

Pro gradu -tutkielma

**Onko talitiaisen (*Parus major*) persoonallisuuden ja
makuherkkyyden välillä yhteyttä?**

Tuuli-Susanna Salmi



Jyväskylän yliopisto

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Ekologia ja evoluutiobiologia

13.11.2020

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos
Ekologia ja evoluutiobiologia

Salmi, T-S.: Onko talitiaisen (*Parus major*) persoonallisuuden ja
makuherkkyyden välillä yhteyttä?
Pro gradu -tutkielma: s. 77
Työn ohjaajat: Akatemiaprof. Johanna Mappes, FT Janne Valkonen
Tarkastajat: Professori Leena Lindström, FT Marko Haapakoski
Marraskuu 2020

Hakusanat: makuaisti, makuherkkyys, *Parus major*, persoonallisuus, talitiainen

Luonnossa esiintyvä vaihtelu yksilöiden välillä vaikuttaa suoraan eliöiden kelpoisuuteen ja niiden evoluutioon. Käyttäytymisessä havaittavaa yksilökohtaista vaihtelua kutsutaan persoonallisuudeksi. Persoonallisuus muodostaa yksilölliset rajat käyttäytymisen joustavuudelle, ja eläin reagoi ajasta ja tilanteesta riippumatta aina oman persoonansa viitekehysessä. Toisaalta myös yksilön aisteissa esiintyy vaihtelua, joka asettaa reunaehdoja eläimen kyvyille havainnoida ympäristöään. Esimerkiksi makuaisti säätelee ravinnon valikoimista ja hallitsee kokemuksia ravintokohteista. Luonnossa monet eliöt hyödyntävät karvaalta maistuvia kemiallisia yhdisteitä puolustusstrategianaan, ja makuaistin avulla saalistaja kykenee havainnoimaan ja välttämään haitallisen saaliin. Tutkimuksessani halusin selvittää persoonallisuuden ja makuherkkyyden yksilövaihteluiden yhteyttä toisiinsa. Tutkin myös persoonallisuuden säilymistä asiayhteydestä toiseen. Tutkimuslajinani käytin luonnonvaraisia talitiaisasia (*Parus major*), joiden yksilövaihtelua testasin useassa persoonallisuuskokeessa sekä makuherkkyyuskokeessa. Työni osoittaa, että talitiaisyksilöissä on paljon vaihtelua sekä niiden persoonallisuuspiirteissä että niiden karvaan maistamiskyvyssä. Yhteyttä persoonallisuuden ja makuherkkyyden välille ei kuitenkaan löytynyt, joten ne ovat todennäköisesti piirteitä, jotka kehittyvät erikseen.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Mathematics and Science

Department of Biological and Environmental Science

Ecology and Evolutionary Biology

Salmi, T-S.: Are personality and taste sensitivity in Great Tit (*Parus major*) interconnected?

Master of Science Thesis: p. 77

Supervisors: Prof. Johanna Mappes, PhD Janne Valkonen

Inspectors: Prof. Leena Lindström, PhD Marko Haapakoski

November 2020

Key Words: great tit, *Parus major*, personality, taste, taste sensitivity

Naturally occurring variability between individuals affects their fitness and their evolution. Interindividual variation in behavior is defined as personality. Personality forms the individual boundaries for behavioral flexibility, and the animal always responds within the framework of its own personality, regardless of time and situation. Similarly, there is variation in an individual's senses that imposes boundary conditions on an animal's ability to perceive its environment. For example, the sense of taste regulates food choices and dominates experiences of nutritional items. In nature, many organisms utilize bitter-tasting chemical compounds as their defense strategy, and the sense of taste allows a predator to detect and avoid harmful prey items. In this study, I explored the relationship between individual variation in personality and taste sensitivity. I also studied the consistency of personality from one context to another. I used wild great tits (*Parus major*) as my study species and examined the individual variability of their behaviour in several different personality tests as well as their taste sensitivity in bitter taste sensitivity test. My research shows there is a lot of variation in great tit individuals, both in their personality traits and in their bitter taste sensitivity. However, no correlation was found between personality and bitter taste sensitivity, so these traits are likely to evolve separately.

SISÄLLYSLUETTELO

1 JOHDANTO	1
1.1 Yleistä	1
1.2 Persoonallisuus	3
1.2.1 Persoonallisuuden evoluutio	6
1.2.2 Lintujen persoonallisuus	9
1.3 Makuasti	14
1.3.1 Yleistä	14
1.3.2 Lintujen makuasti	16
1.3.3 Karvas maku	18
1.3.4 Linnut ja karvas maku	20
2 AINEISTO JA MENETELMÄT	24
2.1 Aineisto	24
2.2 Menetelmät: persoonallisuuskokeet	27
2.2.1 Neofobiakokeet	27
2.2.2 Eksploratiivisuuskokeet	30
2.2.3 Aktiivisuuskoe (kiinniottokäyttäytyminen)	32
2.2.4 Ruokakonservatiivisuus	33
2.2.5 Tooninen liikkumattomuus	34
2.3 Menetelmät: makuherkkyyuskoe	34
2.4 Tilastolliset menetelmät	37
3 TULOKSET	38
3.1 Persoonallisuuskokeet	38

3.2 Makuherkkyyskoe	41
3.3 Makuherkkyiden ja persoonallisuuden yhteys	43
4 TULOSTEN TARKASTELU	45
5 JOHTOPÄÄTÖKSET	56
KIITOKSET	56
KIRJALLISUUS	57

1 JOHDANTO

1.1 Yleistä

Jokainen, joka on joskus havainnoinut useamman eläinyksilön elämää, on todennäköisesti huomannut, että saman lajin yksilöt voivat erota huomattavasti paitsi ulkonäöltään myös käyttäytymiseltään. Lemmikkieläinten omistamisen ja luontodokumenttien tarinoiden kautta on auennut se laaja käyttäytymisten, kykyjen ja toimintatapojen kirjo, jota eläinyksilöissä lajin sisällä esiintyy. Se, että eri eläinyksilöt toimivat eri tavoin samassa tilanteessa, ei ole uusi havainto; eläinten käyttäytymisessä havaittavat yksilökohtaiset eroavaisuudet pohdituttivat jo itseään Charles Darwinia (1872). Aikaa kului kuitenkin puoli vuosisataa, ennen kuin käyttäytymisen yksilökohtaista vaihtelua kukaan varsinaisesti tutki lukuun ottamatta yksittäisten anekdoottien kuvailua. Vaikka sanaa *persoonallisuus* käytti jo Talbot (1922) kuvatessaan rengastamiensa lintuyksilöiden käyttäytymiseroja, vasta Lack (1947 sit. Dawkins 2008) osoitti punarinnoilla (*Erithacus rubecula*) kokeellisesti, että samassa tilanteessa yksilöt voivat todellakin käyttäytyä hyvin eri tavoin. Hänen kokeissa käyttämänsä täytetty punarinta aiheutti elävissä lajitovereissa reaktioita aina täydellisestä välinpitämättömyydestä suoranaiseen ilmasotatilaan saakka. Jo näissä käyttäytymistieteen juurilta kumpuavissa tutkimuksissa kävi ilmi, että yksilöiden käyttäytymisessä on johdonmukaista vaihtelua, joka myös säilyy asiayhteydestä ja tilanteesta toiseen - yksilöillä on persoonallisuus (van Oers ja Naguib 2013). Toiset yksilöt voivat olla esimerkiksi rohkeampia kuin toiset (esimerkiksi Pruitt 2014). Persoonallisuus on se toimintakehys, jossa yksilö hallitsee ympäristöään.

Yksilön toimintaa ja toiminnassa havaittavissa olevia eroja voi tarkastella myös siitä lähtökohdasta, että ympäristö hallitsee yksilöä; se, miten yksilö havaitsee ympäristönsä ärsykeitä vaikuttaa siihen, kuinka kyseinen yksilö ne tulkitsee, ja

mitä se tiedolla tekee. Ympäristön ja sen muutosten havainnointi tapahtuu aisteilla (Hickman ym. 2004). Siinä, missä persoonallisuustutkimus on edelleen melko lapsenkengissään, on aistitutkimus sananmukaisesti muinaista. Aristoteleen (384–322 eaa.) *Sielusta* (noin 350 eaa.) on säilyneistä teksteistä ensimmäinen, jossa paitsi esitellään viisi aistia – näkö, kuulo, haju, maku ja tunto – myös pohditaan niiden merkitystä eläimille. Sittemmin lista on toki päivittynyt; nykytiede vaikuttaisi kärsivän ennemminkin aistien lukumäärän ylenpaljoudesta ja määrittelyn vaikeudesta. Joka tapauksessa aistien avulla yksilö saa tietoja ympäristöstään, sen muutoksista ja toisaalta siitä, miten sen oma elimistö ympäristöstä aiheutuviin ärsykeisiin reagoi. Aistit, niiden määrä ja laatu, niiden toiminnan laajuus, havaintokynnykset ja niiden toiminnan hienosäätely ovat lajikohtaisia (Miller ja Reedy 1990, Drewnowski 1997, Reed ym. 2006). Hyvä esimerkki on hajuaisti, jonka eroja on helppo havainnoida vaikkapa koiran (*Canis lupus familiaris*) sekä ihmisen (*Homo sapiens*) välillä (Hickman ym. 2004). Toisaalta meille on tuttua, että eri ihmisyksilöiden aistiherkkyydessä on eroja (Reed ym. 2006), ja samaa vaihtelua on myös eläinyksilöissä (Carle ym. 2015). Aistiärsyke puolestaan johtaa usein vasteeseen, jolla ilmaistaan aistiärsykettä käyttäytymisenä (esimerkiksi kovan äänen aiheuttama säikähtäminen, saalistuskäyttäytyminen saaliseläimen hajun tai äänen tai näkemisen seurauksena, ja niin edelleen) (Hickman ym. 2004). Käyttäytymisvasteen perusteella on siten mahdollista tehdä johtopäätöksiä aistiärsykkeestä tai aistijärjestelmästä.

Tässä Pro gradu -työssäni tarkastelen näitä kahta erilaista käyttäytymisessä havaittavaa vaihtelua linnuilla. Ensimmäisen tarkastelupisteen muodostaa se, kuinka yksilön persoonallisuus vaikuttaa eläimen tapaan toimia ympäristössään (persoonallisuuskokeet), ja toisen, kuinka aistiärsykkeet maun muodossa tuovat esiin yksilökohtaista vastevaihtelua siinä, miten yksilö havainnoi ympäristöään (makuherkkyyuskokeet). Lintujen makuaistin rajoja ja yksilövaihtelua on tutkittu vasta hyvin vähän aikaa, ja toisaalta lintututkimusten persoonallisuuskokeissa on usein keskitytty vain yhteen osa-alueeseen. Halusin itse tutkia, onko näillä kahdella

erilaista herkkyyttä mittaavalla piirteellä yhteyttä toisiinsa. Onko fysiologinen herkkyys maulle jotenkin yhteydessä esimerkiksi neofobiaan - uuden asian pelkoon - tai ekploratiivisuuden puutteeseen, eli siihen, että lintu ei uskalla tutkia ympäristöään. Tarkoitukseni oli myös selvittää, voidaanko eri persoonallisuustestejä verrata, ja niiden tuloksista havaita niiden yhdessä mittaavan laajempia käyttäytymispiirteiden kokonaisuuksia. Tutkimukseni kokeissa käytin villejä, luonnosta koetta varten pyydystettyjä talitiaisia (*Parus major*), sillä niitä on aiemmin käytetty onnistuneesti sekä makuherkkyys- että persoonallisuuskokeissa (muun muassa Verbeek ym. 1994, Dingemanse ym. 2002, 2010, van Oers ym. 2004, Carere ym. 2005, Nicolaus ym. 2016). Ne ovat myös helposti saatavissa oleva laji, ja pesimäajan ulkopuolella niiden hetkellinen vangitseminen tutkimuksia varten aiheuttaa mahdollisimman vähän vahinkoa niin yksilöille kuin lajin populaatiolle pyydystämipaikan ympäristössä.

1.2 Persoonallisuus

Eläinten käyttäytymisen biologinen tutkimus on käynyt viimeisen kymmenen vuoden aikana läpi suuren asennemuutoksen. Siinä missä käyttäytymisessä esiintyviä yksilökohtaisia eroja pidettiin aiemmin merkityksettömänä taustameluna ja lähinnä psykologiantutkimuksen aiheena, on moderni käyttäytymisekologia kohdentanut katseensa juuri niihin (Réale ym. 2007, 2010). Syynä muutokselle on se huomattavan laaja eläinlajien määrä, jossa yksilökohtaista vaihtelua on huomattu esiintyvän, sekä se, että vaihtelu on selkeän rakenteellista. Toisin sanoen, persoonallisuuden tutkimusta on edeltänyt havaitun vaihtelun ja rakenteiden määrittely tutkittavaksi konseptiksi (Wolf ja Weissing 2012). Tämänhetkisen määritelmän mukaan persoonallisuuspiirteillä tarkoitetaan saman lajin sisällä esiintyviä, pysyviä yksilökohtaisia ja populaation sisäisiä eroja eläimen käyttäytymisessä, jotka usein heijastuvat myös fysiologiaan, ja ovat myös

johdonmukaisesti asiayhteydestä ja tilanteesta riippumattomia (Sih ym. 2004a, 2004b).

Reilun puolen vuosisadan tutkimustyön seurauksena pysyvää yksilövaihtelua on löydetty monista eläinryhmistä (kattava koonti lajiryhmistä löytyy esimerkiksi Careren ja Maestrierin kirjasta *Animal Personalities* 2013), esimerkiksi selkärangattomista (Gyuris ym. 2012, Sweeney ym. 2013), kaloista (Bell ja Sih 2007, Kern ym. 2016, Coates ym. 2019), sammakkoeläimistä (Kelleher ym. 2018), matelijoista (Ibáñez ym. 2018, Michelangeli ym. 2018), linnuista (Dingemanse ym. 2002, laaja katsaus van Oers ym. 2013) ja nisäkkäistä (Freeman ja Gosling 2010, Brosnan ym. 2015, Garai ym. 2016). Yleensä vaihtelua kuvataan jonkun tietyn käyttäytymispiirteen (yleensä *personality trait*) tai sen jatkumon ääripäiden avulla. Tällaisia eri eläinlajeissa todettuja käyttäytymisen akseleita ovat muun muassa ujo/pelokas - rohkea (*shyness/fearfulness - boldness*) (Wilson ym. 1994, Bell 2005), eksploraatiivisuus eli uteliaisuus/tutkimishalu - välttely (*exploration - avoidance*) (Verbeek ym. 1994, Budaev 1997, Dingemanse ym. 2002), neofobia - neofiilia (*neophobia - neophilia*) eli uutuudenpelko/uutuudenviehätys, jota voidaan tarkastella monissa eri asiayhteyksissä, esimerkiksi ruoan (Heinrich ym. 1995, Marples ja Kelly 2000), ympäristön (Cowan 1977, Mettke-Hofmann ym. 2009) tai vieraiden esineiden suhteen (Barnett 1958, Cowan 1977, Brown ja Jones 2016), aggressiivisuus (*aggressiveness*) (Kontiainen ym. 2009, Chang ja Sih 2013), sekä sosiaalisuus (*sociability*) (Mills ja Faure 2000).

Kuten todettua, pysyvät erot yksittäisissä käyttäytymispiirteissä puolestaan säilyvät asiayhteydestä toiseen (Stamps 2007), jolloin esimerkiksi saalistajan läsnäolo ei muuta saaliseläimen käyttäytymistä (Wilson 1998). Näiden erojen välillä voidaan havaita myös keskinäistä korrelaatiota, eli eri yksilöillä on erilaisia laajempia käyttäytymispiirteiden rakenteellisia ryhmittymiä (Sih ym. 2004a, 2004b, Bell 2007, laajempi esitys Carere ja Maestrieri 2013). Erittäin rohkeat yksilöt ovat esimerkiksi usein myös hyvin aggressiivisia (Dingemanse ym. 2007), aggressiiviset

yksilöt kartoittavat systemaattisesti ympäristöään nopeasti (*fast exploration*) (Thys ym. 2017), aggressiiviset yksilöt ovat johdonmukaisesti aggressiivisia, mutta ottavat myös suurempia riskejä. (Ward ym. 2004, Bell 2005).

Toisinaan persoonallisuuden ryhmittymillä on myös liitännäisiä morfologiaan – esimerkiksi rohkeilla ja suorituskykyisemmällä seeprakaloilla (*Danio rerio*) on pidempi vartalonmuoto ja suurempi pyrstönseutu kuin ujoilla lajitovereillaan (Kern ym. 2016). Rohkeat kolmipiikit (*Gasterosteus aculeatus*) puolestaan kasvavat ujoja nopeammin (Ward ym. 2004). Näin ollen yksilön käyttäytymispiirteiden ja niiden seurausten ryhmittymä vaikuttaa suoraan esimerkiksi sen ympäristön hyödyntämiseen, lisääntymismenestykseen, hengissä säilymiseen, ruokavalioon, aktiivisuuteen ja lajinsisäisiin suhteisiin (Sih ym. 2004a, 2012, Wolf ja Weissing 2012). Toisin sanoen, eläimen persoonallisuudella on suora yhteys yksilön ja lajin ekologiaan. Näille havaittaville käyttäytymispiirteiden kokonaisuuksille on puolestaan olemassa useampia, keskenään jokseenkin synonyymisiä termejä: persoonallisuus (*personality*; viittaa käyttäytymisen johdonmukaiseen ilmaisuun), käyttäytymissyndrooma (*behavioural syndrome*, joka tarkoittaa laajemmin käyttäytymispiirteiden yhteisvaihtelua), selviytymistapa (*coping style*) ja niin edelleen. Réale ym. (2010) käyvät läpi laajemmin näitä eri määritelmien sisältöä, ja koostaen voidaan todeta termin *persoonallisuus* olevan näistä sisällöltään kattavin ja sisällyttävin, ja minulle selkein, joten käytän omassa työssäni sitä. On hyvä kuitenkin huomioida, että termistö on laaja, ja siinä on olemassa vivahte-eroja, mutta ilmiönä persoonallisuus siis selittää selkeästi erottuvien lajinsisäisten käytösfenotyyppien rinnakkaiselon sekä yksilövaihtelun joustavuuden rajat (Trillmich ym. 2018). Eläinten persoonallisuustutkimuksen avainkysymyksiä ovat joka tapauksessa käyttäytymispiirteiden sopeutumispotentiaalin selvittäminen läpi lajikirjon ja eri tutkimusalojen, ja se, missä määrin persoonallisuus vaikuttaa laajemmin käyttäytymisen evoluutioon. Persoonallisuustutkimuksen käytännön kohteita ovat muun muassa erilaiset lajiensuojeluhankkeet, joissa eläinten käyttäytymisen inhimillistäminen luo kiinnostuksen empatialle (Carere ja

Maestriperi 2013, Blaszczyk 2020). Persoonallisuuden tunnistaminen edesauttaa myös esimerkiksi tuotantoeläinten hyvinvointia (O'Malley ym. 2019).

1.2.1 Persoonallisuuden evoluutio

Persoonallisuuden evolutiivinen alkuperä ja toisaalta ilmiön säilyminen populaatiossa ovat edelleen eräänlainen mysteeri (muun muassa Réale ym. 2010, Snell-Rood 2013, Garai ym. 2016), sillä evoluutiobiologian kannalta pysyvien, tilanteesta riippumattomien käyttäytymismallien esiintyminen on epäonnistunutta sopeutumista (Sih ym. 2004a). Persoonallisen eläimen elämässä tulee nimittäin väistämättä eteen tilanne, jossa muodostuu ristiriita optimaalisen strategian ja toteutuvan käyttäytymisen välille, jolloin pysyvä yksilöllinen käyttäytymismalli (eli persoonallisuus) kaventaa sekä yksilön käyttäytymisen että sen sopeutumisen joustavuutta (Sih ym. 2004a, Dingemans ja Réale 2005). Toisin sanoen, yksilö ei kykene muuttamaan käyttäytymistään sillä laajalla ja teoreettisesti mahdollisella lajin tai populaation käyttäytymismallien akselilla, vaan todellisuudessa kykenee muuntelemaan omaa käytöstään vain oman persoonallisuutensa rajoissa kyseisen käyttäytymismallin akselien sisällä (Sih ym. 2004a). Esimerkiksi tilanteessa, jossa eläinyksilö elää suuren saalistuspaineen alla, voi sen aggressiivisuus olla huono strategia, kun taas pienen saalistuspaineen alla se saattaa olla hyvä strategia vaikkapa kyseisen lajin tai populaation sisäisen kilpailun huomioiden (Quinn ja Cresswell 2005). Käänteisesti ajatellen voisi todeta, että jos meillä olisi "optimaalinen käyttäytymisfenotyyppi", sen tulisi olla tarpeeksi joustava mahdollistaakseen aina valintaedun. Tästä kuitenkin seuraisi se, ettei yksilöillä esiintyisi persoonallisuuksia (Careau ym. 2010, Wolf ym. 2013). Todellisuudessa yksilön käyttäytymisen joustavuutta rajoittavat aina sekä morfologia että fysiologia (Duckworth 2010), jolloin persoonallisuus, morfologia ja fysiologia muodostavat yhdessä johonkin tiettyyn ympäristöön tai resurssiin sopeutumisen reunaehdot (Snell-Rood 2013). Lisäksi yksilökohtainen ravitsemustausta ja erikoistuminen muokkaavat persoonallisuuden ilmiä ja käyttäytymisen plastisuutta (Toscano

ym. 2016). Toisaalta myös yksilönkehityksessä saattaa olla persoonallisuuden kehittymiseen ja ilmaisuun vaikuttavia mekanismeja, jolloin persoonallisuustutkimuksissa pitäisi huomioida periytyvyys sekä esimerkiksi yksilönkehityksen vaiheet (Trillmich 2018). Edellä esitetyn perusteella lienee selvää, että tilanteessa, jossa ”kaikki vaikuttaa kaikkeen”, riittää pohdittavaa niin laajempien kokonaisuuksien kuin yksittäisten käyttäytymispiirteidenkin suhteen. Ristiriita sopeutumisen ja persoonallisuuden välillä onkin johtanut persoonallisuuden evoluution intensiiviseen tutkimukseen (Bell 2007, Dingemane ym. 2007, Sih ja Bell 2008, Carere ja Maestripieri 2013, Garai ym. 2016, Blaszczyk 2020).

Viimeaikainen tutkimus on osoittanut, että persoonallisuuspiirteillä on geneettinen komponentti (Weiss ym. 2000, Dingemane ym. 2002), ja sillä näyttäisi olevan vaikutusta yksilöiden kelpoisuuteen (Dingemane ym. 2004, Weiss ym. 2012), eläinten lisääntymismenestykseen (Dingemane ym. 2004, Smith ja Blumstein 2008), niiden sairastumisalttiuteen (Koolhaas ym. 1999), ja yksilöiden eloonjäämiseen (Dingemane ym. 2004, Bell ja Sih 2007). Vain muutama tutkimus on kyennyt aukottomasti osoittamaan, että persoonallisuudella on täsmällistä ja yksityiskohtaista vaikutusta eläimen kelpoisuuteen (Dingemane ym. 2004, Bell ja Sih 2007). Hedelmällisempää onkin ajatella, että persoonallisuuden evoluution ymmärtäminen vaatii tarkastelupisteen siirtämistä yksittäisistä eläimen käyttäytymispiirteistä keskenään korreloiviin laajempiin persoonallisuuspiirreyhdistelmiin. Tämä on tarpeen siksi, että – kuten jo todettua – termi persoonallisuus viittaa itsessään laajempaan kokonaisuuteen, ja toisaalta siksi, että piirteiden väliset korrelaatiot aiheutuvat eri mekanismien yhteisvaikutuksesta useisiin piirteisiin samanaikaisesti (Wolf ym. 2013). Kelpoisuusvaikutusten lisäksi on haasteellista todistaa, että eläinten käyttäytymisen yksilövaihtelu kehittyy erilaisen valinnan alla (Bell ja Sih 2007, Dingemane ym. 2007). Persoonallisuuden valintamekanismeista puhuttaessa tietyt persoonallisuuspiirreyhdistelmät voivat kehittyä yhteisen geneettisen tai

fysiologisen mekanismin (esimerkiksi hormonieritys) kautta (Ketterson ja Nolan 1999, Atwell ym. 2012), tai ne voivat olla kytkentäepätasapainon seurausta. Jälkimmäisessä tilanteessa kytkentäepätasapaino muodostuu piirreyhdistelmiä suosivan korreloivan valinnan kautta, joka on riippumaton genotyypistä tai fysiologiasta (Bell 2007, McGlothlin ja Ketterson 2008). Persoonallisuuden evoluutiota on pyritty selittämään myös ajallisesti vaihtelevalla valinnalla (eli jotkin persoonallisuuspiirteet liittyvät kelpoisuuden muutoksiin ajassa (Dingemanse ym. 2004, Drent ym. 2005)), tai paikallisella vaihtelulla (eli jotkin persoonallisuuspiirteet liittyvät kelpoisuuden muutoksiin yksilön elinympäristössä (Sih ym. 2004b)), tiheydestä riippuvaisella valinnalla (persoonallisuuspiirteiden kelpoisuudet ovat yhteydessä niiden yleisyyteen populaatiossa (Sih ym. 2004b)) sukupuoliin kohdistuneella antagonistisella valinnalla (jolla tarkoitetaan sitä, että esimerkiksi koiraiden suurempaan kelpoisuuteen liittyvät persoonallisuuspiirteet liittyvätkin naarilla pienempään kelpoisuuteen (Réale ym. 2007, Wolf ja Weissing 2010, Dall ja Griffith 2014)). Dingemanse ja Réale (2005) esittävät yhdeksi mahdollisuudeksi myös vastakkaista valintapainetta, joka yhtäaikaisesti suosii negatiivisesti keskenään korreloivia persoonallisuuspiirteitä (esimerkiksi rohkeus korreloi negatiivisesti matalan aktiivisuustason kanssa, ja valinta suosii rohkeita ja epäaktiivisia yksilöitä yhtä aikaa).

Yhteenvedona voidaan todeta, että erilaisiin persoonallisuuksiin vaikuttavista valintamekanismeista on enemmänkin epäsuoraa kuin suoraa todistusaineistoa. Olisi olennaista kyetä tunnistamaan persoonallisuuden tarkat kelpoisuushaitat (*cost*) ja -hyödyt (*benefit*), jotta ilmiön valintaan ja ylläpitämiseen liittyvät voimat saadaan selvitettyä. Kelpoisuushaittojen ja -hyötyjen mittaaminen puolestaan vaatii itse persoonallisuuden tarkan analyysin (esimerkiksi Sih ym. 2015), ja mikä haastavinta, kelpoisuus tulisi mitata samoilta yksilöiltä. Koska käyttäytymisen yksilövaihtelu usein oletetaan pysyväksi ja muuttumattomaksi eri asiayhteyksissä (Sih ym. 2004a, 2004b), myös persoonallisuus tutkitaan yhdessä asiayhteydessä, ja sen perusteella tehdään johtopäätös saman yksilön käyttäytymisestä toisessa

asiayhteydessä. Kuten edellä on jo mainittu, tämä ei ole mikään helppo tehtävä, eikä lopputulos missään nimessä aina, jos koskaan, yksiselitteinen. Persoonallisuutta on usein helpompi tutkia ja mitata kontrolloidussa laboratorioympäristössä, jossa ympäristövaihtelu ei vaikuta persoonallisuuseroihin (Verbeek ym. 1994, Dingemans ym. 2002, Herborn ym. 2010).

1.2.2 Lintujen persoonallisuus

Lintujen käyttäytymisessä havaittiin jo varhain yksilökohtaista vaihtelua; johdannossa mainitut Talbot (1922) sekä Lack (1947, sit. Carere ja Maestripieri 2013) ajoittavat lintujen persoonallisuustutkimuksen etologian syntyäikoihin. Kuusikymmentäluvulla Burt ja Giltz (1969a) puolestaan määrittivät ensimmäisen käyttäytymispiirteen liukumon rengastamilleen linnuille, sijoittaen yksilöt tyytyväisyys - levottomuus akselille. He tutkivat myös yksilökohtaisia eroja aggressiossa (Burt ja Giltz 1969b), ja julkaisivat yhden varhaisimmista artikkeleista lintujen persoonallisuudesta (Burt ja Giltz 1973). Myös ruoanetsintäkäyttäytymisessä (esimerkiksi Krebs ym. 1972, sit. Krebs 1980) ja eksploraatiivisessa ("etsintä-")käyttäytymisessä (Partridge 1976) havaittiin yksilöeroja. Lintujen persoonallisuudentutkimuksen varsinainen pioneeri oli Verbeek (ym. 1994, Drent ym. 1996) tutkijaryhmineen, aloittaen johdonmukaisen käyttäytymiserojen tarkastelun 1990-luvulla. Näistä töistä syntyivät muun muassa "*novel object*" (uusi esine) ja "*novel environment*" (uusi ympäristö) käsitteet, joita edelleen käytetään eksploraatiivisuuskokeissa (van Oers ja Naguib 2013).

Eksploraatiivisuus itsessään määritellään uuteen tilanteeseen - joko uusi esine tai uusi ympäristö - liittyvän pelon ja uteliaisuuden välille muodostuvaksi monimutkaiseksi käyttäytymisyhtälöksi (Greenberg ja Mettke-Hofmann 2001). Käytännössä eksploraatiivisuus tarkoittaa esimerkiksi nopeutta, jolla eläinyksilö kartoittaa täysin uutta ympäristöä; yleensä avointa ja joitakin keinotekoisia rakennelmia sisältävää tilaa (esimerkiksi Verbeek ym. 1994, Dingemans ym. 2002,

Reale ym. 2007). Aiemmissa tutkimuksissa on havaittu korrelaatio esimerkiksi ekploratiivisuuden ja ruoanetsintärutiinien (Verbeek ym. 1994), riskinottokäyttäytymisen (van Oers ym. 2004) ja lajinsisäisen aggression (Carere ym. 2005) välillä. Näillä persoonallisuuseroilla on todettu olevan myös vaikutusta kelpoisuuteen, sillä vauhdikkaasti ympäristöönsä tutkivat eksploratiiviset talitiaiskoiraat ottavat saalistaessaan suurempia riskejä ja ovat aikuisina aggressiivisempia sekä selviävät paremmin talvella silloin, kun ravintoa on rajallisesti (Dingemanse ym. 2004). Vuosina, jolloin talviravintoa on runsaasti, hitaammat (eli vähemmän eksploratiiviset) talitiaiskoiraat selviävät paremmin. Naaraiden suhteen talviajan eloonjääminen ja persoonallisuus ovat puolestaan käänteisiä (Dingemanse ym. 2004.) Eksploratiivisuutta pidetään yleensä melko hyvänä eläimen tilankäytön mittarina muun muassa dispersaalien (Dingemanse ym. 2003, Korsten ym. 2013, van Overveld ym. 2014), reviirin koon (Minderman ym. 2009, van Overveld ym. 2011) sekä perheyksikön liikkumislaajuuden (van Overveld ym. 2011) suhteen. Näin ollen eksploratiivisuus antaa kuvan yksilön ja populaation käyttäytymisekologiasta kolmiulotteisessa ympäristössään sekä heijastaa valinnan kohteita, jotka liittyvät tilankäyttöön (Sih ym. 2012).

Täysin uuden ympäristön lisäksi eläinyksilö todennäköisesti kohtaa elinikänsä aikana myös ennestäään tuntemattomia ja uusia esineitä tai yksittäisiä vieraita kohteita, vaikkapa jo tutussa ympäristössä tai asiayhteydessä. Uusien asioiden kautta eläimet oppivat ja saavat myös tietoa ympäristöstään, ja eläimet yleensä suhtautuvat uusiin asioihin tietyllä, toistuvalla tavalla (määritelmä esimerkiksi Corey 1978). Nämä käyttäytymismallit voidaan edelleen jakaa joko uutuudenviehätykseksi eli neofiliaksi (*neophilia*), eli yksilö käyttäytyy uteliaasti ja haluaa tutkia (Ortega ja Bekoff 1987), tai uutuudenpeloksi eli neofobiaksi (*neophobia*, määritelmä Barnett 1958), eli yksilö ilmaisee pelkoa uutta asiaa kohtaan. Neofilia ja neofobia käsitetään kahdeksi itsenäiseksi käyttäytymisen tilaksi tarkoittaen, että havaittu neofilian aste ei ennusta neofobian astetta tai päinvastoin (Greenberg ja Mettke-Hofmann 2001, Mettke-Hofmann ym. 2009). Tätä ilmiötä kuvaa hyvin se,

että talitaisissa neofobian ja neofilian välillä on negatiivinen korrelaatio eli neofiilisemmat linnut ovat vähemmän neofobisia, kun taas sinitiaisilla piirteiden välillä on positiivinen korrelaatio, eli mitä neofiilisempi lintu on, sitä neofobisempi se myös on (Herborn ym. 2010).

Neofilian tai myös edellä esitellyn eksploratiivisen käyttäytymisen voimakkuus riippuu siitä, kuinka paljon informaatiota uusi tilanne tarjoaa tutkivalle, uteliaalle yksilölle (informaatiotarpeen ja uteliaisuuden edellytysten määritelmä Berlyne 1960, sit. Auersberg 2015), kun taas neofobian voimakkuus riippuu siitä, kuinka vaaralliseksi uusi tilanne käsitetään (Greenberg ja Mettke-Hofmann 2001). Uuden asian sisältämän informaation ja arvioidun vaaran arvo tietenkin vaihtelevat tilanteesta ja lajista riippuen. Molemmat ovat myös riippuvaisia uuden asian ekologisesta tärkeydestä kyseiselle lajille (Greenberg 1983, Mettke-Hofmann ym. 2005). Koska näitä eroja eksploratiivisessa käyttäytymisessä voidaan havaita lajien (Greenberg 1983, Mettke-Hofmann ym. 2005 ja 2009), mutta myös yksilöiden välillä (Verbeek ym. 1994, Dingemanse ym. 2002, Drent ym. 2003), vihjaa se, että informaation arvo - ja siten uusien asioiden ekologinen merkitys - vaihtelee yksilöstä toiseen. Näiden erojen periytyvyys puolestaan (Dingemanse ym. 2002, Drent ym. 2003) viittaa siihen, että erot eksploratiivisessa käyttäytymisessä samaa uutta esinettä kohtaan ovat luonnonvalinnan alaisia piirteitä, ja joissa luonnonvalinta näin ollen epäsuorasti vaikuttaa yksilökohtaiseen informaation arvoon. Suurin osa koeasetelmista niin luonnossa kuin vankeudessaakin käyttää keinotekoisia ja entuudestaan yksilöille vieraita esineitä, joissa usein on kirkkaita värejä (Greenberg 1983, Verbeek ym. 1994, Mettke-Hofmann ym. 2005, Colchester ja Harrison 2016, Fischer ym. 2016), tai keinotekoisia koeympäristöjä (Verbeek ym. 1994, Dingemanse ym. 2002, Drent ym. 2003). Näissä tutkimuksissa yleensä siis oletetaan, että "uusi asia" on määritelmänä riippumaton juuri siitä kyseisestä esineestä tai ympäristöstä, joka on uusi, ja että yksilöiden tulisi näin suhtautua "uuteen asiaan" samalla tavalla riippumatta siitä, mikä esine tai ympäristö kulloinkin sattuu olemaan (Greenberg ja Mettke-Hofmann 2001).

Eksploratiivisuuden ja neofobian lisäksi lintujen persoonallisuusmittareina on käytetty paljon muun muassa agonistista käyttäytymistä, varsinkin kun aggressiivisuus liittyy sosiaaliseen asiayhteyteen, eli dominanssiin ja reviiirikäyttäytymiseen (laajempi kooste van Oers ja Naguib 2013). Omassa työssäni tarvitsin kuitenkin muiden kokeiden yhteyteen helposti lisättävät (ja turvalliset) mittarit, joten päädyin käyttämään sosiaalisen aggressiivisuuden kokeen sijasta aktiivisuutta mittaavaa kiinniottokäyttäytymistä, sekä ruokakonservatismia ja vähemmän aiemmin tiAISilla käytettyä toonista liikkumattomuutta.

Neofobia ja varovaisuus eri ravintokohteiden suhteen liittyvät toisiinsa: kun eläinyksilö epäröi pidempään, toisinaan pysyvästi, ennen uuden ja vieraan ruoan lähestymistä sekä sen syömistä, puhutaan ruokakonservatismista (*dietary conservatism, dietary wariness*) (Marples ja Kelly 1999). Tällainen neofobia ruokaa kohtaan on ollut pitkään tunnettu ilmiö (Barnett 1958), ja sitä esiintyy myös linnuilla (Mappes ym. 2005, Marples ym. 2005). Tarkempaan määritelmänä ruokakonservatismi tarkoittaa sitä aikaa, joka kuluu uuden ruokakohteen havaitsemisesta tai sen kohtaamisesta sen syömiseen. Toisin päin kääntäen, se on se aika, joka kuluu neofobian ohi menemiseen, eli "sammumiseen" (Marples ja Kelly 1999). Näin ollen neofobia ja ruokakonservatismi ovat erilliset prosessit, sillä välttelyn ajallisessa kestossa on suuri ero ja toisaalta neofobia on huomattavasti helpompi sammuttaa uudesta ruokakohteesta saadun kokemuksen avulla (Marples ym. 2007). Lisäksi ruokakonservatismi vaikuttaisi olevan puhdasta neofobiaa monimutkaisempi ilmiö. Ajatus perustuu siihen, että eläinyksilö käy läpi useamman vaiheen kokeilua ja tottumista ennen kuin uusi ruokakohte on sisällytetty sen ruokavalioon kokonaan (Marples ja Kelly 1999). Koska ruokakonservatiivisuutta esiintyy hyvinkin erilaisissa eläinryhmissä, se on todennäköisesti myös yleinen ravinnonetsintästrategiana (Marples ja Kelly 1999). Ruokakonservatiivisuuden strategiaetu on siinä, että esimerkiksi myrkyllisen saaliin syöminen todennäköisyys on pienempi kuin yksilöillä, jotka kokeilevat rohkeammin uusia ravintokohteita (Lee ym. 2009). Siinä, missä kaikki eläinyksilöt

näyttäisivät kokevan jonkin asteista neofobiaa, ruokakonservatismia esiintyy vain joillakin yksilöillä (Marples ja Kelly 1999), ja osa on miltei neofiliinen uusia ravintokohteita kohtaan (Marples ym. 2007). Eron on todettu olevan geneettinen ainakin joillain lintulajeilla (Marples ja Brakefield 1995).

Edellä esitetty problematiikka heijastuu myös tutkimuksiin, joissa on saatu ristiriitaisia tuloksia persoonallisuuden ja ruokakonservatismiin yhteydestä. On esimerkiksi havaittu, että nopeasti ympäristöönsä tutkivat (eli hyvin eksploratiiviset) talitiaiset hyökkäävät entuudestaan täysin tuntemattoman saaliin kimppuun todellakin nopeammin kuin hitaat yksilöt (Exnerová ym. 2010). Nämä tulokset saatiin kuitenkin erikseen vankeudessa kasvatetuilla linnuilla, joka saattaa selittää sen, miksi villeillä linnuilla tehdyt kokeet ovat antaneet päinvastaisia tuloksia, joiden mukaan ruokakonservatismi ei korreloi suoraan neofobian kanssa (Sol ym. 2012, McMahon ym. 2014). Lieblin ja Martinin (2014) tutkimus ei myöskään kyennyt osoittamaan, että eksploratiivisuudella ja ruokakonservatismilla olisi yhteyttä. Jäljempänä esittelen tarkemmin maistamisen ja makuerkkyyden olennaista merkitystä linnuille (Bachmanov ym. 2014, Clark ym. 2014), mutta juuri tämän olennaisen yhtymäkohdan vuoksi valitsin yhdeksi persoonallisuuskokeekseni myös ruokakonservatismiin. Sekä makuaisti että neofobia liittyvät siihen, ja koeolosuhteissa linnuille on helppo tarjota vieraiden esineiden lisäksi vieraita ruokia. Ajatuksenani oli tutkia eroja ruokakonservatismiin ja neofobian välillä, ja tarkastella ruokakonservatismiin sammumista ja verrata sitä neofobian sammumiseen.

Koska tarkoituksenani oli päästä vertaamaan mahdollisimman montaa erilaista persoonallisuuden vaihteluksi arvioitavaa piirrettä, otin mukaan myös toonisen liikkumattomuuden, sillä sitä oli nopea ja helppo havainnoida lintujen vapautustilanteissa. Tooninen liikkumattomuus tarkoittaa tilaa, jossa eläinyksilö jää selälleen asetettuna makaamaan paikalleen ikään kuin valekuolleena. Ilmiö on ollut pitkään tuttu, mutta sen syyt eivät aina olleet tiedossa; esimerkiksi Talbot

(1922) tulkitsi linnun jäämisen selälleen tyytyväisyydeksi. Sitten on osoitettu, että tooninen liikkumattomuus on sekä villeillä että kesytetyillä linnuilla hyvä mittari yksilön pelolle, eli mitä kauemmin lintu on paikallaan, sitä enemmän se pelkää (Gallup 1979, Jones 1986, Suzuki ym. 2013). Tooninen liikkumattomuus on seurausta siitä, että eläimen tunnetila (yleensä pelko) sammuttaa tilanteeseen sopivan käyttäytymisen, kuten pystyyn nousemisen ja pakenemisen. Tilaan liittyy myös ääntelyä ja silmien räpyttelyä (Pusch ym. 2018). Toisaalta tooninen liikkumattomuus on myös asiallisen käsittelyn mittari, sillä selällään pysymisen aika on lyhyempi lintuyksilöillä, joita on käsitelty pehmein ottein (Jones 1992). Suomessa Maa- ja elintarviketeollisuuden tutkimuskeskus on käyttänyt toonista liikkumattomuutta eli TI-testiä munintakanoilla (*Gallus gallus domesticus*) hyvinvoinnin mittarina (Kiiskinen ja Sillantaka 1998, sit. Seppälä ym. 2002). Neofobiassa on kyse uutuudenpelosta, joten halusin lisätä koevalikoimaani käsittääkseni parhaan suoran pelkotilan mittarin, ja kokeilin tiaisten saamista tooniseen liikkumattomuuden tilaan vapautusvaiheessa.

1.3 Makuaiisti

1.3.1 Yleistä

Makuaiisti eli gustatorinen aisti on siitä poikkeuksellinen aisti, että sillä on oikeastaan vain yksi tehtävä; se on ruokailukäyttäytymisen hallintatyökalu. Maistamisen kautta joko edesautetaan hyödyllisten ravintoaineiden tai estetään haitallisten aineiden pääsyä elimistöön (Yarmolinsky ym. 2009, Wang ja Zhao 2015). Perusmakuja on viisi: makea, suolainen, hapan, karvas sekä umami (Bachmanov ym. 2014, Liman ym. 2014, Bachmanov ja Beauchamp 2007 sit. Rowland ym. 2015). Maku muodostuu erilaisista kemikaaleista, joiden koko vaihtelee aina suurikokoisista proteiinimolekyyleistä pieniin ja yksinkertaisiin kemiallisiin yhdisteisiin. Näitä aineita aistitaan erilaistuneilla makureseptorisoluilla, joiden hienojärjestelmä sekä sijoitus kielessä ja suuontelossa vaihtelee taksonomisissa

tasoissa, mutta yleensä solut ovat ryhmittyneet makunystyihin ja/tai makusilmuihin. Makureseptoreista signaali kulkee aivohermoja pitkin erillistumakkeeseen ja talamukseen, joiden kautta informaatio välittyy mm. aivokuoreen (Rowland ym. 2015). Tunnetut makureseptorit ovat makean ja umamin T1R (*Taste Receptor, Type 1*), karvaan T2R (*Taste Receptor, Type 2*) sekä suolaisen ENaC (*Epithelium sodium channel*) (Bachmanov ym. 2014). Makureseptorisoluja puolestaan koodaavat useamman geenin geeniperheet. Esimerkiksi suurinta makureseptoriryhmää eli karvaan maun reseptoreita (T2R) koodaa geeniperhe Tas2r (kuriositeettina mainittakoon, että ihmislajin merkintä on kapiteeleilla, eli TAS2R), jonka sisällä geenien määrä vaihtelee selkärangaislajeittain aina puuttuvasta (0, nokkakala medaka (*Oryzias latipes*)) moneen kymmeneen (52, tropiikkikynsisammakko (*Xenopus tropicalis*)) (Behrens ym. 2014, Bachmanov ym. 2014). Toisaalta yksittäiset makureseptorisolut ilmentävät laajasti erilaista geneettistä koodia, joka selittää sen, miksi hyvin monenlaiset ja toisistaan kemiallisesti paljonkin poikkeavat yhdisteet voivat maistua samanlaiselta. Kuten tulen selvittämään jäljempänä, karvauuden aiheuttavat aineet ovat hyvä esimerkki kemiallisesti todella laajasta valikoimasta aineita, joilla on sama vaikutus aistittavaan makuun (Chandrashekar ym. 2000). Näin ollen eläin voi olla hyvinkin herkkä esimerkiksi karvaalle, vaikka sillä on lukumääräisesti vähän karvaan maun reseptoreja, jos ne vähäiset reseptorit kuitenkin kykenevät havainnoimaan monia karvaan maun aikaan saavia yhdisteitä (Behrens ym. 2014). Makureseptorien lukumäärä ei siis yksin ole luotettava mittari eläinlajin tai -yksilön aistimalle makumaailmalle.

Jos makureseptorisoluja koodaavien geenien määrä on vähäinen tai geeniperhe puuttuu kokonaan, kyseisen maun havainnointi on puutteellinen. Esimerkiksi monet vedessä elävät lihansyöjät eivät näytä maistavan lainkaan makeaa (Jiang ym. 2012). Toisaalta kaikkiruokaisille omnivoreille puolestaan on tärkeää havainnoida kattavasti erilaisten makujen kirjo, jotta ne kykenevät huomattavan laajasta ravintovalikoimastaan erottamaan hyödylliset ja haitalliset saaliskohteet (Breslin

2013). Makuaisti ei näin ole samanlainen jokaisella eläinlajilla, vaan kunkin lajin makuaistijärjestelmän hienosäätö seuraa kyseisen lajin ekologiaa ja evoluutiota. Toisin sanoen, eri eläinlajit kykenevät havaitsemaan oman ekologiansa kannalta olennaisia makuja (Inoshita ja Tanimura 2006, Fischler ym. 2007, Gaillard ym. 2008, Tordoff ym. 2012, Masi ym. 2013, Ferreira ym. 2015). On tosin olemassa myös todisteita siitä, että ainakin osa lajienvälisistä eroista selittyy lajien polveutumishistoriaan liittyvillä (eli fylogeneettisillä) rajoitteilla, ei niinkään adaptiivisilla erilaistumilla (Glendinning 2015).

Makuaistissa on havaittu vaihtelua myös lajien sisällä. Esimerkiksi jo varhaisissa kananpojilla tehdyissä tutkimuksissa havaittiin, että ikä vaikuttaa makuaistiin makusilmujen lisääntyvän määrän kautta; niitä oli enemmän hieman vanhemmilla poikasilla kuin vastakuoriutuneilla (Lindenmaier ja Kare 1959). Myös eri sukupuolet saattavat erota makumieltymyksiltään erilaisten ravintoainevaatimusten aikaansaamien toisistaan poikkeavien saalistusstrategiaerojen kautta (Carle ym. 2015). Ihmisillä on todettu laajaa vaihtelua makuaistin suhteen (Miller ja Reedy 1990, Drewnowski 1997, Reed ym. 2006), ja lajistamme löytyy niin sanottuja supermaistajia sekä heitä, jotka vaikuttavat olevan kykenemättömiä maistamaan mitään. Osin erot selittyvät geneettisillä ja rakenteellisilla eroilla (Miller ja Reedy 1990, Reed ym. 2006), mutta eivät aina (Yeomans ym. 2007). Ihmisillä makuaisti yleensä myös heikkenee iän myötä, noin 65:n ikävuoden jälkeen (Schiffman 2009), ja toisaalta raskaana olevat naiset ovat herkempiä mauille (Duffy 2007), ja erityisesti karvaalle (laaja koontiartikkeli Breslin 2013).

1.3.2 Lintujen makuaisti

Lintujen makuaistista tiedetään edelleen melko vähän, sillä tutkimus on aiemmin painottunut muihin selkärankaisiin (Rowland ym. 2015, laaja kokooma-artikkeli). Fysiologisesti linnut maistavat kuten muutkin selkärankaisten; makusilmuissa

sijaitsevien makureseptorien kautta suuontelossa (Clark ym. 2014). Linnuilla on tosin muihin selkärankaisiin verrattuna vähemmän makusilmuja, makureseptoreita (Mason ja Clark 2000, Berkhoudt 1985 sit. Clark ym. 2014) ja makureseptoreja koodaavia geenejä (Shi ja Zhang 2006, Dong ym. 2009, Wang ja Zhao 2015). Clark ym. (2014) mukaan lintujen makunystyjen määrä vaihtelee noin 10 (kesykana) ja 400 (eräät papukaijat) välillä, kun määrä esimerkiksi ihmisillä on vajaa 7000, ja kissakalalla (*Anarhichas lupus*) 100 000. Lintujen makusilmut eivät myöskään sijaitse makunystyissä, kuten monilla nisäkkäillä (Berkhoudt 1985 sit. Clark ym. 2014). Lintujen makusilmut ovat jaoteltu kolmeen eri tyyppiin niiden muodon (*Type1-3*) ja morfologian perusteella, ja tyypit vaihtelevat lintulajeittain. Esimerkiksi laululinnuilla (alalahko *Passeri*), kanoilla ja kyyhkyillä on ykköstyypin makusilmuja, sorsilla (*Anatidae*) ja kahlaajilla (*Charadrii*) kakkostyypin makusilmuja, ja kolmostyypin makusilmuja löytyy vain papukaijoilta (*Psittacidae*) (Berkhoudt 1985 sit. Clark ym. 2014, Kurosawa ym. 1983 sit. Rowland 2015). Myös makusilmujen määrä ja paikka vaihtelevat lintulajin (Bachanov ym. 2014, Clark ym. 2014, Rowland ym. 2015) ja jopa eri rotujen välillä, kuten kanatutkimuksissa on havaittu (Kudo ym. 2010). Siinä, missä nisäkkäiden makusilmut ja makureseptorisolut sijaitsevat kielessä ja pehmeässä kitalaessa, linnuilla valtaosa makusilmuista on sijoittunut kitalaen sylkirauhasten, kielen takaosan sekä suunielun ympäristöön (Lindenmaier ja Kare 1959, Kudo ym. 2008). Koska lintujen makusilmut ovat sijoittuneet suuontelossa myös sylkirauhasten ympäristöön (Kudo ym. 2008), ja niiden syljeneritys on voimakkaampaa kuin joidenkin nisäkkäiden (Belman ja Kare 1961, sit. Rowland ym. 2015), voidaan olettaa, että runsas syljen erityys sekä makusilmujen sijainti sylkirauhasten tuntumassa kompensoivat niiden vähäistä lukumäärää. Sylki on nimittäin olennainen makuärsyksen siirtymiselle makureseptoreihin (Rowland ym. 2015). Lisäksi kanoilla ja kalkkunoilla (*Meleagris gallopavo*) tehdyissä tutkimuksissa on todettu, että niiden lukumääräisesti vähäiset makureseptorit kykenevät aistimaan hyvin laajaa valikoimaa makuja (Behrens ym. 2014), ja että joillain lajeilla osa reseptoreista

pystyy kompensoimaan toisten puuttumista (Baldwin ym. 2014). Erilainen makuaistinelinten järjestelmä ei täten tarkoita, että linnuilla olisi merkityksetön makuaisti (Clark ym. 2014). Päin vastoin, makuaistinelimien moninaisuus eri lintulahkoissa viittaa vahvasti eriytyvään evoluutioon (Rowland ym. 2015), eli kuten muillakin selkärangkaisilla, kunkin lajin makuaistin hienosäätö vastaa kyseisen lajin ravintovaatimuksia. Näin makuaistilla näyttää olevan tärkeä rooli myös lintujen ekologiassa ja lintulajien evoluutiossa (Bachmanov ym. 2014, Clark ym. 2014).

1.3.3 Karvas maku

Monissa ravintokohteissa on aineita, joiden tarkoitus on estää kyseisen kohteen ruoaksi joutuminen (Fahey ym. 2001, Liman ym. 2014, Bachmanov ym. 2014). Näiden kemiallisten yhdisteiden vaikutusmekanismit ovat erilaiset riippuen yhdisteen yksityiskohtaisesta rakenteesta (Glendinning 1994). Osa aiheuttaa kipua, osa haisee tai maistuu pahalle, ja osa yhdistelee kaikkia kolmea (Glendinning 2007). Esimerkiksi ihmisistä karvaalta maistuvia (Sandell ja Breslin 2006) glukosinolaatteja esiintyy kasveissa ainakin 120:nä erilaisena yhdisteenä, ja jokainen toistaiseksi tutkittu ristikukkaislaji kykenee syntetisoimaan jotakin niistä. Samoin yli 500 kaksisirkkaista koppisiemenistä lajia sisältää yhtä tai useampaa glukosinolaattia (Fahey ym. 2001). Karvaan maun havaitseminen liittyykin yleensä ravinnon myrkyllisyyden ja haitallisuuden aistimiseen (Glendinning 1994, Sandell ja Breslin 2006), ja täten ei liene yllättävää, että luonnossa esiintyy koko joukko erilaisia kemiallisia yhdisteitä, jotka maistuvat ihmisistä karvaalta. Glendinning (1994) toteaaakin: “[...]virtually all naturally occurring poisons taste bitter to human.”. Joskaan suhde ei toimi toiseen suuntaan, eli kaikki karvas ei ole myrkyllistä. Karvauden aste ei ole suoraan verrannollinen samaisen aineen myrkyllisyyteen, varsinkaan, koska eri lajeilla sekä niiden herkkyys aistimiselle että herkkyys myrkyllisyydelle vaihtelee (Glendinning 1994). Esimerkiksi lihansyöjät yleisesti aistivat karvaan maun ainakin jossain määrin (Lei ym. 2015), mutta ne ovat suhteessa kasvinsyöjiin

herkempiä sekä myrkyille että karvaalle maulle. Tämän on ajateltu johtuvan siitä, että lihansyöjille karvaan makuiset saaliit eivät yleensä ole arvokkaita, ja myrkky puolestaan on vaarallista pienemmissäkin annoksissa. Kasvinsyöjille taas ”liian” alhainen karvaan maun reaktiopitoisuus voisi tehokkaasti estää niitä käyttämästä tärkeää ravintokohdetta hyödykseen, vaikka ne eivät myrkyille niin herkkiä olisikaan. Näin ollen karvaan maun maistamisen adaptiivisuus liittyy olennaisesti lajin ruokavalioon, eli siihen, kuinka todennäköisestä kyseisen lajin on törmätä karvaaseen saaliiseen ja kuinka tärkeä ravintokohde kyseessä on (Glendinning 1994, Dong ym. 2009). Viimeaikaiset tutkimukset ovat kuitenkin kyseenalaistaneet tämän näkemyksen, sillä osa karvaista yhdisteistä aiheuttaa kasvinsyöjissä vahvempaa välttelyä kuin kaikkiruokaisilla lajeilla (Field ym. 2009, 2010). Paremminkin siis näyttää siltä, että karvaan välttely on laji- ja ärsykeriippuvaista, eikä niinkään liity laajempaan ruokavaliostategiaan (Bachmanov ym. 2014).

Karvaan maun aistimisessa on myös yksilövaihtelua, sillä ainakin Tas2r-geeniperheessä esiintyy polymorfismia eli variaatiota populaation sisällä. Polymorfiasta puolestaan seuraa, että makuaistissa esiintyy paljon fenotyypistä vaihtelua, eli eri yksilöiden välinen makujen havainnointi, saalistamiseen vaikuttavat valinnat ja yksilökohtaiset ruokavaliot vaihtelevat (Bachmanov ym. 2014). Esimerkiksi ihmisillä on tuoreissa tutkimuksissa todettu valtavasti genotyypistä vaihtelua eri karvaan maun aiheuttajien maistamisessa, ja lajistamme löytyy täten myös laaja kirjo erilaisia havainnointifenotyyppejä (esimerkiksi Meyerhof ym. 2010, Roudnitzky 2015, Nolden ym. 2016). Karvaan maun geeniperheen polymorfiaa tavataan myös japaninmakakeilla (*Macaca fuscata*) (Suzuki ym. 2010), simpansseilla (*Pan troglodytes*) (Wooding ym. 2006) ja hiirillä (*Mus musculus*) (Chandrashekar ym. 2000; katso myös Bachmanov ym. 2014, jossa laajemmin geneettisestä polymorfiasta). Tutkimuksista (Wooding ym. 2006, Lalueza-Fox ym. 2009, Suzuki ym. 2013) voidaan myös vetää johtopäätös, että kädellisten karvaan maistajien ja ei-maistajien (*tasters – non-tasters*) evoluutiossa ei-maistaja-alleelit ovat kehittyneet erikseen jokaisella lajilla, mutta hominideilla

kuitenkin ennen ihmisen ja neanderthalinihmisen (*Homo neanderthalensis*) lajiutumista. Variaation olemassaolon syistä on ollut paljon keskustelua, ja sen syyksi ehdotettu muun muassa tasapainottavaa valintaa (Wooding ym. 2004) tai neutraalia evoluutiota, sillä on olemassa näyttöä, ettei ihmisen karvaan maun geeniperhe ole joutunut valintapaineen alle (Wang ym. 2004). Makuainin tutkimus onkin osaltaan mielenkiintoinen lisä evoluution tutkimukselle!

1.3.4 Linnut ja karvas maku

Vaikka lintujen karvaan maun maistamista ei ole kattavasti tutkittu, on selvää, että ne kykenevät aistimaan karvaita yhdisteitä (Davis ym. 2010, Skelhorn ja Rowe 2010, Clark ym. 2014), ja että lajienvälinen vaihtelu karvaan maun makureseptoreissa osoittaa samankaltaista sopeutumien laajuutta kuin nisäkkäiden vastaavat (Davis ym. 2010, Wang ja Zhao 2015). Viimeaikaisessa kattavassa geenitutkimuksessa (Wang ja Zhao 2015) on selvitetty lintujen Tas2r-geeniperheen variaatiota eri linnuissa. Yhteensä 48:sta lintulajista, jotka edustivat miltei kaikkia lintuheimoja selvisi, että toimivien karvaan maun geenien lukumäärä vaihtelee yhden ja kahdentoista välillä, ollen keskimäärin neljä. Muutamilla lajeilla ei ollut ainuttakaan toimivaa karvaan maun reseptorigeeniä, eli voidaan ajatella näiden lajien (muun muassa kaksi pingviinilajia) olevan kykenemättömiä maistamaan karvasta. Varpuslinnuilla (*Passeriformes*) todettiin suhteessa suuri valikoima toimivia geenejä. Kokonaisuutena tutkimus vahvisti, että linnuilla on pienempi valikoima Tas2r-geenejä kuin muilla selkärangkaisilla. Kyseisen tutkimuksen mukaan myös petolintujen Tas2r-geenien valikoima on pienempi kuin muilla linnuilla, ja että geenivalikoima korreloi positiivisesti linnun ruokavalion sisältämien haitallisten aineiden määrän kanssa. Näin ollen tutkimus vahvisti hypoteesin siitä, että ruokavalion potentiaalinen myrkyllisyys on merkittävä syy karvaan maun reseptorigeenien evoluutiossa.

Myös kokeellista tutkimusta lintujen karvaan maun erittelykyvystä on jo tehty. Esimerkiksi Matson ym. (2004) mukaan neitokakadujen (*Nymphicus hollandicus*) kiniinihydrokloridin karvaan maun havaitsemiskynnyspitoisuus on alhaisempi kuin kasvinsyöjänisäkkäillä. Munintakanarotujen poikaset puolestaan kykenivät havaitsemaan 2,0 mM, ja broileripoikaset 0,5 mM kiniinihydrokloridipitoisuuden (Kudo ym. 2010). Uedan ja Kainoun (2005) tutkimuksessa muutaman viikon ikäiset kananpojat kykenivät erottamaan toisistaan puhtaan ja 0,2 % kiniinihydrokloridiliuoksella käsitellyn ruoan. Korpit (*Corvus corax*) puolestaan kieltäytyvät kiniinihydrokloridista kaikissa pitoisuuksissa ja osoittavat miltei yhtä vahvaa välttelyä sekä 0,01 % että 1,6 % kiniinihydrokloridiliuosta kohtaan (Harriman ja Fry 1990). Saalistuskokeissa on lisäksi saatu selville, että kottaraiset (*Sturnus vulgaris*) kykenevät maun perusteella sekä erottamaan että tekemään saalistuspäätöksiä saaliskohteiden välillä, joiden kiniinipitoisuutta oli manipuloitu (Skelhorn ja Rowe 2010). Toisaalta moni muukin asia vaikuttaa linnun halukkuuteen syödä karvasta saalista kuin pelkästään maku. Esimerkiksi lämpötila näyttää vaikuttavan kottaraisyksilöiden saalistushalukkuuteen, jos saaliina on vahvasti karvaan makuinen saalis. Lintujen koko vaikuttaa joko niiden ravinnontarpeeseen tai siihen, kuinka niiden elimistö kykenee hajottamaan myrkyllistä ainetta (Chatelain ym. 2013). Myös linnun nälän taso vaikuttaa sen karvaan maun välttelyyn, eli jos se on nälkäinen, se syö enemmän myrkylliseksi oletettua saalista kuin se normaalisti vähemmän nälkäisenä söisi. Tämä siitäkin huolimatta, että se on saaliin värityksen perusteella tietoinen lisääntyneestä karvaudesta (Barnett ym. 2007, 2012).

Joka tapauksessa lintuyksilöllä on mahdollisuus maun perusteella tehdä päätös saaliin nauttimisesta. Optimaalisen saalistusstrategian mukaanhan päätös pitäisi tehdä niin, että eläinyksilö saa suurimman mahdollisen energiamäärän pienimmillä mahdollisilla haitoilla, eli se haluaa saada suurimman mahdollisen hyödyn saaliistaan (esimerkiksi Krebs ja Davies 1989). Makuaistin osalta huonot päätökset voivat johtaa turhaan kulutetun energian ja ajan ohella myös haitallisten ja

mahdollisesti kuolemanvaarallisten myrkkyjen pääsyyn elimistöön (Breslin 2013). Toisaalta, vaikka useat eläimet yleensä synnynnäisesti välttelevät karvasta makua, esimerkkinä oma lajimme (Mennella 2014), olennaisena osana päätösten tekoon kuuluu saaliskohteista oppiminen. Saalistajan tulee oppia välttämään syötäväksi kelpaamattomat saaliit (esimerkiksi Skelhorn ja Rowe 2006), mutta toisaalta opetella myös saaliiden haitallisten aineiden vaihtelevasta sisällöstä ja määrästä (Skelhorn ja Rowe 2007). Näin ollen myös yksilökohtaista vaihtelua makumieltymyksissä ja välttelykäyttäytymisessä voi syntyä, vaikka aisti sinällään olisi samankaltainen.

Karvaan maun maistamisen ja persoonallisuuden yhteyttä on aiemmin tutkittu melko vähän, ja tulokset ovat ristiriitaisia. Rotista (*Rattus norvegicus*) passiivisemmin kaivavat yksilöt joivat harvemmin makeaa sakkaroosivettä kuin aktiiviset kaivajat (Treesukosol ym. 2014). Ihmisillä mieltymys mausteiseen ruokaan, tulisen ruoan polttelusta pitäminen ja taipumus erilaisten aistiärsykkeiden hakemiseen näyttävät liittyvän toisiinsa (Byrnes ja Hayes 2016). Vastoin aiempia tuloksia (Meier ym. 2012), helposti lähestyttävät ja sympaattiset ihmiset eivät sittenkään näytä pitävän makeammasta kuin muutkaan (Ashton ym. 2014). Ihmisillä karvaan maun mieltymyksen on todettu liittyvän epäsosiaaliseen persoonallisuuteen, sadismitaipumuksiin sekä psykopatiaan (Sagioglou ja Greitemeyer 2016). Karvaan supermaistajat vaikuttavat tunteellisimmilta kuin muut (Macht ja Mueller 2007), kuten aiemmat rotilla tehdyt kokeet ovat myös vihjanneet (Dess ja Minor 1996). Linnuilla sen sijaan ei makuherkkyyden ja persoonallisuuspiirteiden välistä yhteyttä ole aiemmin tutkittu.

Makuherkkyyden tutkimuksessa on olemassa tiettyjä haasteita. Kuten edellä olen esittänyt, voi jonkin maun aistia vain, jos eläinyksilöllä on siihen tarvittava geneettinen ja fysiologinen järjestelmä (Davis ym. 2010, Jiang 2012, Breslin 2013). Samoin eläinyksilöiden välillä esiintyy vaihtelua siinä, miten ne havainnoivat eri makuja, ja toisaalta, miten ne reagoivat havaintoonsa (Skelhorn ja Rowe 2010, Rowland ym. 2017). Maku on aina jollain tasolla subjektiivinen kokemus, sillä on

mahdotonta tuntea toisen yksilön tuntemia tuntemuksia. Näin ollen, makuaistin yksilökohtaista aistien välittämää informaatiota voi päätellä vain käyttäytymisestä (Glendinning 1994), eli mikä on kunkin yksilön ärsykeraja, ja toisaalta kuinka sitä ilmaistaan. Esimerkiksi karvas maku näyttää aiheuttavan eläimillä samanlaista välttelykäyttäytymistä kuin se aiheuttaa ihmisilläkin (Glendinning 1994, Bachmanov ym. 2014). Hannah Rowland on kehittänyt linnuille menetelmän, jolla niiden käyttäytymisestä voi päätellä sekä yleisemmin lintujen makuaistin herkkyyttä niiden käyttäytymisen perusteella, mutta toisaalta myös mitata yksilökohtaisen ärsykekyvyyden eroja (kuvaus Hämäläinen ym. 2020). Testasin tätä menetelmää talitiaisilla, ja halusin samassa yhteydessä verrata, kuinka lintujen persoonallisuuden erot näkyvät niiden makuaistissa, jos näkyvät ollenkaan. Tällaista fysiologisen ja henkisen herkkyyden vertailua ei ole ennen linnuilla tehty.

Tutkimukseni päätutkimuskysymys oli, vaikuttaako talitiaisien persoonallisuus sen makuperkkyyteen. Toisin sanoen, onko herkkyyden kaikenlaista herkkyyttä, eli voidaanko aistiperkkyyttä ja psyykkistä herkkyyttä vertailla keskenään. Jos persoonallisuuden ja makuperkkyyden välillä on yhteys, jonkinlainen "yleisherkkyyden", voisi ennustaa myös esimerkiksi neofobian ja makuperkkyyden korreloivan positiivisesti. Lintu, joka välttelee uusia asioita, välttelisi myös karvasta makua, jonka se kokee uutena ja sitä kautta mahdollisesti vaarallisena. Kuten aiemmin esitin, yksi valitsemani persoonallisuuspiirre, eli ruokakonservatiivisuus on todennäköisesti yleinen ravinnonetsintästrategia (Marples ja Kelly 1999), ja sen etu on nimenomaan siinä, että myrkyllisen saaliin syömisen todennäköisyys on pienempi kuin yksilöillä, jotka eivät ole konservatiivisia (Lee ym. 2009). Käänteisesti ajatellen lintuyksilö, jonka makuaisti ei ole herkkä, on todennäköisesti konservatiivisempi ja vähemmän eksploratiivisempi kuin yksilö, jonka makuaisti on virittyneempi mahdollisesti myrkyllisille ja vaarallisille mauille. Joka tapauksessa yksilö, joka ei ole herkkä karvaalle mauille, on vaarassa myrkyttää itsensä. Loogisesti siitä seuraisi, että luonnonvalinta suosisi neofobiaa ja konservatiivista käyttäytymistä. Halusin myös tutkia, voidaanko erilaisia

persoonallisuustestejä, jotka periaatteessa mittaavat samaa asiaa, verrata keskenään ja voidaanko testiä toistaa, ja onko talitiaisilla näiden kokeiden perusteella käyttäytymissyndroomaa. Olin kiinnostunut myös tutkimaan, voiko persoonallisuusmittareita kerätä aineistoksi muista koeasetelmista.

2 AINEISTO JA MENETELMÄT

2.1 Aineisto

Tein tutkimukseni ja keräsin aineistoni talvella vuosien 2014–2015 vaihteessa Jyväskylän yliopiston alaisuuteen kuuluvalla Konneveden biologisella tutkimusasemalla. Aineisto on koottu yhdessä muiden tutkimusryhmän jäsenten kanssa, ja näinpä osa käyttämästäni aineistosta on muista tutkimuksista (Hämäläinen ym. 2020), joita oli käynnissä samaan aikaan, kun tein omia kokeitani.

Tutkimuslajinani käytin talitiasta, *Parus major*. Talitiainen on hyvä tutkimuslajiksi, sillä se on pieni paikkalintu, joka pesii luonnollisissa ja keinotekoisissa pesäkoloissa ympäri Eurooppaa. Se on keskisessä Suomessakin yleinen generalistilaji, joka käy halukkaasti talviruokinnalla (Jonsson 2003). Lintuyksilöiden pyydystäminen ja vapauttaminen on siten suhteellisen mutkatonta. Lisäksi talitiaisten käyttäytymistä on tutkittu paljon, ja jo varhain kävi ilmi, että esimerkiksi sen saalistuskäyttäytymisessä on yksilökohtaista vaihtelua (Royama 1970, Partridge 1976, Krebs ym. 1972 sit. Krebs 1980). Lajia onkin käytetty hyvin monipuolisesti erilaisissa persoonallisuuskokeissa, joten tuoretta vertailuaineistoa on hyvin saatavilla (esimerkiksi Nicolaus ym. 2016). Voidaan hyvällä syyllä sanoa, että talitiaisesta on tullut lintujen persoonallisuustutkimuksen mallilaji. Talitiaisten persoonallisuuksia on tutkittu sekä vankeudessa kasvatetuilla yksilöillä (Verbeek ym. 1994, Drent ym. 1996, 2003, Carere ym. 2005) että luonnonvaraisilla linnuilla (Dingemanse ym. 2002, 2003, 2004). Tutkimuksissa on käyty läpi

käyttäytymisakseleita aina eksploratiivisuudesta (Dingemanse ym. 2002, 2003, 2004) ja aggressiivisuudesta (Carere ym. 2005) riskinottokäyttäytymiseen (van Oers ym. 2004).

Pyydystimme tutkimuksissa käytetyt talitiaiset loukuilla Konneveden biologisen tutkimusaseman lähialueilla olleilta talviruokintapaikoilta. Loukkuna käytimme Lindstedt ym. (2008) kuvauksen mukaista suljettavaa ruoka-ansaa. Loukku on valmistettu vesivanerista ja minkkiverkosta (13 x 17 x 43 cm), ja sen sisällä on syöttinä kokonaista maapähkinää (Kuva 1a). Loukku mahdollistaa lintujen pyydystämisen turvallisesti ja valikoidusti etäältä.

Kaikki pyydetyt linnut punnittiin heti pyydystämisen jälkeen, jotta tätä sisääntulopainoa voitiin verrata vapautuksen aikaiseen painoon. Tyypillisesti lintujen paino hieman laskee vankeudessa vietetyllä aikavälillä, joskin myös poikkeuksia esiintyy. Mikäli pyydystetty lintu oli jo rengastettu, tarkistimme sen tutkimushistorian. Tämä oli varotoimenpide siltä varalta, että kyseistä lintua olisi jo käytetty aiemmissa tutkimusasemalla tehdyissä maistamiskokeissa, joissa yleisesti käytetään kiniiniä (karvaan maun aikaansaajana). Rengastetut, aiemmin kiniiniä saaneet linnut hylättiin tutkimuksesta ja vapautettiin.

Kokeeseen kelpuutetut linnut sijoitettiin välittömästi pyynnin jälkeen tutkimusaseman eläintiloihin vesivanerisiin kotikoppeihin (65 x 65 x 80 cm), joissa oli luonnonvaloa jäljittelevä, automaattiajastettu valaistus (valoisa aika klo 8:30–21:00; lamppuina kaksi Airam ProLed P45 E27 6W 4000K 400lm lamppua) sekä tasainen 20 °C lämpötila (Kuva 1b). Linnuilla oli vapaasti tarjolla vettä ja ruokaa (talisekoitusta, auringonkukan siemeniä sekä maapähkinää), lukuun ottamatta kokeita edeltäneitä mahdollisia nälätys- tai janotusjaksoja, joista lisää hieman jäljempänä. Kopissa oli muovinen orsi sekä kopin pohjalla suoja-paperia. Myös makuherkkyyskokeissa käytetty vesipullo (Savic Medium Clipper Fountain 00141, 2,50 x 2,50 x 14,50 cm, 50 ml) oli jokaisella linnulla erikseen vähintään vuorokauden

ajan ennen kyseistä koetta. Lintuja pidettiin sisällä Etelä-Suomen aluehallintoviraston koe-eläinluvalla ESAVI/9114/04.10.07/2014 (päätös VARELY/294/2015).



Kuva 1a. Talitiaisten pyydystämiseen käytetty narun avulla suljettava pyyntiloukku Konneveden tutkimusasemalla. Syöttinä maapähkinää. Kuva 1b. Tiaisen avonainen kotikoppi varusteineen. Kopissa on kaksi valoa, orsi, ruokaa ja vettä (puuttuu kuvasta).

Linnut olivat tutkimuksissa keskimäärin viikon ajan, jonka jälkeen niistä mitattiin siiven pituus (mm), nilkan pituus (mm) sekä kallon pituus ja leveys (mm). Linnut myös punnittiin uudelleen, niistä määritettiin ikä ja sukupuoli ja jokainen rengastamaton yksilö rengastettiin. Linnut vapautettiin samaan paikkaan, josta ne oli pyydettykin. Kokeissani käytin yhteensä 59:tä talitiaista, joista 32 oli koiraita ja 27 naaraita, 35 nuoria ja 24 aikuisia.

Tutkimukseni koostui kahdesta eri kokeesta, joista ensimmäisessä selvitin lintujen makuerkkyyden rajoja (makuerkkyysskoe), ja toisessa persoonallisuuden eri ilmenemismuotoja (kaksi neofobiakoetta ja kolme erityyppistä eksploraatiivisuusmittaria). Makuerkkyydesti oli ensimmäinen koe, johon linnut osallistuivat; yleensä heti pyydystämistä seuraavana päivänä. Makuerkkyysskoe

uusittiin kolmantena päivänä, ja loppuja kokeita aikataulutettiin tutkimusryhmän sisällä hieman joustavammin sen mukaan, mikä oli järkevintä.

Makuherkkyyskokeet teimme vesivanerista valmistetuissa koekopeissa (52 x 58 x 71 cm) tutkimusaseman eläintilojen pienissä tutkimushuoneissa, jotka pimennettiin kokeiden ajaksi. Koekopissa oli yksi mäntypuinen orsi 29 cm korkeudella lattiasta, sekä katon rajassa yksi lamppu (Dura Lamp Duralux ECO E27 7W 2700K 380lm). Koekopin nostettavissa oleva etuseinä oli akryylilasia, jonka toisella puolella oli näköesteenä tummennuskalvo. Lisäksi käytimme erillistä tummaa muovia, jonka saattoi vetää etuseinän eteen, mikäli lintu vaikutti hermostuneelta. Linnut sijoitettiin koppeihin yksittäin, ja niillä oli aina vähintään puoli tuntia aikaa ennen kokeiden aloitusta tottua uuteen ympäristöönsä.

2.2 Menetelmät: persoonallisuuskokeet

Toinen tutkimukseni pääkysymyksistä oli, voiko eri persoonallisuuskokeita verrata keskenään, ja korreloivatko niiden tulokset keskenään ja toisaalta korreloivatko mittaukset makuperkkyuden kanssa. Keräsin siksi tutkimusryhmäni tekemistä kokeista sellaisen aineiston, jonka ajattelin mittaavan persoonallisuuspiirrettä. Käytin muun muassa hyväkseni koetuloksia, joista saattoi saada erilaisia eksploratiivisuusmittareita omien neofobiakokeitteni lisäksi. Koeasetelmat oli rakennettu siten, että arvioin niiden mittaavan hieman erilaisia asiayhteyksiä. Näin keräsin yhteensä kolmesta eri kokeesta eksploratiivisuusaineistoa, kahdesta omasta kokeestani neofobia-aineistoa sekä erillisenä aktiivisuuden mittarina lintujen käyttäytymistä kiinniottotilanteessa. Lisäksi testasin erikseen ruokakonservatiivisuutta ja toonista liikkumattomuutta.

2.2.1 Neofobiakokeet

Neofobiaa mitattiin kahdella eri kokeella, jotka molemmat tein lintujen kotikopeissa (65 x 65 x 80 cm) (Kuva 1b). Näissä kokeissa tarkoitukseni oli tarkkailla linnun

käyttäytymistä sen kohdatessa sille entuudestaan vieraan esineen joko yhdistettynä tuttuun ruokaan tai erillisenä esineenä tutussa kotikopissa. Toisin sanoen, koeasetelmien ajatuksena oli luoda ristiriita vahvan positiivisen motiivin ja uutuuskomponentin välille.



Kuva 2a. Neofobiakokeen ruokalautasen ympärille tehty joulunauharengas. Kuva 2b. Talitiainen hakemassa ruokaa joulunauhalla ympäröidyltä ruokalautaselta neofobiakokeessa kotikopissaan.

Kokeessa, jossa esine yhdistyy ruokaan, käytin kultaista joulukoristenauhaa, jonka kiinnitin maalarinteippirullan hylsyn ympärille (Kuva 2a). Hylsyn keskellä asetin matalan linnunruokalautasen, jolla oli talia ja maapähkinoitää. Lintu oli nälässä 90 minuuttia ennen koetta, ja 10 minuuttia ennen kokeen alkua avasin kopin katseluluukku sen verran, että pystyin tarkkailemaan linnun käyttäytymistä. Näin lintu myös tottui siihen, että kopin luukku on hieman raollaan. Lintulan käytävätilasta oli sammutettu valot, jotta lintu ei karkaisi raollaan olevasta luukusta. Talitiaiset eivät mielellään lennä pimeässä tai kohti pimeää, joten pimeästä tilasta voi seurata valaistun kotikopin tapahtumia ilman, että lintu karkaa. Kokeen alkaessa laitoin lautasen joulukoristeineen kopin lattialle samaan kohtaan,

jossa ruokalautanen tavallisestikin sijaitsi, sillä alueen näki hyvin katseluluukusta. Koeaika oli 30 minuuttia, jonka mittasin sekuntikellolla. Huomioin kokeen ajan linnun käyttäytymisen sekä minuutteina ajan, jolloin lintu noukki lautaselta ruokaa (Kuva 2b). Ajan päätyttyä suljin katseluluukun, poistin lautasen ja koristeen, ja palautin koppiin linnun ruoat. Kokeeseen osallistui 54 lintua.

Klassisessa neofobiakokeessa, jossa linnulle esitellään vieras esine, käytin hopeista, muovisella ripustinkoukulla varustettua joulupalloa, jonka kiinnitin linnun kotikopin orren keskivaiheille (Kuva 3a). Koeaika oli 10 minuuttia, ja ennen kokeen alkua kopin katseluluukku oli raollaan 10 minuutin ajan, ja valot sammutettuina lintutilan käytävältä. Ajan mittasin sekuntikellolla. Kokeen alkaessa laitoin pallon paikalleen orrelle, ja tarkkailin linnun käyttäytymistä katseluluukusta, huomioiden erityisesti linnun kosketukset palloon tai ripustimeen, sekä lähestymisajan (kosketus joko ripustimeen tai palloon, yleensä ensikosketus tapahtui ripustimeen). Koeajan päätyttyä poistin pallon kopista. Kokeeseen osallistui 54 lintua.



Kuva 3a. Talitiainen ja hopeinen joulupallo klassisessa neofobiakokeessa kotikopissaan. Kuva 3b. Talitiainen juuri ennen vapautusta asetettuna selälleen toonisen liikkumattomuuden kokeessa.

2.2.2 Eksploratiivisuuskokeet

Tutkimusryhmälläni oli käynnissä samanaikaisesti useampia kokeita, joista oli mahdollista saada aineistoa myös persoonallisuuspieriteiden mittareiksi. Kaikissa eksploratiivisuusmittareissa oli ajatuksena havainnoida käyttäytymistä hieman toisistaan poikkeavissa asiayhteyksissä, jolloin voisin kerätä tietoa linnun persoonallisuuden pysyvyydestä ja samankaltaisuudesta erilaisin tutun ja vieraan elementin yhdistelmin. Näin arvelin pääseväni kiinni yhteen tärkeimmistä persoonallisuuden määritelmistä, eli käyttäytymisen säilymiseen eri asiayhteyksissä ja eri aikoina. Toisaalta samalla saatoinkin tarkastella, kuinka hyvin kokeita voisi vertailla keskenään, ja kuinka hyvin tällainen koeasetelmien lisätieto toimisi persoonallisuusmittarina. Eksploratiivisuuskokeiden mittarina käytin aikaa minuutteina, jonka kuluttua lintu alkaa kussakin kokeessa suorittaa tarkoitettua tehtävää.

Ensimmäisen eksploratiivisuuskokeen aineiston keräsin makuherkkyystestisarjan ensimmäisestä osakokeesta, eli mittasin, kauanko linnulla kesti mennä juomaan raikasta vettä. Lintu oli vieraassa ympäristössä, mutta juomapullo oli sille entuudestaan tuttu. Aineisto on samasta 59:stä linnusta kuin ylempänä mainittu makuherkkyystestin ensimmäinen koe.

Toisen eksploratiivisuuskokeen aineiston sain samaan aikaan käynnissä olevasta kokeesta, jossa tutkittiin talitiaisten kykyä oppia yhdistämään karvas maku (klorokiini) ja saaliin sekä saaliin ympäristön väri (sininen tai vihreä) (Hämäläinen ym. 2020). Tätä koetta varten lintujen luontainen värimieltyminen piti ottaa huomioon, joten se testattiin ensin preferenssikokeessa, jossa molemmat saaliit olivat samanarvoisia (syötäviä). Ensimmäisessä opetusvaiheessa ennen varsinaista preferenssitestiä linnut opetettiin hakemaan ruokaa EPS-eristelevykuutioiden päältä. Linnut olivat ensin nälässä tunnin omissa kotikopeissaan, jonka jälkeen ne vietiin makuherkkyystestistä tuttuun koekoppiin, jossa oli vettä vapaasti tarjolla, muttei ruokaa. Ensimmäisenä linnuille tarjottiin esille kopin etuosaan valkea EPS-

eristelevykuutio (7,5 x 10 x 10 cm), jonka yläpintaan oli pieneen kuoppaan mikrosentrifugiputkesta leikattu pieni kuppi (noin 0,5 ml), johon oli laitettu vettä sekä jauhopukin (*Tenebrio molitor*) toukan palasia (0,50 g noin 5 mm palasissa). Tällä varmistettiin, että lintu ymmärsi eristelevyn päällä olevassa kupissa olevan syötäväksi kelpaavaa saalista. Opetusvaiheen jälkeen lintu jatkoi suoraan preferenssitestiin, jossa linnuille esitettiin samassa koekopissa samanaikaisesti kaksi pinnastaan erivärisiksi vedenkestävällä tussilla väritettyä EPS-eristelevykuutiota (7,5 x 10 x 10 cm), joiden keskelle oli leikattu pieneen kuoppaan mikrosentrifugiputkesta kärki nesteeseen pitäväksi kupiksi. Myös kuppi oli vedenkestävällä tussilla väritetty alustaa vastaavaksi (sininen tai vihreä). Kuppiin lisättiin noin 0,50 grammaa jauhopukintoukan palasia (noin 5 mm), noin 0,5 ml vettä ja EPS-alustan kanssa vastaavaa elintarvikeväriä (sininen tai vihreä) (Kuva 4). Karttusen (2016) kokeen tarkoitus oli selvittää, kumman värin lintu valitsee ensin, eli kumpaa väriä se suosii luontaisesti, mutta tähän omaan kokeeseeni mittasin ajan, joka linnulla kesti tutussa ympäristössä lähestyä vierasta esinettä, jolla oli vieraan väristä ruokaa. Eli kun lintu valitsi jommankumman EPS-alustan, pysäytin ajan. Testiin osallistui 57 lintua.



Kuva 4. Eksploraatiivisuuskokeen siniseksi ja vihreäksi värjättyt eristelevykuutiot, joissa on tarjolla vastaavan värisellä elintarvikevärillä värjättyjä jauhopukintoukan palasia.

Kolmannen eksploratiivisuuskokeen aineiston keräsin myöskin samaan aikaan käynnissä olevasta sosiaalisen oppimisen kokeesta (Hämäläinen ym. julkaisematon, vastaava koeasetelma Hämäläinen ym. 2019), jossa tutkittiin talitiaisten kykyä oppia toisen yksilön näyttämästä negatiivisesta esimerkistä, kummassa koekopissa olevista ruokakupeista (ruskea ja valkoinen) oli ruokaa. Hämäläisen kokeeseen lintuja nälätettiin tunnin verran koekopissa, ja vettä oli vapaasti tarjolla. Menetelmässä koeyksilö näki ensin videolta toisen tiaisien valitsevan kahdesta koekopissa olevasta kupista toisen (ruskea tai valkoinen), poimivan sieltä jauhopukin toukan, ja syövän sen. Jauhopukin toukkaan oli ruiskutettu injektioneulalla vahvaa (34 g/l) klorokiiniliuosta, joten videolla näkyi selkeästi reaktio karvaaseen makuun. Videon katselun jälkeen koekoppiin laitettiin videolla nähdyt kupit (ruskea ja valkoinen), ja havainnoitiin, kumman kupin videon nähnyt lintu valitsee; oletuksena oli, että linnun tulisi valita vastakkainen väri, kuin mistä se on juuri nähnyt katselemallaan videolla lajikumppaninsa hakevan pahanmakuisen saaliin. Tämän kokeen koekoppi (49 x 50 x 66 cm) oli linnuille uusi, kuten olivat myös ruokakupit, joten arvioin kokeen mittaavaan hieman eri asiaa kuin edellisten akseleiden. Kuten edellisistäkin kokeista, omaan aineistooni keräsin lintujen lähestymisajat videon katselun jälkeen. Aineistosta jäivät pois ne aikuiset koiraat, jotka itse toimivat videolla esimerkkeinä, joten sain aineistooni lähestymisajan 43:lta linnulta.

2.2.3 Aktiivisuuskoe (kiinniottokäyttäytyminen)

Aina, kun lintu viedään kotikopista koekoppiin tutkimuksia varten, se päästetään ensin pimennettyyn lintutilaan lentämään. Kuten edellä kerroin, talitiaiset eivät mielellään lennä pimeässä, ja jouduttuaan pimeään, ne yleensä lentävät valoa kohti. Tätä käyttäytymispiirrettä voi siksi käyttää hyväksi lintujen turvallisessa käsittelyssä. Pimeässä lintutilassa irrallaan lentävä lintu ohjataan valon, eli esimerkiksi taskulampun avulla pienempään eteistilaan, jossa se otetaan käsin varovaisesti kiinni. Lintujen ottaminen kiinni on tällä menetelmällä helppoa ja

toisaalta samalla voidaan todeta, että jokainen yksilö voi hyvin ja kykenee lentämään. Kiinniotettujen yksilöiden välillä on paljon vaihtelua siinä, kuinka aktiivisesti ne tilanteessa käyttäytyvät, ja koska aiemmin on osoitettu mm. puremisen kiinnipitotilanteessa olevan yksi aggressiivisuuden mittari (Burt ja Giltz 1969a), huomioin myös tämän käyttäytymispiirteen. Arvioin, että kiinniottokäyttäytyminen mittaisi aggressiivisuutta tai paremminkin linnun aktiivisuutta pyrkiä pakoon epämiellyttävää tilannetta ("pakoaktiivisuus"), ja se olisi siten ikään kuin vastakohta toonisen liikkumattomuuden kokeelle (jäljempänä). Keräsin aineiston yhteensä kolmelta kiinniottokerralta, joista jokaisesta huomioitiin linnun käyttäytyminen niin, että kolmesta erilaisesta kiinniottokäyttäytymisen tyypistä sai yhden pisteen. Näin linnun huutaminen, pyristely ja pureminen olivat kaikki yhden pisteen arvoisia, ja jokaista erillistä kiinniottoa kohden yksilö saattoi saada enintään kolme pistettä, jos se sekä huusi, pyristeli että puri käsittelijää. Koska huomioin kolme eri kiinniottokertaa, jokaisen yksilön korkein mahdollinen pistemäärä oli 3×3 eli 9 pistettä. Kiinniottokäyttäytyminen havainnoitiin kaikilta 59:ä linnulta.

2.2.4 Ruokakonservatiivisuus

Persoonallisuusaineistoani varten yritin myös erillisellä kokeella selvittää tiaisten ruokakonservatiivisuuden rajoja. Ruokakonservatiivisuuskokeeseen laitoin linnuille kotikoppeihin pienen, matalareunaisen ruokalautasen (halkaisija noin 8 cm), jolle oli laitettu viisi kirkkaan vaaleanpunaiseksi elintarvikeväriä värjättyä maapähkinän palaa. Hypoteesini oli, että olisin pystynyt seuraamaan, kuinka linnut ottivat oudon värisen ruoan ruokavalionsa, tai liikuttelivat ruokapaloja kotikopeissaan. Pähkinälautaset olivat lintujen kotikopeissa useamman päivän, ja päivittäin ne tarkistettiin ja lautaselta pois levinneet palat laitettiin lautasille takaisin. Linnuilla oli samaan aikaan muutakin ravintoa (kaurahiutaleita, auringonkukan siemeniä sekä talia) tarjolla, mutta ei maapähkinää. Pinkkejä pähkinöitä tarjottiin 57 linnulle.

2.2.5 Tooninen liikkumattomuus

Testasin kokeellisesti myös tiaisten toonista liikkumattomuutta, ja ilmiön yhteyttä niiden persoonallisuuteen. Testasin tiaisten saamista tooniseen liikkumattomuuden tilaan vapautusvaiheessa ulkona. Kun tiaisyksilö oli pääsemässä kokeiden ja mittausten päätyttyä vapaaksi, yritin asettaa sen omalle kämmenelleni selälleen niin, että lintu makasi selällään nokka ja jalat irti kosketuksesta (Kuva 3b). Testasin tätä 54 yksilön kanssa.

2.3 Menetelmät: makuherkkyyskoe

Tutkin talitiaisten makuherkkyyttä aiemmin linnuilla hyväksi koetulla menetelmällä, josta saadaan linnun käyttäytymistä havainnoimalla kynnyсарvo sille, missä karvaan ainesosan pitoisuudessa se maistaa maun (menetelmä Hannah Rowland, kuvaus Hämäläinen ym. 2020). Menetelmässä linnulle tarjotaan koekopeissa juomapuolloista karvasta liuosta eri vahvuisissa pitoisuuksissa, ja samalla havainnoidaan sekä linnun käyttäytymistä että nautittua liuoksen määrää. Karvaan maun aikaansaajana käytimme klorokiiniä (klorokiinidifosfaatti, $C_{18}H_{26}N_3Cl \cdot 2H_3PO_4$), joka on väritön myrky. Klorokiini on karvas synteettinen kemiallinen aine, jonka ensimmäisenä syntetisoi saksalainen Hans Andersag (Hannaway 2008). Klorokiiniä käytetään kemiallisen sukulaisensa kiniinin tavoin malarialääkkeenä (Gleiser ym. 1968), ja sitä on aiemmin käytetty menestyksekkäästi pahanmakuisten saaliiden ainesosana sekä loistoagamilla (*Calotes versicolor*) (Shanbhag 2010) että kananpojilla (Rowland ym. 2013). Kokeissa käytetyt klorokiinipitoisuudet eivät ole linnuille tai ihmisille vaarallisia. Koska klorokiini on synteettinen yhdiste, ei sitä esiinny luonnossa. Näin ollen linnut eivät ole voineet altistua tai tottua klorokiiniin luontaisessa elinympäristössään.

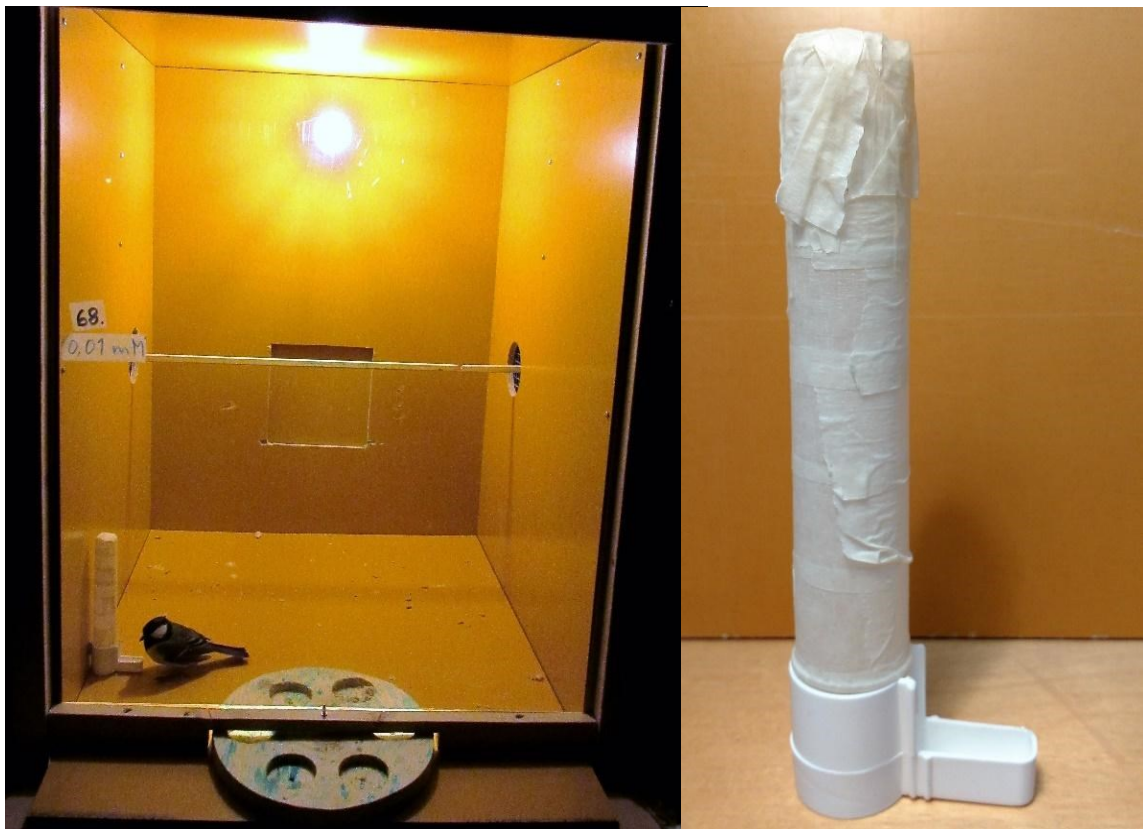
Linnut vietiin makuherkkyystestiin (Kuva 5a) aamulla heti valojen tultua päälle; oletuksena oli, että ne eivät olleet ehtineet kotikopeissaan juoda. Janoisuus varmistettiin niin, että linnut viettivät koekopeissa tunnin ajan ilman vettä. Ruokaa,

eli maapähkinää ja kuorittuja auringonkukan siemeniä niillä oli vapaasti saatavilla koko kokeen ajan. Kokeen veden ja klorokiiniliuosten jakelulaitteena toimi häkkilinnuille tarkoitettu vesipullo (Savic Medium Clipper Fountain 00141, 2,50 x 2,50 x 14,50 cm, 50 ml), jonka ympärille oli kiedottu maalarinteippiä (Kuva 5b). Koska linnut kykenevät havaitsemaan UV-valoa, oli teipin tarkoitus estää lintuja näkemästä mahdollisen UV-valon heijastuminen klorokiiniliuoksista. Klorokiiniliuokset valmistettiin etukäteen eri pitoisuuksiin valmiiksi (kontrolli/ei klorokiiniä, 0,01; 0,05; 0,10; 0,5; 0,75; 1,00; 3,00; 5,00 sekä 8,00 mmol/l) korkillisiin lasipulloihin, joista ne jaettiin ennen koetta omiin juomapulloihinsa. Juomapullot asetettiin koekopin lattialle aina samaan kohtaan, ja ne kiinnitettiin sinitarralla kopin seinään kaatumisen estämiseksi.

Kokeessa kunkin pitoisuuden kanssa linnulle annettiin 15 minuuttia aikaa juoda. Kokeesta havainnoitiin juomisaika, liuoksen klorokiinipitoisuus, juomahörppyjen määrä sekä linnun käyttäytyminen. Kaikki juomapullot myös punnittiin ennen koppiin laittamista. Kokeen alussa linnuille laitettiin ensin pullo, jossa oli raikasta vettä. Jos lintu joi 15 minuutin sisällä, pullo otettiin pois koekopista heti juomisen ja käyttäytymisen havainnoinnin jälkeen, muussa tapauksessa pullo otettiin pois 15 minuutin kuluttua. Pullo oli pois kopista linnun ulottuvilta myös 15 minuuttia, ja mikäli lintu ei ollut juonut edellistä liuosta, laitettiin sama pitoisuus koppiin uudelleen. Mikäli lintu oli juonut edellisen pitoisuuden, se sai sarjasta seuraavaksi korkeimman pitoisuusliuoksen koppiinsa. Tätä toistettiin, kunnes linnun käyttäytymisestä saattoi havaita ärsykekyynnyksen ylittyneen ja linnun maistaneen klorokiinin.

Käyttäytymispiirteet, joita linnuista havaittiin, olivat kakominen ja veden oksentaminen, pään ravistelu sekä kiivas nokan puhdistaminen. Lisäksi juomisajasta pidettiin kirjaa. Kynnyspitoisuuden jälkeen linnulle tarjottiin 15 minuutin tauon jälkeen jälleen korkeampi pitoisuus. Mikäli lintu jälleen reagoi selkeästi, koe päättyi. Muutamassa tapauksessa lintu ei selvästi reagoanut

seuraavaan kynnyspitoisuuden jälkeiseen liuokseen, ja tällöin koetta jatkettiin, kunnes havaittiin kaksi perättäistä reaktiota peräkkäisiin pitoisuuksiin. Kaikki kokeet videoitiin videokameralla (Canon Legria HF R37), jotta käyttäytymisen havainnointi voitiin tarkistaa ja tarvittaessa vertailla eri lintuja keskenään. Kaikki juomapullot punnittiin uudelleen kokeen jälkeen, jotta kykenimme sekä arvioimaan juodun liuoksen määrää että ottamaan huomioon mahdollisen haihtumisen. Makuherkkyyskokeeseen osallistuivat kaikki 59 lintua.



Kuva 5a. Talitiainen makuherkkyyskokeessa koekopissa. Kuva 5b. Makuherkkyyskokeen juomapullo, joka oli päällystetty maalarinteipillä klorokiinin mahdollisen UV-heijastuksen estämiseksi.

Makuherkkyyskokeet uusittiin kullekin linnulle seuraavana tai sitä seuraavana päivänä, jotta pystyimme näkemään, kuinka toistettavia havainnot olivat. Koska vaikutti, että linnut oppivat todella nopeasti, että pulloissa oli karvasta vettä, asetelma oli muutoin sama, mutta linnusta havainnoitiin vain yksi reaktiopitoisuus.

Uusintakokeeseen osallistui 54 lintua, viiden linnut uusintakokeet jäivät tekemättä aikataulutuserelmien vuoksi. Vaihtelu yksilöiden välillä ei ollut uusintakokeessa niin suurta, kuin se oli ensimmäisellä kerralla. Myös ensimmäisellä kerralla hyvin suuria klorokiinipitoisuuksia juoneet yksilöt reagoivat uusintakokeissa jo selkeästi pienemmissä pitoisuuksissa. Tästä kokeiden välisestä erosta johtuen valitsin analyysiin ensimmäisen kokeen aineiston, sillä siinä koeympäristö oli vieraampi, ja vaihtelu osoittaa mielestäni biologista vaihtelua paremmin kuin uusintakoe, jossa todennäköisesti on havaittavissa oppimisen vaikutusta koeasetelmaan.

2.4 Tilastolliset menetelmät

Halusin tarkastella useamman selittävän ja jatkuvan muuttujan välistä yhteisvaihtelua elinaika-tyyppisestä aineistosta, joten analysoin aineiston semi-parametrisella Coxin regressioanalyysillä. Käytin makuherkkyyskokeen sekä iän ja sukupuolen, ja makuherkkyyskokeen ja persoonallisuuskokeiden välisten yhteyksien analysoinnissa Coxin regressioanalyysiä ja ohjelmana IBM SPSS Statistics Version 22 -ohjelmistoa. Eri persoonallisuuskokeiden välisiä yhteyksiä laskin ei-parametrisella Spearmanin järjestyskorrelaatiokertoimella, sillä se mittaa kahden satunnaismuuttujan välistä yksinkertaista riippuvuutta. Myös tässä käytin ohjelmana IBM SPSS Statistics Version 22 -ohjelmistoa.

Tutkimukseni kirjallinen lähdeaineisto on haettu luotettavuuden vuoksi Web of Science -tietokannan kautta. Tietokannan kautta haetut tutkimukset ovat vertaisarvioituja sekä tieteellisissä julkaisusarjoissa julkaistuja.

3 TULOKSET

3.1 Persoonallisuuskokeet

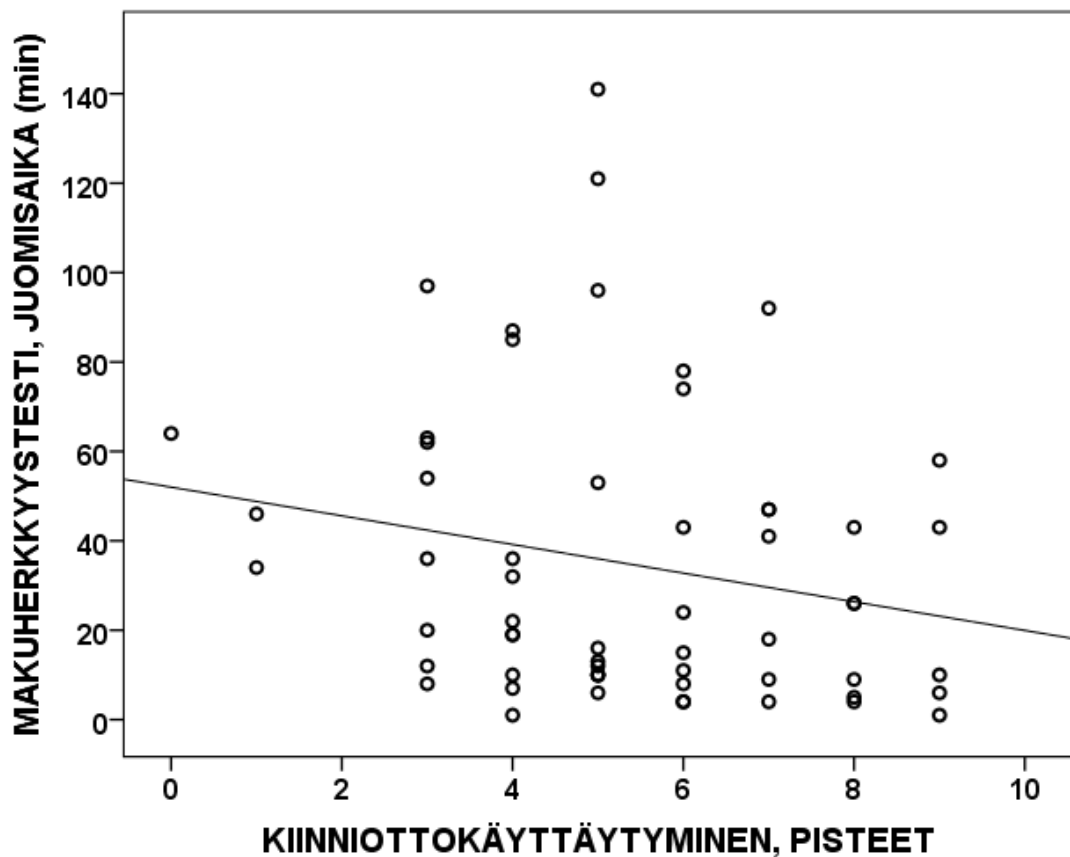
Persoonallisuuskokeissa havaittiin paljon yksilökohtaista vaihtelua. Neofobiakokeessa, jossa esine (kultainen joulukoristenauha, Kuva 2a) yhdistyy ruokaan, lähestymisaika vaihteli alle minuutista (0 min) siihen, että lintu ei koko 30 minuutin tarkkailujaksolla lähestynyt ruokalautasta. Klassisessa neofobiakokeessa, jossa linnuilla oli vieraana esineenä hopeinen joulupallo (Kuva 3a), hajonta oli niin ikään suurta: osa linnuista tarttui pallon ripustimeen jaloillaan ja kosketti palloa nokallaan, ja osa ei lähestynyt palloa koko koeaikana (10 min).

Ekploraatiivisuuskokeissa lähestymisaika vaihteli myös paljon kokeiden sisällä. Makuherkkyyskokeen juomapullon lähestymisaika vaihteli 1-141 minuutin välillä, preferenssitestin värillisten eristekuutioiden lähestymisaika vaihteli 0-118 minuutin välillä, ja sosiaalisen oppimisen kokeen ruskean tai valkoisen kupin lähestymisaika vaihteli 0-94 minuutin välillä.

Aktiivisuuskokeessa esiintyi samoin paljon kokeen sisällä vaihtelua, yksilökohtainen vaihteluväli kiinniottokäyttäytymispisteissä oli 1-9 pistettä. Osa linnuista sekä pyristeli, puri ja äänteli, kun taas toinen ääripää ei ilmaissut mitään mainituista käyttäytymisistä.

Ruokakonservatiivisuudessa ja toonisessa liikkumattomuudessa havaitsin yksilökohtaisia eroja, mutta vaihtelua niissä esiintyi niin vähän, ettei kokeista saanut tilastollisia analyysejä. Vaaleanpunaisia pähkinöitä ryhtyi syömään kaksi lintua viidestäkymmenestäseitsemästä (3,5 %), ja toonisen liikkumattomuuden kokeessa selälleen jäi seitsemän lintua viidestäkymmenestäneljästä (9,3 %). Näistä seitsemästä kaksi oli koiraita (28,6 %) ja viisi naaraita (71,4 %), ja seitsemästä linnusta vain yksi oli aikuinen (14,3 %, toinen koiraista).

Persoonallisuuskokeiden väliset tulokset eivät korreloineet keskenään kuin yhdessä tapauksessa, eli makuherkkyyskokeen lähestymisajan ja kiinniottokäyttäytymisen välillä oli negatiivinen korrelaatio (Spearmanin korrelaatio: $\rho = -0,257$, $n=59$, $p = 0,049$) (Kuva 6. ja Taulukko 1.). Ne linnut, jotka saivat paljon aktiivisuuspisteitä kiinniottokäyttäytymisestään, lähestyivät makuherkkyyskokeessa vesipulloa nopeammin kuin muut linnut.



Kuva 6. Talitiaisten kiinniottokäyttäytymisen aktiivisuuden ja makuherkkyystestin vesipullon lähestymisepäröinnin välinen yhteys. X-akselilla on talitiaisen kiinniottotilanteen käyttäytymistä kuvaavat pisteet, jossa lintu sai sitä enemmän pisteitä, mitä enemmän se pyristeli, puri ja huusi. Y-akselin epäröintiä mitattiin makuherkkyystestin (talitiaisten yksilökohtainen reaktiopitoisuus) lähestymisajalla (min). (Spearmanin korrelaatio: $\rho = -0,257$, $n=59$, $p = 0,049$). Aktiiviset linnut ovat nopeampia lähestymään vesipulloa.

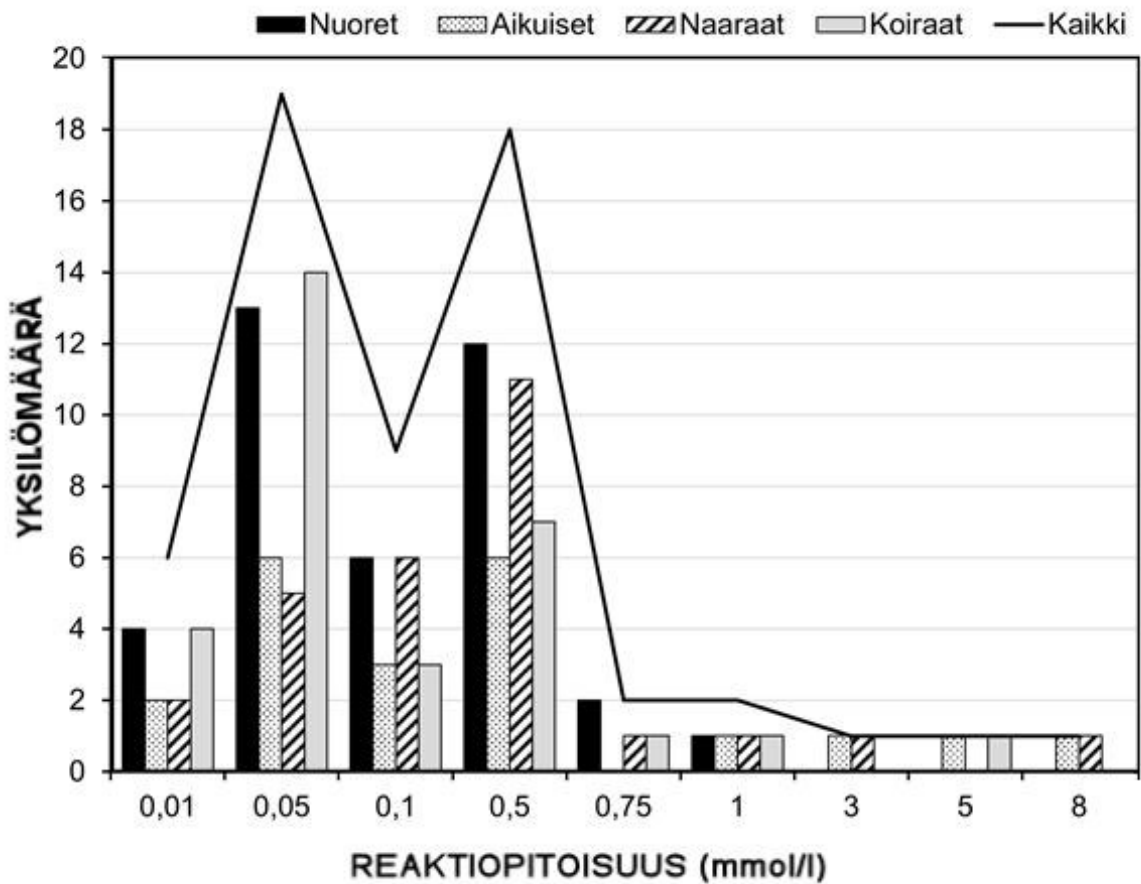
Taulukko 1. Kaikkien persoonallisuuskokeiden väliset korrelaatiot. Spearmanin korrelaatiokerroin (rho) ja tilastollinen merkitsevyys (p).

Persoonallisuus- kokeiden väliset korrelaatiot	Makuherkkyyskoe (lähestymisaika, min)	Preferenssi- testi (lähestymis- aika, min)	Sosiaalinen oppiminen (lähestymis- aika, min)	Joululautanen (lähestymis- aika, min)	Joulupallo (lähestymis- aika, min)	Aktiivisuuskoe (kiinniottokäyt- täytymisen pisteet, 1-9)
Makuherkkyyskoe (lähestymisaika, min)		Rho=-0,093 p=0,492	Rho=0,244 p=0,114	Rho= 0,122 p=0,381	Rho=0,005 p=0,973	Rho=-0,257 p=0,049
Preferenssitesti (lähestymisaika, min)	Rho=-0,093 p=0,492		Rho=0,078 p=0,621	Rho=0,117 p=0,408	Rho=-0,069 p=0,628	Rho=0,121 p=0,369
Sosiaalinen oppiminen (lähestymisaika, min)	Rho=0,244 p=0,114	Rho=0,078 p=0,621		Rho=0,069 p=0,661	Rho=0,007 p=0,962	Rho=-0,123 p=0,430
Joululautanen (lähestymisaika, min)	Rho= 0,122 p=0,381	Rho=0,117 p=0,408	Rho=0,069 p=0,661		Rho=0,250 p=0,068	Rho=-0,251 p=0,067
Joulupallo (lähestymisaika, min)	Rho=0,005 p=0,973	Rho=-0,069 p=0,628	Rho=0,007 p=0,962	Rho=0,250 p=0,068		Rho=-0,178 p=0,199
Aktiivisuuskoe (kiinniottokäyttäy- tymisen pisteet, 1-9)	Rho=-0,257 p=0,049	Rho=0,121 p=0,369	Rho=-0,123 p=0,430	Rho=-0,251 p=0,067	Rho=-0,178 p=0,199	

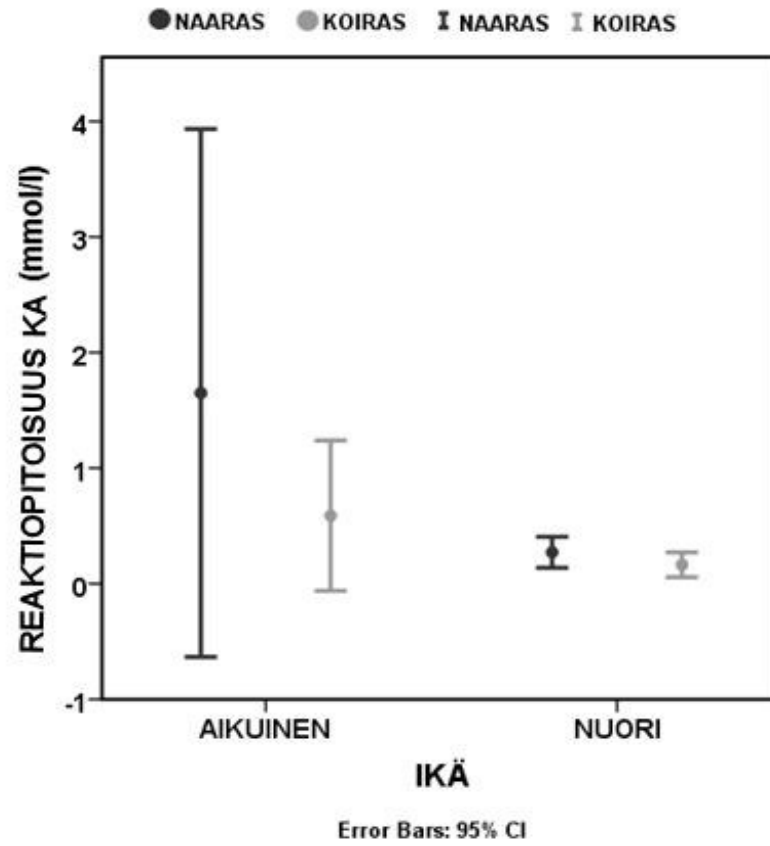
3.2 Makuherkkyyskoe

Talitiaisten makuherkkyudessa oli paljon vaihtelua yksilöiden välillä (Kuva 7). Makuherkkyyttä kuvaava linnun fyysinen reagointi (kakominen ja veden oksentaminen, pään ravistelu sekä kiivas nokan puhdistaminen) ilmeni niin, että herkimvät reagoivat jo 0,01 mmol/l pitoisuudessa, kun taas yksi lintu vasta pitoisuuden ollessa 8 mmol/l. Vaihtelu ei johtunut kuitenkaan lintujen sukupuolesta (Coxin regressioanalyysi: $B = -0,411$, $df = 1$, $p = 0,130$), mutta iän vaikutus makuherkkyudessa havaittuun vaihteluun oli suuntaa antava niin, että nuoremmat linnut näyttivät olevan herkempiä klorokiinin karvaudelle kuin vanhemmat linnut. (Coxin regressioanalyysi: $B = -0,569$, $df = 1$, $p = 0,051$). (Kuva 8).

Makuherkkyystestissä erottui kolme yksilöä, joista jokainen reagoi vasta huomattavan vahvassa klorokiinipitoisuudessa (3 mmol/l, 5 mmol/l ja 8 mmol/l). Näistä kaikki olivat aikuisia, kaksi naaraista (reaktiopitoisuudet 3 mmol/l ja 8 mmol/l) ja yksi koiras (reaktiopitoisuus 5 mmol/l). Näiden poikkeavien yksilöiden vuoksi aineisto analysoitiin sekä niiden kanssa että ilman niitä. Lopputuloksen kannalta tulos oli sama, joten päädyin sisällyttämään kaikki yksilöt analyysissä. Karvaan maun reaktiopitoisuuden keskiarvo oli kaikilta linnuilta 0,515 mmol/l, koirailta 0,376 mmol/l, naarailta 0,680 mmol/l, aikuisilla 0,943 mmol/l ja nuorilla 0,223 mmol/l.



Kuva 7. Makuherkkyyskokeeseen osallistuneiden talitiaisten jakautuminen testattuihin klorokiinireaktiopitoisuusluokkiin. Eriteltynä kaikki yksilöt (n=59) (viiva), nuoret (N=35) (musta pylväs) sekä aikuiset (N=24) (pilkullinen pylväs), ja naaraat (N=27) (raidallinen pylväs) sekä koiraat (N=32) (harmaa pylväs)



Kuva 8. Talitiaisten iän ja sukupuolen vaihtelu makuherkkyyskokeessa (talitiaisten yksilökohtainen klorokiinin reaktiopitoisuuden keskiarvo ja 95 % luottamusväli).

3.3 Makuherkkyden ja persoonallisuuden yhteys

Tiaisten makuherkkyden ja persoonallisuuden välillä ei ollut yhteyttä yhdessäkään erillisessä kokeessa (Taulukko 2).

Taulukko 2. Talitiaisten makuherkkyyden (talitiaisten yksilökohtainen reaktiopitoisuus mM) ja eri persoonallisuuskokeiden suhde toisiinsa. Yksilömäärä kokeissa (n), Coxin regressiokerroin (B), Wald-algoritmi (Wald), vapausasteet (df) sekä tilastollinen merkitsevyys (p).

Persoonallisuuskoe					
Eksploratiivisuuskokeet	N	B	Wald	df	p
Makuherkkyys (lähestymisaika, min)	59	0,009	3,723	1	0,054
Preferenssitesti (lähestymisaika, min)	57	0,002	0,053	1	0,818
Sosiaalinen oppiminen (lähestymisaika, min)	43	-0,003	0,173	1	0,677
Neofobiakokeet					
Joululautanen (lähestymisaika, min)	54	0,019	0,645	1	0,422
Joulupallo (lähestymisaika, min)	54	0,052	2,095	1	0,148
Aktiivisuuskoe					
(kiinniottokäyttäytymisen pisteet 1-9)	59	0,04	0,426	1	0,514

4 TULOSTEN TARKASTELU

Lintututkimuksissa on aiemmin todettu yksilövaihtelua sekä persoonallisuudessa (Dingemanse ym. 2002, 2003 ja 2004, Drent ym. 2003, van Oears 2004) että niiden herkkyydessä mauille (Davis 2010, Rowland 2013, Hämäläinen ym. 2020). Tässä omassa työssäni halusin tarkastella kahden erilaisen yksilövaihtelun yhteyttä laajemmassa mittakaavassa ja selvittää, onko näillä valitsemillani piirteillä, eli fysiologisella herkkyydellä (makuaiisti) ja henkisellä herkkyydellä (persoonallisuus) yhteyttä. Koska persoonallisuuden evoluutio on vielä osin selvittämättä, tutkimusalan ollessa suhteellisen nuori (Réale ym. 2010, Snell-Rood 2013), on mielestäni tärkeää yrittää kokonaisuuden vuoksi tutkia niitä erilaisia viitekehyksiä, joissa persoonallisuudella saattaa olla jokin merkitys. Omassa työssäni pyrin tutkimaan persoonallisuuden ja makuaiistin välistä yhteyttä, jonka avulla persoonallisuuden evoluutiota ja merkitystä lajien ekologiassa voisi tarkastella eräänlaisesta herkkyyden näkökulmasta. Etukäteen olisi voinut ennustaa, että varsinkin eksploratiivisuus ja ruokakonservatiivisuus voisivat mahdollisesti korreloida makuherkkyyden kanssa. Kävikin niin, että linnut olivat hyvin konservatiivisia, jopa niin konservatiivia, että kokeesta ei saatu tarpeeksi vaihtelevaa dataa analyysiin. Toisaalta halusin testata, kuinka toistettavia eri tavoin mitatut persoonallisuustestit ovat eri asiayhteyksissä ja ympäristöissä. Tällainen ajallinen ja paikallinen riippumattomuus on yksi niistä määritelmistä, joita käyttäytymisen tulee täyttää ollakseen luokiteltavissa persoonallisuudeksi (Wolf ja Weissing 2012, Carere ja Maestripieri 2013). Lisäksi tarkoitukseni oli testata Rowlandin kehittämää makuherkkyyden menetelmää (kuvaus Hämäläinen ym. 2020) myös talitiaisilla.

Työni koostui viidestä erilaisesta persoonallisuuskokeesta ja makuherkkyyden kokeesta. Persoonallisuuskokeissa tutkin erillisinä talitiaisten

neofobiaa, eksploratiivisuutta, aktiivisuutta, ruokakonservatiivisuutta sekä toonista liikkumattomuutta. Vaikka persoonallisuuskokeista ei löytynyt keskinäistä korrelaatiota, oli erillisissä kokeissa havaittavissa paljon yksilökohtaista vaihtelua. Esimerkiksi neofobiakokeessa kaksi tiaista kävi nokkimassa sekä joulupallon ripustinta että palloa itseään, iso osa hyppi ripustimen päällä, mutta ei koskenut palloon, ja toisaalta muutama lintu ei uskaltanut lähestyä palloa lainkaan ja vaikutti käyttöksensä (kopin nurkassa istuminen) perusteella pelokkaalta. Samoin jotkut yksilöt lähestyivät heti joulunauhalla koristeltua ruokalautasta ja noukkivat siltä syötävää sekunneissa, muutama linnuista ei koko 30 minuutin havaintoaikana hakenut ruokaa. Tekemistäni persoonallisuuskokeista sain kolmesta (kiinniottokäyttäytyminen, eksploratiivisuus sekä neofobia) riittävästi vaihtelua aineistooni tilastollisia analyysejä varten, ja toisaalta kaikissa näissä kolmessa oli havaittavissa paljon vaihtelua yksilöiden välillä. Rowlandin kehittelemä makuherkkyyskoe (kuvaus Hämäläinen 2020) toimi hyvin myös talitiaisten makuaistin tutkimisessa ja tuotti aineiston, jossa oli havaittavissa selkeä ja laaja vaihtelu yksilöiden makuaistissa. Työni erilliset kokeet onnistuivat täten melko hyvin mittaamaan käyttäytymistä, ja koeasetelmat toimivat hyvin. Sain miltei jokaisesta tiaisyksilöstä dataa tutkimukseeni. Käyn seuraavaksi läpi eri kokeiden tuloksia ja niiden mahdollisia syitä ja seurauksia tarkemmin läpi.

Tutkimukseni yksi tavoite oli vertailla eri persoonallisuuskokeita ja päästä kiinni asiayhteydestä riippumattomaan käyttäytymisen pysyvyyteen (eli niin sanotun käyttäytymissyndrooman olemassaoloon). Kokeista kahden mittauksen välille löytyi tilastollisesti merkitsevä tulos. Nämä olivat makuherkkyyskokeen lähestymisaika (osa eksploratiivisuusakselia, eli tuttu esine vieraassa ympäristössä) sekä kiinniottokäyttäytyminen (linnun aktiivisuus) ($p = 0,049$). Korrelaatio on negatiivinen; ne linnut, jotka saivat paljon aktiivisuuspisteitä kiinniottokäyttäytymisestään menivät nopeammin juomaan, ja päinvastoin. Mistä tämä sitten johtuu? Tulos kuvaa mahdollisesti sitä, kuinka aktiivinen lintu ylipäättään on, ei vain pakotilanteessa. Tiaisethan olivat koekopissa tunnin ilman

vettä, jona aikana ne oletettavasti tottuivat uuteen tilaankin. Juomapullon lähestymisaika täten mittaa todennäköisesti sitä, kuinka janoinen lintu on ollut, ja toisaalta, kuinka aktiivisesti se pyrkii sammuttamaan janonsa. Kiinniottokäyttäytymisessä lienee kyse sekä linnun pyrkimisestä pakoon (pyristely) että kyseisen pyrkimyksen julkituomisesta käyttäytymisen (pureminen ja huutaminen) keinoin. Näin ollen kiinniottokäyttäytymisen ja makuerkkyyskokeen lähestymisajan keskinäinen korrelaatio johtunee siitä, että kokeet ovat mitanneet sitä, kuinka aktiivisesti linnut pyrkivät (selkeään) päämääräänsä. Jos kyse olisi jonkinlaisesta rohkeudesta (*boldness*) olisin odottanut, että vastaava yhteys löytyy samoilta yksilöiltä myös muissa kokeissa, esimerkiksi neofobiakokeissa ja muissa ekploratiivisuuskokeissa. Näin ei kuitenkaan ollut. Mitään muuta selkeää tilastollisesti merkitsevää yhteyttä muiden persoonallisuuskokeitteni välille ei löytynyt, eli jos palataan johdannon moniin määritelmiin, käyttäytymissyndroomasta ei löytynyt todisteita. Toisin sanoen, mitkään muut kokeet eivät mittaa samoja tai vastakkaisia piirteitä. Tämä on yllättävää, sillä tein useita kokeita, joissa on aiemmin saatu selviä eroja yksilöiden välille, ja saatu ne erot myös toistumaan eri asiayhteyksissä (esimerkiksi Verbeek ym. 1994, van Oers ym. 2004, Carere ym. 2005) välillä. Toisaalta sekään ei ole ainutkertaista: esimerkiksi tuoreissa sepelsieppokokeissa (*Ficedula albicollis*) ei useamman persoonallisuustestin välille löytynyt yhteisvaihtelua (Morinay ym. 2019).

Ruokakonservatismi vaikutti tulosteni perusteella olevan pääasiallinen ravinnonetsintästrategia tutkimuslintujeni keskuudessa, sillä hyvin yllättäen vain kaksi yksilöä viidestäkymmenestäseitsemästä ryhtyi syömään pinkeiksi värjättyjä maapähkinän palasia. Arvelen, että ensinnäkin kokeen ajan tulisi olla merkittävästi pidempi, ja toisekseen linnuilla ei yksinkertaisesti ollut niin nälkä, että ne olisivat olleet motivoituneita kokeilemaan erikoisen väristä ruokaa. Kaikilla linnuilla oli kuitenkin tutkimuskuvauksissa mainittuja nälätysjaksoja lukuun ottamatta koko ajan jotain ruokaa tarjolla kotikopeissaan, joten niillä ei liene ollut minkäänlainen

tarve kokeilla uusia ravintokohteita. Tämä testi ei siten nähdäkseni onnistunut tutkimaan ruokakonservatismia, eikä tulosta voi siten pitää luotettavana. Jos kokeen haluaisi uusia, tulisi lintujen motivaatiota nostaa joko nälättämällä, tai ainakin rajoittamalla tarjoilu esimerkiksi kaurahiutaleisiin tai muuhun vähän energiaa sisältävään ravintoon.

Toonisen liikkumattomuuden osalta tulosta (seitsemän lintua viidestäkymmenestäneljästä, alle 10 %) voisi pitää osoituksena lintujen hyvästä pidosta tai yleisesti pelon vähyydestä. Suurin osa selälleen jääneistä eli toonista liikkumattomuutta ilmaiseista linnuista oli nuoria yksilöitä, ja toisaalta myös naaraita. Mahdollisesti nuoret yksilöt ilmaisevat herkemmin pelkoa, mutta aineistoa oli niin vähän, että tämä jää spekulointiasteelle.

Tulosteni perusteella näyttää, että vaikka persoonallisuuskokeiden sisällä oli paljon yksilövaihtelua, vaihtelun välillä ei ole yhteyttä, eikä se johtunut puhtaasti asiayhteydestä riippumattomasta käyttäytymisestä. Yksinkertaistettuna, käyttäytymissyndroomasta eli persoonallisuuspiirteiden yhteisvaihtelusta ei tutkimukseni mukaan ole todisteita. Olen kuitenkin varma, että koeasetelmat olivat hyvin suunniteltuja, ja kokeet tarkasti ja huolellisesti tehtyjä. On siis täysin mahdollista, että jotkin käyttäytymisvasteet eivät yksinkertaisesti korreloi. Ne eivät vain kuvaa samaa persoonallisuuspiirrettä, tai on tietenkin mahdollista, että ne eivät kuvaa ehkä mitään persoonallisuuspiirrettä. Koska kuitenkin olen aiempien tutkimusten perusteella hyvin varma, että tiaisilla persoonallisuuksia tai persoonallisuuspiirteiden yhteisvaihtelua esiintyy, ovat tulokseni kuitenkin todennäköisimmin osoitus siitä, että persoonallisuuskokeiden toistaminen toisistaan riippumattomina, mutta samaa piirrettä mittaavina on vaikeaa. Näin jälkikäteen uskon, että kokeet olivat ehkä riippumattomia, mutta eivät onnistuneesti mitanneet vaihtelua samassa persoonallisuuspiirteessä tai persoonallisuuden osa-alueessa. Jos esimerkiksi lintujen välillä on selvää vaihtelua siinä, kuinka nopeasti ne kotiutuvat kotikoppiinsa ja pitävät sitä turvallisena, se

vaihtelu vaikuttaa puolestaan siihen, miten ne suhtautuvat uuteen esineeseen kyseisessä ympäristössä.

Persoonallisuuskokeiden kannalta voi pohtia myös sitä, kuinka paljon itse pyyntimenetelmä vaikuttaa kokeeseen pyydystettyyn otokseen. Ruokinta-automaattiloukku on paljon käytetty menetelmä lintujen pyytämiseen luonnosta, mutta se ei välttämättä ole luotettava otos luonnossa esiintyvistä yksilövaihtelusta. Kokeissa on aiemmin todettu, että ne lintuyksilöt, jotka menevät loukkuun, ovat jo vääristynyt otos ympäristön lintupopulaatiosta (Garamszegi ym. 2009), joskin pyyntimenetelmän valinnalla voi todennäköisesti vaikuttaa vääristymän merkitsevyyteen (Michelangeli ym. 2016). Mosaiikkihäntäröttötutkimuksessa (*Melomys burtoni*) todettiin myös, että pyyntiloukun ollessa esillä merkittävän kauan, neofobia ehtii laantua ja otos vastaa luonnollista jakaumaa (Jolly ym. 2019). Konneveden tutkimusaseman lintuloukut ovat esillä käytännössä koko ajan, ja niissä on ruokaa aina ruokinnan ollessa käynnissä talvijaksolla. Kaikkein arimpia lintuja lienee silti mahdotonta pyytää tutkimuksiin.

Toisaalta tulee muistaa sekin, että persoonallisuuskokeissa lintu joutuu täysin luonnottomaan tilanteeseen, eli voidaan kyseenalaistaa: kykeneekö se ilmaisemaan ”todellista” persoonallisuuttaan. Esimerkiksi linnun fysiologinen tila on voinut vaikuttaa sen käyttäytymiseen. Vaikka talitiaiset ovat rohkeita ja suoriutuvat annetuista tehtävistä yleensä vähin vaikeuksin, ne varmasti tuntevat stressiä ja pelkoa. Aiemmin on mm. reesusmakakeilla (*Macaca mulatta*) osoitettu, että niiden luonnossa ilmenevät persoonallisuuspiirteet eivät enää pyydystämisen jälkeen laboratorio-oloissa näkyneet yksilöeroina. Laudenslager kumppaneineen (1999) toteaaakin: *”It was concluded that the magnitude of the stress associated with capture overwhelmed the individual difference effects.”*. Pidän todennäköisenä, että stressillä ja sen aiheuttamilla fysiologisilla muutoksilla oli vaikutusta tiaisten persoonallisuuskokeiden tuloksiin, varsinkin, koska koekoppi oli pieni ja itsessään oletettavasti stressiä aiheuttava. Mahdollisesti nimenomaan se, että kokeiden välillä

ei esiinny asiayhteydestä riippumatonta käyttäytymisvaihtelua, on seuraus näistä stressiperäisistä vaikutuksista. Aiemmin on hiirillä todettu, että eläimen pelko ei johdu uudesta ärsykkeestä (eli se ei ilmaise käyttäytymisellään neofobiaa), vaan siitä, että se ei kykene suljetussa tilassa tuomaan julki luontaista uutuudenpelkoon esimerkiksi vapaasti liikkumalla. Voi olla siis mahdotonta erottaa uutuudenpelko siitä pelosta, jota eläin tuntee suljetussa tilassa pelkästään ympäristöstään johtuen (Misslin ja Cigrang 1986). Toisaalta muun muassa sinitiaisten on todettu vankeudessa ilmaisevan samoja persoonallisuuspiirteitä kuin ne tekevät luonnossakin (Herborn ym. 2010). Päätin myös säilyttää aineistossani ne linnut, jotka eivät neofobiakokeissa lähestyneet esinettä tai ruokalautasta lainkaan, vaikka esimerkiksi Herbornin ja kumppaneiden (2010) työssä tällaiset yksilöt oli yksiselitteisesti poistettu aineistosta. Mielestäni myös lähestymättä jättäminen on aito havainto, joka kuvaa toteutunutta käyttäytymistä kyseisessä tilanteessa. Mahdollisesti se oli kuitenkin päätös, jonka seurauksena aineiston tilastollinen tulkinta vaikeutui. Yhteenvetona totean, että vankeudessa toteutettuihin persoonallisuustesteihin tulisi suhtautua kriittisesti, koska niissä eläin on erotettu luonnollisesta ympäristöstään, jossa persoonallisuus on kehittynyt ja jossa sitä luontaisesti ilmaistaan. Näin ollen, vaikka erilaiset laboratoriokokeet ovat optimaalisia käyttäytymisen yksilövaihtelun todentamisessa, niiden hyöty valintamekanismien tulkinnassa voi olla olematon.

Yksilöiden hormonituotannossa on myös eroja - muun muassa talitiaisilla on todettu merkittävää vuodenaikavaihtelua kortikosteroidipitoisuuksissa. Hormonituotanto onkin erittäin plastinen piirre fysiologiassa, joka puolestaan voi vaikuttaa hyvinkin eri tavalla eri yksilöiden käyttäytymiseen (mm. Hau ja Goymann 2015). Esimerkiksi amerikanhömötiäiskokeissa (*Poecile atricapillus*) havaittiin, että yksilöt, joilla on korkea peruskortikosteroidipitoisuus, lähestyvät uusia ruokakohteita nopeammin ja myös hyödynsivät niitä todennäköisemmin. Samassa tutkimuksessa todettiin vuodenaikaisvaihtelua siten, että syksymmällä linnut olivat vähemmän arkoja uusille ruokakohteille kuin aiemmin kauden alussa

(Prasher ym. 2019). Muilla lajeilla on myös todettu vuodenaikavaihtelua niiden yksilökohtaisissa persoonallisuuspiirteissä, esimerkiksi mustavaristen (*Corvus frugilegus*) käyttäytyminen uusia esineitä ja ihmisiä kohtaan vaihtelee vuodenaikasta riippuen (Greggor ym. 2016). Näin voisikin olettaa, että vain osa linnun luontaisesta käyttäytymisestä, sen plastisuudesta ja sen eroista verrattuna muihin yksilöihin on havaittavissa koeolosuhteissa, yhtenä hetkenä yhdessä tilassa. Eri tiaislajeilla tehdyssä kokeessa havaittiin myös, että niiden kokemat saalistuskokemukset vaikuttavat siihen, kuinka varovaisia ne ovat hyökkäämään oudon saaliskohteen kimppuun. Toisin sanoen, käyttäytyminen muuttuu kokemuksen myötä, eli tässä tapauksessa uutuudenpelkoon vaikuttaa myös oppiminen (Adamová-Ježová ym. 2016). Tämä asettaa tietenkin myös koko persoonallisuuden määritelmän koetukselle, eli onko käyttäytyminen ajasta ja tilanteesta riippumatonta, jos vaihtelua kuitenkin sekä esimerkiksi ryhmänä kokonaisuudessa sekä yksilötasolla on selkeästi havaittavissa eri asiayhteyksissä. Toisaalta, jos persoonallisuus määriteltäisiin ennemmin niiksi rajoiksi, joissa yksilön käyttäytyminen voi joustaa, eikä pysyväksi käyttäytymiseksi asiayhteydestä riippumatta, pääsisimme ehkä lähemmäksi luonnossa toteutuvaa todellista vaihtelua.

Tutkimukseni pääkysymys oli, onko makuherkkyyden ja persoonallisuuden välillä yhteyttä. Tulosteni perusteella on selvää, että talitiaisten makuherkkyydessä karvaan klorokiinin suhteen on todella paljon vaihtelua. Pystyin samoin toteamaan vaihtelua tiaisyksilöiden käyttäytymisessä miltei kaikissa persoonallisuuskokeissani. Näiltä osin tutkimukseni seuraa jo persoonallisuuskokeissa aiemmin laajalti (Dingemans ym. 2002, 2003 ja 2004, van Oers ym. 2004, Carere ym. 2005, Nicolaus ym. 2016) havaittua luonnollista vaihtelua talitiaispopulaatiossa myös makuaistin suhteen. Suuresta vaihtelusta huolimatta tilastollisesti merkitsevää korrelaatiota makuherkkyyden ja eri persoonallisuusmittareitteni välillä ei löytynyt. Toisin sanoen, aineistosta selkeästi näkyvät yksilövaihtelut sekä persoonallisuudessa että makuaistissa eivät liity toisiinsa. Syitä tähän voi olla useita. Yksi voi tietenkin olla se, että tulokseni ovat

oikeassa, ja makuerkkyydellä ja persoonallisuudella ei todella ole yhteyttä, vaan ne ovat piirteitä, jotka yksiselitteisesti kehittyvät erikseen. Toinen syy voi olla, että koeasetelmani eivät yksinkertaisesti päässeet käsiksi kunnolla kumpaankaan vaihtelevuuteen niin, että tuloksia voisi verrata toisiinsa tilastollisen merkitsevyyden rajojen sisällä. Mutta vaikka persoonallisuustestit ja makuerkkyys eivät näytä olevan missään yhteydessä toisiinsa tekemissäni kokeissa, tulee muistaa, että aivan kaikki havaittu biologinen vaihtelu ei välittynyt analyysiin saakka. Yksi kolmesta vahvinta klorokiiniliuosta juoneesta linnusta nimittäin osui siihen viiden linnun ryhmään, josta en saanut persoonallisuuskoeaineistoa. Näin ollen on mahdollista, että esimerkiksi reaktiopitoisuuden ja makuerkkyyskokeen eksploraatiivisuuskokeen lähestymisajan yhteys toisiinsa muuttuisi merkittäväksi, kun se nyt jäi tilastollisen merkitsevyyden rajojen taakse ($p = 0,054$). Toisaalta, vaikka yksi havainto olisikin muuttanut tilastollisen merkitsevyyden, kuinka suuri biologinen merkitys sillä oikeasti on? Ja, kuten aiemmin totesin, makuaistin ja persoonallisuuden yhteyden tutkimus on vielä nuorta, tutkimustuloksia on melko vähän, ja ne ovat omaani lukuunottamatta nisäkäsmaailmasta (Dess ja Minor 1996, Macht ja Mueller 2007, Meier ym. 2012, Ashton ym. 2014, Treesukosol ym. 2014, Byrnes ja Hayes 2016, Sagioglou ja Greitemeyer 2016). Myös tulokset ovat olleet ristiriitaisia. On mahdollista, että ristiriitaisuuksia syntyy siksi, että tutkimuksissa on pakko määritellä tiukat rajat haetulle ”pysyvälle käyttäytymiselle asiayhteydestä riippumatta”, joka puolestaan voi olla yksilön käyttäytymisen todellisissa ja mahdollisissa rajoissa hyvinkin kapea ja teennäinen. Tämä lienee asia, johon pääsee toistamalla tutkimuksia, ja hakemalla ne reunaehdot, joiden sisällä molemmat toteutuvat.

Toisaalta näyttää siltä, että mikäli jokin asia talitiaisen makuaistissa havaittuun vaihteluun vaikuttaa, se on todennäköisesti jokin sen fysiologiaan suoremmin liittyvä piirre, kuten esimerkiksi ikä. Tutkimukseni perusteella voin esittää varovaisen arvion, että vanhemmilla linnuilla on taipumusta maistaa karvasta

heikommin kuin nuorilla. Aiemmissa tutkimuksissa onkin osoitettu, että ikä vaikuttaa ainakin linnun makusilmujen määrään (Lindenmaier ja Kare 1959), joten mahdollisesti se vaikuttaa myös itse makuaistiin. Sama pääsuunta on todettu myös muilla eläimillä tehdyissä kokeissa, myös ihmisten makuaistin suhteen (Puputti ym. 2019). Tutkimuksessani nousi esille varsinkin kolme yksilöä, joiden kaikkien makuaisti oli vähintäänkin erikoinen, ja ne näyttivät havaitsevan klorokiinin vasta todella tuhdissa pitoisuudessa. Näissäkin yksilöissä on mielenkiintoista se, että niiden uusintakoe samassa makuherkkyyskokeessa seuraa huomattavasti konservatiivisempaa linjaa, eli toisen kerran samaan kokeeseen jouduttuaan ne maistoivat klorokiinin selkeästi aiemmin. Tämä ilmiö liittyy varmasti oppimiseen, eli linnut osasivat jo odottaa pahaa makua. Tästä syystä käytin analyyseissäni vain ensimmäisen kokeen aineistoa, sillä niin mielenkiintoista kuin oppiminen onkin, sitä olisi ollut vaikea enää ottaa huomioon uusintakokeen analyyseissä. Onkin mielenkiintoista pohtia, johtuuko näiden muutamien yksilöiden makuaistin erilaisuus niiden fysiologiasta vai onko näille aikuisille yksilöille jo kehittynyt oma yksilöllinen makunsa. Näistä kolmesta linnusta vain yksi oli ollut aiemmin joissain tutkimusaseman kokeessa, ja kaksi oli aiemmin rengastamattomia lintuja. Näin ollen ei voi olettaa, että kyse olisi myöskään siitä, että ne olisivat kaikki esimerkiksi olleet jo aiemmin kokeissa olleita lintuja, ja siksi esimerkiksi stressaantuneempia tai välinpitämättömpiä kuin muut linnut.

Muutamia tärkeitä pohdinnan aiheita siihen, kuinka hyvin koe mittasi haluttua seikkaa – eli makuherkkyyttä – löytyy kuitenkin, kun tarkastellaan käyttäytymisen sijasta fysiologiaa. Hiirikokeissa on todettu, että nestehukka vaikuttaa serotoniinijärjestelmän kautta karvaan maun havaitsemiseen, eli todella janoinen hiiri ei enää maista karvautta niin vahvana (Iwai ym. 2015). Nämä muutokset näkyivät solutasolla hiirten aivoissa. Meidän kokeissamme linnut kuitenkin olivat juomatta vain muutamia tunteja, verrattuna Iwain ym. (2015) kokeeseen, jossa hiiret olivat janossa jopa muutaman vuorokauden, eikä juomisaika korreloinut linnun havainnoiman klorokiinipitoisuuden kanssa lainkaan. Emme myöskään voineet

päästä käsiksi yksilökohtaisiin fysiologian eroihin, sillä kokeissa käytetyt linnut palautettiin vahingoittumattomina luontoon. Toisaalta tuoreissa ihmiskokeissa todettiin, että siinä missä nälkä lisää makuherkkyyttä makeaan, suolaiseen ja happamaan, kylläisyys lisää makuherkkyyttä karvaaseen (Hanci ja Altun 2016). Makuherkkyysskoekoiden ajan linnuilla oli tarjolla vapaasti ruokaa, ja arvioisin, että monet niistä käyttivät tilaisuuden hyväkseen ja söivät itsensä kylläisiksi. On siis mahdollista, että mikäli Hancin ja Altunin (2016) havaitsema ilmiö on yleinen, myös lintujen ravitsemustaso on vaikuttanut niiden makuaistiin.

Toinen, mielestäni suurempi ongelma on se, että kokeessani en ottanut huomioon, mitä tapahtuu sen jälkeen, kun karvas maku on havaittu suuontelossa. Jo alan pioneerit Lindenmaier ja Kare (1959) epäilivät, että linnut maistavat makuja muuallakin kuin vain suuontelossa. Vastikään onkin saatu näyttöä siitä, että myös ruoansulatusjärjestelmä maistaa makuja. Miltei kaikissa mahalaukun ja suoliston umpierityssoluissa on samankaltainen makureseptorien ja kemosensoisten signaalien järjestelmä karvaan maun maistamiseen kuin kielen makunystyissä. Mikäli karvaan maun aiheuttava haitallinen aine pääsee suusta ruoansulatusjärjestelmään, kykenee elimistö vielä estämään sen päätyksen verenkiertoon vaikuttamalla muun muassa ruoansulatusjärjestelmän erittämiin hormoneihin (Depoortere 2014, 2015). Kanoilla tehdyissä tutkimuksissa on osoitettu, että myös lintujen ruoansulatusjärjestelmässä on toimivia makureseptoreita (Cheled-Shoval ym. 2015, Mazzoni ym. 2016). Janssen ja Depoortere (2013) puolestaan todistivat, että karvaan maun makureseptorien aktivointi stimuloi greliinin eritystä. Greliini on vatsalaukun limakalvolta erittyvä peptidihormoni, joka esimerkiksi kanoilla ja japaninviiriäisillä (*Coturnix japonica*) aivoselkäydinnesteeseen annosteltuna vähentää sekä ruokahalua että veden juontia, kun taas perifeerisesti annosteltu greliinin vaikutus kanojen ruokahuuon riippui niiden rodusta (Kaiya 2013). Yksinkertaistettuna voi täten olla mahdollista, että linnun kokeissani nielemä karvas klorokiini aktivoi sen ruoansulatuskanavan erittämään greliiniä. Silloin myös linnulle syötetyllä klorokiinillä olisi selkeä

vaikutus niiden haluun syödä ja juoda, ja koelintu ei joisikaan nestettä siksi, että ei olisi janoinen sen sijaan, että se välttelisi pahanmakuista vettä. Villien lintujen suhteen karvaan maun ja sen aikaan saamista mahdollisista greliinivasteista ei tosin tiedetä juuri mitään, mutta viimeaikaiset tutkimukset viittaavat greliinin olevan yleisesti linnuilla ruokahalua vähentävä lukuun ottamatta haukkoja ja mahdollisesti muita petolintuja (Seim ym. 2015). Toisin sanoen, on olemassa vaihtoehto, että linnun käyttäytyminen voidaan tämän tiedon valossa tulkita fysiologisenä reaktiona, ei käyttäytymisen yksilökohtaisena vaihteluna. Mekanismin mahdollisesta merkityksestä ei tiedetä vielä riittävästi, mutta se on hyvä pitää mielessä, kun eläimen motivaatiota syömiseen tai oppimista saaliskohteiden suhteen tutkitaan mm. karvailla mauilla kuten klorokiinillä. Se herättää myös pohtimaan, kuinka suuri osa esimerkiksi persoonallisuuden vaihtelusta selittyy eläimen fysiologialla ja niiden geneettisillä eroilla.

Muitakin huomioitavia seikkoja ja mahdollisia ongelmakohtia tutkimukseni suhteen on toki olemassa. Yksi melko ilmiselvä on se, että talitiaisilla on ravintovaliossaan vuodenaikavaihtelua (esimerkiksi Vel'ký ym. 2011). On mahdollista, että vaihtelu ruokavaliostategiassa heijastuu myös makuaistiin, ja näin ollen karvaan maun maistamisessa esiintyy myös vuodenaikavaihtelua. Lisäksi yksi mahdollinen hormonitasapainoon liittyvä ongelma on se, että jo mainitun greliinin on todettu vastakuoriutuneilla kanoilla lisäävän plasman kortikosterolin määrää (Kaiya ym. 2002) sekä levottomuutta (Saito ym. 2002). Carvajal ym. (2009) osoittivat samansuuntaisesti, että aivo-selkäydinnesteeseen lisätty greliini lisää levottomuutta ja muistijäljen muodostumista. On epätodennäköistä, että karvas maku voisi näin greliiniaineenvaihdunnan kautta vaikuttaa sekä talitiaisten oppimiseen että esimerkiksi persoonallisuuskokeisiin, mutta toki se mahdollista on.

5 JOHTOPÄÄTÖKSET

Tutkimuksestani käy ilmi, että talitiaisten makuherkkyyden ja persoonallisuuden välillä ei ole yhteyttä, vaan todennäköisesti kyse on kahdesta erikseen kehittyneestä piirteestä. Makuaistin herkkyyden havaittu yksilövaihtelu ei täten vertaudu tiaisten henkiseen herkkyyteen, jota voisi esimerkiksi mitata neofobia tai varovaisuus uudessa ympäristössä. Tulokseni osoittavat kuitenkin sen, että biologinen vaihtelu yksilöiden makuaistin herkkyydessä on suurta; on selvää, että talitiaisella on karvaan maun suhteen hyvä ja yksilöittäin paljon vaihteleva makuaisti. Lisäksi varovaisesti arvioiden nuoremmat linnut näyttivät olevan herkempiä klorokiinin karvauudelle kuin aikuiset linnut. Samankaltaista laajaa yksilöiden välistä vaihtelua löytyi myös persoonallisuuskokeitteni sisällä. Tutkimukseni kysymys oli kuitenkin se, onko eri persoonallisuuskokeiden välillä yhteyttä, ja vain yksi tilastollisesti merkitsevä persoonallisuuskokeiden välinen korrelaatio havaittiin. Laajemmasta talitiaisten persoonallisuuspiirteiden yhteisvaihtelusta eli käyttäytymissyndroomasta (*behavioural syndrome*) en sen sijaan saanut todisteita.

KIITOKSET

Yhteenvetona haluan todeta, että tämä tutkimus on todellakin ”opinnäyte”. Sitä oppimisen ja aivotyön määrää, joka työhön meni, olisi ollut ennakkoon mahdotonta arvailla. Tätä on ekologia. Ajatukseni summaa melko tahdikkaasti etologi Jonathan Balcombe (2010):

” They [animals] are not just living things; they are beings with lives... that makes all the difference in the world...next time you are outside...notice the first bird you see...you are beholding a unique individual with personality traits, an emotional profile, and a library of knowledge built on experience...what you are witnessing is not just biology, but a biography.”

Kiitän ohjaajiani Johanna Mappesia ja Janne Valkosta heidän erinomaisen tasokkaasta ja innostavasta avustaan sekä siitä kannustavasta ilmapiiristä, jossa minulla oli ilo työtäni tehdä. Erikoiskiitos Jannelle pelastuksesta niinä synkkinä hetkinä, jolloin tilastotiede oli vetää pidemmän korren. Luottamuksenne Wanhan Pierun valmistumiseen on ollut liikuttavaa! Kiitokset myös Hannah Rowlandille, joka uskoi menetelmänsä meidän käyttöömme makuherkkyystestissä, sekä Leena Lindströmille, joka aikoinaan lähetti kaiken muuttavan sähköpostin. Koko Konneveden tutkimusaseman porukalle lähetän lämpimät halaukset – ilman heidän työtään, apuaan ja tukeaan meidän tutkimuksistamme ei tulisi mitään. Kiitollisuudenvelkaan jään myös ystäväilleni Helinälle, Sinille, Liisalle sekä Kaijamarille, jotka tekivät työpäivistä kerrassaan mahtavia. Työni sai taloudellista tukea Suomen Akatemian Biologisten vuorovaikutusten huippututkimusyksiköltä, josta olen kiitollinen. Kuitenkin kaikkein suurimmat kiitokset esitän perheelleni, ja varsinkin sielunpuolikkaalleni Jukalle, joka uskoi minuun silloinkin, kun en edes itse uskonut.

KIRJALLISUUS

- Adamová-Ježová, D., Hospodková, E., Fuchsová, L., Štys, P. & Exnerová, A. 2016. Through experience to boldness? Deactivation of neophobia towards novel and aposematic prey in three European species of tits (Paridae). *Behavioural Processes* 131: 24–31.
- Aristoteles. 2012. Sielusta teoksessa *Sielusta/Pieniä tutkielmia (Teokset V)*. Gaudeamus, Helsinki.
- Ashton, M. C., Pilkington, A. C., & Lee, K. 2014. Do prosocial people prefer sweet-tasting foods? An attempted replication of Meier, Moeller, Riemer-Peltz, and Robinson (2012). *Journal of Research in Personality* 52: 42–46.
- Atwell, J. W., Cardoso, G. C., Whittaker, D. J., Campbell-Nelson, S., Robertson, K. W. & Ketterson, E. D. 2012. Boldness behavior and stress physiology in a novel urban environment suggest rapid correlated evolutionary adaptation. *Behavioral Ecology* 23(5): 960–969.

- Auersberg, A. M. I. 2015. Exploration Technique and Technical Innovations in Corvids and Parrots. Teoksessa: Kaufman, A. B., & Kaufman, J. C. (toim.), *Animal creativity and innovation*. Academic Press. Oxford, Iso-Britannia, pp. 45–72.
- Bachmanov, A., Bosak, N., Lin, C., Matsumoto, I., Ohmoto, M., Reed, D. & Nelson, T. 2014. Genetics of taste receptors. *Current pharmaceutical design*, 20(16): 2669–2683.
- Balcombe, J. 2010. *Second nature: The inner lives of animals*. Palgrave Macmillan, Lontoo.
- Baldwin, M. W., Toda, Y., Nakagita, T., O'Connell, M. J., Klasing, K. C., Misaka, T., Edwards, S.V. & Liberles, S. D. 2014. Evolution of sweet taste perception in hummingbirds by transformation of the ancestral umami receptor. *Science* 345(6199): 929–933.
- Barnett, C.A., Skelhorn, J., Bateson, M. & Rowe, C. 2012. Educated predators make strategic decisions to eat defended prey according to their toxin content. *Behavioral Ecology* 23(2): 418–424.
- Barnett, C. A., Bateson, M. & Rowe, C. 2007. State-dependent decision making: educated predators strategically trade off the costs and benefits of consuming aposematic prey. *Behavioral Ecology* 18(4): 645–651.
- Barnett, S. A. 1958. Experiments on 'neophobia' in wild and laboratory rats. *British journal of psychology* 49(3): 195–201.
- Behrens M., Korsching S. & Meyerhof W. 2014. Tuning properties of avian and frog bitter taste receptors dynamically fit gene repertoire sizes. *Molecular biology and evolution* 31(12): 3216–3227.
- Bell, A. M. 2005. Behavioural differences between individuals and two populations of stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Journal of evolutionary biology* 18(2): 464–473.
- Bell, A. M. 2007. Evolutionary biology: animal personalities. *Nature* 447(7144): 539–540.
- Bell, A. M. & Sih, A. 2007. Exposure to predation generates personality in threespined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ecology letters* 10(9): 828–834.
- Blaszczyk, M. B. 2020. Primates got personality, too: Toward an integrative primatology of consistent individual differences in behavior. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*. 29(2): 56–67.
- Breslin, P.A. 2013. An evolutionary perspective on food and human taste. *Current Biology* 23(9): 409–418.

- Brosnan, S. F., Hopper, L. M., Richey, S., Freeman, H. D., Talbot, C. F., Gosling, S. D. & Schapiro, S. J. 2015. Personality influences responses to inequity and contrast in chimpanzees. *Animal behaviour* 101: 75–87.
- Brown, M. J. & Jones, D. N. 2016. Cautious Crows: Neophobia in Torresian Crows (*Corvus orru*) Compared with Three Other Corvids in Suburban Australia. *Ethology* 122(9): 726–733.
- Budaev, S. 1997. "Personality" in the guppy (*Poecilia reticulata*): A correlational study of exploratory behavior and social tendency. *Journal of comparative psychology* 111(4): 399–411.
- Burt, H.E. & Giltz, M.L. 1973. Personality as a Variable in the Behaviour of Birds. *The Ohio Journal of Science* 73: 65–82.
- Burt, H.E. & Giltz, M.L., 1969a. A statistical analysis of blackbird aggressiveness. *The Ohio Journal of Science* 69: 58–62.
- Burt, H. E. & Giltz, M. L. 1969b. Measurement of complacency in blackbirds. *The Ohio Journal of Science*. 69: 109–114.
- Byrnes, N. K. & Hayes, J. E. 2016. Behavioral measures of risk taking, sensation seeking and sensitivity to reward may reflect different motivations for spicy food liking and consumption. *Appetite* 103: 411–422.
- Careau, V., Réale, D., Humphries, M. M. & Thomas, D. W. 2010. The pace of life under artificial selection: personality, energy expenditure, and longevity are correlated in domestic dogs. *The American Naturalist* 175(6): 753–758.
- Carere, C., Drent, P. J., Privitera, L., Koolhaas, J. M. & Groothuis, T. G. 2005. Personalities in great tits, *Parus major*: stability and consistency. *Animal Behaviour* 70(4): 795–805.
- Carere, C. & Maestripieri, D. 2013. Introduction: animal personalities: who cares and why. Teoksessa: Carere, C., & Maestripieri, D. (toim.). *Animal personalities: Behavior, physiology, and evolution*. Chicago, IL: University of Chicago Press. pp. 1–9.
- Carle, T., Yamashita, T. & Yamawaki, Y. 2015. Aversion for bitter taste reveals sexual differences in alimentary strategies in a praying mantis. *Animal Behaviour* 106: 79–87
- Carvajal, P., Carlini, V. P., Schiöth, H. B., de Barioglio, S. R. & Salvatierra, N. A. 2009. Central ghrelin increases anxiety in the Open Field test and impairs retention memory in a passive avoidance task in neonatal chicks. *Neurobiology of learning and memory* 91(4): 402–407.
- Chandrashekar, J., Mueller, K.L., Hoon, M.A., Adler, E., Feng, L., Guo, W., Zuker, C.S. & Ryba, N.J. 2000. T2Rs function as bitter taste receptors. *Cell* 100(6): 703–711.

- Chang, A. T. & Sih, A. 2013. Multilevel selection and effects of keystone hyperaggressive males on mating success and behavior in stream water striders. *Behavioral Ecology* 24(5): 1166–1176.
- Chatelain, M., Halpin, C.G. & Rowe, C., 2013. Ambient temperature influences birds' decisions to eat toxic prey. *Animal behaviour* 86(4): 733–740.
- Cheled-Shoval, S. L., Druyan, S. & Uni, Z. 2015. Bitter, sweet and umami taste receptors and downstream signaling effectors: Expression in embryonic and growing chicken gastrointestinal tract. *Poultry science* 94(8): 1928–1941.
- Clark, L., Hagelin, J. & Werner, S. 2014. The Chemical Senses in Birds. Teoksessa: Scanes, C.G. (toim.) *Sturkie's avian physiology*. Academic Press. pp. 89–111
- Coates, W. D., Hale, R. & Morrongiello, J. R. 2019. Dispersal decisions and personality in a freshwater fish. *Animal Behaviour* 157: 209–218.
- Colchester, C. & Harrison, N. M. 2016. Personality in blue tits (*Cyanistes caeruleus*) and its effect on their breeding success. *Ethology* 122(8): 695–701.
- Corey, D. T. 1978. The determinants of exploration and neophobia. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 2(4): 235–253.
- Cowan, P. E. 1977. Neophobia and neophilia: new-object and new-place reactions of three *Rattus* species. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 91(1): 63.
- Dall, S. R. & Griffith, S. C. 2014. An empiricist guide to animal personality variation in ecology and evolution. *Frontiers in Ecology and Evolution* 2: 3.
- Darwin, C. 1872. *The Expression of the Emotion in Man and Animals*. John Murray, London.
- Davis, J.K., Lowman, J.J., Thomas, P.J., ten Hallers, B.F., Koriabine, M., Huynh, L.Y., Maney, D.L., de Jong, P.J., Martin, C.L., Thomas, J.W. & NISC Comparative Sequencing Program 2010. Evolution of a bitter taste receptor gene cluster in a New World sparrow. *Genome biology and evolution* 2: 358–370.
- Dawkins, R. 2008. *The Oxford book of modern science writing*. Oxford University Press. Oxford
- Depoortere, I. 2015. Taste receptors in the gut tune the release of peptides in response to nutrients. *Peptides* 66: 9–12.
- Depoortere, I. 2014. Taste receptors of the gut: emerging roles in health and disease. *Gut* 63(1): 179–190.
- Dess, N. K. & Minor, T. R. 1996. Taste and emotionality in rats selectively bred for high versus low saccharin intake. *Animal Learning & Behavior* 24(1): 105–115.

- 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(6): 929–938.
- 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. Series B: Biological Sciences* 270(1516): 741–747.
- 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(1541): 847–852.
- Dingemanse, N. J., Wright, J., Kazem, A. J., Thomas, D. K., Hickling, R. & Dawnay, N. 2007. Behavioural syndromes differ predictably between 12 populations of three-spined stickleback. *Journal of Animal Ecology* 76(6): 1128–1138.
- Dingemanse, N. J. & Réale, D. 2005. Natural selection and animal personality. *Behaviour* 142(9–10): 1159–1184.
- Dingemanse, N. J., Kazem, A. J., Réale, D. & Wright, J. 2010. Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology & Evolution* 25(2): 81–89.
- Dong, D., Jones, G. & Zhang, S. 2009. Dynamic evolution of bitter taste receptor genes in vertebrates. *BMC Evolutionary biology* 9(1): 1.
- Drent, P. J., Verbeek, M. E. & Boon, A. 1996. Exploration, aggressive behaviour and dominance in pair-wise confrontations of juvenile male great tits. *Behaviour* 133(11–12): 945–963.
- Drent, P. J., Oers, K. V. & Noordwijk, A. J. V. 2003. Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270(1510): 45–51.
- Drent, P. J., van Noordwijk, A. J., van Oers, K., de Jong, G. & Kempenaers, B. 2005. Contribution of genetics to the study of animal personalities: a review of case studies. *Behaviour* 142(9–10): 1185–1206.
- Drewnowski, A. 1997. Taste preferences and food intake. *Annual review of nutrition* 17(1): 237–253.
- Duckworth, R. A. 2010. Evolution of personality: developmental constraints on behavioral flexibility. *The Auk* 127(4): 752–758.
- Duffy V.B. 2007. Variation in oral sensation: implications for diet and health. *Current opinion in gastroenterology* 23: 171–177.
- Exnerova, A., Svádová, K. H., Fučíková, E., Drent, P., & Štys, P. 2010. Personality matters: individual variation in reactions of naive bird predators to aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277(1682): 723–728.

- Fahey, J.W., Zalcmann, A.T. & Talalay, P. 2001. The chemical diversity and distribution of glucosinolates and isothiocyanates among plants. *Phytochemistry* 56(1): 5–51.
- Ferreira, A. M., Marques, A. T., Bhide, M., Cubric-Curik, V., Hollung, K., Knight, C. H., Raundrup, K., Lippolis, J., Palmer, M., Sales-Baptista, E., Araújo, S. S. & de Almeida A. M. 2015. Sequence Analysis of Bitter Taste Receptor Gene Repertoires in Different Ruminant Species. *PloS one*, 10(6), e0124933, doi: 10.1371/journal.pone.0124933.
- Field, K. L., Bachmanov, A. A., Mennella, J. A., Beauchamp, G. K. & Kimball, B. A. 2009. Protein hydrolysates are avoided by herbivores but not by omnivores in two-choice preference tests. *PloS one* 4(1), e4126, doi: 10.1371/journal.pone.0004126.
- Field, K. L., Beauchamp, G. K., Kimball, B. A., Mennella, J. A. & Bachmanov, A. A. 2010. Bitter avoidance in guinea pigs (*Cavia porcellus*) and mice (*Mus musculus* and *Peromyscus leucopus*). *Journal of Comparative Psychology* 124(4): 455.
- Fischer, C. P., Franco, L. A. & Romero, L. M. 2016. Are novel objects perceived as stressful? The effect of novelty on heart rate. *Physiology & behavior* 161: 7–14.
- Fischler, W., Kong, P., Marella, S. & Scott, K. 2007. The detection of carbonation by the *Drosophila* gustatory system. *Nature* 448(7157): 1054–1057.
- Freeman, H. D. & Gosling, S. D. 2010. Personality in nonhuman primates: a review and evaluation of past research. *American journal of primatology* 72(8): 653–671.
- Gaillard, D., Laugerette, F., Darcel, N., El-Yassimi, A., Passilly-Degrace, P., Hichami, A., Khan, N.A., Montmayeur, J-P. & Besnard, P. 2008. The gustatory pathway is involved in CD36-mediated orosensory perception of long-chain fatty acids in the mouse. *The FASEB Journal* 22(5): 1458–1468.
- Gallup, G. G. 1979. Tonic immobility as a measure of fear in domestic fowl. *Animal Behaviour*. 27(1): 316–317.
- Garai, C., Weiss, A., Arnaud, C. & Furuichi, T. 2016. Personality in wild bonobos (*Pan paniscus*). *American journal of primatology* 78(11): 1178–1189.
- Garamszegi, L. Z., Eens, M. & Török, J. 2009. Behavioural syndromes and trappability in free-living collared flycatchers, *Ficedula albicollis*. *Animal Behaviour* 77(4): 803–812.
- Gleiser, C.A., Bay, W.W., Dukes, T.W., Brown, R.S., Read, W.K. & Pierce, K.R. 1968. Study of chloroquine toxicity and a drug-induced cerebrosplinal lipodystrophy in swine. *The American journal of pathology* 53(1): 27.
- Glendinning, J. 2015. Relating taste receptor function to feeding ecology and evolution: a cautionary tale. *Chemical Senses* 40(3): 227–227.

- Glendinning, J. I. 2007. How do predators cope with chemically defended foods? *The Biological Bulletin* 213(3): 252–266.
- Glendinning, J.I. 1994. Is the bitter rejection response always adaptive? *Physiology & behavior* 56(6): 1217–1227.
- Greenberg, R. 1983. The role of neophobia in determining the degree of foraging specialization in some migrant warblers. *The American Naturalist* 122(4): 444–453.
- Greenberg, R. & Mettke-Hofmann, C. 2001. Ecological aspects of neophobia and neophilia in birds. Teoksessa: Nolan, V. & Thompson, C. (toim.), *Current ornithology*, Springer, Boston, MA, pp. 119–178.
- Greggor, A. L., Jolles, J. W., Thornton, A. & Clayton, N. S. 2016. Seasonal changes in neophobia and its consistency in rooks: the effect of novelty type and dominance position. *Animal Behaviour* 121: 11–20.
- Gyuris, E., Feró, O. & Barta, Z. 2012. Personality traits across ontogeny in firebugs, *Pyrrhocoris apterus*. *Animal behaviour* 84(1): 103–109.
- Hanci, D. & Altun, H. 2016. Hunger state affects both olfactory abilities and gustatory sensitivity. *European Archives of Oto-Rhino-Laryngology* 273: 1637–1641
- Hannaway, C. 2008. Biomedicine in the twentieth century: practices, policies, and politics (Vol. 72). IOS Press, Alankomaat.
- Harriman, A. E. & Fry, E. G. 1990. Solution acceptance by common ravens (*Corvus corax*) given two-bottle preference tests. *Psychological Reports* 67: 19–26.
- Hau, M. & Goymann, W. 2015. Endocrine mechanisms, behavioral phenotypes and plasticity: known relationships and open questions. *Frontiers in Zoology* 12(1): 1–15.
- Heinrich, B., Marzluff, J. & Adams, W. 1995. Fear and food recognition in naive common ravens. *The Auk* 112(2): 499–503.
- Herborn, K. A., Macleod, R., Miles, W. T., Schofield, A. N., Alexander, L. & Arnold, K. E. 2010. Personality in captivity reflects personality in the wild. *Animal Behaviour* 79(4): 835–843.
- Hickman, C., Roberts, L., Larson, A. & l'Anson, H. 2004. *Integrated principles of Zoology* (12th ed.). McGraw-Hill, New York.
- Hämäläinen, L., Mappes, J., Thorogood, R., Valkonen, J. K., Karttunen, K., Salmi, T. & Rowland, H. M. 2020. Predators' consumption of unpalatable prey does not vary as a function of bitter taste perception. *Behavioral Ecology* 31(2): 383–392.
- Hämäläinen, L., Rowland, H. M., Mappes, J. & Thorogood, R. 2019. The effect of social information from live demonstrators compared to video playback on blue tit foraging decisions. *PeerJ*, 7, e7998. doi: 10.7717/peerj.7998.

- Ibáñez, A., Martín, J., Gazzola, A. & Pellitteri-Rosa, D. 2018. Freshwater turtles reveal personality traits in their antipredatory behaviour. *Behavioural processes* 157: 142–147.
- Inoshita, T. & Tanimura, T. 2006. Cellular identification of water gustatory receptor neurons and their central projection pattern in *Drosophila*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103(4): 1094–1099.
- Iwai, M., Muroi, Y., Kinoshita, K.I. & Ishii, T. 2015. Serotonin modulates the dehydration-induced changes in tolerance for bitter water. *Physiology & Behavior* 151: 545–550.
- Janssen, S. & Depoortere, I. 2013. Nutrient sensing in the gut: new roads to therapeutics? *Trends in Endocrinology & Metabolism* 24(2): 92–100.
- Jiang, P., Josue, J., Li, X., Glaser, D., Li, W., Brand, J. G., Margolskee, R.F., Reed, D.P. & Beauchamp, G. K. 2012. Major taste loss in carnivorous mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109(13): 4956–4961.
- Jolly, C.J., Webb, J.K., Gillespie, G.R., Hughes, N.K. & Phillips, B.L. 2019. Bias averted: personality may not influence trappability. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 73: 129
- Jones, R.B. 1992. The nature of handling immediately prior to test affects tonic immobility fear reactions in laying hens and broilers. *Applied Animal Behaviour Science* 34(3): 247–254.
- Jones, R.B. 1986. The tonic immobility reaction of the domestic fowl: a review. *World's Poultry Science Journal* 42(1): 82–96.
- Jonsson, L. 2003. *European linnut*. Eurolitho S.p.A., Italia.
- Kaiya, H., Kangawa, K. & Miyazato, M. 2013. Update on ghrelin biology in birds. *General and Comparative Endocrinology* 190: 170–175.
- Kaiya, H., Van Der Geyten, S., Kojima, M., Hosoda, H., Kitajima, Y., Matsumoto, M., Geelissen, S., Darras, V.M. & Kangawa, K. 2002. Chicken ghrelin: purification, cDNA cloning, and biological activity. *Endocrinology* 143(9): 3454–3463.
- Kelleher, S. R., Silla, A. J. & Byrne, P. G. 2018. Animal personality and behavioral syndromes in amphibians: a review of the evidence, experimental approaches, and implications for conservation. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 72(5): 79.
- Kern, E. M., Robinson, D., Gass, E., Godwin, J. & Langerhans, R. B. 2016. Correlated evolution of personality, morphology and performance. *Animal behaviour* 117: 79–86.
- Ketterson, E. D. & Nolan, Jr, V. 1999. Adaptation, exaptation, and constraint: a hormonal perspective. *The American Naturalist* 154(1): 4–25.

- Konttinen, P., Pietiäinen, H., Huttunen, K., Karell, P., Kolunen, H. & Brommer, J. E. 2009. Aggressive Ural owl mothers recruit more offspring. *Behavioral Ecology* 20(4): 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(7): 925–935.
- Korsten, P., Van Overveld, T., Adriaensen, F. & Matthysen, E. 2013. Genetic integration of local dispersal and exploratory behaviour in a wild bird. *Nature Communications* 4(1): 1–7.
- Krebs, J.R., 1980. Flocking and feeding in the Great Tit: a reply to Baker. *The American Naturalist* 115(1): 147–149.
- Krebs, J.R. & Davies, N.B. 1989. *An Introduction to Behavioral Ecology*. 4th ed. Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- Kudo, K., Nishimura, S. & Tabata, S. 2008. Distribution of taste buds in layer-type chickens: scanning electron microscopic observations. *Animal Science Journal* 79: 680–685.
- Kudo, K-i., Shiraishi, J-i., Nishimura, S., Bungo, T. & Tabata, S. 2010. The number of taste buds is related to bitter taste sensitivity in layer and broiler chickens. *Animal Science Journal* 81(2): 240–244.
- Lalueza-Fox, C., Gigli, E., de la Rasilla, M., Fortea, J. & Rosas, A. 2009. Bitter taste perception in Neanderthals through the analysis of the TAS2R38 gene. *Biology letters* 5(6): 809–811.
- Laudenslager, M.L., Rasmussen, K.L., Berman, C.M., Lilly, A.A., Shelton, S.E., Kalin, N.H. & Suomi, S.J. 1999. A preliminary description of responses of free-ranging rhesus monkeys to brief capture experiences: behavior, endocrine, immune, and health relationships. *Brain, behavior, and immunity* 13(2): 124–137.
- Lee, T. J., Marples, N. M. & Speed, M. P. 2010. Can dietary conservatism explain the primary evolution of aposematism? *Animal Behaviour* 79(1): 63–74.
- Lei, W., Ravoninjohary, A., Li, X., Margolskee, R.F., Reed, D.R., Beauchamp, G.K. & Jiang, P., 2015. Functional Analyses of Bitter Taste Receptors in Domestic Cats (*Felis catus*). *PloS one* 10(10), e0139670, doi: 10.1371/journal.pone.0139670.
- Liebl, A. L., & Martin, L. B. 2014. Living on the edge: range edge birds consume novel foods sooner than established ones. *Behavioral Ecology* 25(5): 1089–1096.
- Liman, E. R., Zhang, Y. V. & Montell, C. 2014. Peripheral coding of taste. *Neuron* 81(5): 984–1000.
- Lindenmaier, P. & Kare, M.R. 1959. The taste end-organs of the chicken. *Poultry Science* 38: 545–550.

- Lindstedt, C., Lindström, L. & Mappes, J. (2008). Hairiness and warning colours as components of antipredator defence: additive or interactive benefits? *Animal Behaviour* 75(5): 1703–1713.
- Macht, M. & Mueller, J. (2007). Increased negative emotional responses in PROP supertasters. *Physiology & behavior* 90(2): 466–472.
- Mappes, J., Marples, N. & Endler, J. A. (2005). The complex business of survival by aposematism. *Trends in ecology & evolution* 20(11): 598–603.
- Marples, N. M., Quinlan, M., Thomas, R. J. & Kelly, D. J. (2007). Deactivation of dietary wariness through experience of novel food. *Behavioral Ecology* 18(5): 803–810.
- Marples, N. M., Kelly, D. J. & Thomas, R. J. (2005). Perspective: the evolution of warning coloration is not paradoxical. *Evolution* 59(5): 933–940.
- Marples, N. M. & Kelly, D. J. (1999). Neophobia and dietary conservatism: two distinct processes? *Evolutionary Ecology* 13(7–8): 641–653.
- Marples, N. M. & Brakefield, P. M. (1995). Genetic variation for the rate of recruitment of novel insect prey into the diet of a bird. *Biological Journal of the Linnean Society* 55(1): 17–27.
- Masi, S., Asselain, N., Robelin, L., Bourgeois, A., Hano, C., Dousseau, G., Sain Jalme, M. & Krief, S. (2013). Response to bitter substances in primates: Roles of diet tendency and weaning age. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience* 13(4): 916–929.
- Mason, J. R., & Clark, L. 2000. The chemical senses in birds. *Teoksessa: Whittow, G. C. (toim.). Sturkie's Avian Physiology. Academic Press pp. 39–56.*
- Matson, K. D., Millam, J. R. & Klasing, K. C. (2004). Cockatiels (*Nymphicus hollandicus*) reject very low levels of plant secondary compounds. *Applied Animal Behaviour Science* 85(1–2): 141–156.
- Mazzoni, M., Bombardi, C., Vallorani, C., Sirri, F., De Giorgio, R., Caio, G., Grandis, A, Sternini, C. & Clavenzani, P. (2016). Distribution of α -transducin and α -gustducin immunoreactive cells in the chicken (*Gallus domesticus*) gastrointestinal tract. *Poultry science* 95(7): 1624–1630.
- McGlothlin, J. W. & Ketterson, E. D. (2008). Hormone-mediated suites as adaptations and evolutionary constraints. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363(1497): 1611–1620.
- McMahon, K., Conboy, A., O'Byrne-White, E., Thomas, R. J. & Marples, N. M. (2014). Dietary wariness influences the response of foraging birds to competitors. *Animal Behaviour* 89: 63–69.

- Meier, B. P., Moeller, S. K., Riemer-Peltz, M. & Robinson, M. D. (2012). Sweet taste preferences and experiences predict prosocial inferences, personalities, and behaviors. *Journal of Personality and Social Psychology* 102(1): 163.
- Mennella, J. A. (2014). Ontogeny of taste preferences: basic biology and implications for health. *The American journal of clinical nutrition* 99(3): 704–711.
- Mettke-Hofmann, C., Wink, M., Winkler, H. & Leisler, B. (2005). Exploration of environmental changes relates to lifestyle. *Behavioral Ecology* 16(1): 247–254.
- Mettke-Hofmann, C., Lorentzen, S., Schlicht, E., Schneider, J. & Werner, F. (2009). Spatial neophilia and spatial neophobia in resident and migratory warblers (*Sylvia*). *Ethology* 115(5) 482–492.
- Meyerhof, W., Batram, C., Kuhn, C., Brockhoff, A., Chudoba, E., Bufe, B., Appendino, G. & Behrens, M. 2010. The molecular receptive ranges of human TAS2R bitter taste receptors. *Chemical senses* 35(2): 157–170.
- Michelangeli, M., Wong, B. B. & Chapple, D. G. 2016. It's a trap: sampling bias due to animal personality is not always inevitable. *Behavioral Ecology* 27(1): 62–67.
- Michelangeli, M., Chapple, D. G., Goulet, C. T., Bertram, M. G. & Wong, B. B. 2018. Behavioral syndromes vary among geographically distinct populations in a reptile. *Behavioral Ecology* 30(2): 393–401.
- Miller, I. J. & Reedy, F. E. 1990. Variations in human taste bud density and taste intensity perception. *Physiology & Behavior* 47(6): 1213–1219.
- Mills, A. D. & Faure, J. M. 2000. Ease of capture in lines of Japanese quail (*Coturnix japonica*) subjected to contrasting selection for fear or sociability. *Applied Animal Behaviour Science* 69(2): 125–134.
- Minderman, J., Reid, J. M., Evans, P. G. & Whittingham, M. J. 2009. Personality traits in wild starlings: exploration behavior and environmental sensitivity. *Behavioral Ecology* 20(4): 830–837.
- Misslin, R. & Cigrang, M. 1986. Does neophobia necessarily imply fear or anxiety? *Behavioural processes* 12(1): 45–50.
- Morinay, J., Daniel, G., Gustafsson, L. & Doligez, B. 2019. No evidence for behavioural syndrome and genetic basis for three personality traits in a wild bird population. *Animal Behaviour* 153: 69–82.
- Nicolaus, M., Tinbergen, J.M., Ubels, R., Both, C. & Dingemanse, N.J. 2016. Density fluctuations represent a key process maintaining personality variation in a wild passerine bird. *Ecology letters* 19: 478–486.
- Nolden, A. A., McGeary, J. E. & Hayes, J. E. 2016. Differential bitterness in capsaicin, piperine, and ethanol associates with polymorphisms in multiple bitter taste receptor genes. *Physiology & Behavior* 156: 117–127.

- O'Malley, C. I., Turner, S. P., D'Eath, R. B., Steibel, J. P., Bates, R. O., Ernst, C. W. & Siegford, J. M. 2019. Animal personality in the management and welfare of pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 218, 104821, doi: 10.1016/j.applanim.2019.06.002.
- Ortega, J. C. & Bekoff, M. 1987. Avian play: comparative evolutionary and developmental trends. *The Auk* 104(2): 338–341.
- Partridge, L. 1976. Individual differences in feeding efficiencies and feeding preferences of captive great tits. *Animal Behaviour* 24(1): 230–240.
- Prasher, S., Thompson, M. J., Evans, J. C., El-Nachef, M., Bonier, F. & Morand-Ferron, J. 2019. Innovative consumers: ecological, behavioral, and physiological predictors of responses to novel food. *Behavioral Ecology* 30(5): 1216–1225.
- Pruitt, J. N. 2014. Animal personality: Ecology, behavior, and evolution. *Current Zoology* 60(3): 359–361.
- Puputti, S., Aisala, H., Hoppu, U. & Sandell, M. 2019. Factors explaining individual differences in taste sensitivity and taste modality recognition among Finnish adults. *Journal of Sensory Studies* 34(4), e12506, doi: 10.1111/joss.12506.
- Quinn, J. L. & Cresswell, W. 2005. Personality, anti-predation behaviour and behavioural plasticity in the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Behaviour* 1377–1402.
- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T. & Dingemanse, N. J. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological reviews* 82(2), 291–318.
- Réale, D., Dingemanse, N. J., Kazem, A. J. & Wright, J. 2010. Evolutionary and ecological approaches to the study of personality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365(1560), 3937–3946.
- Reed, D. R., Tanaka, T. & McDaniel, A. H. 2006. Diverse tastes: Genetics of sweet and bitter perception. *Physiology & Behavior* 88(3), 215–226.
- Roudnitzky, N., Behrens, M., Engel, A., Kohl, S., Thalmann, S., Hübner, S., Lossow, K., Wooding, S. P. & Meyerhof, W. 2015. Receptor Polymorphism and Genomic Structure Interact to Shape Bitter Taste Perception. *PLoS Genetics* 11(9), e1005530, doi: 10.1371/journal.pgen.1005530.
- Rowland, H.M., Rockwell Parker, M., Jiang, P., Reed, D.R. & Beauchamp, G.K., 2015. Comparative Taste Biology with Special Focus on Birds and Reptiles. Teoksessa: Doty, R. (Toim.). *Handbook of Olfaction and Gustation* (3rd Ed.). 957–982. Wiley-Blackwell.
- Rowland, H.M., Ruxton, G.D. & Skelhorn, J., 2013. Bitter taste enhances predatory biases against aggregations of prey with warning coloration. *Behavioral Ecology* 24(4):942–948

- Royama, T. 1970. Factors governing the hunting behaviour and selection of food by the great tit (*Parus major* L.). *The Journal of Animal Ecology* 39(3): 619–668.
- Sagioglou, C. & Greitemeyer, T. 2016. Individual differences in bitter taste preferences are associated with antisocial personality traits. *Appetite* 96: 299–308.
- Saito, E. S., Takagi, T., Nakanishi, T., Sashihara, K. & Furuse, M. 2002. Ghrelin activates behavior of neonatal chicks in a short period of post-intracerebroventricular injection. *Journal of Applied Animal Research* 22(1): 33–41.
- Sandell, M.A. & Breslin, P.A. 2006. Variability in a taste-receptor gene determines whether we taste toxins in food. *Current Biology* 16(18): 792–794.
- Schiffman, S. S. 2009. Effects of aging on the human taste system. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1170(1): 725–729.
- Seim, I., Jeffery, P. L., Herington, A. C. & Chopin, L. K. 2015. Comparative analysis reveals loss of the appetite-regulating peptide hormone ghrelin in falcons. *General and Comparative Endocrinology* 216: 98–102.
- Seppälä, A., Voutilainen, P., Mikkola, M., Mäki-Tanila, A., Risku-Norja, H., Soini, K., Vehmasto, E. & Yli-Viikari, A. 2002. *Ympäristö ja eettisyys elintarviketuotannossa - todentamisen ja tuotteistamisen haasteet*. MTT:n selvityksiä 11. Saatavissa <http://urn.fi/URN:ISBN:951-729-691-6>
- Shanbhag, B.A., Ammanna, V.H. & Saidapur, S.K. 2010. Associative learning in hatchlings of the lizard *Calotes versicolor*: taste and colour discrimination. *Amphibia-Reptilia* 31(4): 475–481.
- Shi, P. & Zhang, J. 2006. Contrasting modes of evolution between vertebrate sweet/umami receptor genes and bitter receptor genes. *Molecular biology and evolution* 23(2): 292–300.
- Sih, A., Mathot, K. J., Moirón, M., Montiglio, P. O., Wolf, M. & Dingemanse, N. J. 2015. Animal personality and state-behaviour feedbacks: a review and guide for empiricists. *Trends in ecology & evolution* 30(1): 50–60.
- Sih, A., Cote, J., Evans, M., Fogarty, S. & Pruitt, J. 2012. Ecological implications of behavioural syndromes. *Ecology letters* 15(3): 278–289.
- Sih, A., Bell, A. & Johnson, J.C. 2004a. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *TRENDS in Ecology and Evolution* 19(7): 372–378.
- Sih, A., Bell, A.M., Johnson, J.C. & Ziemba, R.E. 2004b. Behavioral syndromes: an integrative overview. *Quarterly Review of Biology* 79(3): 241–277
- Sih, A. & Bell, A. M. 2008. Insights for behavioral ecology from behavioral syndromes. *Advances in the Study of Behavior* 38: 227–281.

- Skelhorn, J. & Rowe, C. 2006. Prey palatability influences predator learning and memory. *Animal Behaviour* 71(5): 1111–1118.
- Skelhorn, J. & Rowe, C. 2007. Predators' toxin burdens influence their strategic decisions to eat toxic prey. *Current Biology* 17(17): 1479–1483.
- Skelhorn J. & Rowe C. 2010. Birds learn to use distastefulness as a signal of toxicity. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 277(1688): 1729–1734.
- Snell-Rood, E. C. 2013. An overview of the evolutionary causes and consequences of behavioural plasticity. *Animal Behaviour* 85(5): 1004–1011.
- Smith, B. R. & Blumstein, D. T. 2008. Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behavioral Ecology* 19(2): 448–455.
- Sol, D., Griffin, A. S., & Bartomeus, I. 2012. Consumer and motor innovation in the common myna: the role of motivation and emotional responses. *Animal Behaviour* 83(1): 179–188.
- Stamps, J. A. 2007. Growth-mortality tradeoffs and 'personality traits' in animals. *Ecology letters* 10(5): 355–363.
- Suzuki, N., Sugawara, T., Matsui, A., Go, Y., Hirai, H. & Imai, H. 2010. Identification of non-taster Japanese macaques for a specific bitter taste. *Primates* 51(4), 285–289.
- Suzuki, K., Ikebuchi, M. & Okanoya, K., 2013. The impact of domestication on fearfulness: a comparison of tonic immobility reactions in wild and domesticated finches. *Behavioural processes* 100: 58–63.
- Sweeney, K., Gadd, R.D.H., Hess, Z.L., McDermott, D.R., MacDonald, L., Cotter, P., Armagost, F., Chen, J.Z., Berning, A.W., DiRienzo, N. & Pruitt, J.N. 2013 Assessing the Effects of Rearing Environment, Natural Selection, and Developmental Stage on the Emergence of a Behavioral Syndrome. *Ethology* 119(5): 436–447
- Talbot, L.R., 1922. Bird-banding at Thomasville, Georgia, in 1922. *The Auk* 39(3): 334–350.
- Thys, B., Pinxten, R., Raap, T., De Meester, G., Rivera-Gutierrez, H. F. & Eens, M. 2017. The female perspective of personality in a wild songbird: repeatable aggressiveness relates to exploration behaviour. *Scientific Reports* 7(1): 7656.
- Tordoff, M. G., Alarcón, L. K., Valmeki, S. & Jiang, P. 2012. T1R3: a human calcium taste receptor. *Scientific Reports* 2(1): 1–4.
- Toscano, B. J., Gownaris, N. J., Heerhartz, S. M. & Monaco, C. J. 2016. Personality, foraging behavior and specialization: integrating behavioral and food web ecology at the individual level. *Oecologia* 182(1): 55–69.

- Treesukosol, Y., Boersma, G. J., Oros, H., Choi, P., Tamashiro, K. L. & Moran, T. H. 2014. Similarities and differences between “proactive” and “passive” stress-coping rats in responses to sucrose, NaCl, citric acid, and quinine. *Chemical senses* 39(4): 333–342.
- Trillmich, F., Müller, T. & Müller, C. 2018. Understanding the evolution of personality requires the study of mechanisms behind the development and life history of personality traits. *Biology letters* 14(2), 20170740, doi: 10.1098/rsbl.2017.0740.
- Ueda, H. & Kainou, S. 2005. Aversion to quinine is associated with taste sensation in chicks. *The Journal of Poultry Science* 42(3): 254–262.
- van Oers, K. E. E. S. & Naguib, M. A. R. C. 2013. Avian personality. Teoksessa: Carere, C., & Maestripieri, D. (toim.). *Animal personalities: Behavior, physiology, and evolution*. Chicago, IL: University of Chicago Press. pp. 66–95.
- 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(1534): 65–73.
- van Overveld, T., Adriaensen, F. & Matthysen, E. 2011. Postfledging family space use in great tits in relation to environmental and parental characteristics. *Behavioral Ecology* 22(4): 899–907.
- van Overveld, T., Careau, V., Adriaensen, F. & Matthysen, E. 2014. Seasonal-and sex-specific correlations between dispersal and exploratory behaviour in the great tit. *Oecologia* 174(1): 109–120.
- Vel'ký, M., Kanuch, P. & Kristín, A. 2011. Food composition of wintering great tits (*Parus major*): habitat and seasonal aspects. *Folia Zoologica* 60(3): 228.
- Verbeek, M. E., Drent, P. J. & Wiepkema, P. R. 1994. Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. *Animal Behaviour* 48(5): 1113–1121.
- Wang, X., Thomas, S. D. & Zhang, J. 2004. Relaxation of selective constraint and loss of function in the evolution of human bitter taste receptor genes. *Human Molecular Genetics* 13(21): 2671–2678.
- Wang, K. & Zhao, H. 2015. Birds generally carry a small repertoire of bitter taste receptor genes. *Genome Biology and Evolution* 7(9): 2705–2715.
- Ward, A. J., Thomas, P., Hart, P. J. & Krause, J. 2004. Correlates of boldness in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55(6): 561–568.
- Weiss, A., King, J. E. & Figueredo, A. J. 2000. The heritability of personality factors in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Behavior genetics* 30(3): 213–221.

- Wilson, D. S., Clark, A. B., Coleman, K. & Dearstyne, T. 1994. Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends in Ecology & Evolution* 9(11): 442–446.
- Wilson, D. S. 1998. Adaptive individual differences within single populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 353(1366), 199–205.
- Wolf, M. van Doorn, G.S., Leimar, O. & Weissing F.J. 2013 The Evolution of Animal Personalities. Teoksessa: Carere, C., & Maestripieri, D. (toim.). *Animal personalities: Behavior, physiology, and evolution*. Chicago, IL: University of Chicago Press. pp. 252–278.
- Wolf, M. & Weissing, F. J. 2010. An explanatory framework for adaptive personality differences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365(1560): 3959–3968.
- Wolf, M. & Weissing, F. J. 2012. Animal personalities: consequences for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 27(8): 452–461.
- Wooding, S., Bufe, B., Grassi, C., Howard, M. T., Stone, A. C., Vazquez, M., Dunn, D.M., Meyerhof, W., Weiss, R.B. & Bamshad, M. J. 2006. Independent evolution of bitter-taste sensitivity in humans and chimpanzees. *Nature* 440(7086): 930–934.
- Wooding, S., Kim, U. K., Bamshad, M. J., Larsen, J., Jorde, L. B. & Drayna, D. 2004. Natural selection and molecular evolution in PTC, a bitter-taste receptor gene. *The American Journal of Human Genetics* 74(4): 637–646.
- Yarmolinsky, D.A., Zuker, C.S. & Ryba, N.J. 2009. Common sense about taste: from mammals to insects. *Cell* 139(2): 234–244.
- Yeomans, M. R., Tepper, B. J., Rietzschel, J. & Prescott, J. 2007. Human hedonic responses to sweetness: role of taste genetics and anatomy. *Physiology & Behavior* 91(2): 264–273.