



Isiksuse uurimine linnuökoloogias

Kaarin Koosa

Zooloogia osakond, Ökoloogia ja Maateaduste instituut, Tartu Ülikool, Vanemuise 46, 51014

Kokkuvõte

Läbiviidud uuringute põhjal on selgunud, et liigikaaslaste erinevat käitumist ning valikuid ühes ja samas olukorras mõjutab oluliselt varieeruvus isiksustes. Kuna teatud iseloomutunnused kalduvad ilmnema ajas üsna suure korduvusega ning on tõestatud ka tunnuste päritavus vanematelt järglastele, võib arvata, et isiksusel on ka märkimisväärne mõju isendi kohasusele. Isiksus ehk temperament mõjutab paarilise valimist, järglaste eest hoolitsemist, hajumist populatsiooni levialal ning veel paljusid aspekte. See tähendab, et temperament mõjutab looma edukust tema elu jooksul. Varieerumine isiksustes iseenesest näitab, et pole olemas üht õiget isiksust, vaid isendi kohasus sõltub ka paljudest muudest teguritest. Käitumisökoloogid püüavadki selgitada, kuidas varieerumine isiksustüüpides mõjub loomade kohasusele erinevates elutingimustes. Kõige enam on uuritud loomade käitumuslikke tunnuseid, nagu uudishimulikkust, julgust, agressiivsust, sotsiaalsust, aktiivsust. Isiksust kajastavad füsioloogilised tunnused on veel tugevalt alauuritud, ehkki ka need peegeldavad individuaalseid erinevusi käitumises. Varieeruvust hormonaalsetes näitajates ning teatud konditsiooniga seotud tunnustes on hakatud seostama ka varieerumisega käitumuslikes iseloomutunnustes. Mitmed tunnused kalduvad ühes isiksustüübis koos esinema, mistõttu on tähelepanu pööratud ka tunnuste vaheliste korrelatsioonide selgitamisele. Seni on iseloomutunnuste varieeruvust, korduvust ning päritavust mõõdetud valdavalt laboritestide abil. Üheks põhiliseks uurimisobjektiks on kujunenud rasvatihane (*Parus major*), keda on võrdlemisi kerge ka tehistingimustes pidada. Tavaliselt osalevad käitumise mõõtmise katsetes täiskasvanud või äsja iseseisvunud isendid. Füsioloogiliste tunnuste kasutusele võtmise temperamendi määramisel võimaldaks laiendada uuringuid ka alles iseseisvumata pesapoegade kohasuse hindamisele. Lindude isiksuse ökoloogilise tähtsuse väljaselgitamiseks oleks vaja uurida isendeid nende loomulikus elukeskkonnas ehk vahetult looduses. Ka uurimismeetodid peaksid sellisel juhul vastama võimalikult palju realsetele väljakutsetele, millega linnud võivad looduses kokku puutuda. Käesoleva töö eesmärgiks on anda ülevaade viimase aja teadussuundadest isiksuse uurimise valdkonnas ning soovitusi edasisteks uuringuteks.

Sissejuhatus

Käitumisökoloogia tegeleb peale loomade käitumise kirjeldamise veel põhjuslike seoste uurimise ning seletamisega. Pärast seda, kui mõisteti, et ka loomadele on omane individuaalne iseloom, hakati käitumist iseloomustavaid tunnuseid koondama isiksuse ehk temperamendi nime alla (Boissy 1995). Üha enam huvitab teadlasi, kuidas täpselt mõjutavad erinevad isiksused loomade käitumismustreid, elukäigustrateegiaid ning kohasust.

Käesoleva töö eesmärgiks on anda ülevaade viimase aja teadussuundadest isiksuse uurimise valdkonnas. Alustuseks selgitan peamisi põhjuseid, miks temperamendi uurimine on vajalik. Seejärel kirjeldan käitumuslikke ja füsioloogilisi isiksusi kajastavaid tunnuseid, mida on seni erinevatel selgroogsetel uuritud. Ühtlasi juhin tähelepanu sellele, millised probleemid on esile kerkinud seoses uuritavate tunnuste väljavalimise ning defineerimisega. Lõpetuseks toon näiteid, kuidas on mõõdetud lindude isiksusi ehk millised on võimalused ning meetodid linnuökoloogias temperamendiga tegelemiseks.

Erilist tähelepanu on pööratud väliökoloogias lindude isiksuste väljaselgitamise võimalustele ning potentsiaalsetele arengusuundadele. Nii rasvatihane (*Parus major*) kui must-kärbsenäpp (*Ficedula hypoleuca*) on osutunud teadlastele väärtuslikeks uurimisobjektideks. Peamiselt nende lindude näitel püüan selgitada isiksuse tähtsust isenditele nende loomulikus elukeskkonnas.

Miks on vaja isiksusi uurida

Loomadel esinev temperament on sisult võrreldav inimeste iseloomuga, sarnaselt kirjeldab seda mitmesuguste iseloomuomaduste varieerumine indiviiditi. Isiksuste varieerumine on märkimisväärselt evolutsioonilise ja ökoloogilise tähtsusega, sest iseloom määrab loomade tundlikkuse elukeskkonnale (Boissy 1995; Dall, Houston & McNamara 2004). Sõltuvalt temperamendist reageerib isend ümbritseva keskkonnaga ning ühtlasi kujundab oma elustrateegia, mis omakorda omab olulist mõju tema kohasusele (Both *et al.* 2005; Sinn, Apiolaza & Moltschaniwskyj 2006).

Mitmed käitumisökoloogilised uurimistööd (Dingemanse *et al.* 2004; Boon, Réale & Boutin 2007) on jõudnud arusaamale, et vanemate iseloom on korrelatsioonis nende järglaste edukusega; seega, täiskasvanud looma iseloomust sõltub vähemalt osaliselt, kui palju ollakse suutelised investeerima oma järglaskonda. Mitmed uurimistööd lindude seas, kus pesakonna üleskasvatamise eest vastutavad mõlemad vanemad, on näidanud, et sarnase iseloomuga lindudest paaridel on sulispoegade konditsioon ja ellujäämus kõige kõrgemad (Dingemanse *et al.* 2004; Both *et al.* 2005). Dingemanse *et al.* (2004) täheldasid ka, et noorlindude ellujäämus ja hilisem integreerumine kohaliku populatsiooni, see tähendab territooriumi ning paarilise leidmine, sõltub isendi individuaalsetest käitumuslikest eripäradest. Seega looma toimetulek oma keskkonnas sõltub nii tema vanemate

kui tema enda isiksusomadustest ning seepärast vajaks isiksused täiendavat uurimist, et neid seoseid paremini mõista.

Seejuures on äärmiselt huvitav tähelepanek, et alati pole indiviidi iseloom siiski nii suure kaaluga (Dingemanse *et al.* 2004; Both *et al.* 2005): heitlikus keskkonnas tuleneb loodusliku valiku surve iseloomutunnustele muuhulgas näiteks toidu küllusest ja/või kättesaadavusest ning vabade territooriumide osakaalust ehk populatsioonitihedusest tingitud muutustest. Isiksused mängivad suuremat rolli – olles seega rohkem nähtavad looduslikule valikule –, kui noorloomade edukus ellujäämisel ja elupaiga leidmisel on esmajärjekorras mõjutatav konkurentidest, juhul kui populatsioonitihedus on kõrge ning esineb tugev liigisisene konkurent (Dingemanse *et al.* 2004; Both *et al.* 2005). Tingimustes, kus isendite ellujäämine ning sigimisedukus sõltub pigem välisest faktoritest, osutub määravamaks füsioloogiline konditsioon (Both *et al.* 2005). Siit tuleneb ka vajadus paralleelselt isiksuste määramisega mõõta uuritavate loomade füsioloogilisi näitajaid ning selgitada, millistes oludes võivad isiksused valikusurve seisukohast saavutada suuremat tähelepanu.

On kindlaks tehtud, et individuaalsed erinevused iseloomus on päritavad (Dingemanse *et al.* 2004; van Oers *et al.* 2004b). Keskkond koosmõjus geenidega määrab ära looma käitumismustrid (Sinn, Apiolaza & Moltschaniwskyj 2006). Iseloomujooned on aditiivsed tunnused ning esmapilgul erinevad omadused, nagu riskikäitumine ja uudishimulikkus,

võivad olla ühise geneetilise taustaga (van Oers *et al.* 2004a). Tunnuste vahel esinevad korrelatsioonid (Dingemanse & de Goede 2004; van Oers *et al.* 2004b; Both *et al.* 2005; Bell & Sih 2007; Boon, Réale & Boutin 2007) annavad kinnitust, et teatud iseloomuomadused kalduvad koos esinema, mis annab lootust ka loomi eristada ning kirjeldata kompleksseid isiksustüüpe. See lihtsustaks ka näiteks liikidevahelist käitumismustrite võrdlemist, eelkõige aga aitaks ennustada loomade käitumist konkreetsetes situatsioonides ja tingimustes. Viimane omakorda muutub üha aktuaalsemaks pidevalt inimese poolt muudetavas looduskeskkonnas. Kui loomad on tõepoolest oma reaktsioonides ümbritsevale keskkonnale tugevalt sõltuvuses oma iseloomu eripäradest, võib siin peituda oluline „võti“ ohustatud liikide taasintegreerimisel (uude) looduslikku elukeskkonda (Smith & Blumstein 2008).

Loomaökoloogias tuleb alati arvestada elukestvat kogemustest ja liigikaaslastelt õppimist, mis teeb individuaalsete käitumiserinevuste mõju hindamise isendi elukäigule keeruliseks (van Reenen *et al.* 2002). Näiteks mõjutab konkurentidelt korduvalt lüüasaamine rasvatihase edasist käitumist, sõltumata iseloomust (Dingemanse & de Goede 2004). Vajakajäämised isiksuste mõistmisel võivad ilmneda liiga väheste tunnuste hindamisel korraga, kuna looma valikuid mingis konkreetses olukorras mõjutab kindlasti mitu erinevat tegurit. Siit lähtub ka vajadus määratleda, millises kontekstis mingit käitumist uuritakse. On kirjeldatud isiksusomadustevahelist

lõivsuhet (Stamps 2007), mille korral mingisugune omadus ühes kontekstis on kasulik, teistsuguses kontekstis aga hoopis kahjulik (Dingemanse *et al.* 2003; Dingemanse & de Goede 2004); seejuures vastanduvate tunnustega isendite kohasus on tasakaaluline. Näiteks individuaalsed erinevused kasvus võivad olla tingitud erinevustest käitumismustrites. Nii osutubki vajalikuks ühise teooria väljatöötamine, mis lihtsustaks ja ühtlustaks valikuid, mille alusel, milliseid omadusi ja millises kontekstis peaks analüüsima, et sellealased uurimistööd oleksid omavahel võrreldavad.

Valik on säilitanud looduslikes loomapopulatsioonides isiksuste varieeruvuse, järelikult on erinevuste olemasolu tähtis nii evolutsioonilisest kui ökoloogilisest aspektist. Isiksusomadused võivad seletada isendite jagunemist loodusliku populatsiooni territooriumi piires (Both *et al.* 2005; Cote & Clobert 2007), ennustada sigimisedukust või isendi oodatavat eluiga ning kohanemist kiiresti muutuvate keskkonnaoludega. Oleks vaja välja töötada universaalne meetod isiksuste kindlakstegemiseks ning isiksuse komponentide omavaheliste korrelatsioonide mõõtmiseks ja analüüsimiseks. Rakendades seda erinevate temperamentide mõju hindamisel nii liigisisel kui liikidevahelises võrdluses, saaks selgust tuua liikide evolutsioonilisse kujunemisse, mis hõlmaks ka praegu olemasolevate liikide tulevikku. Seega on isiksusi vaja uurida nagu kõiki teisi liike, populatsioone ja üksikuid isendeid iseloomustavaid kohastumusi, mis alluvad loodusliku valiku survele.

Isiksust peegeldavad käitumuslikud tunnused

Isiksust peegeldavate käitumuslike tunnuste väljavalimine on temperamendi uurimisel esmatähtis ülesanne. Senistes käitumisalastes uurimistöodes valitseb teatav segadus tunnuste sisulises lahtimõtestamises. Ehkki kohasust mõjutavate iseloomuomaduste seast saab tuua hulganisti näiteid, on kujunemas selged eelistused. Tunnuseid valima asudes tuleb kõigepealt silmas pidada, et need oleksid iseloomulikud paljudele või kõikidele uurimiseluse liigi isenditele, omades ühtlasi individuaalset varieeruvust. Réale *et al.* (2007) annavad hea ülevaate, millistele kriteeriumidele peavad käitumist peegeldavad tunnused vastama, et need oleksid üheselt mõistetavad ning võrreldavad nii populatsiooni- ja liigisiselt kui ka liikidevaheliselt. Seepärast soovitatakse iseloomuomadusi defineerida läbi konteksti, milles neid uuritakse. Nii võib mingi tunnus avalduda indiviidide hulgas selgelt ja suure varieeruvusega ühes kindlas situatsioonis, näiteks paarumiskäitumises, samas aga osutada üsna vähetähtsaks hoopis teistsuguses olukorras, näiteks toiduotsingul. Käitumuslikud tunnused võivad olla üsna spetsiifilised (Réale *et al.* 2007), et vältida valetõlgendamist.

Réale *et al.* (2007) järgi peaks võrreldavad käitumuslikud tunnused võimaldama hinnata kolme aspekti: variatsiooni, korduvust ning pärilikkust. Üha enam käitumisökoloogilisi uurimusi seda ka arvestab. Samuti peetakse rohkem

silmas eri töödes kasutatud samade tunnuste ühilduvat sisu ning kogutud andmete võrreldavust. Seni on enam tähelepanu pööratud tunnustele, nagu uuriv käitumine, julgus, riskikäitumine, agressiivsus, aktiivsus, sotsiaalsus, hirm või ärevus (Tabel 1).

Uuriv käitumine

Väga suur osa senistest käitumisökoloogilistest töödest keskendub looma uurivale ehk avastavale käitumisele (ingl. k. *explorative behaviour*; Budaev & Zworykin 2002; Dingemanse *et al.* 2003; Garamszegi, Eens & Török 2008). Erinevad teadlased on lähenenud käitumise mõistmisele läbi iseloomu pisut erinevalt. Budaev & Zworykin (2002) mõistsid uurivat käitumist osana katsealuste kalade üldisest aktiivsusest. Dingemanse *et al.* (2003) kasutavad uurivat käitumist juba kui iseseisvat iseloomuomadust, mis võiks mõjutada sünnijärgset noorlindude hajumist rasvatihaste populatsioonis. Tõepoolest, mõõtes vanalindude ja pesapoeegade individuaalseid erinevusi selles karakteristikus, leiti positiivne korrelatsioon noorlindude uurivas loomuses ja nende hajumises koduterriooriumil. See tähendab, et tunnus oli päritav, kuna kõrgema uurivusega (ingl. k. *fast-exploring*) vanalindude järglased hajusid kaugemale, võrreldes vähem uurivate lindude järglastega. Läbi käitumusliku tunnuse, mis kajastab lindude uurivat loomust võõras keskkonnas, tegid Dingemanse *et al.* (2003) kindlaks selle olulisuse populatsiooni geneetilise struktuuri kujunemisele. Hilisemates töödes ongi uurivat ehk avastavat

käitumuslikku tunnust valdavalt defineeritud kui „käitumist uues keskkonnas“ (Dingemanse *et al.* 2003; Dingemanse & de Goede 2004; van Oers *et al.* 2004a; van Oers *et al.* 2004b; Both *et al.* 2005). Uuriv käitumine on kujunenud loomaökoloogias üheks keskseks huvipakkuvaks iseloomujooneks.

Julgus, ärevus

Uuriva käitumise kõrval on üsna palju pälvitud tähelepanu julgus (ingl. k. *boldness*; Sinn, Apiolaza & Moltschaniwskyj 2006; Bell & Sih 2007). Sinn, Apiolaza & Moltschaniwskyj (2006) püüdsid julgust mõõta kalmaaridel (*Euprymna tasmanica*) kahes erinevas situatsioonis: esiteks ohu korral, kiskja lähedusel, teiseks toiduotsimiskäitumises. Tulemused näitasid selle iseloomutunnuse suurt aditiivset geneetilist tähtsust (van Oers *et al.* 2004a; van Oers *et al.* 2004b) kiskjavastases käitumises, mispuhul täheldati olulist tunnuse päritavust. Toitumisel polnud variatsioon loomade julguses aga märkimisväärne. Tulemused julguse osakaalu uurimisel ohuvastases käitumises võimaldavad siduda selle iseloomuomaduse looma kohasusega, oluline oli siinkohal ka see, et tunnuse varieerumine ei sõltunud soost.

Julguse korreleerumise agressiivsusega (ingl. k. *aggressiveness*) tõestasid ogalike (*Gasterosteus aculeatus*) näitel Bell & Sih (2007) ning seda kontekstist sõltuvalt. Selle abil järeldasid nad, et selline positiivne korrelatsioon võib omada adaptiivset tähtsust: kõrge kisklusriskiga keskkonnas võib kaladel

rohkem kasu olla julgusest ja agressiivsusest ühekorraga. Julgus kui käitumuslik tunnus mõjutab seega looma kohasust, kuna julgusega positiivselt korreleeruv agressiivne käitumine tuleb kasuks kaitsel kiskjate vastu. Budaev & Zworykin (2002) püüdsid leida andmeid käitumise varieerumises ökoloogilise ja evolutsioonilise tähtsuse tõestuseks. Nende poolt läbiviidud julguse ja aktiivsuse mõõtmise testid kaladel, näiteks, gupil (*Poecilia reticulata*), näitavad selgesti, et nende kalade käitumine võib olla väga järjekindel pika aja jooksul ning erinevates situatsioonides. Kõige tähtsamad iseloomu kajastavad tunnused on seega järjepidevad ajas ning eri kontekstides.

Boissy (1995) nägi iseloomu keskse kujundajana loomadel hirmu ning ärevuse (ingl. k. *anxiety*) tundmist. Kirjeldades ärevust kui „üldist võimet reageerida varieeruvatele potentsiaalselt ohtlikele situatsioonidele“, seadis ta kahtluse alla hirmu kui arvestatava sisemise muutuja ning pööras oluliselt rohkem tähelepanu ärevusele, nimetades seda iseloomu baastunnuseks. Mõlema karakteristiku puhul seostas ta nende mõju neuroendokriinsüsteemiga ja seeläbi stressikäitumisega. Boissy järeltas, et hirmutunne on otsene psühholoogiline vastus looma füsioloogilise seisundile ning väljendab seega tugevalt varieeruvat individuaalset iseloomu.

Väliste tunnuste põhjal hinnatavat ärevust on kasutatud paralleelselt füsioloogiliste näitajatega, hindamaks mullikate reageerimist masinlõpsmisele (van Reenen *et al.* 2002). Ärevuse iseloomustamiseks registreeriti jalaliigutuste ja

jalalöövide arvu. Tulemused näitasid selgelt individuaalset varieeruvust kogu laktatsiooniperioodi vältel, samas kui indiviiditi täheldati käitumises märkimisväärset järjepidevust. Kui käitumises esines isenditevaheline varieerumine, siis varasel laktatsiooniperioodil mõõdetud füsioloogilised näitajad kaldusid erinevatel mullikatel sarnanema. Seda võib seletada asjaoluga, et erinevad isendid võivad samadele tingimustele reageerida emotsionaalselt erinevalt, isegi vastandlikult, varieerudes käitumises hirmu väljanäitamises aktiivsest vältimisest, nagu põgenemine, kuni liikumatuks jäämiseni (Boissy 1995). Sellegipoolest, mullikatel registreeriti individuaalne temperament, mis säilis uuritud perioodi jooksul indiviiditi stabiilsena.

Stressivastuse käigus avalduvast hirmust annab põhjalikuma ülevaate Cockrem (2007). Analüüsides mitmel eri linnuliigil kortikosterooni sisaldust veres ning käitumise stressivastust, leidis ta seose nimetatud stressihormooni taseme ja hirmutundmise vahel, kusjuures väärtused erinesid indiviiditi samuti kui iseloomud. See tähendab, et eri isendeil tekib erinev hormoonitase veres ka erineva käitumusliku vastuse. Cockrem (2007) näitas, et füsioloogiliste ja käitumuslike karakteristikute, antud juhul hirmu, suhe lindude iseloomuga võimaldab uurida täpsemalt stressivastuste individuaalseid erinevusi ning kajastumist isiksustes. Autor leidis, et ärevust on käitumistestidega keeruline mõõta, aga seda peegeldab suhe kortikosterooni ning hirmukäitumise vahel.

Agressiivsus, aktiivsus

Aktiivsust (ingl. k. *activity*) kui indiviiditi varieeruvat tunnust on kasutatud ka täiskasvanud isendi iseloomu mõju hindamisel järglaste üleskasvatamise edukusele. Boon, Réale & Boutin (2007) uurisid Põhja- Ameerika punaorava (*Tamiasciurus hudsonicus*) emasloomade käitumist poegade kasvatamisel mitme aasta vältel. Täheldati, et emaslooma aktiivsus kasvas korrelatsioonis pesapoegade vanusega, lisaks aga sõltus toidurohkusest konkreetsel aastal. Peale selle leiti olulisi seoseid ka iseloomutunnuste vahel: kõrgema aktiivsusega oravad kaldusid olema agressiivsemad ning käitsemisel rahutumad. Agressiivsus omakorda sõltus poegade ellujäämisest pesasoleku perioodil ning üle talve. Kokkuvõtvalt, aktiivsus ja agressiivsus on väga hästi iseloomu ning sellel tuginevat käitumist kajastavad tunnused. Mitmed uurimused on näidanud lindudel agressiivsuse seost domineerimisega liigikaaslaste üle (Arcese & Smith 1985; Dingemanse & de Goede 2004). Samuti on seda seostatud teiste käitumuslike tunnustega, nagu julguse (Bell & Sih 2007) ja sotsiaalsusega (ingl. k. *sociality*; Cote & Clobert 2007). Agressiivsust tasub järelikult rohkem uurida kui isiksust iseloomustavat tunnust (Dall, Houston & McNamara 2004; Bell 2007).

Sotsiaalsus

Sotsiaalsus on isiksuse ökoloogilise tähtsuse hindamisel jäänud pigem tagaplaanile (Dingemanse *et al.* 2003) või on seda käsitletud teise tunnuse alla kuuluvana (Budaev & Zworykin 2002). Cote &

Clobert (2007) uurisid üsna põhjalikult arusisalikku (*Lacerta vivipara*) hajumist leviala piires seoses nende sotsiaalse iseloomuga ning leidsid tähelepanuväärse seose. Selgus, et sisalikud erinesid oma fenotüübilt vastavalt sellele, kas nad olid pärit madala või kõrge asustihedusega populatsioonist: esimesed olid sotsiaalsemad ning eelistasid elada liigikaaslaste poolt tihedamalt asustatud paikades, viimased, vastupidi, otsisid hõredamalt asustatud piirkondi. Antisotsiaalsust võib seostada uute alade hõivamisega ning seeläbi liigi leviala laiendamisega, kuna iseloomult vähem sotsiaalsed sisalikud olid liigikaaslaste suhtes ka vähem tolerantsed. Sotsiaalsus kajastab iseloomu ning seletab paljuski loomade käitumist.

Sigimiskäitumine

Isendi individuaalset sigimiskäitumist iseloomustab korduvus ajas ja erinevates olukordades. Schwagmeyer & Mock (2003) püüdsid välja selgitada, kas koduvarblase (*Passer domesticus*) vanemlikku kvaliteeti poegade eest hoolitsemisel on võimalik iseloomustada varieeruvusega järjepidevuses, mida vanemad ilmutasid pesakonna toitmisel. Vanemlik hool, mida vanalinnud oma järglaste suhtes üles näitasid, on samuti individuaalselt erinev ehk isikupärane. Järjepidevuse varieerumine osutus aga sõltuvaks vanalinnu soost: emaslindude käitumises esines tunduvalt vähem varieeruvust kui isaslindudel. See on ilmekas näide, kuidas käitumuslikku tunnust valides peab kindel olema, kas varieeruvus on omane mõlemale sama liigi soo esindajale.

Sigimiskäitumises ilmnevad iseloomu-tunnused võivad oma tähtsuset olla üsna soospetsiifilised, olenevalt liigist. Näiteks mitmetel territoriaalsetel linnuliikidel avaldub agressiivsus ja selle mõju isendi kohasusele selgemini isaslindude omavahelises suhtlemises. Peale selle võib pesal käimise sagedus sõltuda ka pesitsemise ajast ehk valitsevatest oludest, kas toitu on rohkem või vähem, kas tuuakse korruga suuremat või väiksemat saaki (Rinden *et al.* 2000; Schwagmeyer & Mock 2003). Toitumiskäitumise korral pole piisavalt selgesti eristatav, kas varieerumine järjepidevuses tuleneb isendi käitumise eripäradest või on mõjutatav rohkem muudest, isendist sõltumatutest faktoritest. Sigimiskäitumises avalduvad käitumuslikud erinevused peaksid sellegipoolest soodustama seoste leidmist isendi ja tema isiksuse kohasuse vahel.

Käitumismustrid, erinevate tunnuste kombinatsioonid

Käitumistunnuseid on vaja selgelt eristada käitumismustritest, mis on väga erinevate iseloomuomaduste tulem, kirjeldades looma isiksusel põhinevaid käitumisavaldusi. Individuaalselt varieeruvad tunnused iseloomustavad koosmõjus mitmesuguseid tähtsaid kohasust mõjutavaid käitumisaspekte, nagu domineerimist liigikaaslaste üle, järglaste eest hoolitsemist, sünnijärgset hajumist leviala piires, reageerimist kiskjatele. Uurides üht tunnust, peab arvesse võtma olemasolevaid ja võimalikke seoseid selle tunnuse ja teiste isiksust kujundavate omaduste vahel. Sageli selgub alles töö käigus, et lisaks uuritava

tunnuse avaldumisele mõjutab looma käitumist ka mingisugune selle tunnusega korreleeruv iseloomujoon (Boon, Réale & Boutin 2007; Cote & Clobert 2007).

Nüüdseks on teada, et iseloomuomadused korreleeruvad üksteisega (van Oers *et al.* 2004a; Bell & Sih 2007). Seotud tunnuste kirjeldamiseks on võetud kasutusele käitumissündroomi mõiste (ingl. k *behavioural syndrome*; Bell 2007). Eriti oluliseks osutub korrelatsioonide arvestamine tunnuste geneetilisel analüüsil, selgitamaks nende kujunemist evolutsioonis (van Oers *et al.* 2004a). Mingid konkreetset iseloomuomadused kalduvad koos esinema. Näiteks on selgunud korrelatsioonid julguse, agressiivsuse ja uuriva loomuse vahel. See ei näita aga, nagu oleksid need tunnused samatähenduslikud. Isiksuse hindamisel tasub tähele panna, et mõjutegureid on palju ning need on tihtipeale omavahelises keerulistes suhetes. Erinevad tunnused võivad samaaegselt iseloomustada üht ja sedasama käitumisstrateegiat (Both *et al.* 2005). Seepärast ongi tunnused mõistetavad kõige paremini läbi konteksti, milles neid mõõdetakse (Dingemanse & de Goede 2004).

Isiksust peegeldavad füsioloogilised tunnused

Üheks võimaluseks käitumissündroomide, s.o. omavahel korreleeruvate käitumuslike tunnuste avastamiseks on alustada nende uurimist põhjuslike süsteemidest (Bell 2007). See tähendab, et tuleb uurida füsioloogilisi vastuseid, mis otseselt reageerivad keskkonnamõjudele, ja seeläbi otsida seoseid

nende poolt juhitud käitumistunnuste vahel. Kui käitumine on sõltuv isendi füsioloogilisest konditsioonist, on seda tõenäoliselt ka isiksus (Stamps 2007; Fucikova *et al.* 2009), nagu on praeguseks edukalt tõestatud neurobioloogiline alus temperamendile inimestel (Keltikangas-Järvinen, Ravaja & Viikari 1999). Seega, isenditi varieeruvad ning kõrge ajalise korduvusega füsioloogilised näitajad annavad ettekujutuse looma sisemistest eripäradest, millest tulenevalt võiks iseloomustada ka tema käitumisstrateegiaid ja isiksuseripärasid (Dall, Houston & McNamara 2004; Bell 2007). Nimetatud tingimustele vastavad mitmed hormoonitaseme erinevused, nagu stressi- ja sigimishormoonide sisaldus veres, immuunnäitajad, organismi üldine konditsioon ning baasainevahetuse väärtus (Tabel 1; Hõrak *et al.* 2002; Carere & van Oers 2004).

Hormonaalsed tunnused

Suurimat varieeruvust ajas korduvates füsioloogilistes tannustes on täheldatud hormonaalsete näitajate seas (Williams 2008). Boissy (1995) toob välja mitmeid aspekte, miks peaks käitumuslike tunnuste uurimisel paralleelselt määrama looma neuroendokriinseid näitajaid, sealhulgas hormoonide taset. Kuna füsioloogilistest süsteemidest sõltuvalt reageerib loom stressorile, selektaks mingi käitumise ja sellega seotud endokriinmusteri kovarieerumine nii indiviidi kui ka grupi tasandil adaptiivse käitumise varieeruvust, näiteks, isenditevahelisi erinevusi hirmu tundmises eri olukordades. Stressivastusega seotud hormoonide taseme mõõtmine

võimaldab iseloomustada ka looma pikaajalist käitumist (Cockrem 2007).

Kuigi stressikäitumisega on võrdlemisi palju tegeletud, on stressivastusena registreeritud käitumuslike tunnuste seoseid stressihormoonidega vähe uuritud. Näiteks, van Reenen *et al.* (2002) mõõtsid mullikate käitumisvastust masinlõpsmisele ärevuse kaudu ning kogusid sealjuures ka andmeid kortisooli tasemete muutusest veres. Arvutades loomariühma keskmised näitajad, leidsid nad, et kortisool ei ole väga hea isiksust iseloomustav näitaja, vähemalt mitte mullikate reaktsioonis lõpsmisele. Kui ärevuskäitumises tähelepanu individuaalset järjepidevust kogu lõpsiperioodi jooksul, siis on kaheldav, kui palju mõjutas seda kortisool, kuna selle keskmine tase veres langes perioodi lõpuks, sõltumata käitumisilmingutest. Arvati, et õppimisprotsessi tulemusena säilib küll isikupärane käitumine, ent füsioloogilised näitajad eri isendite vahel ühtlustuvad.

Seevastu lindudel on näidatud isiksuse sõltuvust kortikosterooni hulgast veres (Cockrem 2007). Analüüsiti seoseid hirmukäitumise ning kortikosterooni, lindude põhilise stressihormooni vahel peamiselt rasvatihasel ning lisaks kodukanal (*Gallus domesticus*), jaapani põldvutil (*Coturnix coturnix japonica*) ja adeelia pingviinil (*Pygoscelis adeliae*).

Cockrem (2007) tõi välja füsioloogiliste näitajate olulise eelise isiksust kirjeldavate käitumuslike tunnuste, antud juhul ärevuse, ees: hormoonitaseme muutused

Table 1. Kätumuslikel ja füsioloogilistel tunnustel mõõdetud korduvus ja päritavus.
Table 1. Repeatability and heritability of physiological and behavioural traits.

Tunnus Trait	Liik Species	Korduvus koefitsent (r) Repeatability (r)	Päritavus koefitsent (h ²) Heritability (h ²)	Allikas Reference
Uudishimu	Rasvatihane (<i>Parus major</i>)	+ ¹	0.3-0.6 ²	Dingemanse <i>et al.</i> (2004)
Julgus	<i>Euprymna tasmanica</i> Must-kärbsenäpp (<i>Ficedula hypoleuca</i>)	- 0.40 ³	0.21 -	Sinn <i>et al.</i> (2006) Koosa (avaldamata)
Riskikäitumine	Rasvatihane (<i>Parus major</i>)	0.26	0.19	van Oers <i>et al.</i> (2004b)
Sotsiaalsus	Arusisalik (<i>Lacerta vivipara</i>)	0.31	-	Cote & Clobert (2007)
Agressiivsus	<i>Cercopithecus aethiops</i>	-	0.61	Fairbanks <i>et al.</i> (2004)
Vanemlik hool	Koduvarblane (<i>Passer domesticus</i>)	0.43 ⁴	-	Schwagmeyer & Mock (2003)
Aktiivsus	Ameerika punaorav (<i>Tamiasciurus hudsonicus</i>) <i>Poecilia reticulata</i>	0.37-0.68 ⁵ 0.50-0.84 ⁶	-	Boon <i>et al.</i> (2007) Budaev & Zworykin (2002)
Baasaïnevahetus	<i>Euprymna tasmanica</i>	-	0.67	Sinn <i>et al.</i> (2006)
Hingamissagedus	Rohevint (<i>Carduelis chloris</i>)	0.63	-	Hörak <i>et al.</i> (2002)
Heterofiilide arv	Rasvatihane (<i>Parus major</i>) Rohevint (<i>Carduelis chloris</i>)	0.33 0.76	- -	Fucikova <i>et al.</i> (2009) Hörak <i>et al.</i> (2002)

- ¹ uudishimulikusel on varasemalt määratud kõrge korduvus, koefitsenti pole ära toodud
² päritavuse vahemik, mille uurijad mõõtnud nii looduses elavatel kui vangistatud lindudel
³ mõõdetud vahemaas (m), kui lähedale tulid vanalinnud pesakasti kõrval seisnud uurijale
⁴ mõõdetud koduvarblase isasindudel
⁵ vahemik hõlmab mitmete eri komponentide korduvusnäitajaid koondatuna aktiivsuse alla
⁶ nelja erineva testi näitude vahemik

organismis on otseselt mõõdetavad, samas kui käitumist mõõdetakse vastavate testidega, mis ei pruugi alati anda objektiivseid tulemusi. Ta leidis, et individuaalsed erinevused grupi keskmisest kortikosterooni tasemest võimaldavad jagada linnud iseloomu alusel kaheks – proaktiivsed ja reaktiivsed (ingl. k. *proactive & reactive*). Proaktiivseid linde iseloomustab madal stressihormooni tase veres, nad on agressiivsemad ja julgemad ning samas vähem ärevad, võrreldes reaktiivse iseloomuga lindudega. Proaktiivsed linnud on edukamad stabiilsetes või ennustatavates keskkonningimustes. Seega, stressikäitumist kajastava füsioloogilise tunnuse – kortikosterooni või kortisooli – alusel on potentsiaalselt võimalik eristada lindudel isiksusi.

Testosteron on samuti varieeruv hormonaalnäitaja ning on näidatud, et see kajastab inimesel ka individuaalset varieeruvust iseloomus (Sellers, Mehl & Josephs 2007). Olweus *et al.* (Olweus *et al.* 1980) uurisid 16-aastastel noormeestel käitumuslike eripärade seost testosterooni tasemega veres. Korduvmõõtmise tulemusena ilmnes korrelatiivne seos testosterooni hulga ning agressiivsuse ja kärsituse vahel. Seejuures panid uurijad tähele, et seos testosterooniga avaldus ainult teatavat laadi agressiivsel käitumisel – vastusena provokatsioonile, mis omakorda võis indiviidile väljenduda nii ebaausa kohtlemise kui ka otsese ohuna. Ka loomaökoloogid on mõistnud, et agressiivsus on kontekstist sõltuv tunnus (Bell 2007). Siit tuleneb vajadus alati võimalikult selgelt määratleda olukord ning käitumuslik tunnus, millega füsioloogilist näitajat seostatakse.

Samas uurimuses leitud korrelatsioon testosterooni ja kärsituse vahel oli positiivne, mis tähendab, et mõõdetud testosterooni näit oli seda kõrgem, mida kannatamatum oli oma loomuselt indiviid. Olweus *et al.* (1980) mõtsid veel mitmete isiksusparameetrite seost testosterooniga ega leidnud märkimisväärseid korrelatsioone, näiteks, ärevuse või antisotsiaalse käitumisega. Autorid rõhutasid vajadust mõõta hormooni taset indiviidil vähemalt kaks korda, selleks et andmeid kasutada korrelatsioonianaalüüsis. Sellers, Mehl & Josephs (2007) kontrollisid samuti korduvmõõtmise kaudu testosterooni mõõtmisnäitajate stabiilsust inimesel. Nende mõõtmiskatsetest nii meeste kui naistega ilmnes ka sugudevaheline sarnasus hormoonitaseme stabiilsuses. Testosterooni näitel registreeritud individuaalne stabiilsus viitab selle hormooni seosele isiksusega, kui on juba näidatud testosterooni seost teatud käitumuslike eripäradega (Olweus *et al.* 1980). Järelikult, testosterooni mõõtmist võiks rakendada ka teistel selgroogsetel, selgitamaks olemasolevaid seoseid isiksusega, näiteks, kuidas peegeldab testosterooni tase isaslindude agressiivset käitumist.

Konditsiooniga seonduvad tunnused

Nüüdseks on andmeid ka immunoloogiliste näitajate isendispetsiifilisusest (rohevindi (*Carduelis chloris*) näitel; Hörak *et al.* 2002). Ehkki mitte otseselt isiksuse kontekstis, leiti mitme tunnuse korduvmõõtmise tulemusena suhteliselt pika, 4-kuulise perioodi jooksul, et individuaalse käitumise stabiilsuse mõistmisel võivad olulist informatsiooni anda kolm

parameetrit: kehamass, leukotsüütset näitajad ning baasainevahetuse tase (ingl. k. *basal metabolic rate*). Kõik need näitajad osutusid mõõdetud ajas üsna kõrge korduvusega tunnusteks.

Leukotsüütsete näitajate alla kuulub muuhulgas leukotsüütide ja heterofiilide arv veres, mis iseloomustab looma immuunsüsteemi. Kuna immuunsüsteemi tugevus peegeldub otseselt linnu fenotüübis, sealhulgas signaaltunnustes, mille alla kuulub ka linnulaul, siis saab kõrge korduvusega füsioloogilise tunnuse siduda käitumusliku omadusega, millel on registreeritud varieeruvus. Lampe & Espmark (2003) näitasid mustkärbsenäpil isaslindude laulu keerulisuse sõltuvust nende kvaliteedist, mis võis väljenduda nii territooriumi kui selle omaniku füüsilise konditsiooni kõrge väärtusena. Isaslinnu laulu pikkuses, keerulisuses ning isegi laulmise paiga valikus väljendub ka tema isiksus (Garamszegi, Eens & Török 2008).

Linnu vastust lühiajalisele stressile saab lihtsalt mõõta kehatemperatuuri ja hingamise sageduse muutuse kaudu (Carere & van Oers 2004), täiendavalt kortikosterooni näidule.

Carere & van Oers (2004) võrdlesid loodusel elavate ning mitmendat põlvkonda laboris kasvanud 6 kuu vanuste rasvatihaste erinevat vastust käitsemisstressile. Ühtlasi võeti arvesse äsja iseseisvunud noorlindudel julguse testi põhjal hinnatud individuaalset erinevust selles iseloomutunnuses. Leiti füsioloogiliste tunnuste erinevus vastanduva iseloomuga isenditel: kahe 5-minutilise

vahega mõõtmise näitajatest selgus, et argadel lindudel jäid nii hingamisagedus kui kehatemperatuur teisel mõõtmisel kõrgemale tasemele, võrreldes julgete indiviididega. Järelikult, mõlemad tunnused on akuutse stressi indikaatorid laululindudel ning noores eas määratud isiksused peegeldavad erinevust stressivastuses hilisemas elujärgus.

Lindude isiksuse mõõtmise võimalused ja meetodid

Isiksusi on üsna põhjalikult uuritud värvulistel, eriti rasvatihasel (van Oers *et al.* 2004a; Fucikova *et al.* 2009) ja mustkärbsenäpil (Garamszegi, Eens & Török 2008), kes meelsasti asustavad teadlaste poolt looduskeskkonda paigaldatud pesakaste. Tänu pesakasti-populatsioonidele on uurijal hea ülevaade asustustihedusest, samuti on kerge lindudele ligi pääseda. Rasvatihane paljuneb hästi ka laboritingimustes, mistõttu on teda võimalik kasutada ka tunnuste geneetilise seotuse ja pärandumissuhete väljaselgitamiseks (van Oers *et al.* 2004b).

Valdavalt on levinud looduslikes populatsioonides läbiviidud vaatluse kombineerimine iseloomuomaduste selgitamisega standardsetes laboritingimustes (Dingemanse *et al.* 2004; Dingemanse & de Goede 2004; Both *et al.* 2005). Linnu loomulikus elukeskkonnas on võimalik jälgida peamiseid valikule alluvaid isiksusomadusi, mis aitavad isenditel oma keskkonnaga kohaneda, ja seeläbi erinevate isiksuste edukust reaalses tingimustes. Samas, vaatluse põhjal üksi on raske isiksust määrata ning laborikatsed võimaldavad vaatlustulemusi kinnitada

(Arcese & Smith 1985). Laboritingimustes on standardseid tingimusi kergem saavutada ning isiksuste seoseid elukäigutunnustega kergem kontrollida (Biro & Stamps 2008). Laboris on tunnuste päritavussuhteid võimalik uurida ka suunatud aretamise kaudu (van Oers *et al.* 2004a; van Oers *et al.* 2004b; Fidler *et al.* 2007). Käitumuslike tunnuste mõõtmiseks on välja töötatud mitmeid erinevaid metoodikaid. Enim on laborikatsetes hinnatud lindude uurivat ehk avastavat iseloomu (van Oers *et al.* 2004a; Both *et al.* 2005; Fidler *et al.* 2007). Looduslikust populatsioonist püütakse vana- või noorlinnud, vastavalt, kas tahetakse uurida vanemate käitumise mõju järglaste üleskasvatamisele (Dingemanse *et al.* 2004; Both *et al.* 2005) või tunnuse pärandumist (van Oers *et al.* 2004b). Uurivat loomust testitakse laboris enamasti „avatud välja“ testiga (ingl. k. *open field test*), mis peaks väljendama linnu käitumist uues keskkonnas (ingl. k. *novel environment*). Test viiakse läbi spetsiaalses ruumis, kuhu on paigutatud mõned kunstlikud puud. Ehkki sellises katses võib avalduda komplekssem käitumismuster, peetakse seda üsna usaldusväärseks ka uudishimu hindamisel, kuna lind tunneb vajadust koguda võõrast ümbrusest elulist teavet (Dingemanse *et al.* 2003).

Isiksuse avaldumist „avatud välja“ testis on mõõdetud kahel viisil: konkreetse vahemaa läbimise kaudu ajas või kindla aja vältel sooritatud liikumiste summana. Esimesel juhul registreeritakse kõik linnu hüpped ning lendamised 2 minuti vältel alates katseruumi sisenemisest (Both *et al.* 2005). Teise meetodi korral mõõdetakse aega, mis

kulub linnul neljanda puuni jõudmiseni alates esimesest maandumisest ruumi sisenemise järel (van Oers *et al.* 2004b; Fidler *et al.* 2007). Mõlemal puhul on vangistatud linnud katse eel paigutatud üksikpuuridesse ning katse viiakse läbi järgmisel päeval, misjärel linnud peatselt vabastatakse kinnipüüdmispaiga läheduses. Minimaalsena hoitakse kokkupuudet inimesega. Avatud välja testi on rakendatud valdavalt rasvatihasel (Dingemanse *et al.* 2003; Both *et al.* 2005; Fucikova *et al.* 2009). Paralleelselt uudishimuga mõõdetakse laborikatsetes ka julgust, defineeritud kui „lühim aeg võõrale objektile lähenemiseks ning lähim kaugus sellest objektist“ (van Oers *et al.* 2004a; Fidler *et al.* 2007). Tavaliselt testitakse linde mõni aeg pärast eelnenud uudishimu testi, aga erinevalt viimasest, tuttavas ümbruses, enamasti „kodu-puuris“, milles indiviidi vangistuse ajal hoitakse. Linnu puuri asetatakse talle tundmatu objekt ning linnu eest varjatud vaatleja registreerib nimetatud näitajad (van Oers *et al.* 2004b). Mõõdetud uuriva käitumise ning julguse näitajate kombinatsioon annab omakorda varajase uuriva käitumise (ingl. k. *early exploratory behaviour*) (van Oers *et al.* 2004a; Fidler *et al.* 2007). Sellist tunnuste kombinatsiooni kasutatakse, näiteks, geneetiliste korrelatsioonide väljaselgitamiseks iseloomuomaduste vahel kunstliku aretamise teel (van Oers *et al.* 2004a; Fidler *et al.* 2007). Ka sellist testi on seni ülekaalukalt rakendatud rasvatihasel.

Van Oers *et al.* (2004a) uurisid riskikäitumise päritavust rasvatihastel. Kahe populatsiooni pesadest koguti 94 noorlinnu, kasvatati laboris iseseisvumiseni

ning seejärel eraldati linnud üksteisest. Tihastel testiti ülalkirjeldatud viisil uurimiskäitumist ning julgust, mille kombinatsiooni alusel aretati kunstliku valiku teel kaks erineva isiksusega linnuliini – kiired (*fast*) ning aeglased (*slow*) avastajad. Neljanda põlvkonna linnud läbisid riskikäitumistesti, kus isendi kalduvust riskida mõõdeti ajas, mis kulus linnul pärast ehmatamist toidupala juures uuesti sellele lähenemiseks. Leiti positiivne korrelatsioon riskikäitumise ning varase uuriva käitumise vahel. Isenditevaheline pidev erinevus käitumises osutus pesakonnasiseselt väiksemaks kui pesakondade vahelisel võrdlusel. Tõestati aditiivne geneetiline varieeruvus, kus aeglase ja kiire liini linnud riskisid erinevalt.

Dingemans & de Goede (2004) püüdsid selgitada vaatluste põhjal, kuidas päritav uuriv iseloom korreleerub domineerimisega liigikaaslaste üle rasvatihaste looduslikus populatsioonis. Lindudel testiti laboris uudishimulikust „avatud välja“ testiga. Grupisiseste dominantsussuhete määramiseks jälgiti rõngastatud isendite käitumist toidulaual kahe talve jooksul. Domineerimist liigikaaslaste üle hinnati isendite vahel loendatud agressiivsete interaktsioonide põhjal ning avastati positiivne korrelatsioon nii võitmiste hulga kui ka võidetud eri isendite arvuga. Andmete võrdlemisel selgus, et domineerimine ja uuriv loomus korreleerusid omavahel samuti positiivselt. Domineerimine sõltus lisaks ka isendi territoriaalsusest ning asjaolust, kui kaugelt oli ta toidulauale saabunud.

Uuringu läbiviimisel looduslikes tingimustes on sageli keeruline otsustada, millist meetodit kasutada – kas vaadelda seoseid korrelatiivselt või viia läbi eksperiment? Ainult vaatlusele tuginedes on võimalik hinnata mingisuguse käitumise mõju elumusnäitajatele, aga sageli puudub kontroll mitmesuguste muutujate, nagu keskkonnatingimuste, või uurimisaluste isendite liikumise üle (Arcese & Smith 1985). Eksperimentaalse meetodi eelis vaatluse ees võib olla ka kiirus (Réale *et al.* 2007). Lihtsasti teostatav eksperiment võimaldab koguda piisavalt palju andmeid väiksema vaeva ja ajakuluga, et hinnata, näiteks, tunnuse korduvust.

Schwagmeyer & Mock (2003) kasutasid koduvarblase vanemliku hoole korduvuse määramiseks katset, kus nad lisasid mõlemale vanalinnule händikäptunnuse, milleks oli sabasulgede alla paigutatud lisaraskus. Eksperiment võimaldas kontrastselt näidata, et järglaste toitmine on vanemate iseloomu näitav tunnus. Sarnaselt muutsid Garamszegi, Eens & Török (2008) eksperimendi käigus mustkärbsenäpi pesitsemisterritooriumi. Lisades pesakasti ava kõrvale valge paberilehe, püüti välja selgitada korrelatsiooni isaslinnu riskikäitumise vahel kahes erinevas kontekstis, sigimislaulu esitamiseks kohta valides ning muudetud pesakastile lähenemisel, et seda emaslinnule demonstreerida. Réale *et al.* (2007) töid eksperimenti kasutava meetodi puudusena välja, et selline olukord on uurimisalusele loomale ebaloomulik, looduses mitteesinev ja seega ebaoluline.

Loomulikus elukeskkonnas püütud lindude isiksuse määramist lihtsustaks füsioloogilistel näitajatel põhinev testimismeetod (Carere & van Oers 2004; Fucikova *et al.* 2009). Fucikova *et al.* (2009) töötasid välja meetodi, mis võimaldaks hinnata pesapoeegade isiksusi enne nende iseseisvumist. Tuginedes hingamissagedusele, mida mõõdeti 1 minuti jooksul rinnakorvi liikumiste kaudu, hinnati 14-päevaste rasvatihaste vastust käitsemisstressile. Katse viidi läbi nii looduses elavast populatsioonist pärit lindudel kui ka mitmendat põlve laboris kasvatatud tihastel ning testi korrati 6 kuu vanustel isenditel, kellel lisaks mõõdeti „avatud välja“ testiga uudishimulikkust. Kahe testi kombineerimisel leiti positiivne korrelatsioon: mõlemal linnurühmal kasvas reaktsioon käitsemisstressitestile paralleelselt uuriva loomusega. Vastus käitsemisele hingamissageduse näol oli korduv eri eluetappides ning lisaks seostatav uuriva käitumisega. Käitsemisstressi-testiga saab seega isiksust mõõta juba varajases elustaadiumis lindudel ning seeläbi on võimalik seostada isiksusi hilisema ellujäämisega.

Peamiste iseloomutunnuste – uuriva käitumise ning julguse – testimise meetodid eeldavad enamasti nende läbiviimist laboris. Harva on tunnuseid püütud uurida looduses, ent vastavate meetodite väljatöötamine võimaldaks koguda väärtuslikku informatsiooni lindude isiksuste mõjust kohasusele nende loomulikus elukeskkonnas. Käitumistunnuste ja füsioloogiliste näitajate integratsioon aitaks viia isiksusuuringud kvalitatiivselt uuele tasemele.

Arutelu

Millised tunnused on kõige olulisemad

Isiksus on kahtlemata äärmiselt kompleksne ning tunnuseid, mis kohasust mõjutavad, on palju. Isiksuste eristamiseks sobivad tunnused, millel on registreeritav individidevaheline varieeruvus, individuaalne korduvus ajas ning päritavus vanematelt järglastele. Seni on suudetud näidata, et käitumuslikest tunnustest on kõrge varieeruvuse, korduvuse ning ka päritavusega uuriv käitumine, agressiivsus, julgus (Dall, Houston & McNamara 2004) ning sotsiaalsus (Cote & Clobert 2007). Füsioloogiliste isiksust peegeldavate tunnustena on uuritud näiteks stressihormoonide taset veres (Cockrem 2007) ning kehatemperatuuri ja hingamissagedust (Carere & van Oers 2004), aga on selge, et sisemised tunnused vajavad paljude uurijate poolt veel aktiivsemat kasutuselevõtmist ning tunnustamist (Tabel 2).

Võimalikud vead interpretatsioonis

Isiksuse uurimisel peab suutma eristada olulisi tunnuseid mitteolulistest ja arvestama tunnuste tõlgendamisel paljude kõrvalmõjudega. Esмalt tuleb vahet teha aditiivsetel ehk liituvatel, koosavalduvatel geneetilise taustaga tunnustel ning mitte-aditiivsetel käitumuslikel tunnustel. Kui isiksustunnused varieeruvad, on kõrge korduvusega ning päritavad, siis näiteks domineerimine liigikaaslaste üle ei vasta kõigile nendele tingimustele, ehkki iseloomustab samuti käitumist. On näidatud selle sõltuvus

Tabel 2. Käitumusliku tunnusega paralleelselt mõõdetud füsioloogilised tunnused.
Table 2. Physiological traits that have been measured in association with behavioural traits.

Käitumuslik tunnus <i>Behavioural trait</i>	Füsioloogiline tunnus <i>Physiological trait</i>	Viide <i>Reference</i>
Uudishimulikkus	Hingamissagedus	Fucikova <i>et al.</i> (2009)
Julgus	Hingamissagedus Kehatemperatuur	Carere & van Oers (2004)
Hirm, ärevus	Vere kortisooli tase	Van Reenen <i>et al.</i> (2002)
Agressiivsus	-	-
Sotsiaalsus	-	-
Aktiivsus	-	-

küll isendi soost ja vanusest (Arcese & Smith 1985), aga dominantsus ei kajasta indiviidi iseloomu, pigem võib see omakorda olla isiksusest sõltuv, kuna agressiivsemad ja julgemad isendid tihti-peale domineerivad pelglike isendite üle. Samuti mõjutab erinevate tunnuste osatähtsust isendi elukäigule tema sugu. Mitmete linnuliikide, sealhulgas ka mustkärbsenäpi isased võitlevad territooriumide nimel, emased on aga isaslindude „üürilised“. Järelikult, agressiivsus võiks rohkem varieeruda isaste seas, kelle puhul mõjub ka tugevam valikusurve sellele tunnusele. Sugudevahelised erinevused võivad aga jääda märkamatuks teatud kontekstis, näiteks toiduotsingul, mistõttu oleks vajalik valemistõlgendamise vältimiseks vaadelda tunnuseid eri sugudel ka kontekstispetsiifiliselt. Erinevused sugude vahel ilmnevad ehk kõige selgemini sigimiskäitumises, mistõttu lindude pesitsemishooaeg peaks olema parim aeg nende isiksuse uurimiseks.

Isendi motiveeritust mingisugusele käitumisele võivad tingida iseloomust sõltumatud tegurid, nagu näljatunne, vigastused, ebaloomulik ümbruskond. Seepärast tasub isiksusi uurides silmas pidada, et uurimisalused loomad oleksid võimalikult loomulikus keskkonnas ning tavapärasel tervislikus konditsioonis. Nii võib isiksuse osakaalu valemistõlgendamise olla tingitud mitmesuguste isendist sõltumatute muutujate mitteametamisest. Enamasti on agressiivne isend edukam territooriumi hõivamisel konkurentsiliigikaaslastega, seega võiks sellist tunnust pidada valiku poolt eelistatuks. Samas ei pruugi agressiivsus omada olulist tähtsust, juhul kui populatsioonitihedus on väike ning sellest tulenevalt konkurents samuti madal. Varieeruvuse isiksustes säilitab suuresti pidevalt muutuv ja fluktuueeruv elukeskkond (Dingemans *et al.* 2004). Samuti suunab keskkond valikusurvet, nii isiksustunnuste kaudu kui ka morfoloogilisel-füsioloogilisel tasandil. Konkreetse isiksusega looma käitumist ja selle mõju kohasusele

ei tohiks hinnata vaid talle uurijate poolt omistatud iseloomuomadustele tuginedes. Seda enam peaks üksikut isiksustunnust uurides määratlema kindlasti ka konteksti, milles antud tunnus vaadeldakse. Kindlasti tasub usaldusväärsemate andmete saamiseks kontrollida sama karakteristiku mõju isendi mis tahes elukäigutunnusele mitmest erinevast aspektist. Sageli võib tunnustevaheline lõivsuhe seletada vastuolulisi tulemusi sama tunnuse tähtsusest kahes väga erinevas olukorras. Uuriv loomus ei pruugi omada märkimisväärset rolli poegade üleskasvatamise edukuses, aga võib anda olulise eelise konkurentide ees, näiteks, hinnalisema territooriumi leidmisel. Sageli on isiksustunnused aga korrelatsioonide kaudu nii tugevalt seotud, et nende mõistmiseks tasub neid uurida samaaegselt. Mitme varieeruva tunnuse puhul võivad erineva isiksusega isendid siiski olla võrdse kohasusega, aga seda on võimalik mõista alles mitme konteksti ning tunnuse üheaegsel vaatlemisel.

Võib ka nii olla, et välistes iseloomuomadustes varieeruvust ei ilmne, ehkki füsioloogilised näitajad isenditi sellegipoolest märkimisväärselt erinevad. Organismi reaktsioon mingisugusele olukorrale võibki väljenduda ainult sisemisel tasandil. Näiteks lühikese aja mõju stressori puhul ei näita loom veel silmnähtavaid ärevusilminguid, ent võib muutuda tema südamelöögisagedus, stressihormoonide sisaldus veres, kehatemperatuur. Ka need tunnused on indiividiti varieeruvad ning isikupärased (Carere & van Oers 2004), mistõttu neid

tuleks käsitleda samuti kui isiksust kajastavaid tunnuseid. Füsioloogiliste näitajate mõõtmine lisaks käitumuslikele tunnustele võib tulemusi muuta, ümber lükata, aga ka oluliselt toetada. Erinevalt käitumuslike tunnuste hindamisest, mis võib olla subjektiivne, on füsioloogiliste näitajate mõõtmisel võimalik saada indiividiti võrreldavad andmed.

Loomulikus elukeskkonnas mõõdetavate tunnuste analüüs ja soovitus edasisteks uuringuteks

Seni on isiksustunnuseid mõõdetud valdavalt laboritingimustes. Lindude loomulikus elukeskkonnas pole paljusid aspekte aga uuritud. Väliökoloogias hinnatakse mingisuguse käitumusliku tunnuse seoseid isendi kohasusega üldiselt vaatlusandmete tuginedes, tunnuse individuaalne varieeruvus ja ajaline korduvus selgitatakse aga eelnevalt laborikatsetes (Dingemanse & de Goede 2004; Both *et al.* 2005). Sellisel lähenemisel on mitmeid eeliseid. Looduskeskkond on pidevalt muutuv, eriti aastate lõikes. Kui tahtakse uurida mingi tunnuse pärandumist vanalindudelt järglastele, määratakse vanemate iseloomud kontrollitud standardsetes tingimustes. Seejärel leitakse pärandumissuhete osakaal kunstliku aretamise teel, kus vanalinnud jagatakse tunnuse äärmuste alusel kaheks ning selliselt kasvatatakse mitu põlvkonda valitud tunnusega linde. Sarnaselt osutub käitumusliku tunnuse kindlakstegemine laboris suurema tõenäosusega õigeks, kuna puuduvad segavad kõrvalfaktorid, mille üle teadlastel puudub kontroll ja ka täielik ülevaade.

Isiksuse tegeliku tähtsuse väljaselgitamiseks oleks aga vaja välja töötada meetodid, mille abil väliökoloogias isiksusi määrata, kordumvõõtmisi läbi viia ning hinnata tunnuste varieeruvuse seost elukäigutunnustega. Need meetodid peaksid olema lihtsasti ning kiiresti teostatavad, võimaldama koguda vajaliku hulga andmeid ning olema vajadusel korratavad erinevate uurijate poolt erinevates tingimustes, ilma et katsetulemused oluliselt erineksid. Selle asemel, et pika aja jooksul kogutud andmete alusel otsida korrelatiivseid seoseid mingite isiksusomaduste ning elukäigutunnuste vahel, on võimalik läbi viia eksperiment mingi uuritava tunnuse seose mõistmisel looma käitumisega.

Eksperiment ei peaks kujutama looma jaoks täiesti võõrast olukorda, kui soovitakse saada tõepärasemaid tulemusi. Looma käitumise tõlgendamine talle loomupärasel ümbruses oleks õige läbi reaalsetel võimalike olukordade. Näiteks on hinnatud hirmu avaldumist väikelindudel – ka rasvatihasel ja must-kärbse näpil –, kasutades nende kohaliku põhi-vaenlase, kelleks Eesti tingimustes on raudkull (*Accipiter nisus*), topist. Sellist meetodit võiks kasutada isiksuse uurimisel julguse hindamisel. Asetades topise pesitsevate lindude pesakasti lähedale, saab jälgida lindude reaktsiooni, mõttes kas või aega, mis kulub vanalindudel kiskja märkamisest ja esimesest hoiatushääliitsusest kuni pesakasti sisenemiseni. Korrares tegevust teatava aja tagant, saab kontrollida, kas ja kui tugevasti isendite käitumine kordub.

Sarnaselt võiks välja mõelda teisi eksperimente, millele linnud loomupäraselt peaksid reageerima. Uuriva käitumise hindamiseks võib asetada pesitseva linnupaari pesakasti lähedale teise samasuguse. Lindude uudishimu võib mõõta ajas, mida nad uue potentsiaalse pesa uurimiseks kulutavad, aga ka seeläbi, kas nad võõrasse pesakasti sisenevad või mitte. Veel võiks läbi viia nii-öelda söötmistesti: pakkuda lindudele teatud perioodi vältel mingisugust lisatoitu, kuni nad sellega harjunud on, siis aga lisada uut moodi väljanägemisega toitu ning vaadelda, kuidas linnud uude pakutavasse toitu suhtuvad või kui kaua kulub neil aega, et seda järele proovida. Lindude kalduvust agressiivsusele saaks määrata üsna omapärase meetodi abil. Kui lindistada erinevaid versioone sama liigi lauluviisidest ning mängida neid ette uuritavale isendile, võib jälgida, kuidas erinevad isendid „konkurendile“ vastavad: kas linn ootab, kuni teine laulja lõpetab, või püüab teda üle laulda. Kõik need katsed oleksid teostatavad sigimishooajal ning seeläbi seostatavad isendite kohasusega sigimiskäitumises.

Kindlasti tasuks edaspidistes uurin-gutes suuremat rõhku panna füsioloogiliste tunnuste tuvastamisele ja mõõtmisele. Kui eksperimendid on teostatavad täiskasvanud või vanematest iseseisvunud noortel lindudel, siis füsioloogiliste näitajate kaasamine isiksustestidesse võimaldaks isiksusi määrata juba pesapoegadel. Lisaks on füsioloogilisi karakteristikuid, nagu kehatemperatuur, hingamissagedus või ka mitmesuguseid verenäitajaid, võrdlemisi kerge mõõta

ning need sõltuvad oluliselt vähem keskkonnast ja teistest muutujatest, mis käitumusvastuseid tugevasti mõjutavad. Kuni iseseisvumiseni toimub linnupoe-gade vahel tugev konkurents vanemate tähelepanu võitmiseks, isiksused selektaksid ehk noorlindude elumusräitajaid perioodil, mil nad oma vanematest sõltuvad. Vastavate isiksuste mõõtmise meetodite väljatöötamine ning katsetamine looduses aitaks koguda olulist informatsiooni isiksuse osatähtsusest isendi kohasusele tema elukeskkonnas alates väga varasest eluetapist.

Tänuavaldused

Olen väga tänulik Vallo Tilgarile, oma juhendajale, kes mind isiksuste teema juurde on toonud.

Kasutatud kirjandus

Arcese, P. & Smith, J. (1985) Phenotypic correlates and ecological consequences of dominance in song sparrows. *The Journal of Animal Ecology*, **54**, 817-830.

Bell, A.M. (2007) Future directions in behavioural syndromes research. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **274**, 755-761.

Bell, A.M. & Sih, A. (2007) Exposure to predation generates personality in threespined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ecology Letters*, **10**, 828-834.

Biro, P.A. & Stamps, J.A. (2008) Are animal personality traits linked to life-history productivity? *Trends in ecology & evolution*, **23**, 361-368.

Boissy, A. (1995) Fear and fearfulness in animals. *Quarterly Review of Biology*, **70**, 165-191.

Boon, A.K., Réale, D. & Boutin, S. (2007) The interaction between personality, offspring fitness and food abundance in North American red squirrels. *Ecology Letters*, **10**, 1094-1104.

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.

Budaev, S. & Zworykin, D. (2002) Individuality in fish behavior: ecology and comparative psychology. *Journal of Ichthyology*, **42**, S189-S195.

Carere, C. & van Oers, K. (2004) Shy and bold great tits (*Parus major*): body temperature and breath rate in response to handling stress. *Physiology & behavior*, **82**, 905-912.

Cockrem, J.F. (2007) Stress, corticosterone responses and avian personalities. *Journal of Ornithology*, **148**, 169-178.

Cote, J. & Clobert, J. (2007) Social personalities influence natal dispersal in a lizard. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **274**, 383-390.

Dall, S.R., Houston, A.I. & McNamara, J.M. (2004) The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecology Letters*, **7**, 734-739.

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., Van Noordwijk, A.J., Rutten, A.L. & Drent, P.J. (2003) Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **270**, 741-747.

- Dingemanse, N.J. & de Goede, P. (2004) The relation between dominance and exploratory behavior is context-dependent in wild great tits. *Behavioral Ecology*, **15**, 1023-1030.
- 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 of London B: Biological Sciences*, **274**, 1685-1691.
- Fucikova, E., Drent, P.J., Smits, N. & Van Oers, K. (2009) Handling stress as a measurement of personality in great tit nestlings (*Parus major*). *Ethology*, **115**, 366-374.
- Garamszegi, L.Z., Eens, M. & Török, J. (2008) Birds reveal their personality when singing. *PLoS One*, **3**, e2647.
- Hörak, P., Saks, L., Ots, I. & Kollist, H. (2002) Repeatability of condition indices in captive greenfinches (*Carduelis chloris*). *Canadian Journal of Zoology*, **80**, 636-643.
- Keltikangas-Järvinen, L., Ravaja, N. & Viikari, J. (1999) Identifying Cloninger's temperament profiles as related to the early development of the metabolic cardiovascular syndrome in young men. *Arteriosclerosis, thrombosis, and vascular biology*, **19**, 1998-2006.
- Lampe, H.M. & Espmark, Y.O. (2003) Mate choice in Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*: can females use song to find high-quality males and territories? *Ibis*, **145**, E24-E33.
- Olweus, D., Mattsson, Å., Schalling, D. & Low, H. (1980) Testosterone, aggression, physical, and personality dimensions in normal adolescent males. *Psychosomatic medicine*, **42**, 253-269.
- Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T. & Dingemanse, N.J. (2007) Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological reviews*, **82**, 291-318.
- Rinden, H., Lampe, H., Slagsvold, T. & Espmark, Y. (2000) Song quality does not indicate male parental abilities in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Behaviour*, **137**, 809-823.
- Schwagmeyer, P. & Mock, D.W. (2003) How consistently are good parents good parents? Repeatability of parental care in the house sparrow, *Passer domesticus*. *Ethology*, **109**, 303-313.
- Sellers, J.G., Mehl, M.R. & Josephs, R.A. (2007) Hormones and personality: Testosterone as a marker of individual differences. *Journal of Research in Personality*, **41**, 126-138.
- Sinn, D., Apiolaza, L. & Moltschanivskyj, N. (2006) Heritability and fitness-related consequences of squid personality traits. *Journal of evolutionary biology*, **19**, 1437-1447.
- Smith, B.R. & Blumstein, D.T. (2008) Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behavioral Ecology*, **19**, 448-455.
- Stamps, J.A. (2007) Growth-mortality tradeoffs and 'personality traits' in animals. *Ecology Letters*, **10**, 355-363.
- van Oers, K., de Jong, G., Drent, P.J. & van Noordwijk, A.J. (2004a) A genetic analysis of avian personality traits: correlated, response to artificial selection. *Behavioral genetics*, **34**, 611-619.
- van Oers, K., Drent, P.J., De Goede, P. & Van Noordwijk, A.J. (2004b) Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **271**, 65-73.

- van Reenen, C., van der Werf, J., Bruckmaier, R., Hopster, H., Engel, B., Noordhuizen, J. & Blokhuis, H. (2002) Individual differences in behavioral and physiological responsiveness of primiparous dairy cows to machine milking. *Journal of Dairy Science*, **85**, 2551-2561.
- Williams, T.D. (2008) Individual variation in endocrine systems: moving beyond the 'tyranny of the Golden Mean'. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **363**, 1687-1698.

Summary

Investigating personality in bird ecology

As it is clear from several studies, different behaviours and choices made by animals in a similar situations are significantly affected by the variability in personality (also known as temperament). Since certain personality traits tend to have high repeatability values across time and also are proved to be heritable from parents to their offspring, it might be assumed that personality has an important effect on individual's fitness. Personality affects mate choice, parental care, natal dispersal, and many other aspects. This means that temperament determines animal's success in its lifetime. Variability in personalities by itself proves that there is no superior personality and that individual's fitness depends on many other factors as well. Behavioural ecologists are trying to explain how exactly does the variability among personality types affects fitness in different environmental conditions. Most researches investigate animal's behavioural traits, for example, exploration, boldness, aggressiveness, sociability and activity. Physiological traits reflecting personality remain understudied even though they too reflect individual differences in behaviour. Variability in hormone levels and certain traits linked to general body condition have been started to associate to the variability in behavioural personality traits. Several traits tend to appear together in the same personality type, which is why explaining correlations between traits has also received a lot of attention. So far the variability, repeatability and heritability of the personality traits have been measured mainly using laboratory tests. One of the most popular study objects has turned out to be a passerine bird, the Great Tit, which is relatively easy to keep in captivity as well. Usually only fully grown birds or individuals, which have just gained independency participate in behavioural experiments. If physiological traits would be put to use when measuring temperament, it would become possible to expand studies to nestlings' fitness. To find out the ecological importance of bird's personality, the effect of the personality on the individual should be investigated in its natural habitat, directly in nature. Therefore, the methods as well should be comparable to the real challenges that birds might have to face in the nature.