

**Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Barbora Žampachová

Opakovatelnost behaviorálních testů osobnosti
Repeatability of behavioural measures of personality

Bakalářská práce

Školitel: doc. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.
Konzultantka: Mgr. Eva Landová, Ph.D.

Praha 2013

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 13.5.2013

Podpis:

Poděkování:

Na tomto místě bych chtěla poděkovat svému školiteli docentu Danielu Fryntovi, za zajímavé téma práce a pomoc se statistickým zpracováním dat, a své školitelce, doktorce Evě Landové, za nedocenitelné rady a pomoc. Velké poděkování patří rovněž doc. RNDr. Karlu Zvárovi, CSc. za pomoc s pochopením statistických principů opakovatelnosti.

Také bych chtěla poděkovat svým rodičům, Pavlovi a Evě Žampachovým, za podporu ve studiu a pochopení.

Abstrakt:

Personalita je koncept, který umožňuje popsat jev, kdy se mezi sebou systematicky liší chování jedinců stejného druhu. S personalitou souvisí chování jako explorace, aktivita, agrese, reakce na nové podněty a socialita. Jedinci se dělí podle explorační strategie na „fast“ a „slow“ explorers, podle agresivity a reakce na stres na „proactive“ a „reactive“ jedince. Pokud se určité skupiny chování objevují společně, mluvíme o behaviorálních syndromech.

Definic personality je mnoho, ale většina z nich má společný požadavek na konzistenci v čase. Nástrojem k měření této konzistence je i tzv. opakovatelnost. Jedná se o výpočet korelace mezi opakováními stejného behaviorálního testu u stejného jedince. K výpočtu se používají buď Spearmanův nebo Pearsonův korelační koeficient, nebo častěji koeficient vnitřní korelace, který ke svému výpočtu používá složky rozptylu získané z ANOVA, GLMM nebo LMM.

Vycházela jsem z předpokladu, že nejlépe opakovatelná budou chování, která vyžadují okamžitou odpověď na aktuální situaci. Pro testování této hypotézy jsem provedla metaanalýzu hodnot opakovatelnosti chování. Zjistila jsem, že nejlépe opakovatelná je agrese a socialita, nejhůře opakovatelná je explorace a boldness. Z dalších faktorů má vliv identita práce, ze které byla hodnota převzata, počet opakování, počet jedinců a metoda, podle které byla opakovatelnost vypočtená. Překvapivě časový odstup mezi testy vliv na výslednou opakovatelnost neměl.

Klíčová slova: personalita, opakovatelnost, agrese, explorace, aktivita

Abstract:

Personality is a concept enabling us to describe the systematical individual differences in behavior. It includes many behaviors, like exploration, activity, aggression, reaction to new stimuli, or sociability. The individuals differing in their exploration strategy are called fast and slow explorers, those differing in the level of aggression and the reaction to stress are called proactive and reactive individuals. If a certain group of behaviors appears together, we talk about behavioral syndromes.

There are many definitions of personality, but most of them share a demand for time consistency. Repeatability is one of the tools for measuring this consistency. It's a correlation among repeated measures of the same individual. It is counted either as Spearman's or Pearson's correlation, or as an intraclass correlation coefficient, using variance components acquired from ANOVA, GLMM, or LMM.

My original assumption was that the most repeatable behaviors are the ones demanding an immediate answer to the current situation. I executed a meta-analysis of the repeatability of behavior to test this hypothesis. I found the highest repeatability in aggression and the lowest in exploration. Other important factors were the identity of the source study, number of repeats, number of tested animals, and the method of calculation of the repeatability. To my surprise I found no effect of the interval between the tests on the repeatability.

Key words: personality, repeatability, aggressive behaviour, exploration, activity

Obsah

1. Úvod.....	2
2. Co je to personalita.....	3
3. Opakovatelnost.....	5
3.1 Co je to opakovatelnost.....	5
3.2 Jak se opakovatelnost počítá.....	6
3.2.1 Koeficient vnitrotřídní korelace (Intraclass correlation coefficient).....	6
3.2.2 Spearmanův korelační koeficient (Spearman rank order correlation).....	7
3.2.3 Výpočet opakovatelnosti pro nenormální rozdělení.....	7
3.3 Význam opakovatelnosti v behaviorálních studiích.....	8
3.4 Co může opakovatelnost ovlivnit.....	9
3.5 Negativní opakovatelnost.....	10
4. Opakovatelnost vybraných druhů chování.....	10
4.1 Metodika zkoumání opakovatelnosti.....	12
4.1.1 Pozorování v terénu a laboratorní pokusy.....	12
4.1.2 Věk pokusných jedinců.....	13
4.1.3 Pohlaví pokusných jedinců.....	13
4.2 Opakovatelnost vybraných chování.....	14
4.2.1 Agrese.....	14
4.2.2 Explorace.....	15
4.2.3 Risk-taking a antipredační chování.....	16
4.2.4 Aktivita.....	17
4.2.5 Boldness a neofobie.....	18
5. Analýza opakovatelnosti.....	19
5.1 Metoda.....	19
5.1.1. Metody statistického výpočtu.....	19
5.2 Výsledky.....	20
5.3 Diskuze.....	22
5.3.1 Diskuze výsledků vlastní analýzy.....	22
5.3.2 Diskuze s literaturou.....	24
6. Závěr.....	25
Seznam literatury.....	27
Příloha 1: Příklad zpracování studie (Kurvers et al. 2009) pro „metaanalýzu“, více dat k dispozici u autorky.....	35

1. Úvod

Personalita zvířat je v poslední době velmi zkoumaným tématem, ale přesto neexistuje jednotná definice tohoto pojmu. Kromě názvu personalita se ještě používá mnoho pojmů, které označují velmi podobné jevy. Obvykle označují skupinu chování v různých situacích, která jsou spolu vzájemně korelovaná. Jedním z požadavků, které má většina těchto pojmů společný, je požadavek na konzistenci chování v čase.

S personalitou souvisí široká škála chování, která se ale rozděluje do pěti základních předpokládaných os chování: reakce na nové stimuly nebo situace, explorace, socialita, agrese a aktivita (Gosling & John 1999). Personalita zahrnuje vlastnosti jako například „smělost“ (boldness) (Wilson et al. 1994), ale i různé strategie vypořádání se stresem (coping styles) (Koolhaas et al. 1999) nebo různé explorační strategie (Verbeek et al. 1994). Také se používá pojem behaviorální syndrom, který neoznačuje ani tak chování konzistentní v čase, ale spíš skupinu několika okruhů chování, které spolu korelují, například tzv. fast explorers sýkorky *Parus major* (tedy ty, které prozkoumávají nové prostředí rychleji) jsou obvykle agresivnější než slow explorers (pomalejší průzkumníci) a mají pomalejší reakce na hrozbu predace (Verbeek et al. 1994).

Vhodným nástrojem ke zkoumání konzistence chování je tzv. opakovatelnost (repeatability) (Bell et al. 2009). Existuje několik statistických metod, jak opakovatelnost počítat, ale jejich společným rysem je vyjádření korelace mezi výsledky jednoho testu, opakovaného na jednom jedinci. K tomuto účelu lze použít buď korelační koeficienty (Spearmanův, Pearsonův) (Nakagawa & Schielzeth 2010), nebo koeficient vnitřní korelace, který využívá složky rozptylu v rámci skupiny (v případě individuální konzistence chování je skupinou soubor výsledků jednotlivých opakování testů u daného jedince) a složku rozptylu mezi skupinami (v tomto případě výsledky všech jedinců) (Lessells & Boag 1987). Složky rozptylu lze získat buď z ANOVA testu nebo pomocí modelů GLMM nebo LMM (Nakagawa & Schielzeth 2010). Opakovatelnost behaviorálního testu také nastavuje horní limit dědivosti, proto je její výpočet zajímavý i z hlediska evoluční biologie (Boake 1989).

Tato práce si pokládá základní otázku: jaká je opakovatelnost vybraných chování, souvisejících s personalitou? Jednoduchá základní hypotéza této práce říká, že nejopakovatelnější budou ta chování, která mají v regulaci chování nejvyšší prioritu a/nebo vyžadují okamžitou reakci na aktuální podnět. Dále má tato práce za cíl pokusit se najít další

faktory, které mohou celkovou opakovatelnost ovlivnit. Pokládám si několik dílčích otázek: je opakovatelnost ovlivněná metodou výpočtu? Je možné, že některé metody hodnotu opakovatelnosti nadsazují? Ovlivňuje opakovatelnost počet opakování behaviorálního testu na jednom jedinci nebo časový odstup mezi nimi? Liší se mezi sebou z hlediska opakovatelnosti chování různé taxony?

První část práce má za cíl představit koncept personality, vybrat chování související s personalitou a zjistit faktory, které by mohly ovlivnit opakovatelnost dílčích behaviorálních testů. Dále uvádím souhrn metod výpočtu opakovatelnosti a i metod měření chování souvisejících s personalitou. Druhá část práce se zabývá pokusem o zjednodušenou metaanalýzu opakovatelnosti.

2. Co je to personalita

Personalita nebo také osobnost je pojem, který byl převzatý z lidské psychologie, kde je předmětem intenzivního studia (Gosling 2001, shrnuto v Hjelle & Ziegler 1992). Označuje jev, který známe z každodenního života a chápeme ho i intuitivně. Proto také není jednoduché najít její jednoznačnou definici, obzvláště ve vztahu k rozdílům mezi zvířecími jedinci. Existuje několik velmi podobných pojmů, které spolu souvisejí, a všechny nějakým způsobem popisují interindividuelní rozdíly v rámci jednoho druhu a individuální stabilitu v chování. Používají se termíny jako personalita, temperament, coping styles, behaviorální syndrom, nebo korelovaná chování.

Pojmy temperament a personalita jsou víceméně zaměnitelné (Gosling 2001; Réale et al. 2007), a popisují fenomén, kdy jsou individuální rozdíly v chování konzistentní v čase a/nebo kontextu. (Carere & Eens 2005) Konzistentní v tomto případě neznámá neměnný, ale pouze fakt, že relativní rozdíly mezi jedinci jsou zachovány (Réale et al. 2007), tedy že ze dvou jedinců bude vždy jeden např. agresivnější. Coping styles se vztahují k reakci na stresové situace, jedná se o rozdílné strategie, jak se s takovou situací vyrovnat (Wechsler 1995). Je to soubor behaviorálních a fyziologických odpovědí na stres, které jsou konzistentní v čase a charakteristické pro určitou skupinu jedinců (Koolhaas et al. 1999). Pokud tedy chceme mluvit o personalitě nebo temperamentu, je třeba uvažovat i stálost chování v čase.

Oproti tomu behaviorální syndrom nebo také korelovaná chování popisují více funkčně rozdílných vlastností, které se vyskytují pohromadě, ale neříká nic o jejich

konzistenci v čase (Sih et al. 2004b; Garamszegi et al. 2012). Existence interindividuální konzistence ještě ovšem neznamená, že existuje intraindividální konzistence či limitovaná plasticita. I jedinec v průměru například více agresivní se může zásadně lišit stupněm agresivity v různých kontextech, ale vždy bude nadprůměrně agresivní. (Sih et al. 2004a).

U zvířat se obvykle nepoužívá pojem osobnost, ale spíše behaviorální typ (Sih et al. 2004b), proaktivní/reaktivní jedinci (Koolhaas et al. 1999) nebo fast a slow explorers (Verbeek et al. 1994).

V lidské psychologii se používá tzv. Five Factor Model (FFM) nebo také „Big Five“ Model, který popisuje pět základních os personality. Osa N popisuje emoční stabilitu a zahrnuje aspekty osobnosti jako anxieta, náladovost nebo deprese. Osa A popisuje vstřícnost a antagonismus a zahrnuje například spolupráci, agresí a důvěru. Osa E vyjadřuje extroverzi a introverzi, s projevy jako socialita, asertivita, aktivita a pozitivní emoce. Na ose O najdeme otevřenost vůči novým podnětům – intelekt, fantazii, kreativitu a zvědavost. Poslední osa, C, popisuje svědomitost a impulsivnost a zastupuje vlastnosti jako poctivost, rozvahu a sebeovládání. Osy N, A a E (tedy neurotičnost, vstřícnost a extroverze) byly potvrzeny i u zvířat. Některé aspekty chování, které se projevují na ose O (otevřenost vůči podnětům) se nachází i u zvířat, jiné, např. zájem o umění a symbolismus, u zvířat nejsme schopni změřit. Osa C (svědomitost) se průkazně vydělila pouze u šimpanzů. (Gosling & John 1999)

Při výzkumu personality u zvířat se objevuje pět základních dimenzí chování: reakce na nové stimuly nebo situace, explorace, socialita, agrese a aktivita. (Gosling 2001)

Jako pravá explorace se označuje chování, které nemá za cíl nic jiného než prozkoumat nové prostředí nebo novou situaci (Hughes 1997). K jejímu měření jsou v laboratorních podmínkách využívány dvě metody – nucená (forced) a volná (free) explorace. Nucená explorace znamená, že je zvíře vloženo do nového prostředí, zatímco při volné exploraci má na výběr mezi dvěma či více prostředími, přičemž alespoň jedno prostředí je známé (Hughes 1997). U exploračního chování byly, zejména u sýkorek, pozorovány dvě strategie – fast („rychlí“) a slow („pomalí“) explorers. Jsou zřejmě výsledkem trade-off mezi rychlostí explorace a pečlivostí, s jakou je nové prostředí zkoumáno. „Fast explorers“ jsou lépe adaptovaní na stabilní prostředí, protože při exploraci neztrácejí čas drobnými změnami. Oproti tomu „slow explorers“ můžou být ve výhodě v rychle se měnícím prostředí, protože s větší pravděpodobností zaznamenají změny a mohou na ně reagovat (Verbeek et al. 1994; Carere et al. 2005). „Fast explorers“ také mohou mít pomalejší reakce na hrozbu predace, jak bylo dokázáno u kančičků příčnopruhých (*Amatitlania nigrofasciata*) (Jones & Godin 2010).

Protože explorace je často testovaná pomocí různých variací open field testu, kde je

obtížné odlišit exploraci od aktivity a pokusů o útěk z aparátu (Genaro & Schmidek 2000), na testování neofobie se často používá tzv. novel object test, kdy je do známého prostředí umístěn neznámý předmět. Primární reakce na objekt je explorační (očichávání, přiblížení se), sekundární reakce je hravá (např. okusování). Novel object test eliminuje strach z neznámého prostředí a vyzdvihne tak právě explorační chování (Kim et al. 2005).

S explorací souvisí i agrese, u sýkorek (*Parus major*) bylo dokázáno, že „fast explorers“ jsou obvykle agresivnější než „slow explorers“ (Verbeek et al. 1996). Konzistentní rozdíly v agresi a korelace mezi agresí a antipredačním chováním byly prokázány i u pokoutníků amerických (*Agelenopsis aperta*) (Riechert & Hedrick 1993).

Agrese také souvisí s tzv. coping styles (strategie vypořádání se se stresem) a podle toho se jedinci dělí na tzv. proactive a reactive. Testují se pomocí „defensive burying test“, kdy je do domovského prostředí zvířete vložen elektrický bodec, od kterého zvíře dostane mírný elektrický šok. „Proactive“ jedinci, kteří se zároveň vyznačují i vyšší agresivitou, reagují zahrabáváním bodce, zatímco méně agresivní „reactive“ jedinci se vyhýbají dalšími šoku imobilitou (Sluyter et al. 1996).

S personalitou souvisí i další chování jako celková aktivita, ochota riskovat (risk-taking behaviour), která může souviset i s exploračním chováním (Martins et al. 2007), dále reakce na stres, projevy submisivity a neofobie, související s „boldness“, nebo neagresivní interakce s jedinci stejného druhu, označované jako socialita (Gosling 2001).

3. Opakovatelnost

3.1 Co je to opakovatelnost

Opakovatelnost (repeatability) je koncept převzatý z kvantitativní genetiky a popisuje, jak velká část variability chování je způsobená interindividuálními rozdíly (rozdíly mezi jedinci) (Lessells & Boag 1987). Opakovatelnost bude tedy patrná pouze v případě, že interindividuální rozdíly existují (Nakagawa & Schielzeth 2010). Zároveň může vyjadřovat stálost behaviorálního znaku v čase a pomáhá při určení dědivosti znaku.

Opakovatelnost vyjadřují různí autoři různými způsoby. Nejobvyklejších způsob je výpočet opakovatelnosti jako koeficientu vnitřní korelace (intraclass correlation coefficient), založeného na složkách rozptylu, odvozených z ANOVA (shrnutí v Lessells & Boag 1987) nebo lineárních modelů (shrnutí v Nakagawa & Schielzeth 2010). Další autoři využívají např.

Spearmanův (např. Williams et al. 2012) nebo Pearsonův korelační koeficient (např. Cole & Quinn 2012)

Můžeme měřit buď opakovatelnost absolutních hodnot nebo přizpůsobenou opakovatelnost (adjusted repeatability), kdy používáme kontrolu pro rozdíly v průměrech. Přizpůsobená opakovatelnost je vhodná zejména pokud očekáváme vliv, který není předmětem našeho zájmu, např. věk (Nakagawa & Schielzeth 2010).

3.2 Jak se opakovatelnost počítá

3.2.1 Koeficient vnitrotřídní korelace (Intraclass correlation coefficient)

V kvantitativní genetice se opakovatelnost obvykle vyjadřuje následovně:

$$(1) \quad r = (V_g + V_e) / V_t$$

Kdy V_g vyjadřuje genotypovou variabilitu (genotypic variance), V_e všeobecnou variabilitu prostředí (general environmental variance) a V_t celkovou fenotypovou variabilitu (total phenotypic variance). Čitatel zlomku ($V_g + V_e$) tedy představuje interindividuální složku rozptylu, zatímco ve jmenovateli (V_t) je zahrnuta i intraindividuální složka. (Sokal & Rohlf 1981, citace podle Boake 1989)

Nejpoužívanějším výpočtem je vzorec pro koeficient vnitřní korelace, který je v podstatě zobecněním výše uvedeného vzorce:

$$(2) \quad r = s^2_A / (s^2 + s^2_A)$$

kde r je opakovatelnost, s^2_A je složka rozptylu mezi skupinami (among-group variance component) a s^2 je složka rozptylu v rámci skupiny (within-group variance component). U behaviorálních testů personality můžeme za skupinu považovat výsledky jednotlivých opakování testu u jednoho jedince, tedy s^2_A bude vyjadřovat interindividuální variabilitu a s^2 bude vyjadřovat variabilitu intraindividuální.

Je velmi důležité používat složky rozptylu (variance components, odvozené z ANOVA), nikoliv pouze rozptyly (střední hodnota čtverců odchylek). Pokud bychom ve vzorcích místo s^2_A a s^2 použili MS_A a MS_W (rozptyl mezi skupinami a v rámci skupiny), výsledky by byly zkreslené velikostí vzorku (Lessells & Boag 1987).

Složky rozptylu jsou vyjádřeny následovně:

$$(3) \quad s^2 = MS_W$$

$$(4) \quad s^2_A = (MS_A - MS_W) / n_0$$

MS je průměr čtverců (mean square) a n_0 je koeficient, který je vypočten z velikosti skupin. Pokud jsou skupiny stejně velké, pak se n_0 rovná velikosti skupiny (n), jinak je menší než průměrná velikost skupiny. Toto je korekce proti nadhodnocení rozptylu mezi malými skupinami oproti velkým (Nakagawa & Schielzeth 2010).

Složky rozptylu můžeme kromě ANOVA získat i z Linear Mixed-Effects Model (LMM). Tento přístup je velmi obecný a je výhodný pro nevyvážené experimentální designy, protože už model uvažuje větší rozptyl malých skupin oproti velkým (Nakagawa & Schielzeth 2010).

Koeficient vnitřní korelace lze použít na více než dvě měření, nebere ohled na pořadí veličin. Je pro něj optimální normální rozdělení. Pokud používáme transformovaná data, je třeba brát zřetel na to, že ne všechny transformace zachovávají rozptyl. (Nakagawa & Schielzeth 2010) a opakovatelnost transformovaných dat nemusí vždy odrážet opakovatelnost původních dat (Carrasco & Jover 2005).

3.2.2 Spearmanův korelační koeficient (Spearman rank order correlation)

Často je opakovatelnost vyjádřena také Spearmanovým korelačním koeficientem:

$$(5) \quad r(S)_{XY} = 1 - \frac{6}{n - (n^2 - 1)} \sum_{i=1}^n (R_i - Q_i)^2$$

kde R je pořadí náhodné veličiny X , Q je pořadí náhodné veličiny Y , a n je počet měření. Tento koeficient nevyžaduje normální rozdělení a místo vlastních hodnot (X , Y) používá jejich pořadí (R , Q). V behaviorálních testech by tedy veličina X představovala první měření a veličina Y druhé měření.

Spearmanův koeficient může měřit korelace pouze mezi dvěma měřeními, bere ohled na pořadí veličin a nevyžaduje normální rozdělení.

3.2.3 Výpočet opakovatelnosti pro nenormální rozdělení

Pro nenormální rozdělení (např. binární nebo proporční data) lze použít Generalized

Linear Mixed-Effects Model (GLMM) (shrnuto v Nakagawa & Schielzeth 2010).

GLMM poskytuje odhad s^2_A , ale už nám neposkytne odhad reziduálního rozptylu s^2 . (viz vzorec 1). Pro odhad reziduálního rozptylu lze použít dva stejně vhodné modely – additive overdispersion models a multiplicative overdispersion models.

3.3 Význam opakovatelnosti v behaviorálních studiích

Opakovatelnost (ve smyslu koeficientu vnitrotřídní korelace) lze použít například ke stanovení spolehlivosti skórovacího systému. Pokud hodnotíme chování za pomoci hodnot, přiřazovaných pozorovatelem, které nejsou objektivně měřitelné, je vhodné ověřit, do jaké míry závisí výsledek takového hodnocení na pozorovateli. Například lze nechat několik nezávislých pozorovatelů simultánně hodnotit totéž chování a poté sledovat, do jaké míry se shodují přiřazené skóry (Smulders et al. 2006; Windschnurer et al. 2009).

Opakovatelnost může být použita i jako pomůcka ke stanovení dědivosti, tvoří něco jako horní strop dědivosti. Protože dědivost je definována jako:

$$(6) \quad h^2 = V_a / V_t$$

kde V_a je aditivní genetická variabilita (additive genetic variance). Celková genotypová variabilita V_g (viz vzorec 1) může být větší než V_a , pokud je znak ovlivněn neaditivními efekty jako např. dominance. Proto nemůže být dědivost nikdy vyšší než opakovatelnost. Při nízké opakovatelnosti znaku můžeme předpokládat nízkou dědivost (Boake 1989). Jednoduše řečeno, pokud není jedinec v nějakém chování sám stabilní, předpokládáme, že je chování do značné míry ovlivněné prostředím nebo náhodou, a tedy nemůže být předáno do další generace. Opakovatelnost není zaměnitelná s dědivostí, ale může napovídat, zda vůbec má smysl se dědivostí daného znaku zabývat. Zároveň pouze znak, který je konzistentní u jedince, ale liší se interindividuálně, může podléhat selekci (Boake 1989). Opakovatelnost tak může ukazovat na evolučně významné znaky.

Podobná úvaha jako ve vztahu opakovatelnosti a dědivosti by mohla být použita i ve vztahu opakovatelnosti a personality. Opakovatelnost by tak mohla nastavovat horní limit korelaci dvou chování. Zjednodušená hypotéza by potom zněla, že chování nemůže korelovat s jiným chováním víc než samo se sebou.

Nejčastěji se ale opakovatelnost při studiu chování používá k výpočtu individuální

konzistence chování. Největší váha by jí měla být přikládána právě ve studiích, zabývajících se personalitou, protože personalita a jí příbuzné jevy by už z definice měly být stabilní v čase. To znamená, že vlastnosti spojené s personalitou by měly mít vysokou opakovatelnost. Pokud ji nemají a zvířata se při opakování stejného testu nechovají konzistentně, pak takové chování nevyovídá nic o personalitě. Proto předpokládám vysokou opakovatelnost u vlastností jako je agrese, explorace, aktivita nebo „boldness“. Agrese a explorace mají skutečně nadprůměrnou opakovatelnost, která se pohybuje kolem 0,5 (Bell et al. 2009).

3.4 Co může opakovatelnost ovlivnit

Opakovatelnost může být nízká z více důvodů. Pokud neuvažujeme vnější faktory, je nízká opakovatelnost pravděpodobně způsobená nízkou individuální konzistencí chování, nízkou variabilitou mezi jedinci nebo vlivy prostředí (Boake 1989; van Dongen et al. 2010).

Z vnějších podmínek opakovatelnost může být ovlivněna například rizikem predace – při vyšším riziku predace je chování opakovatelnější (Dammhahn & Almeling 2012; Quinn et al. 2012). Dále může opakovatelnost ovlivnit parazitace (Nakagawa et al. 2010; Hammond-Tooke et al. 2012) nebo některé hormony (Dzieweczynski 2011; Dzieweczynski & Hebert 2012).

Zejména u pokusů zaměřených na exploraci, neofobii a risk-taking je nutné zvažovat efekt učení, habituace a senzitivace. Čím více testů ve stejných podmínkách se na jednom jedinci provede, tím spíše lze předpokládat, že budou výsledky ovlivněné nějakou formou učení (Boake 1989).

Opakovatelnost mohou ovlivnit i individuální rozdíly v rychlosti aklimace. Na rozdílnou aklimaci jsou citlivé zejména pokusy s malým počtem opakování, proto je doporučeno, zejména u studií zaměřených na exploraci, aktivitu či neofobii, provádět alespoň deset měření (Biro 2012). Takto rozsáhlý pokus ovšem může být logisticky velmi problematický (Edwards et al. 2013). Pokud jsou pokusy ve větším časovém rozestupu, může být opakovatelnost ovlivněná i přirozenými změnami v chování, které se váží k věku, například změnou antipredační strategie (Hanson & Coss 2001; Landová et al. 2013) nebo strategie shánění potravy (Lind & Welsh 1994).

Pokud je možné odhalit, který faktor opakovatelnost ovlivňuje, je možné tento efekt kontrolovat a získat tak přesnější výsledky.

3.5 Negativní opakovatelnost

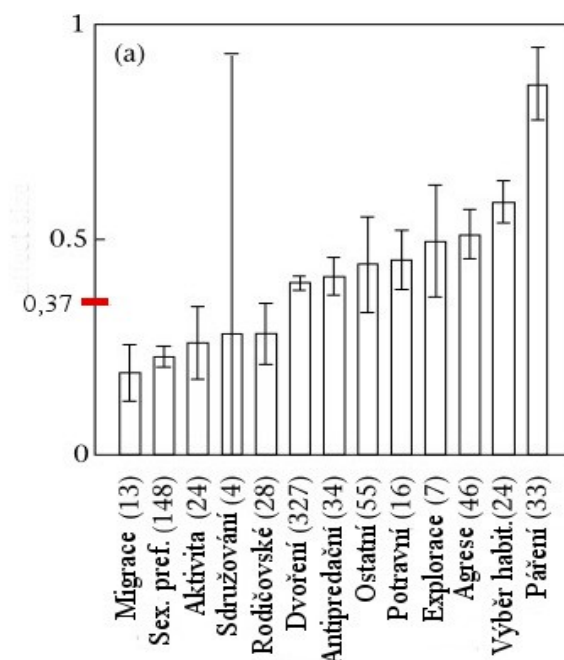
Opakovatelnost může nabývat i záporných hodnot, zejména u výpočtů založených na korelacích nebo ANOVA. Záporné číslo by znamenalo, že jsou intraindividuální rozdíly větší než rozdíly mezi jedinci (Nakagawa & Schielzeth 2010) nebo velkou standardní odchylku u interindividuální složky rozptylu (Bell et al. 2009). Protože je obtížné takový výsledek ve výzkumu chování interpretovat, je možné považovat ho za šum kolem statistické nuly. (Nakagawa & Schielzeth 2010) Chování se zápornou opakovatelností je tedy možné považovat za chování s nulovou opakovatelností. Tyto hodnoty ale mohou zkreslit výsledky následné metaanalýzy.

4. Opakovatelnost vybraných druhů chování

Pokud budeme předpokládat, že různá chování mají při regulaci chování rozdílnou prioritu, pak můžeme předpokládat, že se tato priorita odrazí i na konzistenci chování. Například antipredační chování bude mít pravděpodobně přednost před epigamním. V situaci, kdy hrozí riziko predace skutečně zvířata vykazují vyšší konzistenci chování (Dammhahn & Almeling 2012; Quinn et al. 2012).

V případě, že je tato hypotéza správná, by měla mít největší opakovatelnost chování, vyžadující okamžitou odpověď – agrese, antipredační chování apod. V porovnání s nimi by měly být chování jako explorace či „boldness“ méně opakovatelné, protože neodpovídají na žádný aktuální podnět a odpověď může být odložena.

Podle publikovaných výsledků metaanalýzy, týkající se opakovatelnosti behaviorálních testů různých funkčních okruhů chování (nejen personality), kterou provedla Bell et al. (2009), jsou nejlépe opakovatelná chování páření, výběr habitatu a agrese, zatímco nejméně opakovatelná vycházejí migrace, sexuální preference a aktivita. Například antipredační chování má opakovatelnost menší než $r = 0,5$, což se obvykle považuje za důkaz nízké konzistence, ale vyšší než průměrná opakovatelnost chování, vypočtená na základě 759 údajů ($r=0,37$) (Bell et al. 2009).



Obr. 1 Průměrné opakovatelnosti pro vybraná chování, převzato z Bell et al. (2009)

Výběr habitatu není chování, které by vyžadovalo okamžitou reakci, přesto má opakovatelnost velmi vysokou. To může být způsobeno i tím, že do výběru habitatu byla ve studii (Bell et al. 2009) pro účely metaanalýzy zahrnuta i teritorialita a výběr hnízdiště, takže tento okruh chování má velký význam pro fitness zvířete, a tedy bude mít relativně vysokou prioritu v regulaci chování. Stejně tak má význam pro fitness páření, což by mohlo způsobit jeho vysokou opakovatelnost. Oproti tomu sexuální preference má opakovatelnost relativně malou. To může být způsobeno například tím, že je druh oportunistický a páří se vždy, když má příležitost (ale to by ovlivnilo i opakovatelnost páření). U tohoto chování má také velký význam, u kterého pohlaví je zkoumáno. Lze předpokládat, že samci budou ve svých sexuálních preferencích velmi nekonzistentní a budou se pářit s více různými samicemi, zatímco samice si budou více vybírat samce. Je ale třeba vzít v úvahu, že samice některých druhů se páří s více samci, což bude mít vliv i na konzistenci sexuálních preferencí.

Malá opakovatelnost migrace může být vysvětlena tím, že nízká opakovatelnost může být způsobena malými interindividuálními rozdíly, tedy pokud by se migrace různých jedinců nelišila, byla by výsledná opakovatelnost malá. Přesto se ale zdá, že existují individuální rozdíly v migračních cestách jedince (Vardanis et al. 2011). Malá opakovatelnost migrace může být také způsobena tím, že je chování do značné míry ovlivněné okolnostmi jako je zdravotní stav zvířete nebo klimatické podmínky.

4.1 Metodika zkoumání opakovatelnosti

Práce, které zkoumají opakovatelnost chování, jsou rozmanité. Zahrnují jak terénní studie, tak laboratorní pokusy, počet opakování testu (popř. pozorování v terénu) je nejčastěji 2, ale může se vyšplhat až na několik desítek (Gibbons et al. 2009). Také interval mezi jednotlivými testy se pohybuje mezi několika minutami (König Von Borstel et al. 2011; Decker & Griffen 2012) až po více než rok (Dammhahn & Almeling 2012; Klueen et al. 2012).

Bell et al. (2009) zjistili, že nejčastěji se studie zaměřují na opakovatelnost sexuálního chování (dvoření a sexuální preference). Tyto výsledky jsou zajímavé z hlediska evoluční biologie, protože pak by byly opakovatelné všechny znaky související se sexuálním chováním.

Je také zajímavé, jak málo studií zabývajících se chováním významným pro personalitu metaanalýza (Bell et al. 2009) zahrnula. Zahrnují aktivitu (4 studie), agresi (7 studií), exploraci (2 studie), které tvoří přímo osy personality. Dále může s personalitou souviset sdružování (affiliation) jako projev sociality (1 studie). Individuální rozdíly se mohou projevit i při shánění potravy (3 studie) a v antipredačním chování (6 studií). Zahrnuli i další chování jako dvoření (40 studií), výběr habitatu (9 studií), preference partnera (34 studií), migrace (7 studií) a rodičovské chování (8 studií). U posledně zmiňovaných chování je otázka, zda u nich individuální rozdíly existují. Rodičovské chování může souviset se socialitou, která patří k osám personality, podobně migrace může souviset s aktivitou a některé výsledky naznačují i individuální variabilitu v migraci (Vardanis et al. 2011).

Nízký počet zahrnutých prací, zabývajících se např. aktivitou nebo explorací, by mohl být vysvětlený tím, že metaanalýza zahrnovala pouze opakovatelnost počítanou jako koeficient vnitrotřídní korelace založený na ANOVA testu a nezahrnovala práce na domestikovaných zvířatech nebo zvířatech chovaných v zoo (jako např. Koski (2011), což by vyloučilo např. studie hospodářských zvířat jako např. D'Eath (2004); Gibbons et al. (2009) apod. Vzhledem k úzkému vztahu opakovatelnosti a dědivosti je také možné, že se behaviorálně-ekologické práce zaměřují spíše na chování, které má přímý vztah k reprodukci, a tedy ovlivňuje výslednou fitness.

4.1.1 Pozorování v terénu a laboratorní pokusy

Práce, které se zabývají pozorováním v terénu, nemají možnost kontrolovat podmínky, ve kterých pozorování probíhá. Například neovlivní počet pozorování ani intervaly mezi nimi. Počet pozorování opakovatelnost neovlivňuje, ale při kratším intervalu mezi pozorováními je

opakovatelnost vyšší (Bell et al. 2009). V terénu také nemáme možnost sledovat individuální zkušenost fokálních jedinců, která by mohla konzistenci chování také ovlivnit (Brown et al. 2007), zejména v případě velkých intervalů mezi pozorováními, kdy je větší pravděpodobnost, že jedinec takovouto zkušenost získá. I přes tuto problematiku se zdá, že není rozdíl v opakovatelnosti mezi pozorováními v terénu a laboratorními studiemi (Bell et al. 2009).

4.1.2 Věk pokusných jedinců

Většina prací se nezabývá rozdíly mezi juvenilními a dospělými jedinci. Některé studie pracují pouze s juvenilími (koljuška tříostná (*Gasterosteus aculeatus*), Dzieweczynski & Crovo 2011; pstruh duhový (*Oncorhynchus mykiss*), McDonald et al. 2007; Basic et al. 2012; kančík příčnopruhý (*Amatitlania nigrofasciata*), Jones & Godin 2010; siven americký (*Salvelinus fontinalis*), Biro & Ridgway 2008; slunečnice velkoplotvá (*Lepomis macrochirus*), Wilson & Godin 2009; želva pestrá (*Chrysemis picta belii*), Elnitsky & Claussen 2006; špaček obecný (*Sturnus vulgaris*), Minderman et al. 2009), další pracují s oběma věkovými skupinami a ani pak je neporovnávají (amadina Gouldové (*Erythrura gouldiae*), Williams et al. 2012; sýkora koňadra (*Parus major*), Cole & Quinn 2012; pěnkava obecná (*Fringilla coelebs*), Quinn & Cresswell 2005; vodouš rudonohý (*Tringa totanus*), Couchoux & Cresswell 2011; čipmank východní (*Tamias striatus*), Montiglio et al. 2010; hraboš pensylvánský (*Microtus pennsylvanicus*), Timonin et al. 2011; maki trpasličí (*Microcebus murinus*), Dammhahn & Almeling 2012). Ostatní studie se zabývají dospělci. U některých chování se juvenilové jako pokusné objekty nehodí, např. při výzkumu chování (zejména agrese) v přítomnosti potenciálního sexuálního partnera (Dzieweczynski & Leopard 2010) nebo při výzkumu námluv a sexuálních preferencí. Jindy, např. v případě testů plachosti (boldness) nebo ochoty riskovat („risk-taking behavior“), by jistě bylo zajímavé porovnávat proměny chování v průběhu vývoje jedince. např. prokázali korelaci mezi aktivitou v různých instarech zlatoočky *Chrysopa quadripunctata*. Ovšem jiná chování se mohou v průběhu ontogeneze měnit, například shánění potravy a výběr habitatu u užovek *Thamnophis atratus hydrophilus* (Lind & Welsh 1994), odpověď na varovné signály u syslů *Spermophilus beecheyi* (Hanson & Coss 2001), nebo antipredační strategie gekončků nočních *Eublepharis macularius* (Landová et al. 2013).

4.1.3 Pohlaví pokusných jedinců

Výběr pohlaví pokusných jedinců do značné míry záleží na chování, na které se práce

zaměřuje. Například pokusy zkoumající agresivitu obvykle zahrnují jen jedno pohlaví, zatímco pokusy zaměřené na „boldness“ nebo exploraci většinou pohlaví jedinců nerozlišují. Celkově je chování samců o něco více opakovatelné, ale pohlavní rozdíly závisí na typu chování (Bell et al. 2009). Například péče o mláďata je u samců vrabce domácího (*Passer domesticus*) výrazně opakovatelnější (Nakagawa et al. 2007).

Zajímavá je práce, zabývající se srovnáním opakovatelnosti u halančíka mangrovového (*Kryptolebias marmoratus*), ryby, u které se vyskytuje sekvenční hermafroditismus. Juvenilové vykazují znaky hermafroditů, ale z některých se kolem 600 dní věku stávají sekundární samci. Práce srovnává exploraci, „boldness“ a agrese hermafroditů a stejně starých sekundárních samců, ale bohužel už se nezabývá individuálními rozdíly v chování jedince v různých stádiích. Zjistili, že průměrná míra explorace, „boldness“ a agrese se mezi pohlavími nelišila, ale „boldness“ byla u sekundárních samců opakovatelnější než u hermafroditů, (Edenbrow & Croft 2012).

Oproti tomu Sprenger et al. (2012) srovnává samice ryby *Paraperis cylindrica* před a po změně pohlaví na samčí. Podle jejich výsledků je agresivní chování konzistentní i po změně pohlaví – z relativně agresivnějších samic se stávají relativně agresivnější samci. Ke stejnému závěru dospěli i při měření aktivity (Sprenger et al. 2012).

4.2 Opakovatelnost vybraných chování

Pro účely této práce jsem vybrala několik chování souvisejících s personalitou a rozhodla jsem se zaměřit se na jejich opakovatelnost a některá specifika metodiky jejich měření. Vybrala jsem agrese, aktivitu, exploraci a neofobii a „boldness“ jako zástupce čtyř z pěti os personality. Tato chování jsem vybrala, protože je většinou různé práce testují velmi podobnými způsoby a proto můžou být porovnávány. Pro pátou z os, socialitu, jsem získala data z článků, které se zabývaly primárně výše uvedeným chováním. Také jsem do práce zařadila antipredační chování (včetně risk-taking behaviour), které souvisí s exploračním chováním (zebříčka pestrá (*Taeniopygia guttata*), David et al. 2012a) a s „boldness“ (amadina Gouldové (*Erythrura gouldiae*), Williams et al. 2012).

4.2.1 Agrese

Agrese se vždy musí měřit proti jinému jedinci nebo proti atrapě. Často se posuzuje např. v kontextu kompetice o potravu (např. domácí skot (*Bos taurus*), Gibbons et al. 2009) nebo o sexuálního partnera (např. mečovky *Xiphoporus sp.*, Magellan & Kaiser 2010) či v

sociálním kontextu (např. husa velká (*Anser anser*), Kralj-Fiser et al. 2007). Protože se jedná o chování do značné míry závislé na kontextu, lze očekávat rozporuplné výsledné opakovatelnosti – jak velmi vysoké, tak velmi nízké. Přesto výsledky metaanalýzy Bell et al. (2009) ukazují agresi jako výrazně nadprůměrně opakovatelné chování ($r = 0,5$; viz obr.1). Je možné, že je tento výsledek daný jen tím, že agresivní chování je snadno měřitelné, jako veličina se používá např. počet útoků nebo výpadů, což je poměrně jednoznačné agresivní chování. Pro jiná chování jako jsou risk-taking nebo explorace se takto jednoznačná veličina hledá hůře. Tam se obvykle používá latence, než zvíře opustí úkryt, čas, strávený v určité oblasti, nebo plocha, kterou zvíře „prozkoumalo“ (viz následující kapitoly). Výsledky opakovaných testů agresivity mohou být u myši ovlivněny předchozí výhrou nebo prohrou (Kudryavtseva et al. 2004), ale u ryb žádný vztah k předchozí zkušenosti nalezen nebyl (*Lucania goodei*, McGhee & Travis 2010; *Betta splendens*, Dzieweczynski et al. 2012).

Většina studií provádí pokusy v laboratoři, s čímž souvisí i kratší intervaly mezi testy. Většina studií testy opakuje v rozmezí dní až týdnů, když se objevují i extrémní intervaly: 35 minut (bruslařky *Aquarius remigis*, Blackenhorn & Perner 1994), 1 rok (salašník západní (*Sialia mexicana*), Duckworth & Sockman 2012). Počty opakování se pohybují mezi dvěma až šesti, opět s výjimkou některých extrémů: (*Bos taurus*, Gibbons et al. 2009) - až 79 pozorování na jedince.

Práce, zabývající se agresi, obvykle testují jenom jedno pohlaví, jen výjimečně jsou ve studiích zahrnuti jedinci obou pohlaví (domácí prase (*Sus scrofa*), D'Eath 2004; scinkové *Egernia whitii*, While et al. 2010; pestřenec zubatý (*Neolamprologus pulcher*), (Witsenburg et al. 2010)). Tento obvyklý design ale má své nevýhody, např. Suchomelová et al. (1998) objevili velkou míru agrese i u samic myši panonské (*Mus spicilegus*). Na základě těchto výsledků by bylo jistě zajímavé přinejmenším srovnání agrese a její opakovatelnosti mezi pohlavími.

Specifickým případem jsou práce, které se zabývají rozdíly mezi pohlavími u druhů se sekvenčním hermafroditismem, a to buď u ryb, kde se vyskytují hermafrodité a samci (halančík mangrovový, *Kryptolebias marmoratus*, Edenbrow & Croft 2012) nebo samice a samci (písečník válcovitý, *Parapercis cylindrica*, Sprenger et al. 2012).

4.2.2 Explorace

Explorace je popsána jako chování, které nemá jiný konkrétní cíl než prozkoumání nového prostředí nebo objektu (Hughes 1997). Proto lze očekávat, že explorační chování bude mít poměrně nízkou prioritu, se kterou by se mohla pojit i nízká opakovatelnost. Předchozí

metaanalýza (Bell et al. 2009) ale ukázala, že explorace má relativně vysokou opakovatelnost, přibližně $r=0,5$, což je hodnota velmi podobná opakovatelnosti agrese a vyšší než např. antipredační chování (viz obr.1). To ovšem může být způsobeno jen tím, že byly do analýzy zahrnuty pouze dvě práce (viz tabulka 1).

Většina exploračních testů při měření personality probíhá v laboratoři v podobě standardních testů jako je open field test (Dingemanse 2002 sýkora koňadra (*Parus major*); Montiglio et al. 2010 čipmank východní (*Tamias striatus*)), hole-board test (*Tamias striatus*, Martin & Réale 2008) apod., pouze výjimečně je sledovaná explorace v terénu (maki trpasličí (*Microcebus murinus*), Dammhahn & Almeling 2012). Mezištupněm je variace open-field testu, kdy jsou ptáci (obvykle sýkory koňadry (*Parus major*)) pozorováni ve voliére s umělými stromy (Verbeek et al. 1994; Dingemanse 2002). Jen jedna studie porovnávala výsledky exploračních testů pro tentýž druh (sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*)) v zajetí a v terénu (Herborn et al. 2010) .

Obvykle se testují obě pohlaví, pokud se testuje jen jedno, je to obvykle proto, že je práce součástí rozsáhlejšího projektu, který se zaměřoval pouze na jedno pohlaví (bruslařky *Aquarius remigis*, Blackenhorn & Perner 1994; koljuška tříostná (*Gasterosteus aculeatus*), Dzieweczynski & Crovo 2011; zebříčka pestrá (*Taneipygia guttata*), David et al. 2012b).

4.2.3 Risk-taking a antipredační chování

Za risk-taking chování je považováno chování, kdy zvíře musí vážit mezi sháněním potravy a rizikem predace (Brown 1992). Předpokládám, že risk-taking a antipredační chování budou mít vysokou prioritu a tedy i vysokou opakovatelnost, dokonce možná i jednu z nejvyšších. Přesto podle předchozích výsledků není risk-taking příliš dobře opakovatelné, hodnota celkové opakovatelnosti se pohybuje někde kolem průměru (viz obr.1) (Bell et al. 2009).

Toto chování se měří několika způsoby. Jeden z nich je chování v přítomnosti predátora (modelu nebo živého), kdy je obvykle pozorováno chování jako latence opuštění úkrytu, popřípadě u ryb pohyb v blízkosti predátora (např. slunečnice velkoploutvá (*Lepomis macrochirus*), Wilson & Godin 2009; štika obecná (*Esox lucius*), Nyqvist et al. 2013). Další metodou je motivace zvířat pomocí potravy, kdy je sledován čas, věnovaný krmení, a doba, která uplyne, než se zvíře přiblíží k potravě. Tuto metodu použily dvě práce o sýkorách koňadrách (*Parus major*) - Van Oers et al. (2004) a Quinn et al. (2012). Jako veličina se pro risk-taking chování a „boldness“ u plazů a ptáků používá i FID (flight initiation distance), což je volně přeloženo vzdálenost, na kterou se pozorovatel (zde v úloze predátora) může přiblížit,

než zvíře uteče (agama ostnitá (*Agama planiceps*), Carter et al. 2010, 2012; strnavec zpěvný (*Melospiza melodia*), Evans et al. 2010; sýček králičí (*Athene cunicularia*), Carrete & Tella 2010; kajka mořská (*Somateria mollissima*), Seltsmann et al. 2012).

U risk-taking chování je daleko větší podíl terénních pozorování a i laboratorní pokusy se obvykle provádí se zvířaty odchycenými v přírodě, která jsou po skončení experimentu opět vypuštěna. Z tohoto důvodu výsledky až na výjimky (*Taniopygia guttata*, David et al. 2011a, 2012a) zahrnovaly obě pohlaví.

4.2.4 Aktivita

Aktivita je často měřena společně s jinou vlastností, ať už s fyziologickými parametry jako je metabolismus (treska obecná (*Gadus morhua*), Reidy et al. 2000) nebo s behaviorálními znaky jako explorace (beranška bělolící (*Branta leucopsis*), Kurvers et al. 2009) nebo agrese (husa velká (*Anser anser*), Kralj-Fiser et al. 2007). Protože aktivita může souviset s mnoha dalšími parametry (celkový zdravotní stav zvířete, únava, denní doba apod.), očekávám spíše nízkou opakovatelnost. Bell et al. (2009) zjistili, že opakovatelnost aktivity je celkově výrazně podprůměrná, dokonce jedna z nejnižších vůbec (viz obr.1).

Veličiny, vyjadřující aktivitu, jsou rozmanité. Aktivita je měřena pomocí různých skórovacích systémů (zebrička domácí (*Taeniopygia guttata*), David et al. 2011a; koně (*Equus caballus*), König Von Borstel et al. 2011), jako vzdálenost, kterou zvíře urazí za určitý čas (okounek pstruhový (*Micropterus salmoides*), Hanson et al. 2007; laboratorní myš (*Mus domesticus*), Zombeck & DeYoung 2011; liška velkouchá (*Vulpes macrotis*), Girard 2001), nebo dokonce jako rychlost pohybu (želva pestá (*Chrysemis picta belii*), Elnitsky & Claussen 2006; křečci *Peromyscus maniculatus sonoriensis*, Chappell et al. 2004). Další častou metodou je počítání určitých pohybů, například skoků, vstávání a lehání apod. (zvonek zelený (*Carduelis chloris*), Hůrak et al. 2002; domácí prase (*Sus scrofa*), Valros et al. 2003) nebo vyjádření aktivity pomocí kompozitní proměnné jako PCA skóry (hraboš polní (*Microtus arvalis*), Lantová et al. 2011).

Terénních pozorování je minimum (siven americký (*Salvelinus fontinalis*), Biro & Ridgway 2008; okounek pstruhový (*Micropterus salmoides*), (Hanson et al. 2007); liška velkouchá (*Vulpes macrotis*), Girard 2001) většina prací se zabývá pokusy v laboratoři, které jsou pro měření aktivity vhodnější. Například při měření aktivity lišek velkouchých (*Vulpes macrotis*) pomocí rádiových obojků (Girard 2001) těžko vyloučíme možnost, že byl výsledek ovlivněn například zdravotním stavem zvířete. Tato metoda je také do značné míry omezená počtem jedinců, které takto můžeme sledovat (citovaná práce zahrnovala pro různé intervaly

mezi pokusy 5-12 jedinců). Je ale zajímavé, že právě v této práci vyšla opakovatelnost vzdálenosti, kterou zvíře urazilo za určitý čas, velmi vysoká ($r = 0,837$, Pearsonův korelační koeficient, $n = 5$, časový odstup mezi opakováními 2-3 dny (Girard 2001)). Otázka ovšem je, zda se nejedná spíše o shánění potravy než o aktivitu. Lze předpokládat, že shánění potravy bude mít vyšší prioritu než neutrální aktivita, měřená jako doba, kterou myš stráví běháním v kolečku (Chappell et al. 2004), a tedy i vyšší opakovatelnost.

4.2.5 Boldness a neofobie

Jednou z os chování je tzv. shy-bold osa, která rozděluje jedince podle vztahu k novým podnětům na shy (plaché), kteří se novým stimulům vyhýbají, a bold (odvážné), kteří je spíše vyhledávají (Wilson et al. 1994). K „boldness“ se váže i neofobie (averze k novému situaci), ale neofobie je nezávislá na exploraci (Russell 1973, citace podle Biondi et al. 2010).

Není žádný předchozí údaj o celkové opakovatelnosti „boldness“. Předpokládám opakovatelnost podobnou jako u explorace, tedy nižší než např. u risk-taking, protože to, podobně jako explorace, není chování, které by nutně vyžadovalo aktuální odpověď. „boldness“ se totiž obvykle měří jako latence opuštění úkrytu (např. živorodka duhová (*Poecilia reticulata*), Harris et al. 2010), latence, než se zvíře po úleku začne krmit (např. normík rudý (*Myodes glareolus*), Korpela et al. 2011, okounovec nilský (*Oreochromis niloticus*), Martins et al. 2011), latence, než se po úleku zvíře začne znovu pohybovat (např. *Euplectes affter* a *Passer montanus*, Edelaar et al. 2012; *Larinioides sclopetarius*, Kralj-Fišer & Schneider 2012) nebo jako kompozitní proměnná (např. PCA skóry) (např. zebříčka pestrá (*Taeniopygia guttata*), Schuett & Dall 2009; psi (*Canis familiaris*), Svartberg et al. 2005).

Neofobie se obvykle měří pomocí novel object testu, kdy se do prostředí, které zvíře zná (obvykle do jeho domovského prostředí), vloží pro zvíře neznámý předmět. Aby se zabránilo habituaci na daný objekt, často se při opakování testu používá jiný předmět (Herborn et al. 2010; Schielzeth et al. 2010). Neofobie se nejčastěji měří jako latence, než se zvíře přiblíží k novému objektu (sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*), Herborn et al. 2010, kančík příčnopruhý (*Amatitlania nigrofasciata*), Jones & Godin 2010), popř. pomocí skórovacího systému (zebríčka *Taeniopygia guttata*, Schielzeth et al. 2010). V některých případech je neofobie měřena jako kompozitní proměnná, např. jako jedna z os PCA (*Taeniopygia guttata*, David et al. 2011a).

5. Analýza opakovatelnosti

5.1 Metoda

Studie, zabývající se opakovatelností, byly vyhledány pomocí databáze Web Of Science za pomoci klíčových slov: boldness, neophobia, risk taking, activity, explor*, aggressi*, repeat*. Z těchto článků byly vybrány ty, které obsahovaly hodnotu opakovatelnosti, celkem 106 studií. Pro účely analýzy jsem použila práce, obsahující hodnoty opakovatelnosti a informace o metodě, podle které byla opakovatelnost počítána, dále informace o tom, zda byla počítána opakovatelnost kompozitní nebo reálné proměnné, průměrný počet opakování testu, N jedinců, druh a taxon. Typy chování, související s personalitou, byly kategorizovány podle os personality, do které příslušné chování spadá.

Poté jsem připravila proměnné pro „metaanalýzu“. Proměnná „práce“ vyjadřovala identitu článku, ze které byla hodnota převzata. Taxony byly pro zjednodušení sloučeny do tří skupin: bezobratlí, ostatní obratlovci, ptáci a savci. Do skupiny „bezobratlí“ spadali výsledky studií na třídách korálnatci (*Anthozoa*), pavoukovci (*Arachnida*), hmyz (*Insecta*) a rakovci (*Malacostraca*). Skupina „ostatní obratlovci“ zahrnovala třídy paprskoploutvé ryby (*Actinopterygii*) a plazi (*Reptilia*). „Počet pseudoreplikací“ testu, pokud nebyl explicitně uveden v textu, byl vypočítán jako $PO * N$, kde PO je průměrný počet opakování na jedince a N je počet jedinců. Pro účely analýzy byla použita jeho převrácená hodnota $1/PO*N$. Proměnná „osa personality“ byla rozdělena do pěti kategorií: agrese, aktivita (včetně komfortního chování, které jsem považovala za protiklad k aktivitě, a tedy druhou polovinu stejné osy), „boldness“ (zahrnující i neofobii a reakci na stres), explorace (včetně risk-taking behaviour, protože to bylo obvykle měřeno podobnými metodami) a socialita (včetně epigamního a rodičovského chování).

Z těchto dat byly pak vybrány ty hodnoty, kde bylo možné určit průměrný časový odstup mezi opakováními testu. Ten byl upraven pomocí přirozeného logaritmu a použit v následné analýze vlivu tohoto faktoru na opakovatelnost.

5.1.1. Metody statistického výpočtu

Vysvětlovaná proměnná byla opakovatelnost, vysvětlující proměnné byly kontinuální (počet pseudoreplikací, průměrný časový odstup) a kategoriální (taxon, práce, metoda výpočtu opakovatelnosti, osa personality).

Pro statistické zhodnocení vlivu jednotlivých faktorů na opakovatelnost jsem použila

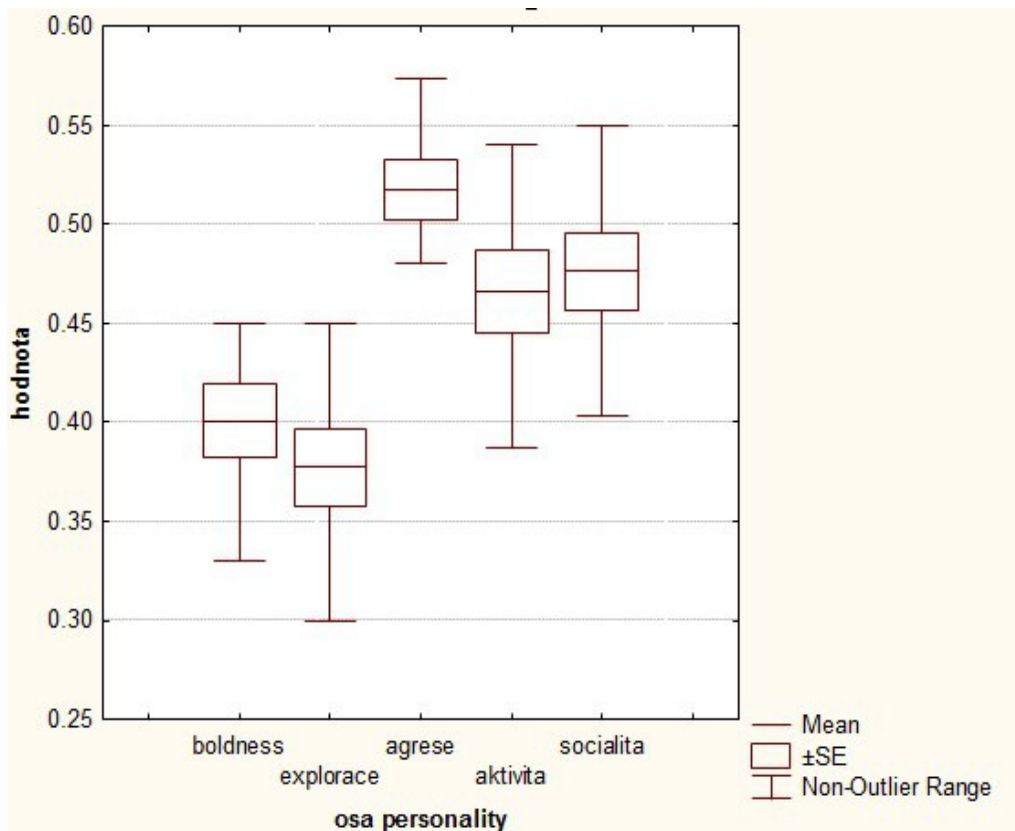
marginální lineární model (gls funkce využívající metodu REML implementovanou v balíčku nlme, který je součástí R package version 2.10.0; R Development Core Team 2009; postup dle Pekár & Brabec (2012)) zohledňující skutečnost, že z jedné zdrojové práce mohlo pocházet více hodnot opakovatelnosti (identita práce respektive korelace Rho mezi hodnotami pocházejícími ze stejného zdroje). Srovnání tohoto marginálního modelu s modelem bez zohlednění identity zdroje provedené aproximací metodou ML (maximum likelihood) bylo významné (L-ratio = 159,0454; $P < 0,001$). Proto nebylo možné zredukovat model na lineární.

5.2 Výsledky

Nejvíce dat (jednotlivých zdrojových údajů o opakovatelnosti) se vztahovalo k agresí (N = 222) a exploraci (N = 202), nejméně k sociálnosti (N = 107). Průměrná opakovatelnost všech chování vyšla $r = 0,45$. Jako nejlépe opakovatelná chování vyšla agrese ($r = 0,52$) a sociální chování ($r = 0,48$), naopak nejhůře opakovatelná vyšla explorace ($r = 0,38$) a boldness ($r = 0,4$) (viz tabulka 1).

Tabulka 1: Shrnutí průměrné opakovatelnosti, rozdělené podle os personality. N neznámá počet prací, ale počet vlastních hodnot opakovatelnosti, které byly z prací převzaty.

Osa personality	Průměrná r	N hodnot	SD	SE	Min	Max	Medián
Boldness	0,401	177	0,248	0,019	-0,150	0,950	0,383
Explorace	0,377	202	0,277	0,020	-0,588	0,940	0,348
Agrese	0,517	222	0,222	0,015	-0,195	0,960	0,567
Aktivita	0,466	188	0,284	0,020	-0,598	0,960	0,474
Sociálnita	0,476	107	0,201	0,019	-0,006	0,930	0,500
Celkem	0,447	896	0,257	0,009	-0,598	0,960	0,465



Obr.2: Graf, znázorňující průměrné opakovatelnosti os personality podle tabulky 1

Výsledky analýzy deviance marginálního modelu prokázaly vliv velikosti datového souboru (počtu pseudoreplikací, $F = 16,1288$; $P = 0,0001$), metody výpočtu ($F = 4,3862$; $P = 0,0554$), nikoli však taxonu ($F = 1,0374$; $P = 0,3752$), osy personality ($F = 2,3196$; $P = 0,0554$) a typu proměnné ($F = 0,1015$; $P = 0,9035$). Proto byly z modelu odstraněny nesignifikantní faktory a tato redukce nevedla k signifikantnímu ovlivnění modelu (srovnání obou modelů: $L\text{-ratio} = 26,04595$; $P = 0,0106$). Výsledný redukovaný marginální model (viz tabulka 2) potvrdil, že opakovatelnost klesá s počtem pseudoreplikací ($F = 16,0061$; $P = 0,0001$, koeficient = 3,261) a záleží na použité metodě výpočtu opakovatelnosti ($F = 5,0969$; $P = 0,0017$). Ve srovnání s výsledky analýzy variance (ANOVA) poskytují korelace vyšší (koeficient = 0,097) a Linear Mixed-Effects Model (LMM) nižší hodnoty (koeficient = -0,156), zatímco výsledky Generalized Linear Mixed-Effects Model (GLMM) se signifikantně neliší (koeficient = -0,035). Obdobně byl zpracován marginální model zahrnující navíc i časový odstup mezi opakovaným testováním jednoho zvířete. Výsledky se však (až na menší rozsah souboru) výrazně nelišily a navíc vliv časové prodlevy mezi opakovanými testy nebyl významný ($F = 0,4803$; $P = 0,4886$) a redukovaný model

nezahrnující mimo jiné i tento faktor se významně nelišil od původního modelu zahrnujícího všechny uvažované faktory (L-ratio = 7,266589; P = 0,0639).

Tabulka 2: Výsledky marginálního modelu ukazují statistický vliv počtu jedinců a jednotlivých metod výpočtu opakovatelnosti. Bylo analyzováno 896 údajů ze 106 zdrojových studií. Jsou zvýrazněny statisticky průkazné výsledky. PO = průměrný počet opakování, N=počet jedinců, zahrnutých v dané studii. Rho = 0,339; df total = 896; df residual = 891

	Value	SE	p
Intercept	0,4088	0.0259	0.0000
1/pseudoreplikace	3,2610	0.9423	0.0006
R dle GLMM	-0,0353	0.0575	0.5386
R jako korelace	0,0971	0.041	0.0179
R dle LMM	-0.1559	0.0623	0.0125

5.3 Diskuze

5.3.1 Diskuze výsledků vlastní analýzy

Podle výsledků marginálního modelu má na opakovatelnost nejvyšší vliv velikost vzorku, počet pseudoreplikací a metoda, podle které je opakovatelnost počítána. Také má vliv vlastní identita práce. Z toho lze vyvodit, že opakovatelnost je do značné míry ovlivněna designem pokusu a zvolenou metodou.

Nejvyšší hodnoty byly vypočteny pomocí korelačních koeficientů, Pearsonova a Spearmanova, naopak významně nejnižší pomocí Linear Mixed-Effects Models (LMM). Protože LMM umožňuje kontrolu pro některé faktory (například hormonální cykly (Boake 1989)), je možné, že autoři tuto možnost využívají, a proto jsou modely jako LMM a Generalized Linear Mixed-Effects Model (GLMM) nejpřísnější metodou. V tom případě by tedy byla opakovatelnost chování obecně nižší, než se dosud předpokládalo na základě výsledků založených na ANOVA. Další možností je, že ve studiích nejsou správně odlišené GLMM a LMM, což vytvořilo chybný výsledek. Další možností nízké opakovatelnosti podle LMM je vliv odlehlých hodnot, například práce Nyqvist et al. (2013), kde všechny hodnoty opakovatelnosti vyšly $r < 0,2$ a polovina vypočtených opakovatelností (6 z 12) byla $r = 0$. Ze zbylých šesti hodnot jich bylo 5 menších než $r = 0,1$. Nelze také vyloučit, že práce vypočtené různými metodami se mohou lišit kvalitou původní experimentální procedury.

Z výsledků je patrné, že čím více bude opakování, tím menší bude opakovatelnost.

Tento efekt lze vysvětlit vlivem habituace, senzitivace nebo aklimace (přizpůsobení novému prostředí). Habituace by mohla ovlivnit například novel object test, pokud by se používal opakovaně ten samý předmět. Zvíře si může zvyknout na předmět, nebude ho nadále vnímat jako nový a přestane se projevovat neofobie. Také si může zvyknout jen na to, že se v určitém kontextu opakují nové objekty, takže i když test použije pokaždé jiný předmět, neofobie se neprojeví.

Naopak tzv. startle testy (úlekové testy), kdy je zvíře vyplašeno náhlým zvukovým nebo vizuálním podnětem a měří se latence, než se opět vynoří z úkrytu nebo se začne krmit, by mohly být ovlivněny senzitivací. Reakce senzitivovaného zvířete na opakovaný podnět by pak byla výraznější. Senzitivace může ovlivnit i antipredační chování (Smith & Blumstein 2012). Opakovatelnost může být ovlivněna individuálními rozdíly v rychlosti aklimace, která může celkovou opakovatelnost snižovat.

Biro (2012) navrhl, že efekt aklimace na opakovatelnost lze odstranit vyšším počtem opakování, což je ale v rozporu s mými výsledky. Navrhuje alespoň deset opakování na jedince, což splnilo jen 5 studií, zahrnutých v této metaanalýze. Pokud by byl limit počtu opakování, který odstraní efekt aklimace, 10, většina zahrnutých studií by tento limit nesplňovala a to by mohlo ovlivnit výsledek analýzy.

Přestože jsem nenašla žádný vliv časového odstupu, je možné, že vysoká opakovatelnost behaviorálních testů méně počtu opakování, je způsobena tím, že jsou to často laboratorní měření, opakovaná krátce po sobě, a tedy výsledky nejsou ovlivněny zkušeností nebo výraznou změnou zdravotního stavu. Problém ale představují studie, které měření opakují dvakrát, ale s velkým časovým odstupem (až 1 rok). Takové studie ale mívají menší N jedinců, které může zkreslit výsledky.

Průměrné opakovatelnosti jednotlivých os personality odpovídají hypotéze, že nejopakovatelnější budou chování s největší prioritou, a to převážně taková chování, která vyžadují okamžitou odpověď, jako např. agrese či antipredační chování. Výsledky této metaanalýzy by tomu odpovídaly (viz tabulka 1) – nejlépe opakovatelná se ukázala agrese a jako druhé nejlépe opakovatelné vyšlo sociální chování, do kterého spadalo epigamní chování (především různé projevy dvoření), rodičovské chování a další projevy sociality jako např. čas strávený v blízkosti ostatních jedinců svého druhu. Přestože rodičovské a epigamní chování nevyžadují rychlou odpověď na aktuální situaci, jsou pro zvíře důležité z hlediska jeho fitness, a proto lze předpokládat jejich vysokou opakovatelnost.

Přestože předpokládám vysokou prioritu u risk-taking chování, explorace, kam bylo zařazeno, vyšla nejhůře opakovatelná. To bylo pravděpodobně způsobeno tím, že v exploraci

byla zařazena i pravá explorace, která má prioritu nízkou, a hodnot pro exploraci bylo zahrnuto 149, což bylo výrazně víc než pro risk-taking (55). Naopak socialita, která obsahuje i vysoce prioritní epigamní chování, byla opakovatelná velmi dobře, stejně tak agrese, která byla často měřena v přítomnosti sexuálního partnera.

Nízká opakovatelnost „boldness“ a explorace také může být vysvětlena špatným testováním. Jak jsem již uvedla, u některých testů je těžké odlišit exploraci od aktivity či pokusu o útěk z aparátu. Je tedy možné, že chování jako takové je opakovatelné, jenom nemáme správné metody na jeho měření. Některé testy jsou designované pro jeden druh a pokud je chceme použít pro jiný, je třeba vzít v úvahu druhová specifika.

Celkově ale průměrné opakovatelnosti vyšly $r = 0,38-0,52$. Pouze opakovatelnost agrese přesáhla hodnotu $r = 0,5$. Pokud by ovšem platila paralela mezi dědivostí a personalitou, tedy že by opakovatelnost nastavovala horní strop korelaci dvou chování, nejsou tato čísla příliš vysoká. Znamenalo by to například, že nejvyšší hodnota korelace mezi explorací a jakoukoliv jinou osou byla $\rho = 0,38$. Je ale možné, že v některých případech by pro zvíře mohlo být výhodné chovat se nepředvídatelně.

Zajímavý výsledek poskytla analýza vlivu průměrného časového odstupu mezi testy. Nenašla jsem žádný signifikantní vliv prodlevy mezi testy. Tento výsledek je v souladu s požadavkem pro personalitu – s časovou konzistencí. Lze očekávat souvislost mezi časovým odstupem a efektem habituace, senzitivace či aklimace, kterým lze vysvětlit počet opakování, přesto jsem vliv časového odstupu nenašla.

5.3.2 Diskuze s literaturou

Bell et al. (2009) uvádí, že průměrná opakovatelnost chování je $r = 0,37$, ale v této analýze vyšla o něco vyšší ($r = 0,45$). Tento rozdíl může mít několik příčin. Zde byla zahrnuta pouze chování, související s personalitou, zatímco druhá metaanalýza zahrnovala i chování jako páření, preference partnera nebo výběr habitatu. Bell et al. (2009) také zahrnuli jen práce, kde byla opakovatelnost vypočtená pomocí složek rozptylu z ANOVA, podle Lessells & Boag (1987). Podle zde prezentovaného modelu je nejvyšší opakovatelnost počítaná pomocí korelačních koeficientů (Pearsonův, Spearmanův), tedy to, že byly tyto hodnoty zahrnuty, může způsobit rozdíl ve výsledku.

Bell et al. (2009) našli, na rozdíl od této práce, vliv časového odstupu mezi opakováními, ale nenašli žádný vliv počtu opakování. Je možné, že se jejich výsledky lišily kvůli jiným zahrnutým chováním (např. na rozdíl od této studie zahrnovaly páření a sexuální preference). Oproti tomu výsledky experimentální práce Biro (2012) potvrzují, že počet

opakování význam má. Jeho studie se ale zaměřovala na aktivitu a „boldness“, měřenou startle testem, kde je možný vliv habituace na podnět. Měřil chování ryb (*Pomacentrus wardii*), chycených ve volné přírodě a převezených do laboratoře. Vystává tedy otázka, zda efekt aklimace, který měřil, je aklimací na behaviorální test nebo pouze na prostředí laboratoře. Na rozdíl od mojí práce ale Biro (2012) našel vyšší opakovatelnost při vyšším počtu opakování. Stále se ovšem jedná o experimentální práci, která použila jeden druh a jednu metodu. Vzhledem k tomu, že moje analýza ukázala signifikantní vliv práce, můžou být výsledky Biro (2012) ovlivněny pouze výběrem experimentální procedury. Tyto rozporuplné výsledky by si zasloužily další zkoumání, například formou navazující diplomové práce.

6. Závěr

Personalita zvířat je komplikovaný jev s poněkud neustálenou terminologií. Z mnoha rozdílných definic personality jich ale většina sdílí požadavek na konzistenci v čase. Tím je myšleno, že rozdíly mezi chováním jedinců stejného druhu zůstanou zachovány, i když se může posunout jejich absolutní hodnota jako odpověď na aktuální situaci. To znamená, že pokud je jedinec A agresivnější než jedinec B, bude agresivnější vždy, ale jedinec A nemusí ve všech situacích projevit stejnou míru agrese.

Vhodným nástrojem k měření této konzistence je veličina zvaná opakovatelnost (repeatability). Lze ji počítat jako korelační koeficient mezi dvěma opakováními téhož testu, ale nejčastější metodou je výpočet opakovatelnosti jako koeficientu vnitrotřídní korelace za použití složek rozptylu z ANOVA. Další metody výpočtu se odvíjejí od GLMM a LMM.

Práce, které opakovatelnost počítají, jsou velmi rozmanité, a to jak ve výběru pokusných jedinců, tak i v designu pokusu a ve výpočtu opakovatelnosti. Hypotéza této práce říká, že i přes tyto rozdíly bude mít nejvyšší opakovatelnost chování s nejvyšší prioritou a chování, které odráží nutnost okamžitě reagovat na aktuální situaci (např. antipredační).

Tuto hypotézu podporuje i provedená analýza dat o opakovatelnosti, kde jako nejlépe opakovatelné osy personality vyšla agrese a socialita, nejméně opakovatelné se ukázaly „boldness“ a explorace. Opakovatelnost aktivity byla mírně nadprůměrná. Podobná výsledná opakovatelnost os personality potvrzuje, že tyto osy měří chování s podobnou konzistencí, tedy jsou pro výzkum personality rovnocenné.

Velký vliv na výslednou opakovatelnost má podle výsledků metaanalýzy počet opakování a počet jedinců, a to tak, že čím více počtu pseudoreplikací (počet opakování krát počet jedinců), tím menší opakovatelnost. Možné vysvětlení je například efekt habituace či

senzitivace. Vliv měla také metoda, podle které byla opakovatelnost vypočtena. To ale může být způsobeno několika studii s problematickou metodikou, které mohly ovlivnit výsledek pro opakovatelnost počítanou podle LMM.

Opakovatelnost je užitečným nástrojem, zejména při měření personality, kde je konzistence v čase vyžadována z definice jevu. Proto bych v diplomové práci ráda zhodnotila personalitu u hlodavců i z hlediska opakovatelnosti, zejména z hlediska vlivu časového odstupu a počtu opakování.

Seznam literatury

* použité pro účely „metaanalýzy“

- Basic, D., Winberg, S., Schjolden, J., Krogdahl, a & Höglund, E.** 2012. Context-dependent responses to novelty in Rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*), selected for high and low post-stress cortisol responsiveness. *Physiology & behavior*, **105**, 1175–81.*
- Bell, A. M., Hankison, S. J. & Laskowski, K. L.** 2009. The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, **77**, 771–783.
- Biro, P. & Ridgway, M.** 2008. Repeatability of foraging tactics in young Brook Trout, *Salvelinus fontinalis*. *The Canadian field-naturalist*, **122**, 40–45.*
- Biro, P. A. & Booth, D. J.** 2009. Extreme boldness precedes starvation mortality in six-lined trumpeter (*Pelates sexlineatus*). *Hydrobiologia*, **635**, 395–398.*
- Biro, P. A.** 2012. Do rapid assays predict repeatability in labile (behavioural) traits? *Animal Behaviour*, **83**, 1295–1300.
- Blackenhorn, W. & Perner, D.** 1994. Heritability and repeatability of behavioural attributes affecting foraging success and fitness in water striders. *Animal Behaviour*, **48**, 169–176.*
- Boake, C. R. B.** 1989. Repeatability: Its role in evolutionary studies of mating behavior. *Evolutionary Ecology*, **3**, 173–182.
- Brown, J.** 1992. Patch use under predation risk: I. Models and predictions. *Annales Zoologici Fennici*, **29**, 301–309.
- Brown, C., Burgess, F. & Braithwaite, V. a.** 2007. Heritable and experiential effects on boldness in a tropical poeciliid. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62**, 237–243.
- Carere, C. & Eens, M.** 2005. Unravelling animal personalities: how and why individuals consistently differ. *Behaviour*, **142**, 1155–1163.
- Carere, C., Drent, P. J., Privitera, L., Koolhaas, J. M. & Groothuis, T. G. G.** 2005. Personalities in great tits, *Parus major*: stability and consistency. *Animal Behaviour*, **70**, 795–805.
- Carrasco, J. L. & Jover, L.** 2005. Concordance correlation coefficient applied to discrete data. *Statistics in medicine*, **24**, 4021–34.
- Carrete, M. & Tella, J. L.** 2010. Individual consistency in flight initiation distances in burrowing owls: a new hypothesis on disturbance-induced habitat selection. *Biology letters*, **6**, 167–70.*
- Carter, a. J., Goldizen, a. W. & Tromp, S. a.** 2010. Agamas exhibit behavioral syndromes: bolder males bask and feed more but may suffer higher predation. *Behavioral Ecology*, **21**, 655–661.*
- Carter, A. J., Heinsohn, R., Goldizen, A. W. & Biro, P. a.** 2012. Boldness, trappability and sampling bias in wild lizards. *Animal Behaviour*, **83**, 1051–1058.*
- Cole, E. F. & Quinn, J. L.** 2012. Personality and problem-solving performance explain competitive ability in the wild. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **279**, 1168–75.*
- Couchoux, C. & Cresswell, W.** 2011. Personality constraints versus flexible antipredation behaviors: how important is boldness in risk management of redshanks (*Tringa totanus*) foraging in a natural system? *Behavioral Ecology*, **23**, 290–301.*
- Croft, D. P., Krause, J., Darden, S. K., Ramnarine, I. W., Faria, J. J. & James, R.** 2009. Behavioural trait assortment in a social network: patterns and implications. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**, 1495–1503.*

- D'Eath, R. B.** 2004. Consistency of aggressive temperament in domestic pigs: The effects of social experience and social disruption. *Aggressive Behavior*, **30**, 435–448.*
- Dammhahn, M. & Almeling, L.** 2012. Is risk taking during foraging a personality trait? A field test for cross-context consistency in boldness. *Animal Behaviour*, **84**, 1131–1139.*
- David, M., Auclair, Y. & Cézilly, F.** 2011a. Personality predicts social dominance in female zebra finches, *Taeniopygia guttata*, in a feeding context. *Animal Behaviour*, **81**, 219–224.*
- David, M., Cézilly, F. & Giraldeau, L.-A.** 2011b. Personality affects zebra finch feeding success in a producer–scrounger game. *Animal Behaviour*, **82**, 61–67.*
- David, M., Auclair, Y., Giraldeau, L. & Cézilly, F.** 2012a. Personality and body condition have additive effects on motivation to feed in Zebra Finches *Taeniopygia guttata*. *Ibis*, **154**, 372–378.*
- David, M., Auclair, Y. & Cézilly, F.** 2012b. Assessing Short- and Long-Term Repeatability and Stability of Personality in Captive Zebra Finches Using Longitudinal Data. *Ethology*, **118**, 932–942.*
- David, M., Auclair, Y., Dechaume-Moncharmont, F.-X. & Cézilly, F.** 2012c. Handling stress does not reflect personality in female zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Journal of comparative psychology (Washington, D.C. : 1983)*, **126**, 10–4.*
- Decker, R. a. & Griffen, B. D.** 2012. Correlating context-specific boldness and physiological condition of female sand fiddler crabs (*Uca pugilator*). *Journal of Ethology*, **30**, 403–412.*
- Dingemanse, N.** 2002. Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. *Animal Behaviour*, **64**, 929–938.*
- Dingemanse, N. J., Bouwman, K. M., Van de Pol, M., Van Overveld, T., Patrick, S. C., Matthysen, E. & Quinn, J. L.** 2012. Variation in personality and behavioural plasticity across four populations of the great tit *Parus major*. *The Journal of animal ecology*, **81**, 116–26.*
- Dochtermann, N. A., Jenkins, S. H., Swartz, M. J. & Hargett, A. C.** 2012. The roles of competition and environmental heterogeneity in the maintenance of behavioral variation and covariation. *Ecology*, **93**, 1330–9.*
- Ducatez, S., Legrand, D., Chaput-Bardy, A., Stevens, V. M., Fréville, H. & Baguette, M.** 2012. Inter-individual variation in movement: is there a mobility syndrome in the large white butterfly *Pieris brassicae*? *Ecological Entomology*, **37**, 377–385.*
- Duckworth, R. a. & Sockman, K. W.** 2012. Proximate mechanisms of behavioural inflexibility: implications for the evolution of personality traits. *Functional Ecology*, **26**, 559–566.*
- Dzieweczynski, T. L., Mack, C. L. & Granquist, R. M.** 2009. Lovers and fighters: male stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, differ in their responses to conflicting stimuli. *Animal Behaviour*, **78**, 399–406.*
- Dzieweczynski, T. L.** 2011. Short-term exposure to an endocrine disruptor affects behavioural consistency in male threespine stickleback. *Aquatic toxicology (Amsterdam, Netherlands)*, **105**, 681–7.*
- Dzieweczynski, T. L. & Crovo, J. a.** 2011. Shyness and boldness differences across contexts in juvenile three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* from an anadromous population. *Journal of fish biology*, **79**, 776–88.*
- Dzieweczynski, T. L. & Forrette, L. M.** 2011. Repeatability of decision-making behaviour in male threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* : Effects of dummy vs . live stimuli. **57**, 101–109.*
- Dzieweczynski, T. L. & Hebert, O. L.** 2012. Fluoxetine alters behavioral consistency of aggression and courtship in male Siamese fighting fish, *Betta splendens*. *Physiology & behavior*, **107**, 92–7.*
- Dzieweczynski, T. L. & Leopard, A. K.** 2010. The effects of stimulus type on consistency of responses to conflicting stimuli in Siamese fighting fish. *Behavioural processes*, **85**, 83–9.*
- Dzieweczynski, T. L., Sullivan, K. R., Forrette, L. M. & Hebert, O. L.** 2012. Repeated Recent

- Aggressive Encounters Do Not Affect Behavioral Consistency in Male Siamese Fighting Fish. *Ethology*, **118**, 351–359.*
- Edelaar, P., Serrano, D., Carrete, M., Blas, J., Potti, J. & Tella, J. L.** 2012. Tonic immobility is a measure of boldness toward predators: an application of Bayesian structural equation modeling. *Behavioral Ecology*, **23**, 619–626.*
- Edenbrow, M. & Croft, D. P.** 2012. Sequential hermaphroditism and personality in a clonal vertebrate: the mangrove killifish. *Behavioural processes*, **90**, 229–37.*
- Edwards, H. a., Winney, I. S., Schroeder, J. & Dugdale, H. L.** 2013. Do rapid assays predict repeatability in labile (behavioural) traits? A reply to Biro. *Animal Behaviour*, **85**, e1–e3.
- Elnitsky, M. a & Claussen, D. L.** 2006. The effects of temperature and inter-individual variation on the locomotor performance of juvenile turtles. *Journal of comparative physiology. B, Biochemical, systemic, and environmental physiology*, **176**, 497–504.*
- Ensminger, A. L. & Westneat, D. F.** 2012. Individual and Sex Differences in Habituation and Neophobia in House Sparrows (*Passer domesticus*). *Ethology*, **118**, 1085–1095.*
- Evans, J., Boudreau, K. & Hyman, J.** 2010. Behavioural Syndromes in Urban and Rural Populations of Song Sparrows. *Ethology*, **116**, 588–595.*
- Fucikova, E., Drent, P. J., Smits, N. & Van Oers, K.** 2009. Handling Stress as a Measurement of Personality in Great Tit Nestlings (*Parus major*). *Ethology*, **115**, 366–374.*
- Gabriel, P. O. & Black, J. M.** 2010. Behavioural syndromes in Steller’s jays: the role of time frames in the assessment of behavioural traits. *Animal Behaviour*, **80**, 689–697.*
- Garamszegi, L. Z., Markó, G. & Herczeg, G.** 2012. A meta-analysis of correlated behaviours with implications for behavioural syndromes: mean effect size, publication bias, phylogenetic effects and the role of mediator variables. *Evolutionary Ecology*, **26**, 1213–1235.
- Genaro, G. & Schmidek, W. R.** 2000. Exploratory Activity of Rats in Three Different Environments. *Ethology*, **106**, 849–859.
- Gibbons, J. M., Lawrence, A. B. & Haskell, M. J.** 2009. Consistency of aggressive feeding behaviour in dairy cows. *Applied Animal Behaviour Science*, **121**, 1–7.*
- Gibbons, J. M., Lawrence, A. B. & Haskell, M. J.** 2011. Consistency of flight speed and response to restraint in a crush in dairy cattle. *Applied Animal Behaviour Science*, **131**, 15–20.*
- Girard, I.** 2001. Field cost of activity in the kit fox, *Vulpes macrotis*. *Physiological and biochemical zoology*, **74**, 191–202.*
- Gosling, S.** 2001. From mice to men: what can we learn about personality from animal research? *Psychological bulletin*, **127**, 45–86.
- Gosling, S. D. & John, O. P.** 1999. Personality Dimensions in Nonhuman Animals: A Cross-Species Review. *Current Directions in Psychological Science*, **8**, 69–75.
- Hammond-Tooke, C. A., Nakagawa, S. & Poulin, R.** 2012. Parasitism and behavioural syndromes in the fish *Gobiomorphus cotidianus*. *Behaviour*, **149**, 601–622.*
- Hanson, M. & Coss, R.** 2001. Age differences in the response of California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*) to conspecific alarm calls. *Ethology*, **275**, 259–275.
- Hanson, K. C., Hasler, C. T., Suski, C. D. & Cooke, S. J.** 2007. Morphological correlates of swimming activity in wild largemouth bass (*Micropterus salmoides*) in their natural environment. *Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular & integrative physiology*, **148**, 913–20.*
- Harris, S., Ramnarine, I. W., Smith, H. G. & Pettersson, L. B.** 2010. Picking personalities apart: estimating the influence of predation, sex and body size on boldness in the guppy *Poecilia reticulata*. *Oikos*, **119**, 1711–1718.*

- Hebert, O. L. & Dziewczynski, T. L.** 2011. Influence of prior exposure to females on behavioral consistency in male Siamese fighting fish. *Behaviour*, **148**, 1473–1489.*
- Herborn, K. a., Macleod, R., Miles, W. T. S., Schofield, A. N. B., Alexander, L. & Arnold, K. E.** 2010. Personality in captivity reflects personality in the wild. *Animal Behaviour*, **79**, 835–843.*
- Hjelle, Larry A., Ziegler, Daniel J.** 1992. Personality theories: basic assumptions, research, and applications. 3rd ed. New York: McGraw-Hill. ISBN 0-07-029079-2.
- Hörak, P., Saks, L., Ots, I. & Kollist, H.** 2002. Repeatability of condition indices in captive greenfinches (*Carduelis chloris*). *Canadian Journal of Zoology*, **643**, 636–643.*
- Horton, B. J. & Miller, D. R.** 2011. Validation of an algorithm for real-time measurement of sheep activity in confinement by recording movement within a commercial weighing crate. *Applied Animal Behaviour Science*, **129**, 74–82.*
- Hughes, R. N.** 1997. Intrinsic exploration in animals : motives and measurement. *Behavioural Processes*, **41**, 213–226.
- Chappell, M. a, Garland, T., Rezende, E. L. & Gomes, F. R.** 2004. Voluntary running in deer mice: speed, distance, energy costs and temperature effects. *The Journal of experimental biology*, **207**, 3839–54.*
- Jones, K. a & Godin, J.-G. J.** 2010. Are fast explorers slow reactors? Linking personality type and anti-predator behaviour. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **277**, 625–32.*
- Kim, D., Chae, S., Lee, J., Yang, H. & Shin, H.-S.** 2005. Variations in the behaviors to novel objects among five inbred strains of mice. *Genes, brain, and behavior*, **4**, 302–6.
- Kluen, E., Kuhn, S., Kempnaers, B. & Brommer, J. E.** 2012. A simple cage test captures intrinsic differences in aspects of personality across individuals in a passerine bird. *Animal Behaviour*, **84**, 279–287.*
- Knab, A. M., Bowen, R. S., Moore-Harrison, T., Hamilton, A. T., Turner, M. J. & Lightfoot, J. T.** 2009. Repeatability of exercise behaviors in mice. *Physiology & behavior*, **98**, 433–40.*
- Kobler, A., Maes, G., Humblet, Y., Volckaert, F. & Eens, M.** 2011. Temperament traits and microhabitat use in bullhead, *Cottus perifretum*: fish associated with complex habitats are less aggressive. *Behaviour*, **148**, 603–625.*
- König Von Borstel, U., Euent, S., Graf, P., König, S. & Gauly, M.** 2011. Equine behaviour and heart rate in temperament tests with or without rider or handler. *Physiology & behavior*, **104**, 454–463.*
- Koolhaas, J. M., Korte, S. M., De Boer, S. F., Van Der Vegt, B. J., Van Reenen, C. G., Hopster, H., De Jong, I. C., Ruis, M. a & Blokhuis, H. J.** 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and biobehavioral reviews*, **23**, 925–35.
- Korpela, K., Sundell, J. & Ylönen, H.** 2011. Does personality in small rodents vary depending on population density? *Oecologia*, **165**, 67–77.*
- Koski, S. E.** 2011. Social personality traits in chimpanzees: temporal stability and structure of behaviourally assessed personality traits in three captive populations. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **65**, 2161–2174.*
- Kralj-Fiser, S., Scheiber, I. B. R., Blejec, A., Moestl, E. & Kotrschal, K.** 2007. Individualities in a flock of free-roaming greylag geese: behavioral and physiological consistency over time and across situations. *Hormones and behavior*, **51**, 239–48.*
- Kralj-Fišer, S. & Schneider, J. M.** 2012. Individual behavioural consistency and plasticity in an urban spider. *Animal Behaviour*, **84**, 197–204.*
- Kudryavtseva, N. N., Bondar, N. P. & Avgustinovich, D. F.** 2004. Effects of repeated experience of aggression on the aggressive motivation and development of anxiety in male mice. *Neuroscience and behavioral physiology*, **34**, 721–30.

- Kurvers, R. H. J. M., Eijkelenkamp, B., Van Oers, K., Van Lith, B., Van Wieren, S. E., Ydenberg, R. C. & Prins, H. H. T.** 2009. Personality differences explain leadership in barnacle geese. *Animal Behaviour*, **78**, 447–453.*
- Kurvers, R. H. J. M., Prins, H. H. T., Van Wieren, S. E., Van Oers, K., Nolet, B. a & Ydenberg, R. C.** 2010. The effect of personality on social foraging: shy barnacle geese scrounge more. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **277**, 601–8.*
- Landová, E., Jančúchová-Lásková, J., Musilová, V., Kadochová, Š. & Frynta, D.** 2013. Ontogenetic switch between alternative antipredatory strategies in the leopard gecko (*Eublepharis macularius*): defensive threat versus escape. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, in print
- Lantová, P., Šichová, K., Sedláček, F. & Lanta, V.** 2011. Determining Behavioural Syndromes in Voles - The Effects of Social Environment. *Ethology*, **117**, 124–132.*
- Lessells, C. & Boag, P.** 1987. Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. *The Auk*, **104**, 116–121.
- Lind, A. J. & Welsh, H. H.** 1994. Ontogenetic changes in foraging behaviour and habitat use by the Oregon garter snake, *Thamnophis atratus hydrophilus*. *Animal Behaviour*, **48**, 1261–1273.
- Magellan, K. & Kaiser, H.** 2010. Male Aggression and Mating Opportunity in a Poeciliid Fish Male aggression and mating opportunity in a poeciliid fish. *African Zoology*, **45**, 18–23.*
- Martin, J. G. a. & Réale, D.** 2008. Temperament, risk assessment and habituation to novelty in eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Animal Behaviour*, **75**, 309–318.*
- Martins, T. L. F., Roberts, M. L., Giblin, I., Huxham, R. & Evans, M. R.** 2007. Speed of exploration and risk-taking behavior are linked to corticosterone titres in zebra finches. *Hormones and behavior*, **52**, 445–53.*
- Martins, C. I. M., Conceição, L. E. C. & Schrama, J. W.** 2011. Consistency of individual variation in feeding behaviour and its relationship with performance traits in Nile tilapia *Oreochromis niloticus*. *Applied Animal Behaviour Science*, **133**, 109–116.*
- McDonald, D. G., Keeler, R. a & McFarlane, W. J.** 2007. The relationships among sprint performance, voluntary swimming activity, and social dominance in juvenile rainbow trout. *Physiological and biochemical zoology : PBZ*, **80**, 619–34.*
- McGhee, K. E. & Travis, J.** 2010. Repeatable behavioural type and stable dominance rank in the bluefin killifish. *Animal Behaviour*, **79**, 497–507.*
- Meek, T. H., Lonquich, B. P., Hannon, R. M. & Garland, T.** 2009. Endurance capacity of mice selectively bred for high voluntary wheel running. *The Journal of experimental biology*, **212**, 2908–17.*
- Minderman, J., Reid, J. M., Evans, P. G. H. & Whittingham, M. J.** 2009. Personality traits in wild starlings: exploration behavior and environmental sensitivity. *Behavioral Ecology*, **20**, 830–837.*
- Montiglio, P.-O., Garant, D., Thomas, D. & Réale, D.** 2010. Individual variation in temporal activity patterns in open-field tests. *Animal Behaviour*, **80**, 905–912.*
- Müller, R. & Schrader, L.** 2005. Behavioural consistency during social separation and personality in dairy cows. *Behaviour*, **142**, 1289–1306.*
- Nakagawa, S. & Schielzeth, H.** 2010. Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **85**, 935–56.
- Nakagawa, S., Gillespie, D. O. S., Hatchwell, B. J. & Burke, T.** 2007. Predictable males and unpredictable females: sex difference in repeatability of parental care in a wild bird population. *Journal of evolutionary biology*, **20**, 1674–81.
- Nakagawa, S., Coats, J. & Poulin, R.** 2010. The consequences of parasitic infections for host behavioural correlations and repeatability. *Behaviour*, **147**, 367–382.

- Nakayama, S., Nishi, Y. & Miyatake, T.** 2009. Genetic correlation between behavioural traits in relation to death-feigning behaviour. *Population Ecology*, **52**, 329–335.*
- Nemiroff, L. & Despland, E.** 2007. Consistent individual differences in the foraging behaviour of forest tent caterpillars (*Malacosoma disstria*). *Canadian Journal of Zoology*, **85**, 1117–1124.*
- Niemelä, P. T., Vainikka, A., Hedrick, A. V. & Kortet, R.** 2012a. Integrating behaviour with life history: boldness of the field cricket, *Gryllus integer*, during ontogeny. *Functional Ecology*, **26**, 450–456.*
- Niemelä, P. T., DiRienzo, N. & Hedrick, A. V.** 2012b. Predator-induced changes in the boldness of naïve field crickets, *Gryllus integer*, depends on behavioural type. *Animal Behaviour*, **84**, 129–135.*
- Nyqvist, M. J., Gozlan, R. E., Cucherousset, J. & Robert Britton, J.** 2013. Absence of a Context-General Behavioural Syndrome in a Solitary Predator. *Ethology*, **119**, 156–166.*
- Olsen, E. M., Heupel, M. R., Simpfendorfer, C. a & Moland, E.** 2012. Harvest selection on Atlantic cod behavioral traits: implications for spatial management. *Ecology and evolution*, **2**, 1549–62.*
- Pekár, S. & Brabec, M.** 2012. *Moderní analýza biologických dat*. 1. vyd. Brno: Masarykova univerzita. ISBN 978-802-1058-125.
- Pruitt, J. N., Iturralde, G., Avilés, L. & Riechert, S. E.** 2011. Amazonian social spiders share similar within-colony behavioural variation and behavioural syndromes. *Animal Behaviour*, **82**, 1449–1455.*
- Quinn, J. & Cresswell, W.** 2005. Personality, anti-predation behaviour and behavioural plasticity in the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Behaviour*, **142**, 1377–1402.*
- Quinn, J. L., Cole, E. F., Bates, J., Payne, R. W. & Cresswell, W.** 2012. Personality predicts individual responsiveness to the risks of starvation and predation. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **279**, 1919–26.*
- R Development Core Team. 2009. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Available at www.R-project.org
- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T. & Dingemanse, N. J.** 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **82**, 291–318.
- Reidy, S. P., Kerr, S. R. & Nelson, J. a.** 2000. Aerobic and anaerobic swimming performance of individual Atlantic cod. *The Journal of experimental biology*, **203**, 347–57.*
- Riechert, S. E. & Hedrick, A. V.** 1993. A test for correlations among fitness-liked behavioural traits in the spider *Agelenopsis aperta* (Araneae, Agelenidae). *Animal Behaviour*, **46**, 669–675.
- Rockwell, C., Gabriel, P. O. & Black, J. M.** 2012. Bolder, older, and selective: factors of individual-specific foraging behaviors in Steller’s jays. *Behavioral Ecology*, **23**, 676–683.*
- Rudin, F. S. & Briffa, M.** 2012. Is boldness a resource-holding potential trait? Fighting prowess and changes in startle response in the sea anemone, *Actinia equina*. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **279**, 1904–10.*
- Russell, P.A.** 1973. Relationship between exploratory behaviour and fear: a review. *British Journal of Psychology*, **64**, 417–433, cit. podle **Biondi, L. M., Bó, M. S. & Vassallo, A. I.** 2010. Inter-individual and age differences in exploration, neophobia and problem-solving ability in a Neotropical raptor (*Milvago chimango*). *Animal cognition*, **13**, 701–10.
- Ruuskanen, S. & Laaksonen, T.** 2010. Yolk hormones have sex-specific long-term effects on behavior in the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *Hormones and behavior*, **57**, 119–27.*
- Řežucha, R., Reichard, M. & Smith, C.** 2012. Personality traits, reproductive behaviour and alternative mating tactics in male European bitterling, *Rhodeus amarus*. *Behaviour*, **149**, 531–553.*
- Seltmann, M. W., Öst, M., Jaatinen, K., Atkinson, S., Mashburn, K. & Hollmén, T.** 2012. Stress responsiveness, age and body condition interactively affect flight initiation distance in breeding female

eidens. *Animal Behaviour*, **84**, 889–896.*

Schielzeth, H., Bolund, E., Kempenaers, B. & Forstmeier, W. 2010. Quantitative genetics and fitness consequences of neophilia in zebra finches. *Behavioral Ecology*, **22**, 126–134.*

Schrader, L. 2002. Consistency of individual behavioural characteristics of dairy cows in their home pen. *Applied Animal Behaviour Science*, **77**, 255–266.*

Schuett, W. & Dall, S. R. X. 2009. Sex differences, social context and personality in zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*, **77**, 1041–1050.*

Sih, A., Bell, A., Johnson, J. & Ziemba, R. 2004a. Behavioral syndromes: An Integrative Overview. *The Quarterly review of biology*, **79**, 241–277.

Sih, A., Bell, A. & Johnson, J. C. 2004b. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in ecology & evolution*, **19**, 372–8.

Sinn, D. L., While, G. M. & Wapstra, E. 2008. Maternal care in a social lizard: links between female aggression and offspring fitness. *Animal Behaviour*, **76**, 1249–1257.

Sluyter, F., Korte, S. M., Bohus, B. & Van Oortmerssen, G. a. 1996. Behavioral stress response of genetically selected aggressive and nonaggressive wild house mice in the shock-probe/defensive burying test. *Pharmacology, biochemistry, and behavior*, **54**, 113–6.

Smith, B. R. & Blumstein, D. T. 2012. Structural consistency of behavioural syndromes: does predator training lead to multi-contextual behavioural change? *Behaviour*, **149**, 187–213.

Smulders, D., Verbeke, G., Mormède, P. & Geers, R. 2006. Validation of a behavioral observation tool to assess pig welfare. *Physiology & behavior*, **89**, 438–47.

Sokal, R. R. & Rohlf, F.J. 1981. *Biometry*. 2. vyd. San Francisco: W.H.Freeman, ISBN 0716712547., citace podle **Boake, C. R. B.** 1989. Repeatability: Its role in evolutionary studies of mating behavior. *Evolutionary Ecology*, **3**, 173–182.

Sprenger, D., Dingemanse, N. J., Dochtermann, N. a, Theobald, J. & Walker, S. P. W. 2012. Aggressive females become aggressive males in a sex-changing reef fish. *Ecology letters*, **15**, 986–92.

Suchomelová, E., Munclinger, P. & Frynta, D. 1998. New evidence of pseudosexual behaviour and female aggression in mice: neutral cage interactions in *Mus spicilegus* and *Mus spretus* (Rodentia: Muridae). *Folia Znl*, **47**, 241–247.

Svartberg, K., Tapper, I., Temrin, H., Radesäter, T. & Thorman, S. 2005. Consistency of personality traits in dogs. *Animal Behaviour*, **69**, 283–291.*

Tanaka, K. 2009. Genetic variation in flight activity of *Ophraella communa* (Coleoptera: Chrysomelidae): heritability estimated by artificial selection. *Environmental entomology*, **38**, 266–273.*

Tauber, C., Tauber, M. & Milbratif, L. 1995. Individual repeatability and geographical variation in the larval behaviour of the generalist predator, *Chrysopa quadripunctata*. *Animal Behaviour*, **50**, 1391–1403.*

Timonin, M. E., Carrière, C. J., Dudych, a. D., Latimer, J. G. W., Unruh, S. T. & Willis, C. K. R. 2011. Individual differences in the behavioural responses of meadow voles to an unfamiliar environment are not correlated with variation in resting metabolic rate. *Journal of Zoology*, **284**, 198–205.*

Twiss, S. & Franklin, J. 2010. Individually consistent behavioural patterns in wild, breeding male grey seals (*Halichoerus grypus*). *Aquatic Mammals*, **36**, 234–238.*

Vainikka, A., Rantala, M. J., Niemelä, P., Hirvonen, H. & Kortet, R. 2010. Boldness as a consistent personality trait in the noble crayfish, *Astacus astacus*. *Acta Ethologica*, **14**, 17–25.*

Valros, A., Rundgren, M. & Špinka, M. 2003. Sow activity level, frequency of standing-to-lying posture changes and anti-crushing behaviour—within sow-repeatability and interactions with nursing

- behaviour and piglet performance. *Applied Animal Behaviour Science*, **83**, 29–40.*
- Van Dongen, W. F. D., Maldonado, K., Sabat, P. & Vasquez, R. A.** 2010. Geographic variation in the repeatability of a personality trait. *Behavioral Ecology*, **21**, 1243–1250.*
- 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. Biological sciences / The Royal Society*, **271**, 65–73.*
- Vardanis, Y., Klaassen, R. H. G., Strandberg, R. & Alerstam, T.** 2011. Individuality in bird migration: routes and timing. *Biology letters*, **7**, 502–5.
- Verbeek, M., Drent, P. & Wiepkema, P.** 1994. Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. *Animal Behaviour*, **48**, 1113–1121.
- Verbeek, M., Boon, A. & Drent, P.** 1996. Exploration, aggressive behaviour and dominance in pairwise confrontations of juvenile male great tits. *Behaviour*, **133**, 945–963.
- Watanabe, N. M., Stahlman, W. D., Blaisdell, A. P., Garlick, D., Fast, C. D. & Blumstein, D. T.** 2012. Quantifying personality in the terrestrial hermit crab: different measures, different inferences. *Behavioural processes*, **91**, 133–40.*
- Wechsler, B.** 1995. Coping and coping strategies: a behavioural view. *Applied Animal Behaviour Science*, **43**, 123–134.
- While, G. M., Sinn, D. L. & Wapstra, E.** 2009. Female aggression predicts mode of paternity acquisition in a social lizard. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **276**, 2021–9. *
- While, G. M., Isaksson, C., McEvoy, J., Sinn, D. L., Komdeur, J., Wapstra, E. & Groothuis, T. G. G.** 2010. Repeatable intra-individual variation in plasma testosterone concentration and its sex-specific link to aggression in a social lizard. *Hormones and behavior*, **58**, 208–13.*
- Williams, L. J., King, A. J. & Mettke-Hofmann, C.** 2012. Colourful characters: head colour reflects personality in a social bird, the Gouldian finch, *Erythrura gouldiae*. *Animal Behaviour*, **84**, 159–165.*
- Wilson, A. D. M. & Godin, J.-G. J.** 2009. Boldness and behavioral syndromes in the bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*. *Behavioral Ecology*, **20**, 231–237.*
- Wilson, D. S., Clark, A., Coleman, K. & Deasrtyne, T.** 1994. Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends in Ecology & Evolution*, **9**, 442–446.
- Windschnurer, I., Boivin, X. & Waiblinger, S.** 2009. Reliability of an avoidance distance test for the assessment of animals' responsiveness to humans and a preliminary investigation of its association with farmers' attitudes on bull fattening farms. *Applied Animal Behaviour Science*, **117**, 117–127.
- Witsenburg, F., Schürch, R., Otti, O. & Heg, D.** 2010. Behavioural types and ecological effects in a natural population of the cooperative cichlid *Neolamprologus pulcher*. *Animal Behaviour*, **80**, 757–767.*
- Zombeck, J. & DeYoung, E.** 2011. Selective breeding for increased home cage physical activity in collaborative cross and Hsd: ICR mice. *Behavior genetics*, **41**, 571–582.*

Příloha 1: Příklad zpracování studie (Kurvers et al. 2009) pro „metaanlyzu“, více dat k dispozici u autorky

Práce	Druh	Taxon	Metoda	Hodnota	P.O.	NN	Pseudoreplikace	1 / PO*N	Proměnná	Osa personality
Kurvers et al. 2009	<i>Branta leucopsis</i>	ptáci	ANOVA	0,04	2	18	36	0,0277777778	reálná	explorace
Kurvers et al. 2009	<i>Branta leucopsis</i>	ptáci	ANOVA	0,6	2	18	36	0,0277777778	reálná	aktivita
Kurvers et al. 2009	<i>Branta leucopsis</i>	ptáci	ANOVA	0,77	2	18	36	0,0277777778	reálná	aktivita
Kurvers et al. 2009	<i>Branta leucopsis</i>	ptáci	ANOVA	0,56	4	18	72	0,013888889	reálná	aktivita
Kurvers et al. 2009	<i>Branta leucopsis</i>	ptáci	ANOVA	0,64	2	18	36	0,0277777778	kompozitní	boldness
Kurvers et al. 2009	<i>Branta leucopsis</i>	ptáci	ANOVA	0,85	2	18	36	0,0277777778	kompozitní	boldness
Kurvers et al. 2009	<i>Branta leucopsis</i>	ptáci	ANOVA	0,72	4	18	72	0,013888889	kompozitní	boldness