab linnastujatelt kiiret kohastumist. Uurimused näitavad, et ühe kohastumusena linnastumisel võtavad loomad omaseks aeglasema elutempo. Kuna aeglane elutempo eeldab investeerimist pikaealisusesse ja järglaste kvaliteeti ning käitumise poolest madalamat riskivalmidust, peaks käitumine linnades isiksust kaasava elutempo sündroomi teooria järgi olema rahulik ja ettevaatlik. Käesolevas töös uurisin üksikuurimuste ja ülevaatliku kirjanduse põhjal seoseid käitumistunnuste ja elukäigutunnuste vahel. Kasutasin liigisiseseid võrdlusi maapiirkonnas ja linnas elavate loomade (valdavalt lindude) kohta. Tulemusena selgus, et aeglase elutempoga ei kaasnenud linnastumisel vastavat isiksust. See viitab, et linnastumise kontekstis muutuvad seosed käitumise ja elutempo vahel nõrgemaks ning erinevaid isiksusetunnuseid koondavad käitumissündroomid pigem lagunevad. Sellest lähtuvalt võib eeldada, et seni leitud seosed elutempo ja käitumise vahel on tingitud pigem keskkonnatingimuste kui füsioloogiliste/geneetiliste piirangute mõjust. Minu uurimistöö kohaselt on linnastuvad loomapopulatsioonid seega heaks mudeliks käitumise ja elutempo vaheliste seoste evolutsioonilise ja füsioloogilise tausta uurimiseks.

Märksõnad: Elutempo sündroom, linnastumine, loomade käitumine, sõltuvus keskkonnast

CERCS: B280 Loomaökoloogia

## **Behaviour in the context urbanization: the role of urbanization in separating personality from pace of life**

Integration of personality traits into pace of life syndrome hypothesis is a fairly recent direction in behavioural ecology. According to the theory, a change in pace of life is accompanied by a change in personality traits, and this is supported by the studies in rural habitats. There is yet no agreement over the importance of environmental vs physiological/genetic constraints in determining the individual variation in personality traits. Animal behaviour in urbanization context might be the key to understand these links, since this global process requires fast adaptive responses. Research indicates that slower pace of life is an adaptation (or acclimatization) to urbanization, leading to increased longevity and investment into offspring quality. Therefore a more calm and careful behaviour should be evident during urbanization, as the integrated pace of life theory suggests. In this paper, I used case studies and review articles to assess the links between behavioural and life-history traits on the intraspecific level, based on comparisons between rural and urbanized populations. The results indicated that personality traits did not match with expectations of a slower pace of life. Therefore in the context of urbanisation, links between personality and pace of life seemed to fade as behavioural syndromes collapse. Urbanization studies seem to indicate that the link between pace of life and behaviour is mediated by the environmental conditions, and not physiological and/or genetic constraints. In conclusion, my study indicates that urbanizing bird populations could be a good model system for understanding the evolutionary physiological background of the link between behaviour and life history.

Keywords: Pace of life, urbanization, animal behaviour, environmental dependency

CERCS: B280 Animal ecology

## SISUKORD

SISSEJUHATUS .....	5
1. LINNASTUMISE PROTSESS JA MÕJU LOOMADELE .....	8
2. ELUTEMPO SÜNDROOM JA LINNASTUMINE.....	10
2.1 Linn kui elutempo muutusi soosiv keskkond .....	10
2.2 Muutused aeglasema elutempo suunas linnastumise kontekstis .....	12
3. SEOSED ISIKSUSE JA ELUTEMPO VAHEL – SEOSTE SÕLTUVUS KESKKONNAST, GENEETILISED SEOSED .....	15
3.1 Isiksuse sidumine elutempoga.....	15
3.2 Käitumise sõltuvus keskkonnast ja geenidest elutempo sündroomi raamistikus .....	16
4. ISIKSUSE JA KÄITUMISE UURINGUD LINNASTUMISE KONTEKSTIS.....	19
4.1 Ülevaade linnastujate isiksusest .....	19
4.2 Käitumismuutused linnastumise kontekstis .....	21
5. LINNASTUMISE ROLL ELUTEMPO SÜNDROOMI JA ISIKSUSE VAHELISTES SEOSTES .....	24
KOKKUVÕTE .....	28
SUMMARY .....	30
TÄNUAVALDUS.....	32
KASUTATUD KIRJANDUS.....	33
LIHTLITSENTS.....	39

## SISSEJUHATUS

Elukäiku (*life history*) saab defineerida kui evolutsiooni käigus väljakujunenud strateegiate kogumit, mis kaasab enda alla ellujäämist ja paljunemisedukust mõjutavad füsioloogilised ja anatoomilised kohastumused ning käitumistunnused (Ricklefs & Wikelski, 2002). Elukäiguteooria aluseks on seos täiskasvanud isendite ellujäämise ja sigimiskiiruse vahel. Näiteks selgitab elukäiguteooria aeglasemat sigimist, kui see tõstab isendi üleüldist kohasust (Ricklefs & Wikelski, 2002). Kuigi elusorganismide elukäigustrateegiad varieeruvad väga laias ulatuses, ei esine looduses tulenevalt ressursside piiratusest paljusid võimalikke elukäigutunnuste kombinatsioone (Gadgil & Bossert, 1970). Elutempo sündroomi hüpotees, mis koondab endasse varieeruvuse terves reas elukäigutunnustes, järjestab võimalikud looduses esinevad tunnuste komplektid „aeglane-kiire“ teljele (Jones *et al.*, 2008). Variatsioonid elukäigus, eriti ressursside investeerimisel endasse ja järglastesse, võivad peegeldada ühelt poolt sigimise ja terviseiga seotud tunnuste vahelisi geneetilisi seoseid, teiselt poolt aga fenotüübilisi vastuseid keskkonnatingimustele (Ricklefs & Wikelski, 2002). Võttes kõrvale klassikalise r- ja K- selektsiooni mudeli (järglaste kvantiteet vs kvaliteet, Macarthur & Wilson, 1967) tundub, et jaotumine teljel aeglane elu (turvaline) - kiire elu (riskantne) on loomulik osa elussüsteemide oraganiseerumisel ning erinevate elustrateegiate esinemine peegeldab evolutsioonilist vastust looduslikule valikule (Ricklefs, 2000).

Elukäiku kujundavad mehhanismid varieeruvad lähtuvalt populatsiooni koduks oleva keskkonna unikaalsusest, tagades populatsiooniti erinevad elukäigustrid (Ricklefs, 2000). Elukäigu variatsioone on näidatud aga ka populatsioonide siseselt, isendite tasemel (Réale *et al.*, 2010), mis viitab ühelt poolt võimalike elukäigustrateegiate geneetilisele taustale, teiselt poolt aga võimalusele, et elukäiguga seotud tunnustes võib esineda konkreetse isendi poolt kogetud keskkonnatingimustest sõltuv paindlikkus. Elutempo sündroomi saab kirjeldada kui komplekselt põimunud võrgustikku üksteisega seotud elukäigu-, füsioloogia ja eeldatavasti ka käitumistunnustest, mis eeldab arvestamist ökoloogiliste teguritega nagu kisklus, parasiidid, ressursikogum. Nende mõjul võivad eelmainitud tunnuste vahelised seosed sõltuvalt olukorrast kas tugevamaks või nõrgemaks muutuda (Réale *et al* 2010).

Elutempo sündroomi poolt pakutav analüütiline raamistik võimaldab empiirilisel hinnata populatsioonidevahelisi erinevusi või vastavalt keskkonnale ennustada selles elutsevatel liikidel potentsiaalselt esinevaid tunnuseid, hinnata kohasust ning märgata kohasusega seotud muutuseid.

Linnastumine on globaalne protsess. Inimtegevusega kaasnevad uued abiootilised ja biootilised tingimused (Alberti *et al.*, 2017), millest hinnangute järgi on mõjutatud lausa veerand kõikidest loomaliikidest (Seto *et al.*, 2012). Kuna linnastumise ulatus kasvab, nagu ka protsessi enda kiirus, siis selle mõjude mõistmine on nii loodukaitse kui ka evolutsioonibioloogia vaatepunktist kriitilise tähtsusega. Kuigi linnastumine on potentsiaalselt suureks ohuks elurikkusele (Seto *et al.*, 2012), on täheldatud, et urbaniseerunud keskkond võib võrreldes maapiirkondadega pakkuda hoopis selektiivset survet levendavat keskkonda liikidele, kes seal kohaneda suudavad (Marzluff & Neatherlin, 2006). Et linnastumise mõju liikidele ja populatsioonidele paremini mõista ja ette ennustada, on tähtis mõista selle globaalse protsessi mõju fenotüübilistele ja mikroevolutsioonilistele protsessidele (Alberti *et al.*, 2017).

Urbaniseerumisel on peamiseks uuritavaks taksoniks linnud, sest nende elukäiguga seotud füsioloogilisi tunnuseid (nagu oksüdatiivne stress, immuunsüsteem, sigimine ja sugulise valiku signaalid) on juba maapiirkondades elavatel liikidel/populatsioonidel laialdaselt uuritud (Sepp *et al.*, 2017). Seega on linnastumise kontekstis võimalik viia läbi mahukaid uuringuid liigisisel ja -välisel tasandil, võimaldades võrrelda tunnuseid inimtekkelises ning looduslikus keskkonnas. Elutempo sündroomi uurimisel on vajalik vastanduvate andmete olemasolu, mida laialdased linnu-uuringud ka pakuvad.

Kui varasemalt on kirjeldatud elutempo sündroomi kui elukäigutunnuste variatsioone aeglane-kiire teljele koondavat analüütilist raamistikku (Jones *et al.*, 2008), siis hiljutine suund käitumisökoloogias on ka isiksuse kaasamine elutempo sündroomi (Reàle *et al.*, 2010). Käitumistunnuseid stressiolukorras saab samuti paigutada reaktiivne-proaktiivne teljele, analoogselt kiire-aeglane teljel varieeruvatele elukäigutunnustele (Debecker *et al.*, 2016). Seega võiks elukäik teoreetiliselt määrata ka käitumismustrid.

Näiteks kiire elutempoga isendid kuuluksid proaktiivse, aeglase elutempoga isendid reaktiivse käitumise gruppi. Teemakohaste uuringute tulemused on aga vastukäivad.

Linnastumine kui evolutsiooniliselt uudne keskkonnagradiend annab seega võimaluse uurida käitumise ja elukäigutunnuste vahelist seost kiirete keskkonnamuutuste taustal.

Selle bakalaureuse töö eesmärgid on :

1. Anda ülevaade linnastumise ja elutempo vahelistest seostest.
2. Uurida, kui tugevalt on käitumistunnused seotud elukäigutunnustega, ja kas need seosed on pigem keskkonnast või organismist lähtuvad.
3. Selgitada välja, kas linnastumise käigus seosed elutempo ja käitumise vahel tugevnevad või nõrgenevad.

## 1. LINNASTUMISE PROTSESS JA MÕJU LOOMADELE

Inimeste populatsiooni kasvuga kannatavad ökosüsteemid järjest domineerivama inimtegevuse all, inimesed urbaniseerivad järjest uusi maa-alasid ning keskkonda tekivad uued biootilised ja abiootilised tingimused (Alberti *et al.*, 2017). Antropogeensed protsessid kujutavad endast ohtu elurikkusele, põhjustades elupaikade kadu ja muutusi biokeemilistes aineringetes (süsinikuringe, fosforiringe, lämmastikuringe, veeringe, Seto *et al.*, 2012). Statistika järgi on selle protsessi ulatus tõusuteel. Ennustatakse, et 2030. aastaks on globaalsel skaalal urbaniseerunud lisaks veel 5,87 miljoni km<sup>2</sup> suurune maa-ala ja võrdlus 2000. aasta andmetega näitaks selgelt selle ulatuse 185% kasvu (Seto *et al.*, 2012). Teemakohased ökoloogilised uuringud viitavad selgelt, et ulatuse laienemisel võimenduvad ka muutused keskkonna heterogeensuses ning häiringurežiimides (näiteks looduslike metsapõlengute sagedus, üleujutused jne.). On hinnatud, et globaalsel skaalal on umbes veerand kõikidest loomaliikidest mingil määral linnastumisest mõjutatud (Seto *et al.*, 2012).

Linnastumise käigus kujuneb keskkond inimese tahte järgi ning ulatus ei piirdu vaid konkreetse linnaga. Sotsiaalne, majanduslik ja kultuuriline inimtegevus on seotud ka teiste linnalähedaste asulatega ning võimendab niigi tugevat mõju keskkonnale, laiendades sellega linnastumisest tingitud ökoloogilise ja evolutsioonilise mõju ulatust linnapiiridest kaugemale (Alberti *et al.*, 2017). Linnastumisel muutub ressursside kättesaadavus – kaob ressursside juhusliku kättesaadavuse aspekt (Alberti *et al.*, 2017), sest keskkond on kujundatud vastavalt inimese vajadustele, mis eeldab stabiilsust. Näiteks linnades ja nende vahetus ümbruses kastetakse taimi põuaperioodidel, tagades urbaniseerunud keskkonnas elavatele loomadele vee ja taimsed toiteained rasketel põuaperioodidel (Shochat *et al.*, 2006; Pickett *et al.*, 1997). Linnastumisega kaasnevad muutused mikrokliimas ja ressursside kättesaadavuses, mis omakorda kajastuvad inimestega koos evolutsioneeruvate liikide elukäigus (Alberti *et al.*, 2017). Linnastumise kui globaalse protsessi uurimisel on täheldatud inimtegevuse mõju mikro-evolutsioneerumise tasandil. Mõju valikusurvele on viinud muutusteni populatsioonidünaamikas ning elukäigutunnustes (Alberti *et al.*, 2017).



Linna- ja maapopulatsioonide võrdlus linnastumise kontekstis viitab selgelt sellele, et antropogeensete tegurite mõju linnastuvatele loomade kohastumustele on suur ja evolutsioonilises mõttes kiire. Seda on täheldatud näiteks lindudel, kaladel, närilistel (Hendry *et al.*, 2008). Näiteks ameerika kaljupääsukesed (*Petrochelidon pyrrhonota*) on urbaniseerumise tulemusel hakanud pesitsema sildade all ning liiklusest tingitud suurenenud suremuse tõttu on valikusurve viinud kitsamate tiibadega isendid eelispositsiooni (Brown & Bomberger Brown, 2013). See on kiire ja kasulik kohastumus, parandades populatsiooni vastupidavus- ning manööverdamisvõimet uues keskkonnas.

Linnastumisele iseloomulik keskkonna killustumine kiirendab kohastumuste teket, sest isoleerib populatsioone ning soodustab geenitriivi. Ulatuse mõju sõltub loomast endast, näiteks võimest taluda inimtegevust ja sellega kaasnevaid uusi väljakutseid (Alberti *et al.*, 2017). Linnas elavad loomad ei puutu küll intensiivselt oma looduslike vaenlastega kokku, kuid kiiresti muutuvad biotilised ja abiotilised tingimused eeldavad urbaniseeruvalt isendilt pidevaid interaktsioone uute objektide ja olukordadega, sest ressursi saamine sõltub sellest. Näiteks musträstas (*Turdus merula*) on urbaniseerumisel edukas, kuna neofiilsed ja neofobsed käitumiskohastumised võimaldavad linnakeskkonna kiirete muutustega toime tulla (Miranda *et al.*, 2013). Linnastumise mõju tekitab survet keskkonnalt, andes unikaalseid võimalusi, õppimaks uusi käitumisi, muutmaks toidu hankimise meetodikat, toiduallikat ning kaitsekäitumist. Pidevalt väljakutseid esitav keskkond suunab isendeid ka omandatud oskusi sotsiaalselt edastama (Alberti *et al.*, 2017), suurendades erisust looduslikus keskkonnas ja linnas elavate populatsioonide vahel.

## 2. ELUTEMPO SÜNDROOM JA LINNASTUMINE

### 2.1 Linn kui elutempo muutusi soosiv keskkond

Analoogselt looduslike gradientidega, nagu kaugus ekvaatorist või kõrgus merepinnast, saab looduslike elupaiku kirjeldada inimõju tugevuse alusel, gradiendil looduslikust kuni täielikult inimtekkeliseni (Sepp *et al.*, 2017). Nii geograafiline laius kui ka elupaiga kõrgus merepinnast põhjustavad muutusi loomade elutegevuses (Jimenez *et al.*, 2014; Londono *et al.*, 2015), mis väljenduvad muutustena elutempos, hõlmates tunnuseid nagu sigimisedukus, ellujäämus, immuunvastus, oksüdatiivne stress, parasiidid ja sugulise valiku signaaltunnused. Sarnaselt eelmainitud looduslikele gradientidele kaasnevad linnastumisega erisused ressursside kättesaadavuses ja kiskluses. Optimaalse elutempo kujunemine on otsene vastus keskkonnamuutustele ning linnastumine, kui järjepidavalt kiirenev keskkonnamuutus, annab seega võimaluse hinnata ka loomade kohastumusi elutempo raamistikus (Sepp *et al.*, 2017).

Uue keskkonna puhul peab arvestama, et tegemist võib liigi jaoks olla hoopis ökoloogilise lõksuga ehk keskkonnaga, mida isendid sigimiseks eelistavad, kuigi see tagab madalama sigimisedu (Rodenhouse *et al.*, 1997; Sanz, 2001; Mänd *et al.*, 2005). Linnastunud keskkonna puhul on see võimalus eriti aktuaalne, sest evolutsioonilises mõttes tõuseb märgatavalt uute situatsioonide osakaal, levib reostus, piiratud on taimede ja loomade vaheline interaktsioon – kohastumuslikud muutused on kohalikele liikidele sunniviisilised (Charmantier *et al.*, 2017). Näiteks linnakeskkonna pesapaikade puhul võib küll täiskasvanud lindudele leiduda piisavalt toitu, kuid puudu võib tulla järglaste kasvatamiseks vajalikust toidust (Chamberlain *et al.*, 2009). Järglaste vähenemist arvu võib selgitada nii ökoloogilises lõksus elamisega kui ka elutempo suhtelise aeglustumisega ellujäämuse suurenemise tõttu (näiteks kiskluse vähenemisest, Sepp *et al.*, 2017). Linnakeskkond ökoloogilise lõksuna on stressirohke keskkond ning see võiks kajastuda kõrges stressihormoonide tasemes ja halvemas kehakonditsioonis, kui seda on maapiirkondades elavatel isenditel (Sepp *et al.*, 2017).

Musträsta puhul on leitud, et lühiajaline stressivastus linnastunud isenditel on madalam (Charmantier *et al.*, 2017; Partecke *et al.*, 2006). Linnades elavatel välusidrikutel (*Junco hyemalis*) on täheldatud vähenenud füsioloogilise stressi taset (Charmantier *et al.*, 2017). Linnalindude ja maalise eluviisiga lindude stressitaseme andmed kinnitavad üldist suunda, et linnakeskkond ei pruugigi olla lindude jaoks ökolõks, vaid keskkond, mis soosib aeglasema elutempoga kohastumist (Sepp *et al.*, 2017).

Elutempo sündroomi hüpoteesi aluseks on väide, et keskkonnatingimused suunavad elukäiku optimaalses suunas, mõjutades paljunemis-, käitumis- ja füsioloogiliste tunnuste omavahelisi lõivsuhteid (Martin *et al.*, 2006). Levinuim elutempo sündroomi uurimisobjekt on lindude klass, kus täheldatakse liikidevahelisi ja liigisiseseid erinevusi elutempos erinevatel laiuskraadidel ja kõrgustel. Näiteks erinevatel geograafilistel laiustel elavate täkside (*Saxicola*) puhul leiti märgatavaid sesoonseid erinevusi puhkeseisundi ainevahetustasemes (*resting metabolic rate*), mida seostatatakse erineva elueaga (Wikelski *et al.*, 2003). Linnastumine, kui uue keskkonna asustamine, võimaldab uurida elutempo muutumist sõltuvalt keskkonnagradiendist, evolutsiooniliselt suhteliselt uudes kontekstis. Linnastumise kontekstis on tehtud arvukalt lindude elutempoga seotud tunnuste uuringuid (ülevaade Sepp *et al.*, 2017). Näiteks musträsta puhul on täheldatud, et linnastunud populatsioonidel on pikem ja varasema algusega sigimisperiood, väiksem järglaste arv ja suurem ellujäämus, mille tagajärjeks on vanemate ja kogenenumate lindude suurem osakaal populatsioonis – aastavanuste musträstaste osakaal on maapiirkondade musträstapopulatsioonidega võrreldes märgatavalt väiksem (Møller, 2009). Uuringute alusel tundub, et linnakeskkond piirab lindude sigimistempot, kuid mitte sigimisedukust. Seega põhjus ei saa olla ressursside puuduses, vaid uute sigimisstrateegiliste kohastumiste tekkes. Vaadates lindude sigimist linnakeskkonnas läbi elutempo raamistiku, saab järeldada, et urbaniseerunud linnud on omaks võtmas aeglasemat elukäiku (Charmantier *et al.*, 2017). On leitud, et lindude ellujäämus linnas on kõrgem kui looduses, ning rohkem ressursse investeeritakse järglaste kvaliteeti, mitte kvantiteeti (Sepp *et al.*, 2017; Charmantier *et al.*, 2017; Isaksson *et al.*, 2018). Võib järeldada, et vähemalt osa linnuliike on võimeline keskkonnamuutustega kohanema, muutes oma elukäiku, sest aeglasema elutempoga isendite ellujäämus linnas on kõrgem (Sepp *et al.*, 2017).

## 2.2 Muutused aeglasema elutempo suunas linnastumise kontekstis

Elutempo sündroomi hüpotees eeldab, et aeglase elutempoga liigid panustavad rohkem ressursse iseendasse, näiteks suunavad rohkem ressursse immuunvastuse tugevusse, suurendamaks sigimisedukust hilisemas elus (Sepp *et al.*, 2017). Urbaniseerunud keskkond soosib tugevamat omandatud immuunsust – uuringutega on täheldatud, et urbaniseerunud lindudel on suurem pärani punääre, mis on kaasasündinud immuunsuse puhul oluline tunnus, (Giraudeau *et al.*, 2016). Linnades on tihtipeale suurem populatsioonitihedus, mis soodustab parasiitide levimist, ning liigid, kes kaasnevale negatiivsele mõjule paremini vastu peavad, on ka linnade koloniseerimisel edukamad (Møller, 2009). Tavapärasest erineva toiduvaliku tõttu tekib lindudel vajadus oma toitumisharjumusi uuendada, kuid see tähendab ka uute patogeenide levikut. Omandatava immuunsuse juures on tähtsad just sekundaarsed antikehad. Koduvarblase (*Passer domesticus*) linnastunud populatsioonidel täheldati kiiremat sekundaarsete antikehade tootmist (Martin *et al.*, 2006). Nende tootmisel on oluline roll lindudele omasel Fabriciuse paunal. Täheldati, et uute toiduallikate kasutuselevõtu puhul domineerivad linnud, kellel on suur Fabriciuse paun (Møller, 2009). Evolutsioneerumise mõttes eelneb uute toitumisharjumuste teke omandatud immuunsuse arenemisele, see omakorda väljendub Fabriciuse pauna suurenemises ning kokkuvõttes vastupidavuse tõusust parasiitidele (Møller, 2009). Seega eeldus, et linnastuvad liigid investeerivad vähem sigimisega seotud tunnustesse nagu sugulise valiku signaalid ning rohkem enda heaolusse (Sepp *et al.*, 2017), peab immuunsuse andmete põhjal paika.

Täiskasvanud isendi paranenud ellujäämus soosib ressursside investeerimist väiksemasse järglaste hulka (Martin *et al.*, 2000). Sigimisinvesteeringu hindamisel linnastumise kontekstis saab lähtuda ka välistesse sugutunnustesse investeerimise tasemest (näiteks värvuse intensiivsuse hindamine). Karotenoididel põhinevate värvuse ekspresseerimine on linnalindudel vähenenud, samas kui melaniini põhise värvumise erisusi on täheldatud vähem (Sepp *et al.*, 2017). Rasvatihasele (*Parus major*) iseloomulik must kaelus on linnastumise käigus väiksemaks jäänud (Senar *et al.*, 2014). Üks võimalik põhjus põhineb toiduallika muutusel. Linnas elavate röövikute karotenoidide sisaldus on madalam, kuigi keha mõõtmed on neil linnades suuremad (Isaksson & Andersson, 2007).

Kuna toiduga saab vähem karotenoide, siis on tõenäoliselt panustatakse neid rohkem enda tarbeks kui sugutunnustesse, mis on kooskõlas madala elutempo tunnustega (Sepp *et al.*, 2017).

Elutempo tunnuste juures on võtmetähtsusega ellujäämus ja pesakonna suurus (otsene seos elukäigu valikutega, Sepp *et al.*, 2017). Linnastumise tulemusel on pesakonna suurus vähenenud- muusträstastel, ka rasvatihastel ja sinitihastel (*Parus caeruleous*) on pesakonnad maal elavatel populatsioonidel märgatavalt suuremad (Chamberlain *et al.*, 2009). See on iseloomulik eelkõige väikestele värvuliste, kelle pesakonna suurus võib olla rohkem mõjutatud sigiva populatsiooni tihedusest (Sepp *et al.*, 2017). Üks potentsiaalne selgitus sigimise ajaraami nihkumisele ja väiksematele pesakondadele, on linnastumisega kaasnev kunstlik valgus ja lokaalne temperatuuri tõus (Charmantier *et al.*, 2017). Näiteks temperatuuri tõus rasvatihaste pesakastis muutis munemisaega varasemaks (Chamberlain *et al.*, 2009). On võimalik, et inimtegevusega ja linnastumisega kaasnev temperatuuritõus vähendab sigimiseelset energiakulu, lisaks sellele, et ressursside stabiilsus mõjub täiskasvanud isenditele kosutavalt (Chamberlain *et al.*, 2009).

Arvatakse, et võtmerolli kandvad ajendid aeglasema elukäigu suunas on vähenenud surve kiskjatelt ja suurem ressursside kättesaadavus (Sepp *et al.*, 2017). Kusjuures surve kiskjatelt ei pruugi olla nii tugevalt seotud kiskja populatsiooni suurusega, kuivõrd sagedusega, millal kiskjatel avaldub kiskjalik käitumine (Chamberlain *et al.*, 2009). Kuigi linnas võib kiskjate tihedus olla suurem kui maal (näiteks kodukassid), siis kisklusrisk saakloomadele on madalam (Fischer *et al.*, 2012). Tulemuseks on näiteks erinevus maapiirkonnas ja linnas elevate populatsioonide pesarüüstamise sageduses (Chamberlain *et al.*, 2009). Vähenenud surve kiskjatelt võimaldab omakorda kiiremini uue keskkonna uute väljakutsetega kohaneda. Linnalindude ohutunne on vähenenud – võrreldes väljaspool linna elavate lindudega on märgatavalt lühem see distants, millal lind end ohustatuna tunneb ja lendu alustab (Møller, 2009). Kiskluse taseme vähenemise ja toidu stabiilse kättesaadavusega suureneb aeglase elutempoga lindude kohasus ning neil on selektiivne eelis võrreldes kiire elutempoga lindudega (Sepp *et al.*, 2017).

Uurimustega on näidatud linna kui keskkonna suunavat mõju elukäigule. Muutused on toimunud immuunsüsteemiga seotud organite morfoloogias (Møller, 2009), on vähenenud ressursside panustamine välistesse sugutunnustesse (Sepp *et al.*, 2017), pesakonna suuruse muutust aeglasele elutempole omasemaks, on täheldatud mitmetel liikidel (Chamberlain *et al.*, 2009) ning füsioloogiline vastus stressile on linnastunud lindudel madalam kui maapiirkonnas elavatel (Charmantier *et al.*, 2017). Nende muutuste eelduseks on arvatavasti just stabiilsed ressursid ja vähene kisklusrisk (Sepp *et al.*, 2017), millele vihjab kõrgem täiskasvanud isendite ellujäämus linnakeskkonnas (Møller, 2009). Arvestades nende muutuste järjepidevust, on tõenäoline, et vähemalt osaliselt on muutused elukäigu- ja füsioloogilistes tunnustes tõlgendatavad kohastumuslike muudatustena aeglasema elutempo suunas, tingituna linnastumisest (Sepp *et al.*, 2017).

### 3. SEOSSED ISIKSUSE JA ELUTEMPO VAHEL – SEOSTE SÕLTUVUS KESKKONNAST, GENEETILISED SEOSSED

#### 3.1 Isiksuse sidumine elutempoga

Isiksuse integreerimine elutempo sündroomi on võrdlemisi hiljutine suund käitumisökoloogias (Réale *et al.*, 2010). Isiksust defineeritakse kui läbi aja ja kontekstide püsivaid eripärasusi käitumises (Kluen *et al.*, 2013). Isiksuse kontekstis uuritavad käitumistunnused hõlmavad vabalt elavatel loomadel aktiivsust, uurimisaltidust, julgust, agressiivsust ja sotsiaalsust (Careau & Garland, 2012). Isiksusetunnustega täiendatud elutempo sündroomi teooria püüab kaasata ka käitumistunnused aeglase-kiire elutempo teljele, rõhutades korrelatsioonis olevate käitumis- ja füsioloogiliste tunnuste tähtsust kohanemisel (Le Galliard *et al.*, 2013). Indiviidi tasandil täheldatakse püsivaid erinevusi aktiivuses, agressiivsuses, julguses ja uurimisaltiduses – need käitumiserisused võivad olla päritavad, omada rolli kohastumisel ning olla korrelatsioonis füsioloogiliste ja endokriinsüsteemi tunnustega (Kluen *et al.*, 2013). Kui selline varieerumine eksisteerib ja säilib ajas ja uue keskkonna kontekstis, tekib vajadus luua sellele adaptiivne selgitus. Varasemalt pole individuaalsetesse erinevustele käitumises suhtutud kui loodusliku valiku tagajärjel tekkinud variatsiooni, vaid variatsiooni, mis tekib kohastumusest sõltumata (Niemelä *et al.*, 2013). Sellest ka püüdi kaasata isiksust elutempo sündroomi, mis juba hõlmab füsioloogilisi ning immuunsüsteemi ja elukäiguga seotud tunnuseid (Kluen *et al.*, 2013).

Elukäigu ja isiksuse tunnused on multidimensionaalsed ning seega korrelatsiooni otsimine ühe isiksuse ja ühe elukäigu tunnuses vahel poleks mõttekas (Monceau *et al.*, 2017). Samuti peaks käitumistüüpide erinevus olema ennustatav elukäigu järgi, mille lõivsuhted peaksid teooria järgi omama suurt rolli isiksuste variatsioonis - individuaalsed erinevused kasvukiiruses, küpsuse saavutamisel ning sigimispotentsiaalis peaksid looma stabiilsed individuaalsed erinevused käitumises (Niemelä *et al.*, 2013). Järelikult peaks isiksuse ja elukäikude vaheline seos eriti tugevalt esile tulema sigimisedukusega seotud tunnuste puhul

– kellel on tulevikus suur potentsiaal sigida, peaks selle kasutamiseks käituma võrdlemisi ettevaatlikult (Niemelä *et al.*, 2013) ehk elama aeglasemalt.

Isenditevahelist erisust käitumistunnustes (aktiivsus, uurimisaltidus, julgus, agressiivsus, neofobsus) on uuritud paljudel liikidel (Monceau *et al.*, 2017). Kõige sagedamini on seni uuritud liigisisest julguse varieeruvust ehk käitumist potentsiaalselt ohtlikus keskkonnas – seda seostatakse isiksusega täiendatud elutempo sündroomi raames immuunsüsteemiga, parasiitidega kokkupuutumise tõenäosusega ning teisalt ellujäämuse ning järglaste hulgaga (Niemelä *et al.*, 2013; Réale *et al.*, 2010). Varem sigimisega alustavatele kiire kasvuga isenditele omastatakse madalat sigimispotentsiaali tulevikus ning käitumistunnuseid, nagu suurem aktiivsus, julgus ja agressiivsus.

### 3.2 Käitumise sõltuvus keskkonnast ja geenidest elutempo sündroomi raamistikus

Käitumistunnuseid saab analoogselt elukäigu tunnustega paigutada teljele, näiteks stressiolukorras käitumist paigutatakse sageli proaktiivne-reaktiivne teljele (Debecker *et al.*, 2016). Vaatamata mõlema gradiendi olemasolule, on neid keeruline omavahel kokku viia – näiteks kiililistel (*Odonata*) läbi viidud uurimuse käigus leiti, et kuigi toitumisharjumused ja julgus on omavahel seotud, siis julguse ja elukäigu vahel mingit seost ei teki (Debecker *et al.*, 2016). Jääb selgusetuks, kas käitumine kujuneb fenotüübiliselt elukäigule vastavaks või on suurem roll geneetilistel ja füsioloogilistel piirangutel (Niemelä *et al.*, 2013). Käitumissündroomide puhul peetakse määravaks just geene ja neuroendokriinsüsteemi, mis mõjutavad rohkem kui üht käitumistunnust ning kutsuvad seega esile sobivama käitumiskombinatsiooni (Debecker *et al.*, 2016). Ühene kontrolliv faktor omakorda tähendab seda, et erinevad käitumistunnused on omavahel korrelatsioonis ehk moodustuvad käitumissündroomid. Näiteks rasvatihased, kes on uurimisaltid ja julged uues keskkonnas, on samas ka agressiivsed, isegi liigikaaslaste suhtes (Kluen *et al.*, 2013). Kaasnevad käitumistunnused avalduvad keskkonnast või olukorrast sõltumata. Kui näiteks uurimisaltidus on agressiivsusega korrelatsioonis, ei pruugi see linnale iseloomulikult tihedas populatsioonis isendile kasuks tulla, kuid see on osa proaktiivsest käitumissündroomist.



Liigisiseselt käitumise fenotüübilisi erinevusi uurides on eesmärgiks välja selgitada, kas need on looduslikul valiku otsene tulem (Careau & Garland, 2012), sest elutempo muutumine on evolutsiooniline protsess ning isiksuse juurdehaakimine eeldab, et käitumissündroomid on selle protsessi osa. Selleks peab mõistma, kuidas erinevad fenotüübid saavad hakkama erinevates ökoloogilistes tingimustes, kuidas keskkonnatingimused mõjuvad kohasusele ning kui suures ulatuses on fenotüübilistel erisustel geneetiline alus (Careau & Garland, 2012). Füsioloogia ja käitumine on omavahel hormoonidega seotud (Kluen *et al.*, 2013). Enamike loomadel puhul stressiolukorraga kaasnevad füsioloogilised vastused aktiveeritakse organismis hüpotaalamuse—ajuripatsineerupealiste telje (*hypothalamus-pituitary-adrenal axis*, HPA) ning glükokortikoidide taseme tõusu kaudu (Kluen *et al.*, 2013). Samas glükokortikoidide (nagu kortikosterooni) kontsentratsiooni seostatakse lindudel ka isiksusega, vähemalt stressitingimustes (Cockrem *et al.*, 2012). HPA aktiivsus ning sümpaatilise ja parasümpaatilise närvisüsteemi aktiivsus erineb individuaalsel tasandil, kui paigutada isendid käitumise järgi proaktiivne-reaktiivne teljele (Kluen *et al.*, 2013) – stressiolukorras reageerib tugevalt proaktiivse isendi sümpaatiline närvisüsteem, samas reaktiivsetel ehk vähem agressiivsetel ja arglikumatel isenditel toimub reageerimine pigem HPA kanali ja glükokortikoidide taseme tõusu kaudu (Careau & Garland, 2012). Seega on mõned käitumistunnused rohkem hormoonidest sõltuvad kui teised, ning hormoonid omakorda on sõltuvad geenidest.

Samas ei leia ülalkirjeldatud korrelatsioonid tihtipeale kinnitust analoogsete uurimuste korral – näiteks hiirtel (*Peromyscus maniculatus*) leiti hormonaalne/geneetiline seos puhkeasendi metabolismi ning uurimisaltiduse vahel (Careau *et al.*, 2011) ning varasemalt oli omakorda rasvatihastel leitud seos kortikosterooni ja uurimisaltiduse vahel (Baugh *et al.*, 2012). Järelikult mõjutavad metaboolset süsteemi samad geenid, mis uurimisaltidustki kontrollivad (Kluen *et al.*, 2013). Samas Careau ja Garlandi (2012) poolt kajastatud paralleelses uurimuses leiti väga vähe korrelatsioone stressihormoonide taseme, metabolism ja käitumise vahel. Seega ühest küljest leitakse, et hormoonid/geenid on seovad omavahel mitmeid käitumistunnuseid korruga (Kluen *et al.*, 2013), kuid isiksusega täiendatud elutempo sündroomi hüpoteesi kinnitamiseks ei leita tugevat korrelatsiooni elutempotunnustega seotud füsioloogiliste tunnuste ning geenidest tingitud käitumiskomplekside vahel.

Ka lumelammastel (*Ovis canadensis*) läbiviidud uuringu tulemused viitasid eeldustele vastupidiselt sellele, et julgemad isendid olid arglikutest pikaealisemad (Réale *et al.*, 2009), kuigi proaktiivsemat isiksust peetakse kiirema elutempo tunnuseks. Järelikult võib ökoloogiliste tegurite mõju erinevate eluloo- ja käitumistunnuste vahelise seoste hindamisel omada geneetiliselt fikseeritud seostest tähtsamat rolli (Réale *et al.* 2010). Siberi vöötoravatel (*Tamias sibiricus*) tehtud uuringutega leiti, et pealiskaudsed ümbruskonnauurijad (proaktiivne ehk kiirele elutempole viitav tunnus) omavad suuremat territooriumi, olles seega ka peremeheks rohkematele parasiitidele (nagu puugid) ning on tõenäolisemad nakkusi kandma (Boyer *et al.*, 2010). Tundlikkus haigustele, pikaealisus ja immuunsüsteemi tugevus on kindlasti seotud ellujäämusega ning need iseloomustavad valitud elutempostrateegiat, kuid kaasnev isiksus, kuigi kohati elutempoga kattuv, tundub varieeruvat elutempost sõltumata.

Aastal 2013 viidi kilklaste hulka kuuluvat *Gryllus integer* liigi põhjal läbi käitumise (julguse, ennetava kaitsekäitumise), immuunsüsteemi ja elukäigu tunnuste vahel fenotüübilisi ja geneetilisi seoseid otsiv uurimus (Niemelä *et al.*, 2013). Selle käigus kinnitati, et immuunsüsteemi (selle kilgi puhul kapseldamise (*encapsulation*)) ning elukäigutunnuste fenotüübilised korrellatsioonid sobitusid omavahel ka geneetiliselt - järelikult seosed ei piirdu vaid individuaalse elukäigustrateegia valikuga, vaid on pärilikult edastavad ka järglastele ehk on evolutsiooni mõjutavad (Niemelä *et al.*, 2013). Positiivne seos leidis julguse ja immuunsuse vahel, kuid ainukene geneetiline seos käitumise ja elukäigu tunnuste vahel oli tardumise (ennetav kaitsekäitumine kilkidel) ning immuunsüsteemi vahel (Niemelä *et al.*, 2013). Ka selle seose puhul puudus samas märgatav mõju geneetilisele variatsioonile (Niemelä *et al.*, 2013). Järelikult fenotüübilised korrellatsioonid ei pruugi ilmtingimata seostuda geneetilistega. Tekkinud positiivset fenotüübilist seost saab tõlgendada ka ressursi külluse kaudu – immuunkompetentsemad isendid on vastupidavamad parasiitidele, seega on nad ka julgemad ja uurimisaltimad ning pärsivad kaitsekäitumist (Niemelä *et al.*, 2013). Kilvide uurimus toetas varasemat teooriat, et elutempo sündroom on pigem elukäigutunnustel põhinev (Niemelä *et al.*, 2013) ning geneetilise toe leidmine isiksuse kaasamisele osutus raskeks.

## 4. ISIKSUSE JA KÄITUMISE UURINGUD LINNASTUMISE KONTEKSTIS

### 4.1 Ülevaade linnastujate isiksusest

Loomad puutuvad pidevalt kokku uute keskkonnast tingitud väljakutsetega, nagu interaktsioonid teiste isenditega, muutused ressurside kättesaadavuses ning häiringud keskkonnas (Miranda *et al.*, 2013). Loomade ellujäämus ja sigimisedukus sõltub sellest, kui kohane on nende reaktsioon sellistele muutustele. Sellest ka eeldus, et püsivad muutused käitumises on vastus keskkonnamuudatustele (Miranda *et al.*, 2013). Looma isiksust seostatakse ökoloogiliste protsessidega nagu linnastumine (Miranda *et al.*, 2013). Linn kui kiirelt laienev keskkond hõlmab loomade jaoks uusi antropogeenseid, ohtlikke ja samas potentsiaalselt tulusaid tingimusi. Seega soosib linnakeskkond ka isendeid, kellel on kohasem käitumissündroom (loomade isiksus) (Miranda *et al.*, 2013). Käitumissündroome ehk isiksusi jaotatakse kirjanduses stabiilselt püsivaks käitumismustriks ning olukorrapõhiseks käitumiseks, mis on pigem juhuslik ja ei pruugi sõltuda isiksusest (Miranda *et al.*, 2013). Nende eristamine võib kohati olla raske, seega enamasti tehakse käitumise kohta järeldusi stressiolukorrast lähtuvalt, sest stressitingimuste leevendamiseks on vajalik looma käitumuslik vastus ja potentsiaalselt avalduvad individuaalsed erinevused. Üldjoones varieerub stressivastus teljel proaktiivne-reaktiivne (Senar *et al.*, 2017). Linnastumine annab võimaluse uurida käitumuslikke variatsioone, näiteks nihkeid proaktiivne-reaktiivne teljel.

Linn kui keskkond on paratamatult seotud inimtegevuse vahetu lähedusega ning see võib osutada problemaatiliseks liikidele, kellel on madal riskialtidus ja hirmutaluvus (Charmantier *et al.*, 2017). Näiteks on linnastumise kontekstis sageli uuritud riskialtidust, mille indikaator lindude puhul on minimaalne kaugus ohust, millal lind tunneks ennast piisavalt ohustatuna, et lennata turvalisele kaugusel. Mida minimaalsem see distants on, seda kohasem ja riskialtim on lind urbaniseerunud keskkonnas (Møller, 2009). Linn on lindudele uus keskkond ning suurem proaktiivsus võib olla seletatav liigisisese fenotüübilise plastilisusega.

Avaldub suur liigisiselt varieeruvus mitmetes kohasusega seotud tunnustes ning teatud fenotüübid on urbaniseerunud keskkonnas rohkem soositud (Charmantier *et al.*, 2017). Kuna urbaniseeritus on tuletatud kohastumus, mille plastilisuse piirid on eelkõige määratud looduses elavate populatsioonide poolt, siis kõik hinnangud fenotüüpide kohta on tehtud looduses elavatest populatsioonidest lähtudes (Møller, 2009). Isendid valivad elupaika vastavalt oma fenotüübile ning sellega suurendavad kohaliku populatsiooni kohasust, linn aga soosib kõrge fenotüübilise plastilisusega isendeid (Charmantier *et al.*, 2017). Eriti ilmneb see uue keskkonna koloniseerimise algfaasides, kus lindude puhul on fenotüübilist plastilisust täheldatud näiteks linnulaulu ja pesitsuskäitumise puhul (Sepp *et al.*, 2017). Eelduste kohaselt on proaktiivsemad isendid linna koloniseerimise algfaasis edukamad, kuigi pikas perspektiivis osutuvad kohasemaks just reaktiivsemad isendid, sest on uues keskkonnas tasakaalukamad (Charmantier *et al.*, 2017). Järelikult võib proaktiivsemate lindude suurem osakaal linnades sõltuda rohkem linnastumise protsessi astmest ning lühikese ajaraami tõttu hinnatakse üle proaktiivsuse perspektiivset rolli, kuigi tegelikult võetakse omaks aeglasemat elukäiku.

Nagu eelnevas kilke analüüsinud peatükis selgus, siis oli käitumise (julgus, ennetav kaitsekäitumine) ning elukäigu ja elutempoga seotud tunnuste (immuunvastus) geneetiline seos nõrk (Niemelä *et al.*, 2013). Uurimus ei kattunud isiksust kaasava elutempo sündroomi teooriaga ning toetab teooriat, et käitumuslikud tunnused on määratud pigem keskkonna poolt. Järelikult on muutused käitumises vihje muutustele keskkonnas (Careau & Garland, 2012). Linn on loomadele uus keskkond uute tingimustega, vähenenud surve kiskjatelt võib muuta olemasolevaid käitumissündroome ning just linnastumise uurimine võib aidata mõista seoseid isiksuse keskkonnast sõltuvuse, elukäigu ja käitumise vahel, sest looduses ja linnas elavate loomade erinevat käitumist on täheldatud mitmetes töödes (Bokony *et al.*, 2013; Papp *et al.*, 2015 jpt).

## 4.2 Käitumusmuutused linnastumise kontekstis

Arvatakse, et edukat linnastumist võimaldab isendi innovatiivsus ja kognitiivne võimekus, peegeldades isendi käitumise plastilisust (Ducatez *et al.*, 2017). Seega uued käitumuslikud kohastumused peaksid kujunema eelkõige uues keskkonnas, näiteks linnas. Linnas on paljud ressursid seotud inimtegevusega (nt pakendatud kujul toit), nõudes loomadelt innovatiivset lähenemist selle kasutamiseks (Sol *et al.*, 2011). Innovatiivsus sõltub sellest, kuidas isend läheneb uudsuse pakutud väljakutsetele (Sol *et al.*, 2011). Käitumissündroomist võib lähtuda isendi reaktsioon uudsetele väljakutsetele (kas läheneda või vältida), ning see omab innovatiivsusele vastavalt pärssivat või soodustavat mõju (Sol *et al.*, 2011). Kuna linnastumine nõuab innovatiivsust, siis isiksus, mis seda soosib, on vähemalt linnastumise algfaasis olulise tähtsusega. Näiteks kõrgelt urbaniseerunud keskkonnast pärit harilik mainakuldnokk (*Acidotheres tristis*) näitas üles suuremat innovaativsust kui vähem urbaniseerunud keskkonnast pärit linnud, kuigi puudusid erinevused morfoloogias, vanuses või soos (Sol *et al.*, 2011). Innovatiivsus on omadus, mis sobivas keskkonnas rakendatuna kaalub üle selle riskid (Sol *et al.*, 2011) ehk proaktiivsemad isendid on paremini valmistunud eluks linnakeskkonnas.

Mitmete uuringute alusel tundub, et vastavalt linnas ja väljaspool linna elavate liigikaaslaste edukuse taga on käitumuslikud kohastumused (Ducatez *et al.*, 2017), mis on nii maa- kui ka linnapopulatsioonide puhul näidanud ajalist püsivust (Miranda *et al.*, 2013). Enamus neist on seotud riski vältimise ja riskialti käitumisega. Näiteks Barbadosse leevikese (*Loxigilla barbadensis*) linnapopulatsioonid on julgemad ja riskialtimad kui maal elavad liigikaaslased (Ducatez *et al.*, 2017). Julgust ja riskialtidust mõlemat seotakse proaktiivse käitumissündroomiga. Stressiolukorras kuulub sinna hulka arvatavasti ka agressiivsus (Koolhaas *et al.*, 1999; Senar *et al.*, 2017). Samas urbaniseerunud muusträsta populatsioonide näitel pole suudetud leida korrelatsiooni julguse ja agressiivsuse vahel (Miranda *et al.*, 2013) ehk käitumusliku kohasuse vaatepunktist tunduvad need alluvat ikkagi erinevatele stiimulitele. Vaatamata linnastunud rasvatihaste uurimisaltist käitumisest ja muudest proaktiivsetest tunnustest, ei erinenud nende agressiivne käitumine käsitlemisel maapiirkonna ja linnastunud populatsioonide

vahel (Charmantier *et al.*, 2017). Hilisem, samuti rasvatihastel läbiviidud uuring, tõi sisse ka soolise erinevuse. Leiti, et üldjoones olid agressiivne käitumise erinevused (nokkimine käsitlemisel) pidevad ja keskkonnast sõltumatud (Senar *et al.*, 2017). Ainuke seos urbaniseerumise ja nokkimise vahel leidis isaste isendite puhul, mis kattub eeldusega, et isased on üldjoones agressiivsemad kui emased, ning urbaniseerunud isased rasvatihased on maa-piirkondades elavatest agressiivsemad (Senar *et al.*, 2017). Kui arvestada, et sigiva populatsiooni tihedus linnas on potentsiaalselt kõrgem ning territooriumid piiratud, siis proaktiivsem käitumine isastel rasvatihastel oleks kui kohane käitumisfenotüüp (Senar *et al.*, 2017). See viitab sellele, et käitumise kujunemine linnades ei ole juhuslik ning mahub käitumisplastilisuse piiridesse (Senar *et al.*, 2017). Nagu Bateman'i printsiip ütleb - isased ja emased erinevad oma kohasuse optimumide poolest (Schulenburg *et al.*, 2009). Emased on kohasemad kui investeerivad rohkem ressursse pikaajalisesse ehk ka immuunsusesse, ning isased on kohasemad, kui investeerivad rohkem sigimisega seotud tunnustesse (Schulenburg *et al.*, 2009). Järelikult võib sigimine olla stiimuliks, miks linnastumisel isased linnud on kohati agressiivsemad, isegi kui proaktiivsemaks nihkuvat käitumise korral seda tavaliselt ei täheldata.

Linnade koloniseerimisel esinevad käitumuslikud nihked/variatsioonid käitumistunnuste telgedel on taksonoomiliselt küllaltki lai nähtus, putukatest kuni imetajateni (Miranda *et al.*, 2013). Uuritakse siiski samasuguseid või analoogseid tunnuseid. Näiteks käsitlevad mitmed tööd neofiilsust ja neofobust, mis määravad selle, kuidas isend uue keskkonna uute ärritajatega hakkama saab, see on eelduseks innovatiivsele ja julgele käitumisele ning ellujäämisele linnakeskkonnas. Identsetes tingimustes kasvatatud maapiirkonnast ja urbaniseerunud alalt pärit muusträstastel uuriti neofiilse (lähenemine uudsele objektile tuttavas keskkonnas) ja neofobse käitumise (uudse objekti vältimine toiduotsimisel) erisust (Miranda *et al.*, 2013). Tulemused ei näidanud väga tugevat seost neofiilsuse ja neofobuse vahel, kuid nõrga korrelatsiooni esinemine viitab siiski käitumisjoonte kuuluvusele samasse käitumissündroomi. Samas ei saa välistada neid käitumisi esile kutsuva stiimuli erisust, kuigi mõlemad on käitumisvastused uuele ärritajale (Miranda *et al.*, 2013). Neid kahte tunnust eraldi vaadates leiti, et maalt pärit populatsioonidega võrreldes on linnalindudel mõlema, neofobse ja neofiilse käitumise esinemine järjepidavam ja kinnistunum. Seega leidub keskkonnast tingitud erisus käitumises (Miranda *et al.*, 2013). Neofiilia vähenes, kui

riskides saadav informatsioon ei oma isendile väärtust (näiteks ei ole toiduga seotud) ja neofobia suurenes ohu tõusuga (Miranda *et al.*, 2013). Järelikult linnastumise algaasis oleks isenditel kasulik vähendada oma neofobiat ning suurendada neofiiliat, et edukalt õppida uute stressiallikate juuresolekul antropogeensete ressursside haldamist (Miranda *et al.*, 2013). Kui pidevalt uudsega kokku puutuda, siis aja möödudes muutub taluvus selle suhtes ning neofobia võib veelgi väheneda (Tryjanowski *et al.*, 2016), samas on selleks ajahetkeks isend kogunud piisavalt teavet keskkonnast, et olla kinnisem uue teabe suhtes; on võimalik ka paralleelne neofiilia vähenemine linna koloniseerimise kulgedes (Miranda *et al.*, 2013).

Loomulikud muutused linnastunud ja maal elavate populatsioonide käitumises võivad tekkida kahe evolutsioonilise protsessi tulemusena – käitumistunnuste/käitumissündroomide mikroevolutsioon keskkonnas, mis eeldab uut optimaalset käitumist, või suunatud geenivoolust tingitud käitumistunnuste/käitumissündroomide muutus eeldusel, et linna koloniseerimine on isiksusest sõltuv (Miranda *et al.*, 2013). On ka tõenäoline, et mõlemad mehhanismid toimivad samaaegselt ning erinevatel linna koloniseerimise astmetel on ka erinevad käitumisoptimumid (Miranda *et al.*, 2013). Seega lindude neofiilia ja neofobia uurimuste põhjal saab järeldada, et linnade koloniseerimine toimub uurimisaltide, neofiilsete ja vähese neofobiaga isendite poolt – need omadused võimaldavad linna kui uut keskkonda efektiivselt kasutada (Tryjanowski *et al.*, 2016). Seda on täheldatud rasvatihaste puhul, kes on tihtipeale kohalikest linnuliikidest uurimisaltimad uute inimtekkeliste toidukohtade juures (Tryjanowski *et al.*, 2016). Kui kõrge neofiilia ja madala neofobiaga isendid on avastanud linna, siis toidurohkus tõstab nende elukvaliteeti maapiirkonnas elavate populatsioonide omast kõrgemaks (Tryjanowski *et al.*, 2016). Samas hilisemal linna koloniseerimise astmel oleks juba kasulik neofobia suurenemine ja neofiilia vähenemine, sest saavutatud edu säilitamisel on ettevaatlikkus kasulik (Miranda *et al.*, 2013). Järelikult täheldatud muutused isiksuses linnastumise kontekstis sõltuvad pigem sellest, kui kaugel on linna koloniseerimise protsess.

## 5. LINNASTUMISE ROLL ELUTEMPO SÜNDROOMI JA ISIKSUSE VAHELISTES SEOSTES

Elutempo sündroomi teooria ütleb, et isendid, kes kogevad erinevaid keskkonnatingimusi, peaksid varieeruma ka füsioloogiliste ja käitumistunnuste poolest (Sol *et al.*, 2018). Selle aluseks on paratamatus, et samaaegselt pole isendil võimalik maksimeerida oma sigimispotentsiaali ega ellujäämist (Sol *et al.*, 2018). Nende kahe tunnuse vaheline lõivsuhe annab aluse aeglane-kiire teljele (Sol *et al.*, 2018), mis on elutempo sündroomi keskne element. Uurimused lindudel viitavad linnastumise gradiendil esinevatele erisustele aeglase-kiire elutempo teljel (ülevaade Sepp *et al.*, 2017.). Linna- ja maalindude vahel võib näha erinevusi elutempoga seotud tunnustes nagu sigimisedukuses, ellujäämus, immuunvastus, oksüdatiivse stressi tase, vastuvõtlikkus ja taluvus parasiitide suhtes ja sugulise valiku signaalidesse investeerimine (Sepp *et al.*, 2017; Careau & Garland, 2012; Klueen *et al.*, 2013). Linnalinnud investeerivad vähem sigimisse, nii sulestikuvärvusesse (Sepp *et al.*, 2017) kui ka pesakonna suurusesse (Chamberlain *et al.*, 2009). Lähtuvalt olulisimatest elukäigutunnustest (ellujäämus ja hooajaline investering sigimisse) on linn aeglast elutempot soosiv keskkond ehk isiksust kaasava hüpoteesi kohaselt peaksid aeglase elutempoga populatsioonid/isendid/liigid omama reaktiivset isiksust (madal uurimisaltitudus, vähem agressiivsed, arglikud, ettevaatlikud, Dubuc-Messier *et al.*, 2017) ehk isiksust, mis soosib kõrgemat täiskasvanud isendi ellujäämist (Sol *et al.*, 2018) ning selle arvelt ka madalamat investeringut sigimisse. Looduslikus keskkonnas tunduvad need seosed paika pidavat, aeglasema elutempoga linnud on vähem riskialtid ja reageerivad ohule varem (lennualustamise kaugus) (Sol *et al.*, 2018).

Käitumuslike ja füsioloogiliste kohastumuste tekkele eelneb muutus keskkonnas. Linnastumine kui uus keskkond on inimõjule iseloomulikult kiiresti muutuv ning linna asustamine nõuab isenditelt ka selle võrra kiiremat kohastumist, kui seni evolutsiooni käigus on kogetud (Sih *et al.*, 2010). Seetõttu on just käitumise plastilisus linnastumisel oluline, geneetilisel tasandil muutuste jõustumine pole ajaliselt tihtipeale võimalik – näiteks rottide hiljutisi inimõju tõttu fenotüübilisi muutusi uurides leiti, et muutused on seletatavad fenotüübilise plastilisuse kaudu, mitte vahetult geenidest tingitud (Hendry *et al.*, 2008).



Seega käitumissündroomid ja nendest lähtuvad fenotüübid on suuresti ökoloogilistest tingimustest sõltuvad (Dubuc-Messier *et al.*, 2017), aga mõjutatavad ka geenidest nagu SERT (seratoniini transporter geen), mida seostatakse näiteks hirmu ja reaktsiooniga uutesse ärritajatesse (Timm *et al.*, 2018). Rasvatihastel on täheldatud uurimisalti käitumise sõltuvust ressursside kättesaadavusest ja populatsiooni tihedusest (Dubuc-Messier *et al.*, 2017). Sellised kohastumisi soodustavad vihjed keskkonnas on aluseks, mille järgi loomad hindavad oma elupaiga kvaliteeti (Sih *et al.*, 2010) ning sellega ka valitud elutempo kohasust – kui keskkond soosib kõrget täiskasvanu ellujäämust ja sigimispotentsiaali jaotumist pikema aja peale, siis võetakse omaks aeglasem elutempo, ning isiksust kaasava hüpoteesi järgi ka reaktiivsem isiksus (Dubuc-Messier *et al.*, 2017).

Inimmõjutustega keskkond, nagu linn, nõuab lühikese aja jooksul ulatuslikke kohastumuslikke pingutusi ning isendid, kelle käitumise plastilisuse piiresse need kohastumused jäävad, saavad edukalt seal keskkonnas hakkama (Sih *et al.*, 2010). Esmaste koloniseerijate edu taga on proaktiivsem iseloom, mida seostatakse kiirema elutempoga ehk esmasel koloniseerimisel on edukad just kiire elutempoga isendid, sest nad on julgemad, vähese neofobsusega ning näitavad üles neofiilset käitumist (Miranda *et al.*, 2013). Linnastumise kontekstis investeeritakse ellujäämusesse ning väheneb sigimise intensiivsus, kuid säiluvad siiski proaktiivse käitumissündroomi tunnused. Samas leidub ka erandeid, mis lähtuvad uuritud käitumistunnusest. Näiteks on täheldatud, et laulusidrikute (*Melospiza melodia*) linnastumisel hakkab juba mõne generatsiooniga agressiivsus vähenema (mis on kooskõlas aeglasema elutempoga) ja kaob korrelatsioon agresiiivsuse ja julguse vahel, maal elavatel populatsioonidel seda see-eest ei täheldatud, korrelatsioon jäi püsima (Scales *et al.*, 2011). Seega käitumissündroomid ei jää linnastumisel püsima sellisel kujule nagu nad on. Samas riskialti käitumise seos elutempo tunnustega on varieeruv ka maapiirkondades. Kaelus-kärbsenäpp (*Ficedula albicollis*) oli mudelorganismiks uurimisel, kus otsiti seost käitumise, ellujäämuse ja sigimise vahel maapiirkonnas (kiirem elutempo) elaval populatsioonil. Leiti, et riskialtim käitumine oli eeldatult negatiivselt seotud ellujäämusega, kuid positiivne seos riskialtiduse ja järglaste arvu vahel üllatavalt nõrk (Jablonszky *et al.*, 2018) ehk käitumine ei pruugi omada elutempo raames varem eeldatud rolli. Paralleelselt käitumissündroomide lagunemisega muutuvad mõned käitumistunnused linnades aeglasemale elukäigule sobivamaks. Kuigi säilib uue keskkonna asustamist soosiv

üldine proaktiivne käitumismuster, suureneb siiski urbaniseerumise protsessi edenedes ettevaatlikkus (optimiseerub neofobia ning väheneb neofiilia, Miranda *et al.*, 2013) vastavalt sellele, kuidas keskkond seda soosib. Seega linn kui keskkond soosib aeglasemat elukäiku, kuid mõjub samas käitumistunnustele ja nendevahelistele seostele (Scales *et al.*, 2011).

Mõistmaks linnastumise rolli nendel muutustel, peab süvenema teguritesse, mis looduslikus keskkonnas määravad käitumise. Üks nendest on kiskjate surve, sest käitumuslik vastus kiskjate survele kompenseerib füsioloogilisi ja morfoloogilisi puudujääke (Sih *et al.*, 2010). Näiteks inimõjust puutumata keskkonnas tähendab proaktiivsus ühtlasi ka haavatavust kiskjate suhtes, väheneb ellujäämus ning seda kompenseeritakse kõrge sigimispotentsiaaliga (Dubuc-Messier *et al.*, 2017). Metsikutel kilgipopulatsioonidel tehtud uuringute põhjal tundub, et julguse määrab looduslik valik läbi kiskja surve (Niemelä *et al.*, 2013). Kuna linnastumisel väheneb surve kiskjatelt (Fischer *et al.*, 2012), siis avaneb urbaniseerunud isenditel võimalus olla paindlikum ehk linnastumise kontekstis julgem (Scales *et al.*, 2011). Urbaniseerunud laulusidrikutel leitud korrelatsioonikadu käitumissündroomi- siseselt viitab sellele, et käitumissündroomid võivad kaduda tingimustes, kus muutub riskitaju ja surve kiskjatelt. Seda täheldatakse erinevate taksonite puhul – näiteks ogalike (*Gasterosteidae*) puhul tekib seos julguse ja agressiivsuse vahel siis, kui on surve kiskjatelt. Ahvenaliste (*Perciformes*) seltsi perekonda *Stegastes* kuuluva *Stegastes leucosticuse* puhul on täheldatud, et agressiivsust kaasavad käitumissündroomid kaovad, kui elatakse kõrge kvaliteediga keskkonnas (Scales *et al.*, 2011). Linn on vähenenud kiskjate surve ja ressursside kättesaadavuse tõttu kvaliteetne keskkond, mis suunab aeglasemat elutempo omaks võtma. Samas linnastumise kontekstis purunevad käitumissündroomid, mis isiksust kaasava elutempo sündroomi raames peaksid samuti järgima aeglane (reaktiivne isiksus) – kiire (proaktiivne isiksus) telge (tabel 1). Järelikult, linnastumise kontekstis kaob seos isiksuse ja elutempo sündroomi vahel ning erinevused maa ja linna populatsiooni isiksustes on seletatavad keskkonnast tingitud käitumusliku plastilisuse abil. Linnastunud lindudele sobib hästi aeglane elutempo ning isiksus, mis on ettevaatlik, kuid hõlmab piisavalt proaktiivseid tunnuseid, saamaks hakkama kiiresti muutuvast inimtekkelises keskkonnas.

Tabel 1. Näiteid uurimustest, mis analüüsivad linnastumise mõju käitumissündroomidele ning käitumistunnuste seoste elukäigutunnustega.

<b>Uurimisobjekt</b>	<b>Olulisim leid</b>	<b>Viide</b>
Ülevaateuurimus 300 linnuliigiga	Seos suurema riskialtiduse (lendutõusmise distant, flight initiation distance) ja kiirema elutempo vahel esines väljaspool linna, kadus linnades elavatel lindudel.	Sol <i>et al.</i> , 2018
Rasvatihane	Linnalinnud olid maalindudest agressiivsemad ja paindlikuma käitumisega (käitumise korduvus oli linnalindudel madalam)	Hardman & Dalesman, 2018
Rasvatihane	Uurimiskäitumine ja julgus olid korrelatsioonis maalindudel, aga linnalindudel mitte. Puudus korrelatsioon DRD4 geeni polümorfismi ja käitumise vahel.	Riyahi <i>et al.</i> , 2017
Rasvatihane	Linnastunud lindude pesakonna suurus oli väiksem, samas puudusid erisused maapiirkonna ja linnalindude sigimisedukuses.  Leiti proaktiivsemale käitumissündroomile omaseid tunnuseid linnastunud lindudel.	Charmantier <i>et al.</i> ,2017
Rasvatihane	Linnalindude stressikäitumine erines maapiirkonna lindude omast ning hõlmas proaktiivse käitumismustri tunnuseid.	Senar <i>et al.</i> , 2017
Musträsta	Võrreldes maapiirkonna lindudega on linnastunud lindude neofiilsed ja neofobsed käitumismustrid järjepidavamad ning keskkonnast sõltuvad, võimalik on nende esinemise sõltuvus linnastumise faasist.	Miranda <i>et al.</i> , 2013
39 iseseisvat urbaniseerimise uurimust maa- ja linnapopulatsiooni vahel	Aeglasemale elutempole viitavad muutused linnastunud lindude elutempotunnustes ja immuunsüsteemiga seotud organite (Fabricuse paun) tööd edendavad morfoloogilised muutused, mis on samas eelduseks innovaatilisemale käitumisele.	Møller, 2009

## KOKKUVÕTE

Selle uurimuse eesmärk oli anda ülevaade linnastumise ja elutempo vahelistest seostest, uurida käitumise seost elukäigutunnustega, selle seose sõltuvust keskkonnast ning organismist endast. Need seosed peaksid avalduma just linnastumise kontekstis, sest linn kui uus keskkond on inimõju tõttu globaalselt kiirelt kohastumusi indutseeriv ning tagab linnastuvatele liikidele stabiilsed ressursid ja vähendab kisklusriski. Need ökoloogilised tegurid omavad aga arvatavasti võtmerolli elukäikude kujunemisel. Loodetav tulem oli linnastumise kontekstis uurida isiksuse ja elutempo vahelisi seoseid ning hinnata, kas isiksust kaasaval elutempo sündroomile leidub linnastumise kontekstis piisavalt tõendeid. Samuti soovisin uurida, kas eeldatud aeglasemat elutempot omaks võttes kaasneb linnalindudel füsioloogiliste või geneetiliste piirangute tõttu ka reaktiivsem isiksus, või on isiksuse ja elutempo vaheline seos seni arvatust paindlikum ning keskkonnast sõltavam.

Kasutatud materjalid sisaldasid vastandlike liigisisesid andmeid käitumise ja elukäigutunnuste kohta erinevates keskkondades ( populatsioonid maapiirkonnas / populatsioonid linnas) ning ülevaatlikku kirjandust. Nende allikate põhjal selgus, et elutempoga seonduvate füsioloogiliste tunnuste ja elukäigutunnuste järgi omandavad linnastujad aeglasemat elutempot. Allikate põhjal tekkis ka ülevaade uuritavatest käitumistunnustest. Enamus käitumisuuringuid kajastasid reaktsiooni stressitingimustes ning hõlmasid tunnuseid, mis tagavad edu kiiret kohanemist nõudvas linnakeskkonnas (neofiilsus, neofobsus, julgus, innovaativsus, agressiivus). Isiksust kaasav elutempo sündroomi teooria eeldab, et kiire elutempoga isenditel on ka proaktiivsem iseloom ja aeglase elutempoga isenditel reaktiivsem iseloom. Ülevaatlikud uurimused viitasid sellele, et linnastumisel osutub reaktiivsem ehk ettevaatlikum käitumine pikas perspektiivis kasulikumaks, kuigi esmasel koloniseerimisel on edukamad proaktiivsed isendid, kuna keskkond nõuab algfaasis proaktiivsust, et linnale iseloomulike ohtudega kohaneda. Aja möödudes peaks isikut kaasava elutempo sündroomi järgi muutuma ka isiksus reaktiivsemaks, muidu ei säili aeglasele elutempole omane täiskasvanu ellujäämus.

Maapiirkonna andmete põhjal tundub, et need seosed peavad paika – kiire elutempoga isenditel oli ka proaktiivsem isiksus. Siiski linnastumisel need seosed ei tundu püsima jäävat. Oluline erinevus maapiirkonna ja linna vahel on kisklusrisk. Proaktiivsus maapiirkonnas tähendab suurt kisklusriski, kuid proaktiivsed isendid linnas seda määravas ulatuses ei koge. Uurimused tõid välja, et linnakeskkonnas kujuneb aeglasem elutempo, kuid lagunesid käitumissündroomid maaelupaikades esineval kujul ja säilisid käitumistunnused, mis linnastumisel olulised rolli omavad (julgus, innovaativsus). Näiteks puudus seos julguse ja agressiivsuse vahel, mis muidu proaktiivse käitumissündroomiga kaasneb. Järelikult uurimuste põhjal määrab käitumise eelkõige keskkond. Seda toetab ka leitud vähene seos käitumise ning geneetilise tausta/füsioloogiliste elutempo tunnuste vahel. Seega linnastumise kontekstis ei ole isiksus elutempoga kaasnev tunnus.

## SUMMARY

### **Behaviour in the context urbanization: the role of urbanization in separating personality from pace of life**

The aim of this thesis was to give a review of urbanization and pace of life, uncover the links between behaviour and life-history traits, and evaluate their dependency on environmental conditions and individual itself. The links should be evident in the context of urbanization as urban areas are inducing rapid adaptations on a global scale while providing a stable set of resources and lower risk of predation to urbanizing species. These are considered to be the key factors in determining the optimal life-history. The desired result was a review of links between personality and pace of life in the context of urbanization and to assess whether there is enough evidence to integrate personality into pace of life syndrome. Another goal was to determine whether expected ongoing acquisition of slower pace of life comes with more reactive personality due to the physiological and genetic constraints, or if the links between personality and pace of life are more plastic and mainly affected by environmental conditions.

Used literature comprised of adversarial intraspecific data on behaviour and life-history traits in different environments (rural/urbanized populations ) and review articles. According to the literature it is evident that slower pace of life is indeed being acquired in urban areas: The literature also gave an overview of behavioural traits in the urbanization context. Most behavioural research was based on responses to stressful conditions and involved traits that are required for a successful urbanization (neophilia, neophobia, boldness, innovativeness, aggressiveness). Integrated pace of life syndrome predicts that organisms with a fast pace of life have a proactive personality and on the contrary, slow pace of life comes with a reactive personality. Review articles indicated that reactive, careful personality is beneficial in a longer perspective, but early stage colonization requires a more proactive personality, as it enables to cope with threats characteristic to urban areas. Therefore proactive individuals proved to be more successful during first stages of colonization, although according to

integrated pace of life syndrome a more reactive personality should invoke when time has passed, in order to ensure higher survival prospects.

Based on studies in the rural environment data these predictions seem to fit the available data well, as individuals with a fast pace of life did have a more proactive personality. In the context of urbanization, these links lack consistency. An important difference between rural and urban environments is the risk of predation. Proactive behaviour in rural environments comes with a high risk of predation, which in urban areas is suppressed. Research indicated that slower pace of life was acquired during urbanization process, but behavioural syndromes as seen in rural environments seemed to collapse. What remained was behavioural traits that benefitted urbanizing individuals (boldness, innovativeness). For example, connection between boldness and aggressiveness disappeared in the context of urbanization, while both of these traits are considered to be part of a proactive behavioural syndrome. According to conducted research, behaviour is mainly determined by environment. It fits well with found lack of consistency between behavioural traits, genetical background and pace of life traits. Therefore, in the context of urbanization, personality does not integrate with pace of life.

## TÄNUAVALDUS

Sooviks tänada oma juhendajat Tuul Seppa, kelle suunamine ja kannatlikkus selle töö võimalikuks tegid.

Samuti sooviks tänada pere ja sõpru arvestava suhtumise eest ning oma isa Jaak Lehtsaart keelelise nõu eest.



## KASUTATUD KIRJANDUS

- Alberti, M., Marzluff, J., Hunt, V.M. (2017). Urban driven phenotypic changes: empirical observations and theoretical implications for eco-evolutionary feedback. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 372, 1-9.
- 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.
- Bókony, V., Kulcsar, A., Toth, Z., Liker, A. (2012). Personality traits and behavioral syndromes in differently urbanized populations of house sparrows (*Passer domesticus*). *PLoS ONE*.
- Boyer, N., Réale, D., Marmet, J., Pisanu, B., Chapuis, J. L. (2010). Personality, space use and tick load in an introduced population of Siberian chipmunks *Tamias sibiricus*. *Journal of Animal Ecology*, 79, 538–547.
- Brown, C. R., Bomberger Brown, M. (2013). Where has all the road kill gone? *Current Biology*, 23, R233 –R234.
- Careau, V., Garland, T. Jr. (2012). Performance, personality, and energetics: correlation, causation, and mechanism. *Physiological and Biochemical Zoology*, 85, 543-571.
- Careau, V., Thomas, D., Pelletier, F., Turki, L., Landry, F., Garant, D., Réale, D. (2011). Genetic correlation between resting metabolic rate and exploratory behaviour in deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *Journal of Evolutionary Biology*, 24, 2153–2163.
- Chamberlain, D. E., Cannon, A. R., Toms, M. P., Leech, D. I., Hatchwell, B. J., Gaston, K. J. (2009). Avian productivity in urban landscapes: a review and meta-analysis. *Ibis*, 151, 1 – 18.
- Charmantier, A., Demeyrier, V, Lambrechts, M., Perret, S., Grégoire, A. (2017). Urbanization is associated with divergence in pace-of-life in great tits. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5:53
- Cockrem, J. F. (2007). Stress, corticosterone responses and avian personalities. *Journal of Ornithology*, 148, S169–S178.

- Debecker, S., Villar, I. S., Luengo, M. G., Rivera, A. C., Stoks, R. (2016). Integrating the pace-of-life syndrome across species, sexes and individuals: covariation of life history and personality under pesticide exposure. *Journal of Animal Ecology*, 85, 726 – 738.
- Dubuc-Messier, G., Réale, D., Perret, P., Charmantier, A. (2017). Environmental heterogeneity and population differences in blue tits personality traits. *Behavioral Ecology*, 28, 448-459.
- Ducatez, S., Audet, J. N., Rodriguez, J. R., Kayello, L., Lefebvre, L. (2017). Innovativeness and the effects of urbanization on risk-taking behaviors in wild Barbados birds. *Animal Cognition*, 20, 33–42.
- Fischer, J. D., Cleeton, S. H., Lyons, T. P., Miller, J. R. (2012). Urbanization and the predation paradox: the role of trophic dynamics in structuring vertebrate communities. *BioScience*, 62, 809–818.
- Gadgil, M., Bossert, W., H. (1970). Life historical consequences of natural selection. *The American Naturalist*, 104, 1-24.
- Giraudeau, M., Mckenna, J., Hutton, P., Mcgraw, K. J. (2016). Plumage micro-organisms and antimicrobial defenses in an urbanizing context. *Science of the Total Environment*, 580, 425–429.
- Hardman, S. I., Dalesman, S. (2018). Repeatability and degree of territorial aggression differs among urban and rural great tits (*Parus major*). *Scientific Reports*, 8, 1-12.
- Hendry, A. P., Farrugia, T. J., Kinnison, M. T. (2008). Human influences on rates of phenotypic change in wild animal populations. *Molecular Ecology*, 17, 20 – 29.
- Isaksson, C., Andersson, S. (2007). Carotenoid diet and nestling provisioning in urban and rural great tits *Parus major*. *Journal of Avian Biology*, 38, 564–572
- Isaksson, C., Rodewald, A. D., Gil, D. (2018). Editorial: behavioural and ecological consequences of urban life in birds. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6:50
- Jablonszky, M., Szász, E., Krenhardt, K., Marko, G., Hegyi, G., Herényi, M., Laczi, M., Nagy, G., Rosivall, B., Szöllősi, E., Török, J., Garamszegi, L. Z. (2018). Unravelling the relationships between life history, behaviour and condition under the pace-of-life syndromes hypothesis using long-term data from a wild bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72: 52.

- Jimenez, A. G., Cooper- Mullin, C., Calhoon, E. A., Williams, J. B. (2014). Physiological underpinnings associated with differences in pace of life and metabolic rate in north temperate and neotropical birds. *Journal of Comparative Physiology B – Biochemical Systemic and Environmental Physiology*, 184, 545–561.
- Jones, O. R., Gaillard, J. M., Tuljapurkar, S., Alho, J. S., Armitage, K. B., ... T. Coulson. (2008). Senescence rates are determined by ranking on the fast–slow life-history continuum. *Ecology Letters*, 11, 664–673.
- Kluen, E., Siitari, H., Brommer, J. E. (2013). Testing for between individual correlations of personality and physiological traits in a wild bird. *Behavioral ecology and sociobiology*, 68, 205-213.
- 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., Blokhuis, H. J. (1999). Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 23, 925–935.
- Le Galliard, J. F., Paquet, M., Cisel, M., Poloni, L. M. (2013). Personality and the pace-of-life syndrome: variation and selection on exploration, metabolism and locomotor performances *Functional Ecology*, 27, 136-144.
- Londono, G. A., Chappell, M. A., Castaneda, M. D., Jankowski, J. E., Robinson, S. K. (2015). Basal metabolism in tropical birds: latitude, altitude, and the ‘pace of life’. *Functional Ecology*, 29, 338–346.
- Marzluff, J. M., Neatherlin, E. (2006). Corvid response to human settlements and campgrounds: causes, consequences, and challenges for conservation. *Biological Conservation* 130, 301 – 314.
- Martin, T. E., Hasselquist, D., Wikelski, M. (2006). Investment in immune defense is linked to pace of life in house sparrows. *Oecologia*, 147, 565–575.
- Martin, T. E., Martin, P. R., Olson, C. R., Heidinger, B. J., Fontaine, J. J. (2000). Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science*. 287, 1482–1485.
- McArthur, R. H., Wilson, E. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton, New Jersey. Princeton University Press.

- Miranda, A. C., Schielzeth, H., Sonntag, T., Partecke, J. (2013). Urbanization and its effects on personality traits: a result of microevolution or phenotypic plasticity?. *Global Change Biology*, 19, 2634 – 2644.
- Møller, A. P. (2009). Successful city dwellers: a comparative study of the ecological characteristics of urban birds in the Western Palearctic. *Oecologia* 159, 849 – 858.
- Monceau, K., Moncharmont, F. X. D., Moreau, J., Lucas, C., Capoduro, R., Motreuil, S., Moret, Y. (2017). Personality, immune response and reproductive success: an appraisal of the pace-of-life syndrome hypothesis. *Journal of Animal Ecology*, 86, 932-942.
- Mueller, J. C., Partecke, J., Hatchwell, B. J., Gaston, K. J., Evans, K. L. (2013). Candidate gene polymorphisms for behavioural adaptations during urbanization in blackbirds. *Molecular Ecology*, 22, 3629–3637.
- Mägi, M., Mänd, R., Tamm, H., Sisask, E., Kilgas, P., Tilgar, V.(2009). Low reproductive success of great tits in the preferred habitat: a role of food availability, 16, 145- 157.
- Mänd, R., Tilgar, V., Lõhmus, A., Leivits, A.(2005). Providing nest boxes for hole nesting birds: does habitat matter?. *Biodiversity and Conservation*, 14, 1823–1840.
- Niemelä, P. T., Dingemanse, N. J., Alioravainen, N., Vainikka, A., Kortet, R. (2013). Personality pace-of-life hypothesis: testing genetic associations among personality and life history. *Behavioral Ecology*, 24, 935 – 941.
- Papp, S., Vincze, E., Preiszner, B., Liker, A., Bókony, V. (2015). A comparison of problem-solving success between urban and rural house sparrows. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69, 471–480.
- Partecke, J., Gwinner, E., Bensch, S. (2006). Is urbanisation of european blackbirds (*Turdus merula*) associated with genetic differentiation? *Journal of Ornithology*, 147, 549–552.
- Pickett, S. T. A., Burch, W. R. Jr., Dalton, S. E., Foreman, T. W.(1997). Integrated urban ecosystem research. *Urban Ecosystems*, 1, 183–184.
- Réale, D., Garant, D., Humphries, M. M., Bergeron, P., Careau, V., Montiglio, P. O. (2010). Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B – Biological Sciences*, 365, 4051–4063.

- Réale, D., Martin, J., Coltman, D. W., Poissant, J., Festa-Bianchet, M. (2009). Male personality, life-history strategies and reproductive success in a promiscuous mammal. *Journal of Evolutionary Biology*, 22, 1599–1607.
- Ricklefs, R. E. (2000). Density dependence, evolutionary optimization, and the diversification of avian life histories. *Condor*, 102, 9–22.
- Ricklefs, R. E., Wikelski, (2002). The physiology/ life- history nexus. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 462- 468.
- Riyahi, S., Björklund, M., Mateos- Gonzales, F., Senar, J. C. (2017). Personality and urbanization: behavioural traits and *DRD4* SNP830 polymorphisms in great tits in Barcelona city. *Journal of Ethology*, 35, 101- 108.
- Rodenhouse, N. L., Sherry, T. W., Holmes R.(1997). Site- dependent regulation of population size: a new synthesis. *Ecology*, 78, 2025–2042.
- Sanz, J. J.(2001). Experimentally increased insectivorous bird density results in a reduction of caterpillar density and leaf damage to pyrenean oak. *Ecological Research*, 16, 387–394.
- Scales, J., Hyman, J., Hughes, M. (2011). Behavioral syndromes break down in urban song sparrow populations. *Ethology*, 117, 887 – 895.
- Schulenburg, H., Kurtz, J., Moret, Y., Siva- Jothy, M. T. (2009). Introduction. *Ecological immunology. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 364, 3–14.
- Senar, J. C., Conroy, M. J., Quesada, J., Mateos- Gonzales, F. (2014). Selection based on the size of the black tie of the great tit may be reversed in urban habitats. *Ecology & Evolution*, 4, 2625–2632.
- Senar, J. C., Garamszegi, L. Z., Tilgar, V., Biard, C., Rueda, G. M., Salmón, P, Rivas, J. M., Sprau, P., Dingemanse, N. J., Charmantier, A., Demeyrier, V., Navalpotro, H, Isaksson, C. (2017). Urban great tits (*Parus major*) show higher distress calling and pecking rates than rural birds across Europe. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5, 163.
- Sepp, T., McGraw, K. J., Kaasik, A., Giraudeau, M. (2017). A review of urban impacts on avian life-history evolution: does city living lead to slower pace of life? *Global Change Biology*, 1-18.

- Seto, K. C., Güneralp, B., Hutyra, L. R. (2012). Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109, 16083 – 16088.
- Shochat, E., Warren, P. S., Faeth, S. H., McIntyre, N. E., Hope, D. (2006). From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends Ecology & Evolution*, 21, 186– 191.
- Sih, A., Ferrari, M. C. O., Harris, D. J. (2010). Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change. *Evolutionary Applications*, 4, 367 – 387.
- Sol, D., Griffin, A. S., Baromeus, I., Boyce, H. (2011). Exploring or Avoiding Novel Food Resources? The Novelty Conflict in an Invasive Bird. *PLoS ONE*, 6: e19535.
- Sol, D., Maspons, J., Voyer, A. G., Castilla, I. M., Garamszegi, L. Z., Moller, A. P. (2018). Risk-taking behavior, urbanization and the pace of life in birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72: 3.
- Timm, K., Oers, van K., Tilgar, V.(2018). Sert gene polymorphisms are associated with risk-taking behaviour and breeding parameters in wild great tits. *Journal of Experimental Biology*, 221.
- Tryjanowski, P., Møller, A. P., Morelli, F., Biadun, W., Brauze, T., Ciach, M., Czechowski, P., Czyz, S., Dulisz, B., Golawski, A., Hetmański, T., Indykiewicz, P., Mitrus, C., Myczko, Ł., Nowakowski, J. J., Polakowski, M., Takacs, V., Wysocki, D., Zduniak, P. (2016). Urbanization affects neophilia and risk-taking at bird-feeders. *Scientific Reports*, 6, 1- 7.
- Wikelski, M., Spinney, L., Schelsky, W., Scheuerlein, A., Gwinner, E. (2003). Slow pace of life in tropical sedentary birds: A common-garden experiment on four stonechat populations from different latitudes. *Proceedings of the Royal Society B - Biological Sciences*, 270, 2383–2388.

## LIHTLITSENTS

### **Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks**

Mina, Olger Lehtsaar

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Käitumine elutempo sündroomi kontekstis: linnastumise roll isiksuse lahtihaakimisel elutempost“, mille juhendaja on Tuul Sepp
  - 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**