

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

Eliisa Pass

**ELUKESKKONNA MÕJU ERINEVATE
TEMPERAMENTIDEGA LOOMADELE**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Kaarin Koosa

TARTU 2013

Sisukord

1. Sissejuhatus	3
2. Isiksus ehk temperament loomadel: senised saavutused ning probleemid	5
2.1. Temperamentide uurimise meetodid	5
2.2. Temperamenti väljendavad põhilised käitumistunnused	7
2.3. Temperamendi ning füsioloogia vahelised seosed	9
2.4 Temperamentide uurimise vajalikkusest	10
3. Temperamendi ja keskkonna interaktsioon	12
3.1. Miks erinevad temperamendid koos eksisteerivad?	12
3.2. Iseloomude kohasust mõjutavad keskkonnategurid	14
3.2.1. Kisklus ja konkurents	14
3.2.2. Partneri valimine	15
3.2.3. Keskkonna muutlikkus	17
4. Inimese mõju erinevate isiksustega loomadele	20
4.1. Otsesed ja kaudsed inimõjud loomade temperamentidele	20
4.2. Linn loomade elukeskkonnana	23
4.3. Vangistuse mõju temperamendile ning liikide taastamisele	24
5. Arutelu	27
6. Kokkuvõte	31
7. Summary	32
8. Tänuavaldused	33
9. Kasutatud kirjanduse loetelu	34

1. Sissejuhatus

Keskkond mõjutab loomade kohasust näiteks ilmastiku, toidu kättesaadavuse, partnerite rohkuse ja elupaiga sobivuse kaudu. Need parameetrid mõjutavad igat isendit erinevalt, mis läbi toimib ka looduslik valik (Dingemans *et al.*, 2004). Käitumises peegeldub indiviidi isiksus ehk temperament, mis on ühele isendile omane käitumismuster aja ja situatsioonide lõikes, kuid võib isendite vahel oluliselt erineda. Nende erinevuste all võib mõista iseloomumadusi nagu julgus (ingl. k. *boldness*), uurimishimu (ingl. k. *explorativeness*), agressiivsus (ingl. k. *aggressiveness*), sotsiaalsus (ingl. k. *sociability*) ning taltsus inimeste suhtes (ingl. k. *tameness*, Réale *et al.*, 2007). Keskkonnaga kohanemise edukus võib üsna hästi kirjeldada teatud temperamendi kohasust ning selle kandja ellujäämist. Erinevate loomumadustega loomad kohanevad eri keskkonnatingimustega erinevalt, nagu inimesedki (Koolhaas *et al.*, 1999, Gosling, 2001).

Alates 1990. aastaist on viidud erinevate liikide peal läbi katseid, kus vaadeldakse sotsiaalse ning füüsilise keskkonna mõju kindlale isiksusetüübile (Réale *et al.*, 2007). Mitmed teadlased on rakendanud inimese käitumise põhimõtteid loomadelgi (Wilson *et al.*, 1994, Gosling, 2001). Kuna arvukad katsed on näidanud iseloomumaduste vahelist korrelatsiooni, paistavad mitmed temperamendijooned olevat geneetiliselt seotud (Réale *et al.*, 2007). Rasvatihasel (*Parus major*) on tuvastatud näiteks uurimishuviga seostatud dopamiini retseptori D4 geeni (DRD4) alleelides erinevusi, millel võib olla oluline roll iseloomude varieeruvuse tekitamisel populatsioonis (Fidler *et al.*, 2007). Iseloomujooned päranduvad vanemate kaudu järglastele, mõjutades nende edasist käitumist ja ka kohanemist muutuv keskkonnas (Dingemans *et al.*, 2002).

Indiviiditi erinevad temperamendijooned on omased kõikidele loomaliikidele, sõltumata nende klassist või sugukonnast (Gosling, 2001, Réale *et al.*, 2007). Erinevate käitumistunnuste korreleerumist ning väljendumist on uuritud kaladel, kahepaiksetel, lindudel ja imetajatel (Gosling, 2001). Levinuimad katsealused on värvulised, näiteks rasvatihane, kuna tehistingimustes on neid lihtne kasvatada ning isendite võrdlemisi lühikese eluea tõttu saab hõlpsasti teostada geneetilisi uurimusi (Groothuis and Carere, 2005). Samal põhjusel kasutatakse koduhiirt (*Mus musculus*) ning kodurotti (*Rattus rattus*, Koolhaas *et al.*, 1999).

Temperamentide uurimine on loomaökoloogias muutunud üha populaarsemaks. Réale *et al.* (2007) on leidnud, et kuna hajumiskäitumine (ingl. k. *dispersal behaviour*) võib olla temperamendi poolt mõjutatud, võib isiksuste tuvastamine aidata seletada populatsioonisisese geenitriivi tagamaid või metapopulatsioonide geneetilist dünaamikat. Samuti on nad välja pakkunud, et maastikuökoloogias võib käitumuslik varieeruvus seletada koguni populatsioonide paiknemist ja liikumist seoses maastiku struktuuri muutustega. Isendi loomus mõjutab ka tema partneri valikut, territooriumi valimist ning lindude puhul ka pesitsusedukust (Kunc *et al.*, 2006; Scales *et al.*, 2013).

Isiksuse uurimine on viimastel aastatel omandanud ka suure tähtsuse looduskaitsebioloogias. Eri iseloomuomadustega loomad reageerivad erinevalt inimtekkelistele keskkonnamuutustele, milleks võib olla looduslike elupaikade killustumine, inimasulate lähedus ning jahipidamine. Muutunud elukeskkond võib tekitada valikusurve, mis eelistab mingit kindlat iseloomujoont populatsioonis (nt julgust). See aga mõjuks kurnavalt kogu populatsiooni kohasusele (Mattson *et al.*, 1992, Olson *et al.*, 1997), kuna ühetaoliste isiksustega asurkond on kergemini haavatavam (McDougall *et al.*, 2006, Sih *et al.*, 2012). Üsna aktuaalne on ka loomaedades ja teistes vangistustingimustes sündinud loomade iseloomumuutuste uurimine põlvkonniti, sest vangistuses kasvades võivad geenitriivis paljud loomuomadused kaduma minna, mis looduses oleksid hädavajalikud. Taoline geneetiline vaesumine raskendaks looduslike asurkondade taastamist (McDougall *et al.*, 2006).

Tänaseks pole veel tõestatud, et looduslikul temperamentide varieeruvusel on oluline roll liigi ning populatsiooni säilimises. Looduses läbi viidud uurimusi on veel vähe, samuti esineb ka mõningaid vastuolulisi tulemusi. Seni on keskendutud peamiselt temperamendijoonte kirjeldamisele ning tunnuste omavaheliste seoste uurimisele (Réale *et al.*, 2007, Carter *et al.*, 2013). Enamik temperamendialaseid uurimustest on teostatud tehistingimustes, mistõttu loomade loodusliku elukeskkonna mõju nende isiksusele on suuresti veel teadmata. Käesoleva töö peamiseks eesmärgiks on selgitada, millised keskkonnategurid ja kuidas mängivad rolli temperamentide varieeruvuse säilitamisel populatsioonis – sellisel teemal leidub kirjandust vähe. Analüüsin erinevatele temperamendiomadustele langeva valikusurve mehhanisme, mis on tingitud muutlikust keskkonnast. Arutlen, kuidas loomade temperament võib mõjutada mikroevolutsioonilisi muutusi nii populatsioonide kui liikide tasandil. Kuna looduslikud elupaigad on üha enam inimese poolt muudetud ja mõjutatud, on töös suur rõhk just inim mõjulistel keskkonnateguritel.

2. Isiksus ehk temperament loomadel: senised saavutused ja probleemid

Tänaseks on jõutud järeldusele, et paljud käitumistunnused on omavahel seotud ning pärilikud (Sih *et al.*, 2004, Réale *et al.*, 2007). Samuti on leitud mõningaid temperamendi ning füsioloogia vahelisi seoseid (Garamszegi *et al.*, 2012). Arvatakse, et kõiki isiksusi iseloomustab ka teatud plastilisus, mis tähendab käitumise kohandamist vastavalt olukorrale (Sih *et al.*, 2004). Uurimused näitavad, et paljudes taksonites on ajus paikneval serotoniinisüsteemil otsene mõju temperamendi kujunemisele. Seega on iseloomuomadused üldistatavad paljudele eri liikidele (Koolhaas *et al.*, 1999). Järgnevalt annan ülevaate levinuimatest isiksuse uurimise meetoditest, kirjeldan tuntumaid loomade puhul kasutatavaid iseloomutunnuseid ning toon välja mitmeid kitsaskohti loomade temperamendi uurimisel.

2.1. Iseloomuomaduste uurimise meetodid

Käitumisstrateegiaid ning omavahel seoses olevaid iseloomujooni on enim uuritud laborites kasvatataval koduhiirtel, kodurottidel ning farmiloomadel. (Koolhaas *et al.*, 1999). Üha enam on avaldatud uurimusi ka vabalt elavate värvulistega, eriti rasvatihasega. Selle liigi käitumisökoloogiat on üsna põhjalikult uuritud, mis toestab omakorda temperamendialaseid uurimusi. Rasvatihane talub ka tehistingimusi ning käsitsemist inimese poolt (Groothuis & Carere, 2005). Rasvatihasega läbi viidud katsete tulemusi saab laiendada ka sarnase ökoloogiaga värvuliste liikidele (Groothuis & Carere, 2005), aga paljud teadmised iseloomu kohta kehtivad kindlasti ka kaugemate taksonitele.

Temperamendiomadusi on lihtsam mõõta eksperimentaalselt laboritingimustes, kuna katsealused on paremini jälgitavad. Selleks viiakse katseloomade peal läbi erinevaid teste, mis iseloomustaksid nende käitumist. Üks võimalus on viia vabalt kasvanud isend tehistingimustesse, mis on tema jaoks uudne keskkond. Seal väljendub tema huvi ümbruse vastu ehk uuriv käitumine (Dingemanse *et al.*, 2004, Réale *et al.*, 2007, van Oers *et al.*, 2008). Vastavalt uuriva käitumise intensiivsusele saab hiljem teha oletusi ka isendi agressiivsuse ning julguse kohta, kuna need käitumistunnused paistavad olevat sageli korrelatsioonis (Koolhaas *et al.*, 1999).

Kui soovitakse mõõta teatud temperamendiomaduse pärilikkust või sellele langevat selektiivset survet, on tulemuste hindamiseks tarvis teostada mõõtmisi mitme järjestikuste põlvkondade isenditel. Seetõttu kasutatakse sageli lühemaalisi liike, keda on võimalik pidada ka vangistuses (van Oers *et al.*, 2008). Vangistuses on võimalik kasvatada kindlate temperamenditunnustega liine, mida on sooritatud näiteks rasvatihaste puhul (Drent *et al.*, 2003). Looduses on isendi ning tema järglaskonna jälgimine oluliselt raskem, kuid viimastel aastatel on taolisi uurimusi üha rohkem läbi viidud (Dingemanse *et al.*, 2004, van Overveld *et al.*, 2011).

Kui mõõdetakse mingit iseloomuomadust, tasub uurida ka selle tunnuse poolt mõjutatud käitumise tagajärgi looduses. Rasvatihase eksperimentaalselt mõõdetud uurimiskäitumist saab näiteks seostada isendite hajuvusega toiduotsingutel: laboris uurimishuvilised isendid levivad ka oma loomulikus elukeskkonnas toitu otsides keskmiselt kaugemale (Dingemanse *et al.*, 2002). Samas töös leiti, et aktiivsema uurimiskäitumisega isendite järglased hajusid pärast lennuvõimestumist samuti kiiremini ning kaugemale.

Mistahes iseloomuomadust mõõtes tuleb silmas pidada, et isendid ei jagune bimodaalselt kahte äärmusesse (nt eriti julged vs väga arglikud). Looduses väljenduvad temperamendiomadused varieeruvad, moodustades skaala, kus on esindatud ka mõõdukad variandid. (Réale *et al.*, 2007) Katsetulemuste lihtsustamiseks kasutakse enamasti siiski bimodaalset jaotust, näiteks isiksuse ning füsioloogia seoseid käsitlevates uurimustes (Garamszegi *et al.*, 2012). Konkreetse iseloomujoone tugevust mõõtes tuleb vältida olukorda, kus uuritav temperamenditunnus seguneb teiste käitumisomadustega. Näiteks julgust mõõtes tuleb välistada isendi jaoks uus keskkond, kuna vallanduda võib uurimiskäitumine, mis mõjutaks oluliselt julguse väljendumist (Réale *et al.*, 2007).

Temperamendialaste uurimuste puudusteks on suur hulk mitmetähenduslikke mõisteid. Ühte iseloomujoont võib mõõta mitme meetodiga ning ühe meetodiga võib mõõta mitut käitumistunnust (Gosling, 2001, Carter *et al.*, 2013). Kui mõõta tehiskeskkonnas isendi uurimiskäitumist mingi uue objekti suhtes, võivad vallanduda käitumismehhanismid, mis pole üldse eseme uurimisega seotud, näiteks aktiivsus või hirm. Laboris läbi viidavate katsete negatiivseks küljeks on asjaolu, et need on teostatud tehistingimustes - testitavad loomad on tavapärasest elukeskkonnast väljas ning nende käitumine ei pruugi olla loomulik. (Réale *et al.*, 2007).

2.2. Temperamenti väljendavad põhilised käitumistunnused

Réale *et al.* (2007) on välja pakkunud, et iseloomu kujundavad viis põhilist käitumistunnust. Julgus ja arglikkus iseloomustavad isendi käitumist ohtlikes situatsioonides, näiteks inimese või kiskja juuresolekul. Julged isendid võtavad suuremaid riske, mistõttu saavad sageli paremad toiduresursid ning territooriumid (Scales *et al.*, 2013)

Uurimishuvi või selle vähesus näitab isendi kohanemist uudes olukorras, mida võib esile kutsuda võõras elupaik, toit või ese. Uues keskkonnas kohanemine on looduslikul valikul kriitilise tähtsusega, mistõttu võib just see loomumadus ökoloogiliselt tähtsaim olla. Katsed on näidanud, et isendid, kellel on hästiarenenud uurimiskäitumine, on näiteks uue elukohaga kohanemisel edukamad (McDougall *et al.*, 2006). Uudes keskkonnas hästi kohanevad liigid suudavad edukalt koloniseerida uusi alasid, mistõttu võivad muutuda ka invasiivseteks (Sol *et al.*, 2002, Møller, 2008). Julge ning uuriv käitumine iseloomustab ka isendi keskmist aktiivsust oma tavalises elukeskkonnas.

Sotsiaalses kontekstis on oluline roll agressiivsusel, mis näitab isendi vaenulikkust liigikaaslaste suhtes. Agressiivsed isendid on ägedamad territooriumi eest võitlejad ning sageli nad partneri leidmisel edukamad. Oluline käitumistunnus on sealjuures ka sotsiaalsus, mis iseloomustab reaktsiooni liigikaaslaste kohalolule või puudumisele. Mida sotsiaalsem isend, seda rohkem otsib ta liigikaaslastega kontakti. Imetajate puhul on eraldi loomujoonena välja toodud ka taltsust inimeste suhtes (Réale *et al.*, 2003). See on oluline tunnus uurimustes, mis käsitlevad loomade temperamendi ning inimkontakti seoseid (Møller, 2008).

Iseloomujooned paistavad sageli olevat ajas ja situatsioonides püsivad. Taolist nähtust hakati kutsuma käitumissündroomiks (ingl. k. *behavioural syndrome*). See tähendab, et kindla isiksusejoonega isend säilitab talle vastava käitumismustri ka olukorras, kus see pole alati kohane (Sih *et al.*, 2004). Näiteks agressiivsed isendid saavad hästi hakkama võitluslikes olukordades, kuid neile omane agressioon ei pruugi olla kasulik kiskja läheduses või järglaste eest hoolitsemisel. Mitteagressiivsed isendid jäävad võitluses agressiivsetele liigikaaslastele

alla, kuid võivad see-eest rohkem järglasi üles kasvatada (Scales *et al.*, 2013). Taoline seos avastati juba ühes esimeses iseloomuomadusi analüüsisivas töös ogalikega (Huntingford, 1976). Leiti, et agressiivsed ogalikud käitusid vaenulikult nii liigikaaslaste kui ka teiste liikide esindajate vastu. Agressiivsus, nagu ka muud temperamendiomadused ei ole igas olukorras ühtviisi kasulikud. Siit järeldub, et käitumissündroomid võivad tihti raskendada isendi toimetulekut teatud olukordades, näiteks kiskja juuresolekul. Samuti aitavad need seletada käitumist, mis pole näiteks kiskja läheduses kohane (Sih *et al.*, 2004).

Peale käitumissündroomide saab isiksusi hinnata ka käitumusliku paindlikkuse ehk plastilisuse järgi. Käitumuslikult paindlikumatel isenditel on soodumus oma käitumist vastavalt mingile keskkonnamuutusele korrigeerida või muuta (Niemi *et al.*, 2012). Mitteplastilise, jäiga loomuga isendite käitumine on ajas ja ruumis väga järjepidev, mistõttu sellise isendi vastus mingile keskkonnastiimulile või olukorrale jääb enamasti samaks. Siiski tuleb silmas pidada, et mistahes temperamendiga isendeid iseloomustab alati teatud käitumuslik plastilisus (Sih *et al.*, 2004). On ebatõenäoline, et näiteks väga agressiivse isendi käitumine on kõikides situatsioonides absoluutselt konstantne. Olemasolevatest lõivuhettest (ingl. k. *trade-off*) tingituna peavad isendid sageli valima oma käitumisest saadava tulu ning selle hinna vahel (Sih *et al.*, 2004). Näiteks julgus võib tuua head toiduresursid, kuid sageli tähendab ka suurenenud kiskjaohu. On olukordi, kus kiskjaohu on suurem, kui riskidest saadav tulu, nt toit. Sel juhul võivad üldjoontes julged isendid otsustada ettevaatliku käitumise kasuks, mis näitabki käitumise paindlikkust.

Omavahel korrelatsioonis olevad iseloomujooned moodustavad käitumisstrateegia (ingl. k. *coping style*). See on populatsioonisiseselt varieeruv kindlate temperamendiomaduste kogum, mis on geneetiliselt pärandatav (Koolhaas *et al.*, 1999). Koolhaas *et al.* (1999) järgi jagunevad käitumisstrateegiad kaheks. Proaktiivne strateegia väljendub sageli ettearvamatus, julgus ja agressiivses käitumises. Taolised isendid ei reageeri keskkonnamuutustele väga kergesti, samuti on isasloomade puhul täheldatud kõrgemat testosteroonitaset (Drent *et al.*, 2003). Katsed on näidanud, et proaktiivsed isendid liiguvad rohkem ning hajuvad toiduotsingutel kaugemale (Dingemanse *et al.*, 2003). Seevastu reaktiivse käitumisstrateegiaga isendid kohanevad kiiremini, kuid on arglikumad ning ettevaatlikumad (Koolhaas *et al.*, 1999). Sageli jäävad nad populatsioonis dominantsetele aktiivsetele isenditele alla (Scales *et al.*, 2013). Paljudes uurimustes ei olegi isendi või liigi liikumisaktiivsust kirjeldatud eraldi iseloomujoonena, vaid osana käitumisstrateegiast, mis hõlmab mitmeid temperamendiomadusi.

2.2. Temperamendi ning füsioloogia vahelised seosed

Füsioloogilisi näitajaid on iseloomu uurimises veel vähe kaasatud. Mitmed näitajad aga kinnitavad, et käitumuslikud ning füsioloogilised vastused kindlale stiimulile on sageli korrelatsioonis (Garamszegi *et al.*, 2012). Käitumissündroome võivad geneetiliselt vahendada neurotransmitteriga seotud geenid (Fidler *et al.*, 2007) või näiteks testosteroon (van Oers *et al.*, 2011). Tänapäevaks on jõutud järeldusele, et iseloomu mõjutavad paljud väikese efektiga geenid. Seetõttu on iseloomuomadused pärilikud (Dingemanse *et al.*, 2004). Tehistingimustes läbi viidud katse rasvatihastega näitas, et pesakonnasisene varieeruvus uurimiskäitumises (ingl. k. *exploratory behaviour*) on väga väike, kuid erineb suuresti pesakondade vahel. Neljanda põlvkonna puhul avastati, et laboritingimuste mõjul on toimunud suur valikusurve, mis põhjustas lõhestavat valikut uurival käitumisel (Drent *et al.*, 2003). Samuti on leitud, et tugevama uurimishuviga rasvatihaste järglased levivad pärast lennuvõimestumist kaugemale (Dingemanse *et al.*, 2004). Omavahel korrelatsioonis olevaid iseloomujooni põhjendatakse pleiotroofsusega: temperamendiomadused ei saa iseseisvalt evolutsioneeruda, kuna ühe geeni või hormonaalse faktori kaudu pärandub edasi mitu iseloomujoont (Garamszegi *et al.*, 2012).

Arvatakse, et erinevate iseloomomaduste kandjad tulevad stressiga erinevalt toime, kuna stressihormoonid väljenduvad iseloomude puhul erinevalt. Liigisisene agressiivsus on oluline stressifaktor, mistõttu vähemagressiivsed reaktiivse käitumisstrateegiaga isendid kannatavad sellises olukorras tõenäolisemalt suurema stressi käes. Proaktiivsed isendid kuna kohanevad uues keskkonnas aeglasemalt (Koolhaas *et al.*, 1999), mistõttu võib taolises olukorras neil stressihormooni tase kõrgem olla.

Stressihormooni taseme ja temperamendi vahelistest seostest on teadmised veel lünklikud, kuna leidub katseid, kus need näitajad omavahel ei korreleeru või on vastupidised oodatule (Garamszegi *et al.*, 2012). Garamszegi *et al.* (2012) viisid läbi uurimuse, kus vaatlesid kaelus-kärbsenäppide (*Ficedula albicollis*) kohanemist uue keskkonnaga ning nende agressiivust ja riskikäitumist. Neid käitumistunnuseid peetakse füsioloogilise stressi tekitajateks, mis eelduste kohaselt väljenduks lindudel suuremas kortikosteroonitasemes. Paraku ei leitud seost käitumisstrateegiate ning väljaheites

mõõdetud stressihormooni taseme vahel. See võib vihjata temperamentide paindlikkusele ning adaptiivsusele muutavas keskkonnas (Garamszegi *et al.*, 2012). Samuti võivad katsetulemused olla tingitud põgenemiskäitumisest – kui isend saab stressirohkest olukorrast omal valikul väljuda, hoiab ta ära ka füsioloogilise stressi.

Vaatamata vastuoludele on leitud tugev korrelatsioon käitumisstrateegia ning kaasasündinud immuunvastuse vahel (Sild *et al.*, 2011). Püüti vabalt kasvanud rohevinte (*Carduelis chloris*), kellel tekitati vangistusega stress. Selgus, et isenditel, kes käitusid puuris ärevamalt, vallandus stressirohkes olukorras madalam antikehade hulk ning ka kaasasündinud immuunvastus oli väiksem. Ilmselt olid need isendid proaktiivse käitumisstrateegiaga, kuna proaktiivsetel rottidel on näidatud madalamat kohanemisvõimet uues keskkonnas (Koolhaas *et al.*, 1999), milleks antud juhul oli vangistus ning käsitlemine inimese poolt. Sild *et al.* (2011) katsest võib järeldada, et ka eluslooduses võib agressiivsematel isenditel vallanduda uues keskkonnas madalam antikehade hulk. See aga mõjuks nende elumusele halvasti.

2.4. Temperamentide uurimise vajalikkusest

Loomade isiksuste uurimine on muutumas üha aktuaalsemaks, sest võib oluliselt kaasa aidata liikide ja populatsioonide kaitsmisele (Sih *et al.*, 2012). Erinevad isiksused ei kohane inimtekkeliste keskkonnamuutustega ühtmoodi (McDougall *et al.*, 2006, Sih *et al.*, 2012). Kui uurida erinevate temperamentide ning käitumisstrateegiatega isendite toimetulekut kindlas keskkonnas, võib saadud informatsioon olla oluline looduskaitstes. Nii saaks tulevikus rakendada erinevaid meetmeid liigi või populatsiooni säilimiseks, arvestades sealjuures temperamendiomadusi.

Viimastel aastatel on avaldatud uurimusi, mis näitavad looma isiksuse ja tema elukeskkonna vahelist otsest seost. Näiteks Dingemanse *et al.* (2004) uurimusest selgus, et toiduvaesel talvel oli ellujäämiseelisel silmapaistvalt uurimishuvilisematel ning kiirelt hajuvatel rasvatihase emaslindudel, kuna nende kohalikus toidukonkurentsis domineerisid vähemuurivad isaslinnud. Keskkonnaparameetrite mõju isiksusele on looduslikes populatsioonides veel vähe uuritud, kuna laboritingimustes on uurimusi lihtsam läbi viia. Sel juhul aga võib esineda nihkeid iseloomujoontes, kuna laboritingimustes võib valikusurve

langeda fenotüübile, millel looduses oleks eelis (Drent *et al.*, 2003). Vähe on teada ka isiksuse ning füsioloogilis-immunoloogiliste seoste kohta, kuigi ka seal on keskkonnateguritel oluline roll (Garamszegi *et al.*, 2012)

Kuna isiksusealased uurimused on seni olnud üldjuhul mudelliigipõhised, oleks looduskaitsebioloogia seisukohalt oluline uurida ka keskkonnatundlikumaid ning ohustatud liike (Sih *et al.*, 2012). See aga on keerukas, sest suur osa neist ei taluks tehiskeskonda ning vangistustingimusi. Rasvatihased ja paljud teised pisivärvulised asustavad meelsasti inimeste poolt rajatud pesakaste, mistõttu on nende käitumistunnuseid mugav uurida. Paraku on paljude liikide puhul äärmiselt raske pääseda nende pesapaiga lähedale, samuti võivad nad väga agressiivselt pesa ja iseendid kaitsta. Seega tuleks töötada isiksuste uurimiseks välja uusi mitteinvasiivseid meetodeid, mis hõlmaksid ka keerukama ökoloogiaga ning ohustatumaid liike.

3. Temperamendi ja keskkonna interaktsioon

Sõltumata liigist tulevad erineva temperamendiga isendid oma elukeskkonnas erineval viisil toime (Koolhaas *et al.*, 1999, Dingemanse *et al.*, 2004, Scales *et al.*, 2013). Ruumi- ning toidukonkurentsi toimetulek, aga ka paarumis- ja sigimisedukus on olulised kohasusparameetrid. Sealjuures on mõningatel temperamendijoontel populatsioonisiselised eelised. Paljud uurimused näitavad, et agressiivse ning julge käitumisstrateegiaga isased on suurema elumusega. Nad suudavad edukamalt meelitada vastassugupoolt (Kunc *et al.*, 2006) ning hõivata kvaliteetsemaid territooriume (Scales *et al.*, 2013). Seetõttu tekib küsimus, missugune mehhanism hoiab erinevaid temperamente populatsioonis, muutmata sealjuures populatsiooni keskmist iseloomu homogeenseks. Ühest vastust sellele küsimusele pole, kuid katsed näitavad, et kõikuvad keskkonnatingimused soosivad erinevate temperamente koosinemist (Dingemanse *et al.*, 2004, Niemelä *et al.*, 2012). Samuti esineb looduses ekstreemseid situatsioone, kus agressiivsus ning julgus võivad kahjulikeks tunnuseks osutuda. Näiteks kiskja juuresolekul võib tulutute riskide võtmine viia isendi hukule.

3.1. Miks erinevad temperamendid koos eksisteerivad?

Temperamendiomaduste alalhoid populatsioonis on tingitud kõikuvast valikusurveist ning erinevate isiksuste kandjate ruumilisest tihedusest. Erinevatest katsetest rasvatihastega paljastub lihtne mehhanism: kui agressiivseid ning uuriva käitumisega isendeid on vähe, suudavad nad hõivata parimad territooriumid, sest taolise temperamendiga isendite vaheline konkurents on väike (Dingemanse *et al.*, 2004). Kvaliteetne territoorium tagab hea pesitsusedukuse, mis kajastub suuremas järglaskonnas. Proaktiivsete isendite ruumiline tihedus tõuseb, mistõttu suureneb nendevaheline konkurents. See kajastub ka edasises väiksemas pesitsusedukuses. Järgneval aastal on aeglastel ümbruseuurijatel eelis, kuna neid on kiiremate ja agressiivsemate liigikaaslaste domineerimise ajal jäänud vähemaks (Dingemanse *et al.*, 2004). Kuna taoliste isendite tihedus on väike, on neil ruumi hajuda. Kuigi reaktiivsete isendite territooriumid on tavaliselt madalama kvaliteediga, saavad nad seal siiski hästi hakkama. Katsetulemused on näidanud, et vähemagressiivsed ning aeglasemalt hajuvad isendid tunnetavad ümbritsevat keskkonda paremini. Samuti on nad

paremad toiduotsijad (Scales *et al.*, 2013). Taoline keskkonnamuutustest tingitud tsükliline valikusurve tagab nii proaktiivse kui reaktiivse käitumisstrateegia alalhoiu populatsioonis.

Keskkond pole ainus tegur, mis hoiab populatsioonis temperamentide mitmekesisust üleval. Modlmeier *et al.* (2012) viisid läbi uurimuse sipelgaliigiga *Temnothorax longispinosus*, kus uurisid kolooniasiseseid temperamentide mitmekesisust. Leiti, et kolooniates, kus on suurem iseloomuomaduste mitmekesisus, on töösipelgad produktiivsemad kui ühelaadsete temperamentidega kolooniates (Modlmeier *et al.*, 2012). Mitmekesiste temperamentidega kolooniad on kokkuvõttes paindlikuma käitumisega, mistõttu nende tööjaotus on efektiivsem. Samuti kohanevad erinevate temperamentidega kolooniad kiiremini ümberkorraldustega, milleks võivad olla ka keskkonnamuutused. Kui iseloomuomaduste mitmekesisus suurendab sipelgakoloonia elumust ja produktiivsust, on see ökoloogiliseks aluseks temperamentide edukaks koosseksisteerimiseks (Modlmeier *et al.*, 2012). Siit võib järeldada, et ka sotsiaalsete selgroogsete puhul on suure isiksuste varieeruvusega populatsioonid keskkonnamuutustele paindlikumad. Kui populatsioonis on palju erinevaid temperamente, siis mõne ootamatu keskkonnamuutuse puhul jäävad mõned isendid alati ellu, kuna erinevate temperamentidega isendid kohanevad muutustega erinevalt. Lisateguriks võib siinkohal olla isenditevaheline konkurents.

Kuigi valdav osa uurimustöödest vaatleb temperamente bimodaalselt (nt julge vs arg), eksisteerivad ka vahepealsed mõõdukad temperamendid (Réale *et al.*, 2007). Mehhanismi kohta, mis taolisi temperamente populatsioonis üleval hoiab, puudub veel ühene vastus. Dingemane *et al.* (2004) põhjendab seda geneetika kaudu. Vahepealsete temperamendiomaduste lookused sisaldavad heterosügootset alleeli, mis sisaldab nii proaktiivse kui ka reaktiivse käitumisstrateegia tunnuseid. Taoline isendisisene mitmekesisus võimaldab suuremat paindlikkust keskkonnamuutustega kohanemiseks. Katse rasvatihastega näitas, et mõõdukate temperamentiga isendid ei olnud ühelgi aastal suurima reproduktiivedukusega, kuid nende pikemaajalisem elumus paistab olevat suurem (Dingemane *et al.*, 2004) Samuti näitas Modlmeier *et al.* (2012) katse sipelgatega, et huvitaval kombel ei olnudki need kolooniad suurima elumusega, mis näitasid üles suuremat agressiivsust või tugevat hoolitsemist järglaste ees. Produktiivsemad ning muutuste suhtes paindlikumad kolooniad on tervikuna üsna mõõduka käitumisega, sest erinevad temperamendiäärmused tasakaalustavad üksteist.

3.2 Iseloomude kohasust mõjutavad keskkonnategurid

Heterogeenne keskkond tekitab temperamentidele kõikuva valikusurve. Temperamentidele langevat looduslikku valikut määravad paljud populatsioonisiseseid ja keskkonnast tingitud parameetrid. Nendeks võivad olla näiteks territooriumikonkurents ning partneri valimine. Sugulisel valikul ei mängi rolli ainuüksi isendi väline kvaliteet (lindudel näiteks sulestiku värvus ja territoriaallaul). Oluline on ka tema potentsiaalse partneri isiksus, mille suhtes on erinevatel loomagrupidel näidatud valivust (Both *et al.*, 2005, Holveck & Riebel *et al.*, 2010). Ka abiootilisel keskkonnal on tähtis roll populatsioonisisese temperamendikoosseisu loomisel. Keskkonnamuutus võib tekitada valikusurvet mitte ainult morfoloogilistele näitajatele, vaid ka erinevatele isiksuseomadustele. Sealjuures võib püsiva keskkonnamuutuse mõjul tekkida suunatud valik, mistõttu võib mõne liigi või populatsiooni keskmine temperament divergeeruda kindlas suunas (Sih *et al.*, 2012). Allpool kirjeldan olulisimaid tegureid, mille puhul võib iseloom omada olulist rolli looma kohasusel.

3.2.1. Kisklus ja konkurents

Üks olulisemaid populatsioonisisese konkurentsi põhjuseid on võitlus territooriumi pärast. Kvaliteetse pesitsusterritooriumiga lindudel on suur kurn ning tihti ka rohkelt lennuvõimestunud järglasi (Dingemanse *et al.*, 2005, Scales *et al.*, 2013). Sellisel territooriumil peab olema väike kisklusoht ning head toiduresursid. Agressiivsed ning julged isendid on kvaliteetsete territooriumite hõivamises edukamad (Both *et al.*, 2005, Scales *et al.*, 2013). Katse laulusidrikuga (*Melospiza melodia*) näitas, et agressiivne käitumine korreleerub hõivatava territooriumi kvaliteediga (Scales *et al.*, 2013). Agressiivsed isaslinnud asustavad kiiresti territooriume, kus eelnevatel aastatel muneti suuri kurnasid. Neist järele jäänud kesisemad territooriumid hõivasid vähemagressiivsed isendid. Siiski ei taga kvaliteetne territoorium suuremat kohasust populatsioonis. Territooriume hõivavad isaslinnud ei suuda hinnata, kas kvaliteetsena tunduv maa-ala tagab lennuvõimestunud pesakonna. Enne piirkonnas pikemat aega viibimist on raske hinnata varjatud ohtusid, näiteks kiskjate lähedust (Scales *et al.*, 2013). Seetõttu võidakse konkureerida territooriumi pärast, mis esmapilgul paistab kvaliteetne, kuid sisaldab varjatud kiskjaohtu. Taoline olukord kajastub tihti ebaõnnestunud kurnades. Selline

sündmuste jada võib kujundada ökoloogilise löksu agressiivsele osale populatsioonist (Scales *et al.*, 2013). Kuna agressiivsed ning julged isendid tulevad ootamatute olukordadega halvemini toime (Sih *et al.*, 2004, Niemelä *et al.*, 2012), väheneb taolisesse ökoloogilisse löksu langenud agressiivsete isendite elumus veelgi. Samas annab olukord eelise vähemagressiivsele osale populatsioonist ning varieeruvus isikustes säilib.

Peale territooriumikonkurentsi on oluliseks populatsioonisiseseks valikuteguriks kisklus. Erinevate temperamentidega isendid ei reageeri suurenenud kisklusohule ühtemoodi, mistõttu võib valikusurve teatud temperamendiomadusi soodustada (Réale *et al.*, 2002). Julgemad ning agressiivsemad isendid satuvad suurema tõenäosusega riskisituatsioonidesse (Koolhaas *et al.*, 1999, Réale *et al.*, 2007), mis võib sisaldada ka kiskjate ohtu. Seetõttu võib oletada, et kiskjate rohkuse korral eelistab looduslik valik ettevaatlikumat ning vähemagressiivset osa populatsioonist. Ometi näitas katse lumelammastega (*Ovis canadiensis*) vastupidist: kiskjaterohkel aastatel eelistas valikusurve just julget osa populatsioonist (Réale *et al.*, 2002). Seda põhjendati asjaoluga, et kiskjate läheduses viibivad julged isendid omastavad ka informatsiooni vaenlaste kohta. Saadud teadmisi õigesti ära kasutades suutsid julged lumelambad edaspidi kiskjatest hoiduda. Valik tundus antud populatsioonis olevat suunatud isendite vastu, kes olid taltsad, kuid arglikud (Réale *et al.*, 2002). Kui antud populatsiooni tabaks suurenenud kisklusohu, hakkaks toimima suunatud valik julgete isendite kasuks.

3.2.2. Partneri valimine ning järglaste üleskasvatamine

Partneri valikuga seostunud uurimused on näidanud, et emaslinnud valivad paarumiseks meelsamini agressiivse käitumisega isaslinnu. Isaste laululindude puhul on üks mõjukamaid agressiivsuse väljundeid liigikaaslastest ülelaulmine (Kunc *et al.*, 2006, Holveck & Riebel, 2010). See on reproduktiivedukuse seisukohalt oluline, sest emaslind valib paarumiseks sobiva isaslinnu sageli tema laulu keerukuse ning võimsuse põhjal. Kunc *et al.* (2006) sooritasid looduslikes tingimustes katse lõunaööbikutega (*Luscinia megarhynchos*), et uurida erineva agressiivsusega isaste paarumisedukust. Ilmnes, et agressiivsed isaslinnud võimendasid ja kohandasid oma laulu keerulisemaks, sest püüdsid konkurendist üle laulda. Kuna agressiivne laul mõjus emaslindudele atraktiivselt, olid

taolise käitumisega isaslinnud pesitsushooaja lõpul suurema paarumisedukusega. Isendeid, kes salvestise ajal jätkasid oma tavapärast laulu, kaldusid jääma partnerita. Ka sebrakalade puhul on näidatud, et agressiivse ning julge käitumisstrateegiaga isaseid saadab suurem reproduktiivedukus (Ariyomo, 2011). Nad on kaitsevad oma territooriumit aktiivsemalt ning ei luba passiivsemaid sookaaslasi kudemispiirkondadesse. Nendest katsetest justkui järeldub, et agressiivsemad isendid leiavad kiiremini partneri.

Vaatamata proaktiivsete isendite suuremale ligitõmbamisedukusele on uurimused aga näidanud, et sarnase temperamendiga isendid paaruvad suurema tõenäosusega (Both *et al.*, 2005). Uurimus rasvatihastega näitas, et toidurohkel aastal said enim lennuvõimestunud järglasi paarid, kes olid mõlemad äärmiselt julged ümbruseuurijad või silmapaistvalt passiivsed uurijad (Both *et al.*, 2005). Hüpoteetiliselt võib oletada, et ühelaadsete temperamentidega isendid paaruvad seetõttu, et neil on ka sarnane kvaliteet. Seda kinnitab eksperimentaalne katse sebravintidega, kus leiti, et madalama kvaliteediga emaslinnud valivad oma kvaliteedile vastavaid isaslindusid (Holveck & Riebel, 2010). Kvaliteedi ning temperamendi seost kinnitab asjaolu, et kvaliteetsed isaslinnud, kes on ühtlasi ka agressiivsed on territooriumihõivamises ja partneri leidmises edukamad (Kunc *et al.*, 2006). Samuti on taoliste paaride reproduktiivedukus suurem (Both *et al.*, 2005). Siit järeldub, et isendi kvaliteedi ning temperamendi vahel võib olla tugev seos. See asjaolu võib mõjutada kohasust näiteks järglaste üleskasvatamise edukuse kaudu, sest võiks arvata, et sarnaste iseloomudega paariliste koostöövõime on kõrgem kui vastanduvate iseloomuomadustega paarilistel.

Vaatamata “sarnane tõmbab sarnast” mehhanismile esineb vastuoluline seos temperamendi ning pesavälise paaritumiste vahel. Van Oers *et al.* (2008) katsest ilmnes, et pesaväliseid poegi esineb enim rasvatihastel, kellel on ühesugune ekstreemne temperament. Sellisel juhul on nii emas- kui isaslinnud homosügootsete käitumisalleelidega. Järglastele võib homosügootsus mõjuda kahjulikult, kuna neile iseloomulikud äärmuslikud temperamendiomadused ei pruugi kohaneda keskkonnamuutustega (Dingemanse *et al.*, 2004). Kuna heterosügootsete temperamendialleelidega isendid on parema kohanemisvõimega, võib see asjaolu soodustada pesavälise paarumise emaslinnul, saades seejärel pesaväliseid poegi (van Oers *et al.*, 2008). Heterosügootsed käitumisalleelid kannavad mõõdukaid temperamendiomadusi,

mis on pikemaajalisel ellujäämisel kõige kasulikumad. Vaatamata sellele asjaolule ole täheldatud vastandlike temperamentidega paaridel suurimat pesitsusedukust (Dingemans *et al.*, 2004). Partneri valimise ning temperamentide seoste uurimisel esineb vastuolulisi katsetulemusi. Seetõttu on tarvis leida täpsemaid mehhanisme, mis seletab erinevatele temperamentidele langevat sugulist valikut.

Kuigi proaktiivsed isendid paaruvad edukamalt, on agressiivsusel ning julgusel on kõrge hind pesitsemisedukusele. Katse laulusidrikuga näitas, et agressiivsed proaktiivse strateegiaga paarid hõivavad kiiresti kvaliteetsemad territooriumid, mistõttu on neil suurem kurn (Scales *et al.*, 2013). Paraku esines neil sagedamini ka ebaõnnestunud pesitsusi, mis näitab, et agressiivsed vanemad ei pruugi alati olla paremad järglaste eest hoolitsejad. Agressiivsusega kaasneb sageli suurem liikuvus, mistõttu viibivad vanalinnud vähem pesa lähedal, kaotades niiviisi valvsuse. Siinkohal võib olla eelis hoopis mitteagressiivsetel paaridel. Kuna neil on kalduvus olla ka väiksema uurimishuviga, püsib emaslind rohkem pesa lähedal ning kaitseb poegi võimaliku kiskjaohu eest. Seda kinnitab katsetulemus rasvatihastega, kus reaktiivse käitumisstrateegiaga emaslinnul oli erinevatete tingimustega aastatel peaaegu alati vähemalt üks lennuvõimestunud järglane (Both *et al.*, 2005).

3.2.3. Keskkonna muutlikkus

Iga elukeskkonna heterogeensus määrab tegurid, millega isend peab toime tulema. Niemelä *et al.* (2012) on siinkohal omistanud olulist rolli isendite kognitiivsusele, mis antud kontekstis tähendab keskkonnatunnetust. Kognitiivsus hõlmab informatsiooni omastamist, töötlemisoskust ning rakendamist, varieerudes sealjuures nii populatsioonide kui liikide vahel. Kõrge kognitiivsuse aluseks peetakse keskkonna varieeruvust, sest mitmekesisuses, muutlike tingimustega keskkonnas on tarvis toime tulla erinevates ekstreemsetes olukordades. See asjaolu annab eelise just arenenud kognitiivsusega isenditele, sest omastatava informatsiooni maht on suur (Niemelä *et al.*, 2012). Arvatakse, et kognitiivsemad isendid ja liigid on paindlikuma temperamentiga, kuna nad suudavad omastatud informatsiooni kasutada vastavalt olukorrale. Püsivalt ühesuguses keskkonnas tuleb kasuks vähempaindlik isiksus, sest ajas korduvad keskkonnastiimulid soodustavad adapteerunud ja sissejuurdunud käitumist.

Kõrgel kognitiivsusel on paraku hind, mille tulud võivad ületada kulusid. Hästiarenenud keskkonnatunnetuseks vajalik informatsioonitöötlemine ning mälu kõrgendavad oluliselt aju energiavajadust. Samuti arvatakse, et kognitiivsusega kaasneb aju suurenemine (Sol *et al.*, 2002). See aga korvatakse teiste füsioloogiliste parameetrite arvelt. Väga muutlikus ning ekstreemses keskkonnas ei tule kognitiivsus ning sellega kaasnev paindlik käitumine enam kasuks, kuna olulisemaks muutuvad keha füüsilised näitajad. Sellest järeldub, et keskkonnamuutlikkus on oluline valikutegur, mis ühtlasi põhjendab erinevate käitumismustrite ja temperamentide kooseksisteerimist (Niemelä *et al.*, 2012). Kognitiivsus ning õppimisvõime tundub eriti hästi olevat arenenud invasiivsetel liikidel ning generalistidel. Paindliku käitumise ning õppimisvõime tõttu võivad nad olla suutelised hõivama väga mitmekesiseid elupaikasid. Sealjuures paistavad erilise edukusega silma vareslased (*Corvidae*, Emery & Clayton, 2004), aga ka muusträstas (*Turdus merula*, Sol *et al.*, 2002).

Muutlike keskkonnaningimuste olulisust temperamentidele langevas valikusurves näitab ka Dingemane *et al.* (2004) uurimus rasvatihastega. Katse viidi läbi looduslikes populatsioonides elavatel lindudel, kellel mõõdeti laboritingimustes uuriva käitumise varieeruvust, seejärel hinnati nende toitumiskäitumist looduses. Ruumi- ning toidukonkurents domineerisid algselt väikese uurimishuviga reaktiivsed isaslinnud. Sealjuures oli toiduvaesel talvel ellujäämiseelisel silmapaistvalt uurimishuvilistel ning kiirelt hajuvatel emaslindudel. See temperamenditunnus andis talve üleelamiseks eelise, kuna tugevalt väljenduva uurimiskäitumisega emaslinnud hajusid tihedalt asustatud piirkonnast eemale ega pidanud enam toidu pärast konkureerima. Toidurohkel aastal oli valikusurve aga vastupidine, kuna kiirelt hajuvatel proaktiivsetel emaslindudel on kalduvus ka agressiivsususele (Koolhaas *et al.*, 1999). See on toidukülluses kasutu ja isegi ebasoodne temperamendiomadus. Soodsate tingimustega aastal oli eelis hoopis reaktiivsel emaslindudel (Dingemane *et al.*, 2004). Toidurohke aasta viib populatsiooni tihenemiseni, mis andis eelise kiirelt hajuvatele ning agressiivsetele isaslindudele. Pärast proaktiivsete isaste hajumist lõdvenes ruumikonkurents, mistõttu agressiivne käitumine muutus taas ebatulusaks, põhjustades sageli konflikte liigikaaslastega. See asjaolu andis taas eelise reaktiivsetele vähemagressiivsetele isaslindudele ning kiirelt hajuvatele emaslindudele. Toiduvaesel aastal täheldati ka mõõdukate käitumistunnuste isendite kõrget ellujäämist, mis võis tekitada stabiliseerivat valikut populatsioonis. Toidurohke aastal oli suurem eelis aga äärmuslike

temperamentidega isenditel, mis võis tekitada lõhestava valiku. Kirjeldatud uurimus on seni üks olulisemaid ning ka esimesi, mis näitab ilmekalt, et aastati erinevad keskkonnatingimused viivad niheteni isiksustevahelises toidu- ja ruumikonkurentsis. Sellega kaasneb pidevalt vahetuv valikusurve, mis olenevalt ilmastiku- ning toidutingimustest eelistab erinevaid temperamente.

Temperamendiomaduste järjepidevus paistab olevat omane kõikidele taksonoomilistele gruppidele. Siiski ei saa muutliku keskkonna mõju temperamentidele üldistada kõikidele liikidele, kuna arvesse tuleb võtta ka erinevate liikide ökoloogilisi kohastumusi. Vastavalt ökoloogilisele nišile võib liigi või populatsiooni käitumine divergeeruda kindlas suunas. Näiteks on händkakul (*Strix uraliensis*) täheldatud suunatud valikut, mis eelistab agressiivseid isendeid (Kontiainen *et al.*, 2009). Erinevalt mudelliik rasvatihasest on händkakkude toiduvalik väga spetsialiseerunud, samuti on nad üsna agressiivsed pesakaitsjad. Kuna nad eelistavad just leethiiri ning niidu-uruhiiri, on nende elumus tihedas seoses saakloomade populatsiooniga. Aastatel, mil nimetatud hiireliikide arvukus on suur, kaitsesid emaslinnud agressiivsemalt pesa. Taoline käitumine tasus ära, sest toidurohkel aastal oli suurem võimalus saada lennuvõimestunud pesakond (Kontiainen *et al.*, 2009). Toiduvaestel aastatel olid pesakonnad väiksema elumusega, mistõttu agressiivset käitumist esines vähem. Händkakkude pesakaitsmine, mis väljendub vaikselt lennult nokahoobi andmises, on tulus: see tagab neile vähese pesarüüstamise ning eelistab agressiivset ja julget temperamenti. Erinevalt rasvatihasest, kellel muutlik keskkond põhjustab lõhestavat või stabiilset valikut (Dingemanse *et al.*, 2004), on siinkohal händkakkudel täheldatud suunatud valikut, mis kaldub julguse ning agressiivsuse poole. Händkakkude käitumisele langevat valikusurvet uuriti nende loomulikus elukeskkonnas. Sealjuures vaadeldi kakkude käitumist aastatel 1983 ning 1986 – 2006, (Kontiainen *et al.*, 2009). Siit järeldub ühtlasi, et keerukama bioloogiaga ning pikaealisemate liikide puhul on temperamentide uurimine üsna ajamahukas.

4. Inimese mõju erinevate isiksustega loomadele

Erinevate temperamentidega loomade kohasus ei sõltu ainult looduslikest tingimustest. Inimtegevus võib mõjutada loomade heaolu nii otsese kontakti kaudu, kui ka muutes loomade elupaikasad. Erineva temperamendiga isendid ei reageeri inimkontaktile ühtemoodi, mistõttu võib tekkida uus valikusurve, ohustades teatud temperamendiga osa populatsioonist (McDougall *et al.*, 2006). See võib põhjustada mikroevolutsioonilisi muutusi looduses elavate populatsioonide käitumises, seades ohtu terve asurkonna kohasuse (Sih *et al.*, 2012). Ka inimese poolt põhjustatud stress võib mõjuda teatud osale populatsioonist kahjulikult, kuna isiksused taluvad stressiolukordi erinevalt. Julgema käitumisega loomad võivad inimasulate lähedusest toitu otsida, kus riskifaktor on suur. Mõned linnuliigid asuvad elama koguni suurlinnadesse, kus nende temperamendiomadused võivad tugevasti divergeeruda looduses elavate lähisugulaste omadest (Bokony *et al.*, 2012). Seevastu vangistustingimused (nt loomaaiad) võivad vähendada temperamentide varieeruvust sealses populatsioonis. Samuti võivad seal eelise saada temperamendiomadused, mis on looduses ebasoodsad. Taolised muutused võivad vähendada looduslike populatsioonide taastamise edukust (McDougall *et al.*, 2006). Et mõista inimõju ulatust loomaliikidele ja –populatsioonidele, on oluline uurida erinevate temperamentide kohasust üha rohkem inimese poolt muudetavas maailmas.

4.1. Otsese ja kaudse inimkontakti mõju liikide ja isendite temperamentidele

Inimasulate laienemine suurendab looduses elavate loomade kontakti inimestega. Eriti inimlähedaseks saavad isendid, kes julgevad minna asulate lähedusse. Imselt on need isendid julgema ning agressiivsema käitumisstrateegiaga. Inimestega harjumisel on eelised: need alaska pruunkarud (*Ursus middendorffii*), kes julgevad inimese läheduses jõest kala püüda, saavad paremad toiduresursid (Olson *et al.*, 1997). Taolisel käitumisel on kulud, sest inimlähedus võib kahjulikuks osutuda. Grislikarud (*Ursus arctos horribilis*), kes söandasid toiduvaestel aastatel inimasulate lähedal toitu otsida, kannatasid suurema

suremuse all. Neile said saatuslikuks jahipidamine ning tihe maanteeliiklus (Mattson *et al.*, 1992). Toidurikastel aastatel oli looduslikus elupaigas tõenäoliselt eelis agressiivsetel isenditel. Seega võib tekkida kõikuv valikusurve, mis hoiab populatsiooni temperamendikoosseisu mitmekesisust. Kui keskkond muutub püsivalt toiduvaesemaks, võivad agressiivsemad ning julged isendid kaotada eelise populatsioonis, kuna hakkavad tihedamini inimasulate lähedal toiduotsingutel käima.

Peale inimasulate läheduse mõjutab temperamentide dünaamikat ka jahipidamine. Jahimehed kalduvad saagiks valima kvaliteetsete tunnustega isasloomi, näiteks suurte sarvedega sõralisi. Uurimused on näidanud, et kvaliteetsete välitunnustega isendid on sageli ka agressiivsema ning julgema käitumisega (Festa-Bianchet, 2003). Seega võib oletada, et intensiivse jahtimise tulemusel satub ohtu proaktiivse käitumisstrateegiaga osa populatsioonist. Pikaajalise suunatud valikusurve tulemusel võib kogu populatsioon tervikuna arglikumaks ning ettevaatlikumaks muutuda. Euroopa pruunkarud on vähem agressiivsed kui nende Ameerikas elavad liigikaaslased. Ilmselt on see tulenenud pikaajalisest jahisurve, mis on populatsiooni ettevaatlikumaks muutnud (Festa-Bianchet, 2003). Tippkiskjate ulatuslik jahtimine võib mõjutada kaudselt ka saakloomade temperamentide dünaamikat, kuna kiskjate puudumine lõdvendab neile langevat looduslikku valikut.

Üha suurenevate põllumajandusalade tõttu võib tekkida suurenenud valikusurve surve ka herbivooride populatsioonidele. Julged ning uuriva käitumisega isendid ei karda minna suurtelt põldudelt toitu otsima, kuna sealsed toiduressursid on kvaliteetsed. Uudishimulikud isendid ei võõrasta ka uut, senitundmata toitu. Sealjuures on riskifaktor suur, kuna põldude saagist toituvaid loomi peetakse kahjuriteks (Sih *et al.*, 2010). Samuti võivad nad hukkuda taimemürkide tõttu. Ka julge käitumisega generalistid ning omnivoorid võivad kergesti hukkuda, kui satuvad inimasulate lähedale toitu otsima. Näiteks võivad nad hukkuda plastikprügi söömise tõttu. Ka need põhjused võivad viia arglikuma populatsiooni tekkimiseni, kuna julged ning uudishimulikud isendid võivad sattuda ökoloogilisse lõksu: ühelt poolt on nad avatud uutele toiduressurssidele, kuid teisalt ka uutele ohtudele, milleks on näiteks kemikaalid ning maanteed.

Laienevad inimasulad ning põllumassiivid soodustavad loomade elupaikade killustumist. See häirib loomade igapäevaseid liikumistrajektoore, mõjudes rängalt uuriva

käitumisega aktiivsetele liikujatele. Taolise käitumisega isendid levivad kaugemale (Dingemans *et al.*, 2003), mis on liigi või populatsiooni püsijäämisel oluline tegur. Julgemad ning uudishimulikamad isendid (McDougall *et al.*, 2006) või ka liigid (Woodroffe, 2003) ei karda minna hajumisprotsessi käigus neile ebasobivaks muudetud keskkonda, mistõttu nad hukuvad suurema tõenäosusega näiteks autorataste all. Looduslike elupaikade killustumine inimtegevuse tõttu võib seega eelistada isendeid ja liike, kes on passiivsed liikujad (Woodroffe, 2003). Kuna nad levivad aeglasemalt ning vähem, tugevneb killustumise efekt veelgi (Woodroffe, 2003), seades ohtu liigi või populatsiooni üldise kohasuse.

Arvatakse, et inimeste tekitatud järskusid keskkonnamuutusi taluvad liigid, kellel on suurem käitumuslik plastilisus (Sih *et al.*, 2010). Taolised liigid suudavad paremini kohandada oma käitumist vastavalt keskkonnamuutustele. Kui tingimused on soodsad, võivad nad muutuda invasiivseteks. Inimmõjul levivad invasiivsed liigid hõivavad üha enam uusi alasid, mis muudab sealset ökoloogilist dünaamikat. Taolised liigid on sageli generalistid, kes suudavad toime tulla erinevate keskkonnatingimustega. Samuti ei heiduta neid ka inimindutseeritud keskkonnamuutused. Sih *et al.* (2010) on välja pakkunud, et taolistel liikidel on evolutsioonis välja arenenud paindlik käitumisstrateegia, mis soodustab kohanemist uute kiskjate või konkurentidega, sh inimasulate lähedusega. Liigid, kes ei suuda oma käitumist kohandada inimese põhjustatud keskkonnamuutustele, on enamasti elupaiga- ning toiduspetsiifilised. Seetõttu mõjuvad inimesepoolsed keskkonnatingimused nende elumusele halvasti. Ilmselt on invasiivsetel liikidel suur liigisisene temperamentide varieeruvus. Näiteks mitmekesise temperamendikoosseisuga sipelgakolooniad on suurema elumusega ning kohanevad paremini muutustele (Modlmeier *et al.*, 2012). Sama mehhanism võib toimida ka teiste liikide puhul. Paindliku käitumisega liikidel on arenenud ka suurem kognitiivsus ning õppimisvõime (Sih *et al.*, 2010, Niemelä *et al.*, 2012). Õppides toime tulema inimeste lähedusega, kohanevad nad uue elupaigaga. Näiteks Euroopa hundid (*Canis lupus*) on asunud elama inimasulate lähedale (Festa-Bianchet, 2003). See on ebatavaline nähtus, kuna hundid ranged karnivoorid, kellele on omistatud pigem inimpelgikkust. Ilmselt on nad inimasulate suurenemise tõttu hakanud kohanema.

4.2. Linn loomade elukeskkonnana

Üldiselt ei mõju suurte ulukite kohasusele inimkontakt hästi. Seevastu tulevad paljud linnud üsna edukalt linnakeskkonnas toime, kusjuures linnastuda võivad nii liigid kui populatsioonid. Katsed on näidanud, et urbaniseerunud linnud on keskkonnamuutuste suhtes tolerantsemad kui nende maapiirkondades elavad lähisugulased (Bonier *et al.*, 2007). Sarnaselt invasiivsete liikidega on linnastumisaltid liigid generalistid, kes oma paindliku käitumise tõttu suudavad hõivata väga erinevaid keskkondi. Taolised liigid ja populatsioonid suudavad oma käitumist kohandada vastavalt neid ümbritseva keskkonnaga, tulles toime inimhäiringutega ja linnakeskkonna iseärasustega. Näiteks kohandavad urbaniseerunud punarinnud (*Erithacus rubecula*) oma laulu vastavalt keskkonna müratasemele, lauldes valjemini ning kõrgematel sagedustel. Sama on täheldatud linnades elavatel muusträstastel (Nemeth & Brumm, 2010). Sarnaselt invasiivsetele liikidele võib urbaniseerunud liikidel ja populatsioonidel olla ka suurem kognitiivsusvõime, mistõttu õpivad nad tunnetama uusi ohtusid ning on võimelised oma käitumist vastavalt sellele kohandama.

Praegu ei teata veel täpselt, kas linnakeskkondade asustamine näitab käitumuslikku plastilisust või evolutsioonilist kohastumist (Møller, 2008). Võimalik, et praeguseks linnastunud isendid olid juba oma looduslikus keskkonnas paindlikuma käitumisega, mistõttu suutsid nad erinevate tingimustega kohaneda. Linnas elades harjusid nad paindliku käitumise ning kogntiivse õppimisvõime tõttu ära ka inimkontaktiga. Katsetulemused näitavad, et erinevatest liikidest pärit linnud, kes olid vähem põlvkondi linnas elanud, ei kartnud raudkulli (*Accipiter nisus*). See näitab, et linna elama asunud linnud olid juba looduses julgemad. Rohkem põlvkondi linnas elanud linnud aga tunnetasid raudkulli ohtlikkust (Møller, 2008). See võib tuleneda paindlikust käitumisest ning suurenenud ohutunnetusest. Valvsust võivad indutseerida linnakeskkonnas esinevad uued ohud, näiteks inimeste koduloomad ning kokkupuude olmekemikaalidega. Katsetulemuse järgi võib linnakeskkonnas toimuv looduslik valik eelistada suuremat kiskjatunnetust (Møller, 2008). Seda kinnitab ka ohtliku niši hüpotees (ingl. k. *dangerous niche hypothesis*), mille kohaselt on neofoobia eelistatud, kui uued nähtused ning stiimulid kujutavad endast sageli ohtu (Greenberg, 2003). Seega on linna elama asunud linnud

algselt julged ning uuriva käitumisega, ent paindlikud. Uusi ohte tunnetades muutuvad isendid ettevaatlikumaks, kui nad algselt olid (Møller, 2008).

Mitmekesiste tingimustega linnakeskkond soosib ka temperamentide varieeruvust. Møller (2010) leidis, et linnakeskkonda eelistavad üsna sarnaste temperamentidega isendid, keda iseloomustab paindlik käitumine. Kuna taolised isendid julgevad tulla inimasustuste lähedale, on nad ilmselt ka julged ning uuriva käitumisega. Soodsate tingimuste tõttu kasvab lindude populatsioon, mistõttu suureneb isenditevaheline konkurents. Tugev valikusurve sunnib isendeid haarama linnakeskkonnas erinevaid nišše. Kuna isendite käitumine on paindlik, suudavad nad oma käitumist vastavalt niši tingimustele kohandada (Møller, 2010). Taoline adapteerumine on eelduseks erinevate temperamentide tekkele. Seda teooriat kinnitab uurimus koduvarblastega (*Passer domesticus*), kus leiti kolme erinevalt urbaniseerunud populatsiooni vahel märkimisväärne temperamentide erinevus (Bokony *et al.*, 2012), kusjuures populatsioonid olid pärit erinevate linnastumisastmetega piirkondadest.

4.3. Vangistustingimuste mõju temperamendile ning liikide taastamisele

Looduses ning vangistuses elavate loomade temperamentide vahel on üllatavad erinevused. Tehiskeskkond põhjustab järsu suunatud valikusurve, mis võib tekitada ulatuslikke mikroevolutsioonilisi muutusi vangistuspopulatsioonides (McDougall *et al.*, 2006). Proaktiivsed ja reaktiivsed isendid tulevad vangistusstressiga erinevalt toime, mistõttu võib sealne valikusurve eelistada teatud isiksusi teistele. Kuigi agressiivsed ning julged isendid on looduses paaritumishooajal edukamad (Kunc *et al.*, 2006, Scales *et al.*, 2013), ei pruugi see nii olla tehiskeskkonnas. Katsed on näidanud, et proaktiivsed isendid kogevad suuremat vangistusstressi (Sild *et al.*, 2011), mistõttu võib nende reproduktiivsus väheneda. Kuna vähemagressiivsed reaktiivsed isendid tulevad vangistuses paremini toime, võib taoline valikusurve viia passiivsema käitumisega populatsioonini. Dingemanse *et al.* (2004) näitasid, et muutlik keskkond on populatsiooni mitmekesise temperamendikoosseisu aluseks. Tehistingimustes ei toimu muutlikust keskkonnast tingitud vahetuvat valikusurvet, mistõttu vangistuspopulatsioonis võib väheneda isendite temperamentide varieeruvus (McDougall *et al.*, 2006). Samas on vangistustingimustes

tähendatud lõhestavat valikut rasvatihaste uurimiskäitumises. (Drent *et al.*, 2002). Peale selle on näidatud, et pikaajaliselt vangistuses elanud populatsioonil võib temperamentide mitmekesisus taas suurened. McPhee (2004) katse näriliseliigiga *Peromyscus polionotus* näitas, et kiskja juuresolekul oli vangistuses kasvanud 35. põlvkonna isenditel suurem käitumuslik varieeruvus kui 2. ning 14. põlvkonna liigikaaslastel. Selle põhjuseks võib olla loodusliku valiku lõdvenemine. Looduses võivad äärmuslike temperamentidega isendid ebasoodsal aastaajal kergesti hukkuda. Nad taluvad järske keskkonnamuutusi halvemini kui mõõdukate temperamentidega isendid (Dingemanse *et al.*, 2004). Taoline valikusurve puudub vangistustingimustes, mis annab võimaluse kõikidel temperamentidele edukalt paljuneda (McPhee, 2004). Kirjeldatud katse on ainus, mis seni taolise tulemuse on andnud (McDougall *et al.*, 2006). Valdav osa uurimustest on näidanud tehiskeskkonnas temperamentide mitmekesisuse vähenemist.

Ühelaadsed temperamendiomadused võivad vähendada reintrodutseeritava populatsiooni adapteerumist uute keskkonnatingimustega. Sellisel juhul ei pruugi loodusesse viidud populatsioon pikaajaliselt püsima jääda. Kuna kõikuvad keskkonnatingimused eelistavad erisuguseid temperamente (Dingemanse *et al.*, 2004), on ülioluline, et reintrodutseeritud populatsioonis oleks suur isiksuste varieeruvus. Tehiskeskkond võib eelistada temperamendiomadusi, mis looduses võivad osutada kahjulikeks. Nendeks võib olla liigne taltsus ning harjumine inimesega. Näiteks vangistuses kasvanud krevetiliigi *Pandalus danae* puhul märgati loomaaias kasvanud 10. põlvkonnal vähenenud põgenemistungi ning suuremat julgust inimeste suhtes (McDougall *et al.*, 2006). Need omadused ei pruugi looduses kasulikud olla. Reintrodutseerimisele võivad mõjuda kahjulikult ka liigne taltsus ja julgus. Võimalik, et taolise käitumisega isendid ei ole looduses kohased, kuna ei oska karta kiskjaid ning võivad tulla inimasustustele liiga lähedale. Looduslikes tingimustes oleksid taolised isendid analoogsed liiga julgete ning agressiivsetega, kes suure riskikäitumise tõttu ei ole väga suure ellujäämusega. Põhja-Ameerika närilise *Peromyscus polionotus* isendid ei näidanud vangistustingimustes pärast mitut põlvkonda enam üles saakloomale omast käitumist kiskja läheduses (McPhee, 2004). Vangistuses kasvanud isendid olid julgemad, viibisid kiskja juuresolekul rohkem lagedatel aladel ning vähem varjupaigas. Seega on oluline, et reintrodutseeritavatel isenditel ei tekiks ebasoodsaid või ühelaadseid temperamendiomaduste komplekte.

Liikide taastamisel on hädavajalik, et isendite käitumine oleks sarnane nende looduses elavate liigikaaslastega. Temperamendil on suur roll toiduotsimisel, ümbruse uurimisel ning ruumilisel hajumisel (Dingemanse *et al.*, 2004) aga ka paarilise leidmisel ja edukal sigimisel (Both *et al.*, 2005). Et vältida temperamentide teisenemist reintrodutseeritava populatsioonis, tuleb tehiskeskkonnas jälgida ning mõõta isendite käitumistunnuste väljendumist. Samuti tuleb hoolt kanda, et erinevate temperamentidega isenditel oleks võrdne reproduktiivvedukus. See tagaks tehiskeskkonnas kasvava populatsiooni temperamentide mitmekesisuse, mis looduslikes tingimustes oleks kriitilise tähtsusega (McDougall *et al.*, 2006). Vangistusstress takistab reproduktiivvedukust, kuid selle vältimiseks oleks tarvis leida seos temperamenditüübi ning kõrge stressitaseme vahel konkreetses vangistuspopulatsioonis. Teades korrelatsiooni, saaks välja töötada stressiohtu vältivaid protseduure. Efektiivne meetod on ka vangistuskeskkonna rikastamine, mis julgustaks isendeid neile loomuomaselt käituma (McDougall *et al.*, 2006). Uurimused on näidanud, et loodustähedases tehiskeskkonnas on isenditel väiksem stress ning suurem reproduktiivvedukus. Samas võib keskkonnarikastus eelistada teatud temperamenditüüpe, mis vähendab temperamentide mitmekesisust populatsioonis. Reintrodutseerimisedukusele aitaks kaasa ka isendite treenimine looduses esinevate väljakutsetega. Näiteks kiskjate vältimine või iseseisev toiduotsimine tehistingimustes soosib looduses esinevat aktiivsust. Praegu keskendutakse looduslike populatsioonide taastamisel enamjaolt reproduktiivvedukuse suurendamisele. Reintrodutseeritud populatsiooni püsijäämiseks looduses oleks tulevikus tarvis keskenduda ka isendite geneetilise varieeruvusele, sealhulgas temperamendile (McDougall *et al.*, 2006). Samuti tuleks tuvastada mehhanismid, mis mõjutavad käitumise mikroevolutsiooni vangistustingimustes, kuna ühene seletus veel puudub.

5. Arutelu

Paljudest temperamendialastest uurimustest on ilmenud tugevad korrelatsioonid käitumistunnuste vahel. Kuna käitumistunnuste mõõtmisel kasutatavad mõisted on üsna mitmetähenduslikud (Gosling, 2001, Carter *et al.*, 2013), pole mõõtmistulemused nii ühese vastusega, kui arvuliselt väljendatavad suurused (Réale *et al.*, 2007). Mistahes käitumistunnuse väljendumine oleneb kontekstist ning tõlgendajast. Seega võib öelda, et analüüsid, mis hindavad keskkonna mõju erinevatele isiksustele, põhinevad oletustel, mitte faktidel. Samuti on oluline märkida, et isendite ja liikide kohasuse hindamisel on isiksus vaid üks valikuobjektidest, mis lisandub morfoloogilistele ning füsioloogilistele parameetritele.

Temperamendialased uurimused on andnud tihti tulemusi, mis on vastuolus eelmiste katsetulemuste ning nende seletustega. Võib-olla on mõnes katses tõlgendatud käitumistunnuseid liiga subjektiivselt. Samuti võivad mõõdetud käitumistunnused olla omavahel segunenud. Kindlat iseloomujoont mõõtes peaks vältima olukordi, kus erinevad käitumistunnused üksteise väljendumist segama hakkavad (Réale *et al.*, 2007). Looduses elavaid isendeid on sageli viidud nende jaoks uudsesse tehiskeskkonda, et mõõta nende uurivat käitumist. Seal võib neil ilmnedä ootamatu neofobia või hirm. Laboritingimused võivad olla neile niivõrd võõrad, et nende uurimishuvi sealse keskkonna vastu ei pruugi olla samasugune, nagu looduses esineva uudsuse vastu. Seetõttu võivad vabalt kasvanud isendid käituda laboritingimustes ebaloomulikult, mis mõjutaks oluliselt katsete edaspidiseid tulemusi. Teisalt on oluline jätkuvalt uurida iseloomujoonte pärandumist ning neile langevat valikusurvet ka tehistingimustes, kuna paljude seniste uurimuste tulemused on omavahel vastuolus.

Muutlikud keskkonnatingimused on aluseks temperamentide varieeruvusele populatsioonis. Seega oleneb paljude liikide puhul temperamendi kohasus kindlast aastast, kus mängivad rolli populatsioonidünaamika, toiduresursid, aga ka kiskjate rohkus. Osadel aastatel on edukamad proaktiivsed isendid, teistel reaktiivsed. On ka aastaid, kus suurim edukus on mõõdukatel ehk vähem jäikadel temperamentidel (Dingemanse *et al.*, 2004). Seega ei tundu rasvatihaste puhul keskkond eelistavat ühtegi kindlat temperamenditunnust, kuna valikusurve on pidevas muutumises. Kindel eelis tundub olevat hoopis

kognitiivsematel isenditel ja liikidel. Kognitiivsuse eelduseks on muutuv keskkond ning paindlik käitumine. Paljud tulemused näitavad, et edukaimad levijad on just liigid, kellel on arenenud kognitiivsus ehk keskkonnatunnetus (Sol *et al.* 2004). Kuigi kognitiivsusel on kõrge ökoloogiline hind, tundub see end ära tasuvat. Linnuliigid, kellel on täheldatud suurt õppimisvõimet ning informatsiooniomandamist, suudavad asustada väga mitmekesiseid keskkondi, sealhulgas ka suurlinnasid. Seega tundub, et muutlikus keskkonnas on kognitiivsusel suurem eelis kui mistahes muul käitumistunnusel.

Ükski looduslik keskkonnategur ei paista olevat nii mõjukas, et muudaks jäädavalt populatsiooni või liigi temperamendikoosseisu. Keskkonnaparameetrid erinevad aastati, mistõttu ei saa rääkida pikaajalisest valikusurvevõimest kindlale temperamenditunnusele. Kuigi näiteks händkakul (Konttinen *et al.*, 2009) on täheldatud suunavat valikut, paistab seal olevat tähtsam roll liigi käitumisökoloogilistel iseärasustel, mitte keskkonnatingimustel. Pikaajalise suunava valiku isiksustele võib tekitada hoopis inimõju. Inimtekkelised keskkonnamuutused muudavad seni dünaamilisena toimunud looduskeskkonda, kus vahelduv valikusurve säilitab populatsiooni mitmekesist temperamendikoosseisu. Järsk inimtekkeline keskkonnamuutus (elupaikade killustamine, asulate rajamine) võib põhjustada jäädavaid muutusi kisklusrežiimis ning toiduressursside jaotumises. See omakorda võib vähendada populatsiooni- ning liigisisest temperamentide varieeruvust: inimtekkelised järsud keskkonnamuutused on üldjuhul jäädavad ning pikaajalise mõjuga, mistõttu võib seni temperamentidele langenud vahelduv valikusurve asendada pikaajalise suunatud valikuga. See muudaks liigi või populatsiooni temperamendikoosseisu ühetaolisemaks, mis võib vähendada populatsiooni kohasust: uurimused on näidanud, et mitmekesiste temperamentidega asurkonnad on edukamad (McDougall *et al.*, 2006, Modlmeier *et al.*, 2012, Sih *et al.*, 2012).

Paljudel liikidel oleneb populatsioonisisene temperamentide dünaamika kiskjate rohkusest, kuid seda aspekti on veel vähe uuritud. Seni on kisklusrežiimi ning isiksuste seost uuritud saakloomadel, näiteks lumelammastel (Réale *et al.*, 2003). Temperamentidele langevat valikusurvet tuleks uurida kindlasti ka liikidel, kes on tippkiskjad ning kellel on looduslikke vaenlasi vähe, näiteks erinevatel kotkastel. Võib oletada, et taoliste liikide temperamentide kohasus sõltub suuresti tervest ökosüsteemi toiduahelast, samuti

konkurentsi pakkuvate liikide käitumistunnustest. Täpsema mehhanismi teadasaamiseks tuleks edasi uurida kiskjate ning saakloomade temperamentide seoseid.

Füüsikaliste ning inimtekitatud nähtuste mõju erinevatele temperamendijoonetele on uuritud üllatavalt vähe. Nendeks võivad olla kõrbestumine, suur liiklusmüra, kaevanduste rajamine. Üheks olulisemaks füüsikaliseks teguriks võib olla globaalne kliimasoojenemine. Tegemist on aeglase protsessiga, mis pikemas perspektiivis võib mõjutada isiksuste esinemissagedust populatsioonis ning erineva temperamendikoosseisudega liikide levimiskiirust. Ühest küljest võivad kliimamuutused pakkuda eelise tugeva uurimiskäitumisega ning kiiresti hajuvatele liikidele ning isenditele. Kui kliimasoojenemine annab proaktiivsetele liikidele võimaluse kiirendada oma levimist, kinnistab see reaktiivsete liikide ja paiksust veelgi, sest kiiremini levivad invasiivsema loomuga liigid võivad nende elupaigad ära koloniseerida. Pealegi on reaktiivsetel isenditel täheldatud aeglast levimiskiirust (Dingemanse *et al.*, 2004). Sealjuures mõjuks taoline muutus eriti halvasti liikidele, kelle keskmine temperamendikoosseis on väga arglik, väikese hajuvusega ning kellele mõjuvad kliimamuutustest tingitud keskkonnamuutused areaali kitsendavalt. Samas on täheldatud, et reaktiivsed isendid on keskkonnatundlikumad (Koolhaas *et al.*, 1999), mistõttu võivad nad kliima soojenemisest tingitud keskkonnamuutustega paremini kohaneda. Kuna taolisi aspekte uurivaid töid pole veel tehtud, võib vaid teha oletusi ning hüpoteese seni läbi viidud uurimuste põhjal. Et teada saada kliimasoojenemise mõju erinevatele isiksustele, on tarvis antud probleemi edasi uurida.

Rasvatihaste ja mitmete teiste pisivärvuliste puhul ei ole raske uurida isiksuste pärandumist ning allumist looduslikule valikule, kuna nende liikide eluiga on võrdlemisi lühike. Samuti asustavad nad meelsasti inimeste poolt rajatud pesakaste ning taluvad kontakti inimestega. Liikide puhul, kelle eluiga on pikk ning populatsioon hõre, on keskkonna pikaajalist mõju temperamendile märksa raskem uurida. Näiteks võivad taolistel linnuliikide pesad olla raskesti ligipääsetavad ning pesitsuse võib rikkuda isegi väga väike inimkontakt. Et uurida taoliste liikide käitumistunnuste pärandumist nende elukeskkonnas, kulub palju aastaid. Samuti tuleks enne isiksuste uurimaasumist teha korralik eeltöö ning uurida varasemaid töid liikide bioloogiast ning käitumisökoloogiast: mõnedel liikidel on välja kujunenud üsna omapärsed ning keerukad käitumuslikud

kohastumused. Näiteks händkakud on väga agressiivsed pesakaitsjad (Kontiainen *et al.*, 2009). Taolised strateegiad mõjutavad oluliselt käitumistunnuste väljendumist, mistõttu on erinevate isiksuste hindamisel väga oluline võtta arvesse liigi käitumuslikke iseärasusi. Vastasel juhul võivad katsetulemused anda eksitavaid tulemusi. Kontiainen *et al.* uurimusest händkakkudega järeldub, et asjakohaste tulemuste saamiseks kulub palju aastaid. Sealjuures võib ka juhtuda, et tulemused on oodatust erinevad ning vastuolus seni arvatuga. Antud töö on ka ilmekaks näiteks, et isiksuste ning keskkonna seoseid on võimalik analüüsida ka haruldasematel liikidel.

Paraku on taolisi töid, nagu Kontiainen *et al.* (2009) uurimus händkakkudega, veel äärmiselt vähe tehtud. Seetõttu on uurida veel palju: näiteks vee-eluviisiliste ja rändlinnuliikide puhul pole veel peaaegu üldse uuritud keskkonna mõju erinevatele temperamentidele. Neist paljud liigid koonduvad rännetel suurtesse kolooniatesse, mistõttu oleks oluline uurida sealsete isiksuste kohanemist ning nende toimetulekut keskkonnatingimustega. Paljud veelise eluviisiga linnuliigid moodustavad rännetel segakolooniaid, mis võimaldab uurida ka liikide vahelist temperamendidünaamikat. Kuna tihti on liikide temperamendikoosseisud erinevad, annaksid taolised veelindude alased uurimused palju uusi teadmisi keskkonna mõjust erinevatele temperamentidele. Näiteks võib see seletada erinevate liikide ellujäämist segakolooniates, arvestades liikide käitumisstrateegiaid ning käitumise paindlikkust.

Seni on uuritud paljude taksonite etoloogiat, kuid temperamendi ning keskkonna interaktsiooni on uuritud veel vähestel liikidel. Liikide temperamentidele ei lange ühesugune valikusurve. Näiteks händkakkude isiksustele langeb teistsugune valikusurve kui pisivärvulistele – neil on täheldatud suunatud valikut, mis eelistab agressiivsust (Kontiainen *et al.*, 2009). Võib näiteks oletada, et mõnel väga ettevaatlikul ja inimpelglikul liigil, näiteks metskassil (*Felis silvestris*), toimub suunatud valik arguse poole. Et teada saada, missuguseid käitumistunnuseid eelistab looduslik valik erinevatel liikidel, oleks tarvis laiendada temperamendialaseid uurimusi olulisemalt kaugemale, kui vaid mudelorganismid. Eriti oluline on uurida keskkonna mõju ohustatud liikide temperamentidele (Sih *et al.*, 2012), sest saadud teadmistega võib hinnata ka neile langevat inimõju. See tähendaks olulist edusammu looduskaitsebioloogias.

6. Kokkuvõte

Isiksuse ehk temperamendi all mõistetakse ühe isendi käitumistunnuste kogumit. Sealjuures paistavad paljud isiksuseomadused olevat omavahel korrelatsioonis: julged isendid on sageli ka agressiivsemad ning suurema liikumisaktiivsusega. Omavahel seotud temperamendijooni käsitletakse ka käitumisstrateegiatena, mis jagunevad proaktiivseks ning reaktiivseks. Proaktiivne käitumine väljendub suuremas julguses ning agressiivsuses, kuid taolised isenditel on näidatud aeglasemat kohanemist keskkonnamuutustega. Reaktiivsed isendid tunduvad olevat arglikumad ja ettevaatlikumad, ent parema kohanemisevõimega. Äärmuslike temperamentide vahel esinevad ka mõõdukate käitumistunnustega isendid.

Muutlik elukeskkond tagab erinevate isiksuste kooseksisteerimise: aastati erinevad olud näiteks kisklusrežiimis või toidurohkuses võivad põhjustada vahelduva valikusurve erinevatele temperamentidele. Seega võib mõnel aastal olla eelis näiteks proaktiivsel, teisel reaktiivsel käitumisstrateegial. Mõõdukate temperamentide kandjatel on täheldatud paremat kohanemisevõimet kui teistel isenditel, mistõttu võivad nad pikema aja vältel osutada samuti kohaseks. Arvatakse, et mitmekesiste isiksustega populatsioonid on suurema elumusega, kuna erinevate käitumisstrateegiatega loomad tulevad oma elukeskkonnas erineval viisil toime: mõne ootamatu keskkonnamuutuse puhul jäävad mõned isendid alati ellu. Muutlik elukeskkond võib tekitada temperamentidele lõhestavat või stabiliseerivat valikut. See tagab nii äärmuslike iseloomujoontega (näiteks väga julgete ja argade) kui ka keskmiste temperamentidega isendite olemasolu populatsioonis. Temperament mängib rolli ka sugulisel valikul: katsetulemused näitavad, et sarnase loomuga isendid paaruvad suurema tõenäosusega.

Inimesepoolne loomade elupaikade hävitamine või nendesse tungimine võib muuta mõningate temperamendiomaduste kandjad ebakohaseks või tekitada populatsioonis suunavat valikut. See võib ohtu seada nii liigid kui ka populatsioonid, kuna vähendab sealsete temperamentide varieeruvust. Samas võib näiteks linnakeskkond anda eelise kognitiivsematele ning plastilisema käitumisega liikidele ja isenditele. Liikide taastamisel on oluline jälgida, et sealne temperamendikoosseis oleks mitmekesine, sest sellistel populatsioonidel arvatakse olevat suurem kohasus. Seetõttu on oluline kaasata temperamendi uurimine looduskaitsebioloogiasse. Paraku on elukeskkonna mõju erinevatele temperamentidele veel vähe uuritud, eriti haruldastel liikidel. Paljude inimtekkeliste keskkonnamuutuste mõju (näiteks globaalne soojenemine, kõrbestumine, maanteedehkuse rohkus) erinevatele temperamendiomadustele on sealjuures veel teadmata.

7. Summary

Habitat effect on animals with various temperaments

Personality or temperament is known as an aggregate for behavioural traits within an individual. Thereby certain traits may be correlated: bold individuals often appear to be more aggressive and dispersal. Contiguous behavioural traits are also treated as coping styles, which can be divided to proactive and reactive strategies. The proactive style is expressed through higher level of boldness and aggressiveness, but such individuals have shown slower adaptability to environmental changes. Reactive individuals seem to be more shy and cautious, but have higher adaptability. Between extreme temperaments there are also individuals with modest behavioural traits.

Fluctuating environment conditions provide the coexistence of various personalities: yearly alterations in predator presence or food conditions may affect changeable selection pressures for different temperaments. Therefore, in one year proactive style might have an advantage, but in the second, the reactive. It has been observed that animals with modest temperament are more adaptive than animals with other personalities, which is why such individuals have long-term fitness. It is estimated that within-population variability in temperaments provides a more fit population, due to individuals having different coping styles: in case of unpredicted environment change there will always be some survivors. Changing situation in habitats may cause a disruptive or stabilizing selection in temperaments. It provides the existence of both - individuals with extreme personality traits (for example very bold or very shy) and the presence of individuals with moderate traits. Temperament also has an important part in sexual selection: test results have shown that individuals with similar personalities are more likely to mate each other.

The destruction of animal habitats by humans or the invasion of them may turn animals with some temperament traits inapt or cause directed selection in temperaments. It can jeopardise species and populations both, because it might decrease the variation of temperaments within species and individuals. Meanwhile, for example, urban environment might give an advantage to the more cognitive and plastic-behavioured species and individuals. While reintroducing a population, it is important to retain the within-population variation of temperaments as such populations appear to be more fit. Thus, it is important to involve temperament research into conservation biology. Habitat effects on different temperaments have only been investigated slightly, especially for rare species. Therewith, many anthropogenic environmental changes (for example global warming, desertification, abundance of roads) for different temperament traits still remain unknown.

8. Tänuavaldused

Olen väga tänulik oma juhendajale Kaarin Koosale, kes oli suureks abiks minu lõputöö valmimisel ning loomade temperamenti mõistma õppimisel. Samuti aitasid töö valmimisele kaasa Alo Ailt ning Kerttu Pass.

Kasutatud kirjanduse loetelu

- Ariyomo, T. O. & Watt, P. J.** 2011. The effect of variation in boldness and aggressiveness on the reproductive success of zebrafish. *Animal Behaviour*, 83, 41-46.
- Bókony V., Kulcsár A., Tóth Z., Liker A.** 2012. Personality traits and behavioral syndromes in differently urbanized populations of house sparrows (*Passer domesticus*). *PloS one*, 7, e36639.
- Bonier, F., Martin, P. R. & Wingfield, J. C.** 2007. Urban birds have broader environmental tolerance. *Biology letters*, 3, 670-673.
- Both, C., Dingemanse, N. J., Drent, P. J. & Tinbergen, J. M.** 2005. Pairs of extreme avian personalities have highest reproductive success. *Journal of Animal Ecology*, 74, 667-674.
- Carter, A. J., Feeney, W. E., Marshall, H. H., Cowlshaw, G. & Heinsohn, R.** 2013. Animal personality: what are behavioural ecologists measuring? *Biological Reviews*, 88, 465-475.
- Dingemanse, N. J., Both, C., Drent, P. J. & Tinbergen, J. M.** 2004. Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 271, 847-852.
- Dingemanse, N. J., Both, C., Drent, P. J., Van Oers, K. & Van Noordwijk, A. J.** 2002. Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. *Animal Behaviour*, 64, 929-938.
- Drent, P. J., van Oers, K. & van Noordwijk, A. J.** 2003. Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270, 45-51.
- Emery, N. J. & Clayton, N. S.** 2004. The mentality of crows: convergent evolution of intelligence in corvids and apes. *Science*, 306, 1903-1907.
- Festa-Bianchet, M.** 2003. Exploitative wildlife management as a selective pressure for life-history evolution of large mammals. *Animal behavior and wildlife conservation*, 191-207.
- Fidler, A. E., van Oers, K., Drent, P. J., Kuhn, S., Mueller, J. C. & Kempenaers, B.** 2007. Drd4 gene polymorphisms are associated with personality variation in a passerine bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 1685-1691.
- Garamszegi, L. Z., Rosivall, B., Rettenbacher, S., Markó, G., Zsebők, S., Szöllősi, E., Eens, M., Potti, J. & Török, J.** 2012. Corticosterone, Avoidance of Novelty, Risk-Taking and Aggression in a Wild Bird: No Evidence for Pleiotropic Effects. *Ethology*, 118, 621-635.

- Gosling, S. D.** 2001. From mice to men: what can we learn about personality from animal research? *Psychological bulletin*, 127, 45.
- Greenberg, R.** 2003. The role of neophobia and neophilia in the development of innovative behaviour of birds. *Animal innovation*, 175-196.
- Groothuis, T. G. & Carere, C.** 2005. Avian personalities: characterization and epigenesis. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 29, 137-150.
- Holveck, M.-J. & Riebel, K.** 2010. Low-quality females prefer low-quality males when choosing a mate. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277, 153-160.
- Huntingford, F.** 1976. A comparison of the reaction of sticklebacks in different reproductive conditions towards conspecifics and predators. *Animal Behaviour*, 24, 694-697.
- Kontiainen, P., Pietiäinen, H., Huttunen, K., Karell, P., Kolunen, H. & Brommer, J. E.** 2009. Aggressive Ural owl mothers recruit more offspring. *Behavioral Ecology*, 20, 789-796.
- 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.
- Kunc, H. P., Amrhein, V. & Naguib, M.** 2006. Vocal interactions in nightingales, (*Luscinia megarhynchos*): more aggressive males have higher pairing success. *Animal Behaviour*, 72, 25-30.
- Møller, A. P.** 2010. Interspecific variation in fear responses predicts urbanization in birds. *Behavioral Ecology*, 21, 365-371.
- Møller, A. P.** 2008. Flight distance of urban birds, predation, and selection for urban life. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63, 63-75.
- Mattson, D. J., Blanchard, B. M. & Knight, R. R.** 1992. Yellowstone grizzly bear mortality, human habituation, and whitebark pine seed crops. *The Journal of wildlife management*, 432-442.
- McDougall, P., Réale, D., Sol, D. & Reader, S.** 2006. Wildlife conservation and animal temperament: causes and consequences of evolutionary change for captive, reintroduced, and wild populations. *Animal Conservation*, 9, 39-48.
- Elsbeth McPhee, M.** 2004. Generations in captivity increases behavioral variance: considerations for captive breeding and reintroduction programs. *Biological Conservation*, 115, 71-77.

- Modlmeier, A. P., Liebmann, J. E. & Foitzik, S.** 2012. Diverse societies are more productive: a lesson from ants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, 2142-2150.
- Nemeth, E. & Brumm, H.** 2010. Birds and anthropogenic noise: are urban songs adaptive? *The American Naturalist*, 176, 465-475.
- Niemelä, P. T., Vainikka, A., Forsman, J. T., Loukola, O. J. & Kortet, R.** 2012. How does variation in the environment and individual cognition explain the existence of consistent behavioral differences? *Ecology and Evolution*, 3, 457-464.
- Olson, T. L., Gilbert, B. K. & Squibb, R. C.** 1997. The effects of increasing human activity on brown bear use of an Alaskan river. *Biological Conservation*, 82, 95-99.
- Réale, D. & Festa-Bianchet, M.** 2003. Predator-induced natural selection on temperament in bighorn ewes. *Animal Behaviour*, 65, 463-470.
- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T. & Dingemans, N. J.** 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, 82, 291-318.
- Scales, J., Hyman, J. & Hughes, M.** 2013. Fortune favours the aggressive: territory quality and behavioural syndromes in song sparrows, *Melospiza melodia*. *Animal Behaviour*, 85, 441-451.
- Sih, A.** 2012. Understanding variation in behavioural responses to human-induced rapid environmental change: a conceptual overview. *Animal Behaviour*, 85, 1077-1088
- Sih, A., Bell, A. & Johnson, J. C.** 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 372-378.
- Sih, A., Ferrari, M. C. & Harris, D. J.** 2010. Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change. *Evolutionary Applications*, 4, 367-387.
- Sild, E., Sepp, T. & Hõrak, P.** 2011. Behavioural trait covaries with immune responsiveness in a wild passerine. *Brain, behavior, and immunity*, 25, 1349-1354.
- Sol, D., Timmermans, S. & Lefebvre, L.** 2002. Behavioural flexibility and invasion success in birds. *Animal Behaviour*, 63, 495-502.
- van Oers, K., Buchanan, K. L., Thomas, T. E. & Drent, P. J.** 2002. Correlated response to selection of testosterone levels and immunocompetence in lines selected for avian personality. *Animal Behaviour*, 81, 1055-1061.
- van Oers, K., Drent, P. J., De Goede, P. & Van Noordwijk, A. J.** 2004. Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271, 65-73.

van Oers, K., Drent, P. J., Dingemanse, N. J. & Kempenaers, B. 2008. Personality is associated with extrapair paternity in great tits, *Parus major*. *Animal Behaviour*, 76, 555-563.

van Oers, K., Drent, P. J., Dingemanse, N. J. & Kempenaers, B. 2008. Personality is associated with extrapair paternity in great tits, *Parus major*. *Animal Behaviour*, 76, 555-563.

van Overveld, T., Adriaansen, F. & Matthysen, E. 2011. Postfledging family space use in great tits in relation to environmental and parental characteristics. *Behavioral Ecology*, 22, 899-907.

Kaudselt viidatud kirjandus:

Woodroffe, R. (2003). Dispersal and conservation: a behavioral perspective on metapopulation persistence. *In Animal behaviour and wildlife conservation*: 33–48. Festa-Bianchet, M. & Apollonio, M. (Eds). Washington: Island Press.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina _____ Eliisa Pass _____
(*autori nimi*)

(sünnikuupäev:
_____17.02.1991_____)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose
_____Elkeskkonna mõju erinevate temperamentidega loomadele____
(*lõputöö pealkiri*)

mille juhendaja on Kaarin Koosa_____,
(*juhendaja nimi*)

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, ___23.05.2013_____ (*kuupäev*)