

JOANNA T. WOŹNA

*Instytut Zoologii  
Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu  
Wojska Polskiego 71 C, 60-625 Poznań  
E-mail: jtwozna@gmail.com*

## OSOBOWOŚĆ U PTAKÓW – ZAŁOŻENIA TEORETYCZNE, KIERUNKI I METODY BADAŃ

### WSTĘP

Różnice w zachowaniach zwierząt możemy obserwować na trzech poziomach: międzygatunkowym, międzypopulacyjnym i osobniczym. Z zachowaniem osobniczym związane jest zjawisko osobowości, które definiuje się jako zespół względnie stałych cech zachowania, charakterystycznych dla osobnika, które towarzyszą zwierzęciu niezmiennie przez całe życie (STAMPS i GROOTHUIS 2010). Istnienie osobowości u zwierząt wykazano u wielu taksonów, m. in. u ssaków, ptaków, gadów, ryb, głowonogów i stawonogów. Obecnie badania osobowości skupiają się przede wszystkim na jej znaczeniu ekologicznym oraz ewolucyjnym i dotyczą w szczególności ptaków (GROOTHUIS i CARERE 2005).

Badania nad osobowością zwierząt rozpoczęto w latach 70. XX w. (BURTT i GILTZ 1973). Wcześniej badania behawioralne miały charakter populacyjny. Unikano wówczas stosowania tych samych pojęć, które używane są w psychologii (GROOTHUIS i CARERE 2005). Niektóre terminy (strach, zdenerwowanie) mogłyby zostać błędnie zinterpretowane, ponieważ nie zawsze odnoszą się do tych samych stanów fizjologicznych u ludzi i zwierząt (RÉALE i współaut. 2007). Nie oznacza to jednak, że zanim termin „osobowość” zaczął być używany w odniesieniu do zwierząt, badania w tej dziedzinie nie miały miejsca. Badano konkretne cechy osobowości, takie jak poziom agresji, ale autorzy nie przypisywali ich do szerszej kategorii jaką jest osobowość (BURTT i GILTZ 1973, GOSLING 2001). Prawdziwy postęp w tej dziedzinie rozpoczął się jednak w latach 90. XX w.,

a obecnie badania dotyczą między innymi wpływu różnych czynników zewnętrznych na osobowość zwierząt, jej zmian w trakcie życia osobnika i roli, jaką odgrywają geny w tworzeniu osobowości (STAMPS i GROOTHUIS 2010).

Niniejsza praca ma na celu przybliżenie zagadnienia osobowości ptaków na różnych poziomach rozważań. W pierwszej kolejności przedstawione zostały wyznaczniki osobowości, czyli cechy, w oparciu o które określane są poszczególne typy osobowości. Są to przede wszystkim cechy zachowania, choć z typem osobowości ściśle mogą być związane również wyznaczniki morfologiczne, takie jak kolor upierzenia. W kolejnych rozdziałach omówione zostały zagadnienia związane z ewolucją cech osobowości - związki między osobowością a doбором płciowym i presją selekcyjną, które działają na osobniki, a także między osobowością a przeżywalnością i sukcesem rozrodczym ptaków. Na koniec podsumowano, sięgające do endokrynologii i genetyki, badania sposobów determinowania cech osobowości.

### BEHAVIORALNE WYZNACZNIKI OSOBOWOŚCI PTAKÓW

Typy osobowości określa się w oparciu o cechy zachowania, powtarzalne w czasie i w różnych kontekstach (np. w sytuacji zagrożenia, podczas inkubacji jaj, podczas żerowania itp). Są to: szybkość eksploracji nowych środowisk, agresja, zachowania innowacyjne, dystans ucieczki, skłonność do ryzyka czy nawet śpiew, które traktuje się jako wyznaczniki osobowości.

Osobniki możemy podzielić na szybko i wolno eksplorujące środowisko. Eksploracja jest tu rozumiana jako gromadzenie informacji w celu zapoznania się osobnika z nowopowstałą sytuacją, którą, w badaniach nad eksploracyjnością, jest np. generowana przez eksperymentatora zmiana w dostępności pokarmu. Osobniki szybko eksplorują środowisko bardziej pobieżnie, natomiast wolne robią to uważniej (DRENT i MARCHETTI 1999). Eksploracyjność jest najczęściej stosowanym wskaźnikiem osobowości, badanych według schematu zaproponowanego przez DINGEMANSE i współaut. (2002). Test polega na obserwowaniu zachowania ptaków w pomieszczeniu eksperymentalnym, zaopatrzonym w pięć sztucznych drzew. Jako wskaźnik eksploracyjności bierze się pod uwagę liczbę przelotów i skoków badanego osobnika w toku eksperymentu. Wyniki badań bogatek *Parus major* wskazują na powtarzalność zachowań eksploracyjnych zarówno u samców, jak i u samic (DINGEMANSE i współaut. 2002). VAN OVERVELD i MATTHYSEN (2010) wykazali, że cechy osobowości wpływają na przestrzenną odpowiedź osobnika. Osobniki szybko porzuciły karmniki, w których zaniechano nowych dostaw pokarmu i przenosiły poszukiwania na obszary oddalone od tych karmników, podczas gdy osobniki wolne korzystały z alternatywnego źródła pokarmu w pobliżu miejsca wcześniejszego dokarmiania. Autorzy sugerują, że osobniki szybko i wolne, oprócz zasięgu poszukiwań, może też różnić sposób korzystania ze zdobytych wcześniej informacji i wykorzystanie posiadanego doświadczenia w radzeniu sobie z różnymi zmianami zachodzącymi w siedlisku. Rzeczywiście, po jednym lub dwóch dniach od zakończenia uzupełniania pokarmu w karmnikach, szybkie osobniki gwałtownie przemieszczały się w inne miejsca, znane im przed dokarmianiem. Osobniki wolne przemieszczały się na mniejszą skalę i w sposób stopniowy. Ponadto, osobniki szybko eksplorujące środowisko znacznie rzadziej powracały do miejsc, w których wcześniej znalazły pokarm, niż młode ptaki wolno eksplorujące (VAN OVERVELD i MATTHYSEN 2013). Wyniki te wskazują, że zachowania eksploracyjne ptaków w nowym środowisku, odzwierciedlają różnice w gromadzeniu informacji między osobnikami szybkimi i pobieżnymi oraz wolnymi i dokładnymi. Świadczą również o tym, że omawiane typy osobowości różnią się zasadami, jakimi kierują się ptaki przy podejmowaniu decyzji: osobniki wolne opuszczają żerowisko na podstawie bardziej szczegółowych informacji na temat środowiska i/lub zasobów pokarmowych, a osobniki szybko kierują się pobieżną oceną sytuacji. Najnowsze badania dowodzą, że za-

chowania eksploracyjne u szpaków *Sturnus vulgaris* są powtarzalne, zarówno w różnych sezonach (wiosną i jesienią), jak i w kolejnych latach (THYS i współaut. 2017).

Wskaźnikiem osobowości może być również poziom agresji. Wyniki badań przeprowadzonych na bogatkach potwierdzają powtarzalność zachowań agresywnych (VERBEEK i współaut. 1996). Test polegający na umieszczaniu samców o znanym typie eksploracji w jednej klatce wykazał, że najczęściej wygrywa samiec, który podejmuje walkę, a poziom agresji jest skorelowany ze sposobem eksplorowania środowiska.

Najczęstszą odpowiedzią ptaków na zagrożenie jest ucieczka. Z uwagi na to, że dystans ucieczki, czyli minimalna odległość na jaką dany osobnik dopuszcza do siebie potencjalnego wroga, różni się między poszczególnymi osobnikami, można założyć, że ma ona związek z indywidualną skłonnością ptaka do podejmowania ryzyka. Ocenę dystansu ucieczki można więc traktować jako jeden z elementów osobowości osobnika. Dystans ucieczki opiera się na prostym rachunku zysków i strat. Jeśli ucieczka może przynieść duże straty, np. miejsce, w którym zwierzę się znajduje obfituje w pokarm, wtedy jego dystans ucieczki będzie krótszy, ponieważ z uwagi na dobre warunki warto jest podjąć większe ryzyko. Jeżeli natomiast ucieczka może przynieść większą korzyść niż pozostanie w danym miejscu, wtedy dystans ucieczki będzie dłuższy, np. w sytuacji, gdy obecne miejsce nie zapewnia kryjówek (YDENBERG i DILL 1986). Powtarzalność dystansu ucieczki na poziomie osobniczym wykryto u pójdzki zmiennej *Athene cunicularia* (CARRETE i TELLA 2010) i edredona *Somateria mollissima* (SELTMANN i współaut. 2012). W badaniach przeprowadzonych na amadyńcach *Erythrura gouldiae* sprawdzano, po jakim czasie od zaprezentowania sylwetki drapieżnika zbliżającej się w stronę klatki, żerujący w niej osobnik powróci do spożywania pokarmu. Również te testy potwierdzają wysoką powtarzalność skłonności ptaków do podejmowania ryzyka (WILLIAMS i współaut. 2012).

Zachowania innowacyjne, to nowe zachowania pojawiające się u osobnika w odpowiedzi na nieznaną lub znane bodźce, będące modyfikacją innych zachowań (GREENBERG 2003). Innowacyjność wydaje się być dobrym wskaźnikiem osobowości, bowiem ptaki, które wykazały się innowacyjnym zachowaniem są bardziej skłonne do takich zachowań w przyszłości, a powtarzalność w czasie jest głównym kryterium cechy osobowości (PFEFFER i współaut. 2002). Co więcej, nowe zachowanie rozwijane jest zawsze przez pojedynczego osobnika (PFEFFER i współaut.

2002). Jest to zatem cecha zróżnicowana międzyosobniczo. Wyniki badań wskazują, że widoczny u bogatek i modraszek *Cyanistes caeruleus* wzrost wydajności w rozwiązywaniu nowych problemów w większych grupach nie zmniejsza neofobii, czyli strachu osobników przed nowością, ale zmniejsza ryzyko zostania ofiarą drapieżnictwa (MORAND-FERRON i QUEEN 2011). Wykazano, że międzyosobnicze zróżnicowanie innowacyjności i strachu przed nowością nie różnią się między sobą w (WEBSTER i LEFEBVRE 2001). Stopień neofobii, nawet w sytuacjach głodu, różni się nie tylko międzyosobniczo, ale i międzygatunkowo (TRYJANOWSKI i współaut. 2015). Badania prowadzone na bogatkach potwierdziły powtarzalność umiejętności rozwiązywania przez ptaki problemów i wykazywały stałość tej cechy niezależnie od kondycji i płci osobnika (COLE i współaut. 2011). Co więcej, cecha ta jedynie w niewielkim stopniu była zależna od wieku (COLE i współaut. 2011). Wyniki nie potwierdziły jednak zależności między neofobią a innowacyjnością. Autorzy spekulują, że mogło to wynikać z obniżonej reakcji ptaków w sytuacji, kiedy nowy obiekt znajduje się w nowym otoczeniu, w stosunku do sytuacji, w której nowy obiekt znajduje się w znanym otoczeniu. Warto dodać, że w eksperymentach dotyczących innowacyjności tym, co motywuje zwierzę do rozwiązania problemu, czyli do zachowań innowacyjnych, jest zwykle pokarm, choć, jak opisano to w dalszej części, może to być niekiedy przymus karmienia potomstwa (CAUCHARD i współaut. 2013).

Osobowość może być wyrażana również poprzez śpiew. GARAMSZEGI i współaut. (2008) sugerują, że istnieją przynajmniej trzy powody, dla których osobowość jest wyrażana w śpiewie. Po pierwsze, śpiew wabi nie tylko samice, ale również drapieżniki, zatem można się spodziewać, że osobniki, które śpiewają długie piosenki w wyeksponowanych miejscach są skłonne do ryzyka. Po drugie, piosenki danego osobnika mogą się zmieniać pod wpływem śpiewu innych osobników i co za tym idzie, odważne ptaki, szybciej eksplorujące, będą miały kontakt z większą liczbą bodźców wokalnych, dając im większe możliwości poszerzenia repertuaru. Po trzecie, stresowe sytuacje mają wpływ na metabolizm osobnika, w związku z czym, koszty energetyczne ponoszone przez ptaka podczas śpiewania będą znacząco wpływać na jego odpowiedź na stres wynikający z ryzykownej sytuacji. U muchołówki białoszyjej *Ficedula albicollis* wykazano, że samce odważne śpiewają w miejscach bardziej wyeksponowanych, natomiast nieśmiało wybierają miejsca bar-

dziej ukryte, natomiast cechy piosenek nie wykazały silnego związku z osobowością (GARAMSZEGI i współaut. 2008). U bogatek wykazano dodatnią korelację między liczbą piosenek a eksploracyjnością, przy czym liczba ta zmieniała się w ciągu dnia, a także w różnych sezonach (NAGUIB i współaut. 2010).

Cechy behawioru ptaków mogą się odzwierciedlać w morfologii, przede wszystkim w ubarwieniu (DUCREST i współaut. 2008). Czyży *Carduelis spinus* z większym czarnym krawatem na piersi eksplorowały środowisko szybciej, niezależnie od wieku, płci i wielkości osobnika (MATEOS-GONZALEZ i SENAR 2012). U bogatek również potwierdzono powiązanie osobowości z ubarwieniem: osobniki z większym czarnym krawatem na piersi intensywniej bronią gniazda (QUESADA i SENAR 2007), a intensywność obrony gniazda jest związana z osobowością osobnika (HOLLANDER i współaut. 2008). Stwierdzono przy tym, że tylko cechy warunkowane przez obecność melaniny, a nie karotenoidów, wykazują korelację z intensywnością obrony gniazda (QUESADA i SENAR 2007). U puszczyków *Strix aluco*, samice ciemniej ubarwione znacznie częściej były agresywne w stosunku do ludzi podchodzących pod ich gniazda (DA SILVA i współaut. 2013). Wyniki tych samych badań pokazały, że ptaki silniej reagowały wówczas, gdy w okolicy gniazda stawiano wypchanego puszczyka ciemno ubarwionego.

Czarnogłowe osobniki amadyńców łapały się w sieci szybciej i szybciej podchodziły do nowego przedmiotu niż czerwogłowe, co może wynikać z tego, że czerwogłowe osobniki kompensują ekspozycję na drapieżców, wynikającą z jaskrawego ubarwienia, nie podejmując ryzykownych zachowań (METTKE-HOFFMAN 2012). Zjawisko to można również tłumaczyć strukturą dominacji, w której czerwogłowe osobniki dominują nad czarnogłowymi (PRYKE 2007), stąd czarnogłowe osobniki mogą kompensować sobie niższą pozycję socjalną ryzykowniejszymi zachowaniami. Takie zachowania mogą przynosić korzyści np. dzięki szybszemu docieraniu do nowych źródeł pokarmu. Z drugiej strony, czerwogłowe osobniki, same nie ryzykując, mogą wykorzystywać skłonne do takich zachowań osobniki czarnogłowe, czerpiąc korzyści z zasobów odnalezionych przez podporządkowane osobniki czarnogłowe. W innych badaniach amadyńców wykazano jednak, że osobniki czerwogłowe są bardziej agresywne, wykazują niższą neofobię i są bardziej skłonne do podejmowania ryzyka niż osobniki czarnogłowe (WILLIAMS i współaut. 2012).

## EFEKT KONTEKSTU SYTUACYJNEGO A OSOBOWOŚĆ

Cechy osobowości mogą się zmieniać, jeżeli zmianie ulegają przewidywania o własnej kondycji w przyszłości (ang. survival probability) (NICOLAUS 2012). Ptaki, których szanse przeżycia maleją, szybciej eksplorują otoczenie, co jest dowodem na istnienie tzw. osobowości adaptacyjnej, która kłóci się z ogólnie przyjętym modelem stałości cech osobowości zarówno w czasie, jak i niezależnie od zaistniałego kontekstu. Relacja „kontekst-zachowanie” może być rozpatrywana w dwojaki sposób: jako stopień, do jakiego zachowanie w danym kontekście jest skorelowane wśród osobników z zachowaniem w jednym lub wielu innych kontekstach (ang. contextual generality), lub jako stopień do jakiego zachowanie danego osobnika, w odniesieniu do innych osobników, zmienia się w różnych kontekstach (ang. contextual plasticity) (STAMPS i GROOTHUIS 2010). Kontekst i jego wpływ na wyrażanie się osobowości w postaci mierzalnych cech jest kwestią kluczową. Wyniki badań wskazują na to, że cechy osobowości są warunkowane genetycznie i są dziedziczne, ale na wytworzenie adaptacyjnego fenotypu (zespołu cech organizmu) wpływają również warunki środowiska (WILSON i CLARK 1994). Na przykład bogatki, które wolno eksplorowały środowisko w kontekście niesocjalnym (bez „towarzystwa”), stawały się odważniejsze będąc wśród innych osobników (VAN OERS 2005). Zatem osobniki o konkretnym typie osobowości nie stosują jednej strategii we wszystkich sytuacjach, ale cały zestaw różnych strategii. W badaniach amadyńców wykazano, że osobowość może się zmieniać w zależności od osobowości partnera. Osobnik staje się bardziej nieśmiały, jeśli jego partner jest nieśmiały i odwrotnie (KING i współaut. 2015).

## KORELACJE MIĘDZY RÓŻNYMI TYPAMI OSOBOWOŚCI

Skorelowane ze sobą cechy osobowości nazywane są syndromami behawioralnymi. U bogatek tempo eksploracji środowiska jest dodatnio skorelowane z agresywnością osobnika. W zdecydowanej większości starć, zarówno dwóch samców, jak i dwóch samic, walkę rozpoczynał i wygrywał osobnik szybko eksplorujący (VERBEEK i współaut. 1996, DRENT i MARCHETTI 1999). W populacjach wróbla domowego *Passer domesticus*, zamieszkującego środowiska o różnym stopniu zurbanizowania, wykazano istnienie syndromu behawioralnego złożonego z neofobii względem przedmiotu, skłonności do ryzyka i ogólnej aktywności u ptaków żyjących

w siedliskach zurbanizowanych. U ptaków żyjących na wsiach wykryto istnienie syndromu złożonego z neofobii względem przedmiotu, neofobii względem nowego pożywienia, skłonności do ryzyka i ogólnej aktywności (BÓKONY i współaut. 2012). Z kolei u amadyńców skłonność do ryzyka i neofilia (czyli zainteresowanie nowością) są skorelowane wśród wszystkich osobników, natomiast agresja nie jest skorelowana ani ze skłonnością do ryzyka ani z neofilią (WILLIAMS i współaut. 2012). We wspomnianych wcześniej badaniach szpaków wykazano, że szybkość eksploracji i towarzyskość (ang. sociability), choć są powtarzalne w czasie i w różnych sezonach, nie są ze sobą skorelowane, a zatem nie tworzą syndromu behawioralnego (THYS i współaut. 2017).

## OSOBOWOŚĆ A DOBÓR PŁCIOWY

Cechy osobowości mogą również być elementem brany pod uwagę przy doborze partnera (GABRIEL i BLACK 2012). Możemy wyróżnić dwa rodzaje kojarzenia się osobników: nielosowe i losowe. Kojarzenie nielosowe może być selektywne (dwa podobne fenotypy, ang. assortative mating) lub nie-selektywne (inaczej negatywnie selektywne, gdzie kojarzą się dwa różne fenotypy, ang. disassortative mating).

Szybko eksplorujące samce bogatek wybierały samice o takim samym behawiorze, natomiast wolno eksplorujące samce nie wykazywały ścisłych preferencji, co wynikało prawdopodobnie z tego, że potrzebują one więcej czasu na stworzenie takich preferencji, niż osobniki szybko eksplorujące (GROOTHUIS i CARERE 2005). Do podobnych wniosków doszli GABRIEL i BLACK (2012) przeprowadzając badania na modrosójce czarnogłowej *Cyanocitta stelleri*. Ptaki kojarzyły się pod względem takich samych cech behawioralnych, a zależność ta dotyczyła zarówno szybko, jak i wolno eksplorujących osobników. Zeberki *Taeniopygia guttata* są bardzo zróżnicowane w doborze partnera, zarówno pod względem częstości piosenek, jak i agresywności samców (FORSTMEIER i BIRKHEAD 2004).

Dlaczego samice nie wybierają zawsze „najlepszych” samców? Samice nie różnią się możliwościami oszacowania jakości samca na podstawie jego sygnałów, ponieważ samica, która nie potrafi ocenić samca wybierałaby losowo samce o najwyższej i najniższej jakości (SCHUETT i współaut. 2010). U zeberek istniała jednak konsekwencja w wyborze samca, wykluczająca taką losowość (FORSTMEIER i BIRKHEAD 2004), a zatem to osobowość samicy determinowała wybór partnera. Inne badania dowodzą, że tylko szybko

eksplorujące samce bogatek wykazują preferencje w stosunku do samic o tym samym typie eksploracyjności, a wolno eksplorujące samce nie wykazują ich wcale. Autorzy uważają, że wolno eksplorujące osobniki potrzebują więcej czasu na stworzenie takich preferencji (GROOTHUIS i CARERE 2005). Ponadto, VAN OERS i współaut. (2004a) wskazują u bogatek na powiązanie hierarchii dominacji z osobowością osobników, co niewątpliwie ma wpływ na kojarzenie się par.

Mimo istotnie większego sukcesu rozrodczego par skojarzonych selektywnie, często to właśnie nieselektywne kojarzenie par jest w populacjach bardziej powszechne. U bogatek zaobserwowano, że nieselektywny sposób kojarzenia się w pary jest najczęstszy, pomimo że takie pary nie wykazywały najwyższego sukcesu rozrodczego (DINGEMANSE i współaut. 2004). Przyczyną może być lepsza kondycja pośrednich fenotypów (czyli osobników o średniej wartości danej cechy), a uzyskanie takiego fenotypu możliwe jest przez skojarzenie rodziców o skrajnych fenotypach (czyli o skrajnej wartości danej cechy). Należy jednak zaznaczyć, że skojarzone pary osobników o skrajnie różnych cechach osiągały wyższy sukces rozrodczy wówczas, gdy rok nie obfitował w pokarm. Wykazano, że zachowania mniej odważne, jeśli chodzi o podłoże genetyczne, są cechą dominującą w stosunku do wysokiej odwagi, stąd nie opłaca się kojarzenie między ekstremalnymi osobowościami, bowiem wówczas potomstwo nie będzie miało średniej lub wysokiej wartości tej cechy (VAN OERS 2004b, SCHUETT 2008).

U muchołówek białoszyich (GARAMSZEGI i współaut. 2008) odważne samce, śpiewające w miejscach bardziej wyeksponowanych, były wybierane przez samice w pierwszej kolejności. Samce te, być może były „lepszej jakości”, ponieważ w przeciwnym wypadku nie mogłyby sobie pozwolić na takie ryzyko. Jak zatem należy rozumieć wpływ doboru płciowego na wytworzenie się cech osobowości? Według SCHUETT i współaut. (2010), stałość cech behawioru może być generowana przez dobór płciowy wówczas, gdy samice preferują samców niezmiennających się pod tym względem lub gdy takie samce lepiej radzą sobie w rywalizacji z innymi samcami. Dowodem jest m.in. behawioralna kompatybilność partnerów. Możliwe są tutaj jedynie różnice w stopniu ekspresji jakiejś cechy osobowości, nie zaś różnice w jej stałości. Stałość w behawiorze jest kosztowna w zmiennym środowisku (SCHUETT i współaut. 2010), a koszt pożądaných zachowań jest wysoki, jeśli odzwierciedlają one wysoką jakość osobnika (ZAHAVI 1975). Kluczowa jest prawdopodobnie przewidywalność zachowań, ponieważ umożliwia dobranie kompatybilne-

go partnera, co ułatwia opiekę nad potomstwem czy synchronizację zachowań. Ponadto, stałość cech zachowania ma pozytywne skutki dla kondycji. Po starciu dwóch samców i wygranej osobnika stale wykazującego wysoki poziom agresji, inne samce mogą już nie stawać z nim do walki, ponieważ założą, że mają małe szanse na wygraną (SCHUETT i współaut. 2010).

## OSOBOWOŚĆ A PRZEŻYwalNOŚĆ I SUKCES ROZRODCZY

W badaniach bogatek wykazano, że pary, które osiągały najwyższy sukces rozrodczy składały się z dwóch osobników szybko eksplorujących lub dwóch wolno eksplorujących (DINGEMANSE i DE GOEDE 2004). Wielkość piskląt była negatywnie skorelowana z zachowaniami eksploracyjnymi samicy, a osobowość samca nie miała wpływu na wielkość piskląt (DINGEMANSE i współaut. 2004). DINGEMANSE i współaut. (2004) wykazali również zróżnicowaną przeżywalność osobników o różnych osobowościach w poszczególnych latach i między płciami. Coroczne zmiany w presji selekcyjnej na cechy osobowości były związane ze zróżnicowaniem warunków środowiska, czyli ilości dostępnego pokarmu (bukwia). Prawdopodobnie samice, z założeniami podporządkowane samcom, są bardziej zaangażowane w konkurencję o pokarm. Natomiast samce konkurują o terytorium. Co za tym idzie, przy niedoborze pokarmu, u samic preferowana będzie wyższa agresja (skorelowana z szybką eksploracją), zaś przy obfitości pokarmu agresja powodować będzie wyższą śmiertelność. Odwrotnie jest wśród samców. Agresywność będzie preferowana w latach obfitych w pokarm, kiedy walka o terytoria jest nasiloną, a utrata terytorium może być realnym zagrożeniem. Natomiast niski poziom agresji będzie się lepiej sprawdzał w środowisku ubogim w pokarm. Wspomniany w poprzednim rozdziale system kojarzenia par wpływał na sukces rozrodczy i był zróżnicowany między latami obfitującymi w pokarm (gdy wyższy sukces odnosiły pary skojarzone takimi samymi fenotypami) i tymi uboższymi (gdy osobniki w parze miały różne fenotypy).

U błękitników meksykańskich *Sialia mexicana* (DUCKWORTH 2006) intensywna ochrona gniazda nie wpływa dodatnio na sukces rozrodczy, mimo że dużym zagrożeniem jest dla nich nadobniczka drzewna *Tachycineta bicolor*. Pośredni związek z obniżonym sukcesem rozrodczym miała agresja w konkurencji między dwoma samcami. Samce agresywne w konkurencji samiec-samiec dostarczały wysiadującej samicy znacznie mniej pokarmu niż samce, które takiej agresji nie

wykazywały. Z tym związana była zwiększona śmiertelność piskląt w czasie wiosennych śniegów i spadków temperatury, bowiem wówczas niedokarmione samice opuszczały gniazda w poszukiwaniu pożywienia. Odwrotnie jest u pasówek śpiewnych *Melospiza melodia*, gdzie wysoki poziom agresji u samców ma pozytywny wpływ na sukces lęgowy (SCALES i współaut. 2013). U modrosójek czarnogłowych sukces okazał się być wyższy wśród osobników wolno eksplorujących i mało skłonnych do ryzyka (GABRIEL i BLACK 2012). PATRICK i BROWNING (2011) wykazali natomiast, że zachowania eksploracyjne rodziców nie wpływają na intensywność karmienia piskląt.

U zeberek ciężar ciała potomstwa jest pozytywnie skorelowana z zachowaniami eksploracyjnymi rodziców. Badania tego gatunku pokazały, że jeśli ojciec był wolno eksplorujący, a matka szybko eksplorująca, to kondycja ich potomstwa była gorsza. Odwrotna sytuacja nie wpływała na kondycję młodych. Podobne wyniki uzyskano w przypadku agresji. Co ciekawe, wykryto zależność sukcesu rozrodczego od stałości behawioru rodziców (SCHUETT i współaut. 2011). Inne badania wykazały, że sukces rozrodczy szybko eksplorujących samców zeberek w warunkach wolierowych jest wyższy niż wolno eksplorujących, a także podejmują one więcej prób lęgu i odchowują więcej młodych (MCCOWAN i współaut. 2014). NICOLAUS i współaut. (2015) stwierdzili, że reaktywne i aktywne (syndrom behawioralny odwagi i agresji) samice bogatki różnią się możliwościami odchowania lęgu. Reaktywne samice lepiej radzą sobie z naturalną wielkością lęgu, a aktywne skuteczniej odchowują lęgi powiększone. Wśród przyczyn, dla których aktywne samice mają lęgi mniejsze niż optymalne, autorzy wymieniają trzy: z jakiegos powodu ptaki dokonują błędnej oceny środowiska, odchowanie potomstwa jest kosztowne energetycznie lub też inwestowałyby więcej w bieżącą reprodukcję, jeśli miałyby taką możliwość.

## OSOBOWOŚĆ A PRESJA SELEKCYJNA

Działanie doboru naturalnego mierzymy badając korelację między cechą a kondycją osobnika (ENDLER 1986). Przede wszystkim, selekcja naturalna może być mierzona przeżywalnością i liczbą potomstwa. QUINN i współaut. (2009) stwierdzili słabe i zróżnicowane, w zależności od kontekstu, działanie doboru naturalnego na zachowania eksploracyjne samic bogatki. DINGEMANSE i współaut. (2004) w badaniach bogatek wykazali zróżnicowanie presji selekcyjnej w zależności od kontekstu, wieku i płci osobnika. In-

nym przykładem mogą być różnice w czasie złożenia pierwszego lęgu w sezonie. Szybko eksplorujące osobniki składają jaja wcześniej niż wolno eksplorujące (GROOTHUIS i CARERE 2005), co skutkuje wyższym sukcesem rozrodczym tych pierwszych, ponieważ są w stanie złożyć lęg po raz drugi w jednym sezonie. Również dominację czy dyspersję możemy traktować jako wskaźniki kondycji osobnika (GROOTHUIS i CARERE 2005). Wśród samców bogatek na szczycie hierarchii stoją osobniki szybko eksplorujące, natomiast wśród nieterytorialnych młodych odwrotnie, na szczycie stoją wolno eksplorujące osobniki młodociane (DINGEMANSE i DE GOEDE 2004). Ponadto, szybko eksplorujące osobniki rozpraszają się na większe odległości niż osobniki wolno eksplorujące (DINGEMANSE i współaut. 2003).

Wyniki badań bogatek wskazują na pewne rodzaje zachowań, mogące powodować mniejsze lub większe narażenie osobnika na pasożyty przenoszone przez wektory (czyli inne organizmy) i drogą pokarmową (DUNN i współaut. 2011). Malaria jest szeroko rozprzestrzenioną wśród ptaków chorobą przenoszona wektorowo, wywoływana przez pierwotniaki z rodzaju *Plasmodium* i *Leucocytozoon*. Zainfekowane samce były częściej innowacyjne niż niezainfekowane, a w przypadku samic odwrotnie. Eksploracyjność samców nie różniła się istotnie między osobnikami zainfekowanymi i niezainfekowanymi. Natomiast zainfekowane samice eksplorowały szybciej niż niezainfekowane. Badania skłonności do ryzyka wykazały, że nie była ona znacząco powiązana z zainfekowaniem osobnika lub jego brakiem. Zauważono jednak tendencję zainfekowanych samców do reagowania na bodziec częściej w stosunku do samców niezainfekowanych. Na tej podstawie autorzy wskazują na nowy problem – selekcyjne konsekwencje pasożytnictwa mogą działać na różne cechy behawioru niezależnie od siebie (DUNN i współaut. 2011).

## DETERMINOWANIE CECH OSOBOWOŚCI

W badaniach mechanizmów kierujących powstawaniem różnorodności skorelowanych zachowań tworzących osobowość, zwrócono uwagę na powiązanie hormonów z typami osobowości. Najczęściej badanym hormonem jest kortykosteron (COCKREM 2007). MARTINS i współaut. (2007) wykazali u zeberek powiązanie wydzielania kortykosteronu, będącego hormonem stresu, z tak zwanymi sposobami radzenia sobie (ang. coping styles), z zachowaniami eksploracyjnymi i z podejmowaniem ryzyka. W teście eksploracyjności zarówno w nowym otoczeniu, jak i z nowym

przedmiotem, wykazano brak związku stężenia kortykosteronu we krwi z eksploracyjnością, ale tylko w przypadku linii ptaków o niskim jego poziomie. W teście skłonności do ryzyka ptaki o wysokim poziomie kortykosteronu wykazywały krótszy czas ponownego podejścia do karmnika.

Konflikty socjalne wywołują reakcję na stres mającą wpływ na behavior i fizjologię osobników. W badaniach bogatek wykorzystano ten fakt, aby sprawdzić różnice w odpowiedzi na stres osobników o różnym typie eksploracyjności (CARERE i współaut. 2003). Zgodnie z przewidywaniami, wyższy poziom kortykosteronu wykazały ptaki wolno eksplorujące. Natomiast u ptaków szybko eksplorujących nie znaleziono zależności między typem osobowości a poziomem hormonów (CARERE i współaut. 2003). Zależność między aktywnością osi podwzgórze-przysadka-nadnercza jest skorelowana z eksploracyjnością i korelacja ta jest odwrotnie proporcjonalna (BAUGH i współaut. 2012). GARAMSZEGI i współaut. (2012) badali natomiast muchłówki białoszyje w celu wykazania plejotropowego (czyli mającego więcej niż jeden efekt) działania kortykosteronu, związanego z całym syndromem behawioralnym: unikaniem nowości, agresją i skłonnością do ryzyka. Autorzy założyli, że sekrecja tego hormonu powinna być skorelowana i tak samo ukierunkowana w przypadku każdego elementu syndromu behawioralnego. Nie udało się jednak potwierdzić związku między aktywnością osi podwzgórze-przysadka-nadnercza a unikaniem nowości, jak również z agresją. Jako jedną z przyczyn otrzymania takich wyników autorzy wymieniają możliwość reagowania przez osobniki na stres zarówno poprzez procesy fizjologiczne, jak i poprzez behavior. Stąd sytuacje stresowe, które mogą być przez osobnika kontrolowane behawioralnie, np. przez ucieczkę, nie muszą wywoływać wzrostu sekrecji kortykosteronu. Innym hormonem często brany pod uwagę w badaniach behawioralnych jest testosteron. U samców wróbla domowych nie stwierdzono jednak korelacji między zachowaniami eksploracyjnymi a produkcją testosteronu (MUTZEL i współaut. 2011). Podobnie KRALJ-FIŠER i współaut. (2009), nie stwierdzili zależności między stężeniem testosteronu we krwi a agresywnością u gęgawy *Anser anser*.

Oprócz badania hormonów jako potencjalnego mechanizmu powstawania cech osobowości, przetestowano również podłoże genetyczne wykorzystując techniki molekularne. Wytypowano gen *DRD4*, odpowiedzialny za ekspresję receptora dopaminowego  $D_4$ , jako prawdopodobnie kluczowy dla powstawania osobowości u ludzi. KLUEN i

współaut. (2012) w badaniach polimorfizmu genu *DRD4*, nie stwierdzili jednak zależności między zachowaniami eksploracyjnymi osobników a polimorfizmem *DRD4*. Korelację wykazano natomiast w przypadku szybkości ucieczki, która związana była z polimorfizmem pojedynczego nukleotydu *DRD4*-SNP905. Ptaki o genotypie z parą alleli GG miały zdecydowanie dłuższy czas ucieczki niż te o genotypach GA i AA. W badaniach na liniach bogatek wyselekcjonowanych i niewyselekcjonowanych z naturalnej populacji, wykryto polimorfizm pojedynczego nukleotydu *DRD4*-SNP830. Częstość allelu SNP830T była niższa u ptaków wolno eksplorujących niż u szybko eksplorujących. Ptaki wolno eksplorujące różniły się znacząco od niewyselekcjonowanych częstością występowania SNP830: w wyselekcjonowanej linii ptaków wolno eksplorujących genotypy SNP830T/T i SNP830C/T były rzadsze niż wśród osobników niewyselekcjonowanych. Autorzy sugerują, że może to wynikać z faktu, że mała populacja ptaków wyselekcjonowanych podlega silnemu wpływowi efektów losowych, jak efekt założyciela czy dryf genetyczny. Ptaki niewyselekcjonowane o genotypie SNP830C/C eksplorowały wolniej niż heterozygoty SNP830C/T i homozygoty SNP830T/T. Na tej podstawie zdefiniowano dominację allelu SNP830T nad allelem SNP830C (FIDLER i współaut. 2007). KORSTEN i współaut. (2010) badali ten sam gen u bogatek z czterech dzikich populacji. Częstość występowania poszczególnych genotypów nie różniła się między poszczególnymi populacjami. Natomiast populacje te różniły się między sobą częstością występowania poszczególnych typów eksploracyjności. Tylko w dwóch wykazano korelację między eksploracyjnością a polimorfizmem w genie *SNP830*.

Wyniki badań przeprowadzonych w ostatnich latach wskazują również, że na rozwój konkretnego typu osobowości wpływa dieta w okresie postnatalnym. U zeberek mała dostępność mikroelementów w diecie piskląt zmniejsza odwagę samców w dorosłym życiu, ale nie ma wpływu na neofobię i odpowiedź na stres. U samic nie wykryto natomiast żadnej zależności. Z kolei jeśli niedobory mikroelementów wystąpią w czasie dojrzewania płciowego, to zredukowana jest neofobia i odpowiedź na stres w dorosłym życiu u obu płci. U samic zaobserwowano wzrost agresji niezależnie od tego, na którym etapie rozwoju wystąpiły braki w diecie (NOGUERA i współaut. 2015). VAN OERS i współaut. (2015) przeprowadzili podobne badania bogatek i stwierdzili, że nie ilość pajaków, ale gąsienic dostarczanych piskletom wpływała dodatnio na szybkość eksplorowania środowiska w późniejszym życiu. Na rozwój osobowości

wpływ może mieć także presja pasożytów. U krzyżówki *Anas platyrhynchos* rozwój cech osobowości zależy od perturbacji w układzie immunologicznym na wczesnym etapie rozwoju tych ptaków (BUTLER i współaut. 2012).

### KIERUNKI PRZYSZŁYCH BADAŃ

STAMPS i GROOTHUIS (2010) sugerują, że do pełnego zrozumienia funkcji osobowości w świecie zwierząt niezbędne jest zrozumienie powstawania osobowości. Dotychczasowe rozważania na temat rozwoju osobowości zwierząt mają jedynie charakter hipotetyczny i nie są nadal naukowo potwierdzone. STAMPS i GROOTHUIS (2010) proponują przeprowadzenie badań dotyczących zmian w osobowości w toku całej ontogenezy. Eksperymenty te, chociaż są znacznie bardziej czasochłonne, umożliwiłyby zweryfikowanie częstego w badaniach założenia, że okresowo stabilne cechy są również stabilne w całym życiu. W obliczu nowych badań potwierdzających hipotezę „adaptacyjnej osobowości”, długoterminowe eksperymenty mogłyby rzucić nowe światło na funkcję i charakter cech osobowości. Potwierdzenie tej hipotezy może być bodźcem nawet do przededefiniowania terminu osobowość.

Zrozumienie mechanizmu powstawania relacji osobowość-kontekst i samego funkcjonowania osobowości miałyby duże znaczenie dla innych badań. Być może rzuciliby więcej światła na opisane, lecz nie do końca zrozumiane, zjawisko doboru płciowego czy selekcji naturalnej ze względu na osobowość. Innym ważnym aspektem jest mała różnorodność badanych gatunków. Już na obecnym etapie rozwoju tej gałęzi nauki zauważamy, że różnice międzygatunkowe są ogromne i być może nie należy ekstrapolować wszystkich wyników badań na pozostałe gatunki ptaków.

Choć interdyscyplinarność tej dziedziny wymaga od ekologów behawioralnych szerokiej wiedzy i umiejętności, to jednak postęp jaki dokonał się w tej dziedzinie w przeciągu ostatnich dwóch dekad jest zdumiewający i wart śledzenia. Należy pamiętać, że poznanie funkcji i mechanizmów, zarówno powstawania, jak i działania osobowości, nie tylko będzie stanowiło źródło wiedzy dla przyszłych ekologów behawioralnych czy psychologów zwierząt, ale również przyczyni się do lepszego zrozumienia osobowości u ludzi, u której podstaw, mimo jej wielkiej złożoności, stoją być może te same czynniki co u innych zwierząt.

### PODZIĘKOWANIA

Ogromne podziękowania składam tragicznie zmarłemu Marcinowi Antczakowi. Za in-

spirację i pomoc, bez których ta praca by nie powstała. Dziękuję również Łukaszowi Dylewskiemu, Marcinowi Tobólce oraz anonimowemu recenzentowi za konstruktywne komentarze.

### Streszczenie

W latach 90. XX w. nastąpił intensywny rozwój badań nad osobowością zwierząt, w których szczególnie często wykorzystanym modelem są ptaki. Opisano wiele wyznaczników osobowości u różnych gatunków, wśród których zwykle analizuje się sposób eksploracji środowiska, śpiew, poziom agresji, a także morfologiczne wyznaczniki osobowości takie jak ubarwienie. Wciąż jednak badacze borykają się z wieloma problemami, jak choćby efekt kontekstu. Podejmowane są także próby odnalezienia związków pomiędzy osobowością osobnika a doбором płciowym czy sukcesem rozrodczym. Celem niniejszego artykułu jest przedstawienie aktualnego stanu wiedzy na temat osobowości ptaków, a także kierunków przyszłych badań związanych z tym zjawiskiem.

### LITERATURA

- BAUGH A. T., SCHAPER S. V., HAU M., COCKREM, J. F., DE GOEDE P., VAN OERS K., 2012. *Corticosterone responses differ between lines of great tits (Parus major) selected for divergent personalities*. Gen. Comp. Endocr. 175, 488-494.
- BÓKONY V., KULCSÁR A., TÓTH Z., LIKER A., 2012. *Personality traits and behavioral syndromes in differently urbanized populations of house sparrows (Passer domesticus)*. PloS One 7, e36639.
- BURTT H. E., GILTZ M., 1973. *Personality as a variable in the behaviour of birds*. Ohio J. Sci. 73, 65-82.
- BUTLER M. W., TOOMEY M. B., MCGRAW K. J., ROWE M., 2012. *Ontogenetic immune challenges shape adult personality in mallard ducks*. Proc. R. Soc. B 279, 326-333.
- CARERE C., GROOTHUIS T. G., MÖSTL E., DAAN S., KOOLHAAS J., 2003. *Fecal corticosteroids in a territorial bird selected for different personalities: daily rhythm and the response to social stress*. Horm. Behav. 43, 540-548.
- CARRETE M., TELLA J. L., 2010. *Individual consistency in flight initiation distances in burrowing owls: a new hypothesis on disturbance-induced habitat selection*. Biol. Lett. 6, 167-170.
- CAUCHARD L., BOOGERT N. J., LEFEBVRE L., DUBOIS F., DOLIGEZ B., 2013. *Problem-solving performance is correlated with reproductive success in a wild bird population*. Anim. Behav. 85, 19-26.
- COCKREM J. F., 2007. *Stress, corticosterone responses and avian personalities*. J. Ornithol. 148, 169-178.
- COLE E. F., CRAM D. L., QUINN J. L., 2011. *Individual variation in spontaneous problem-solving performance among wild great tits*. Anim. Behav. 81, 491-498.
- DA SILVA A., BRINK V., EMARESI G., LUZI E., BIZE P., DREISS A. N., ROULIN A., 2013. *Melanin-based colour polymorphism signals aggressive personality in nest and territory defence in the tawny owl (Strix aluco)*. Behav. Ecol. Sociobiol. 67, 1041-1052.
- DINGEMANSE N. J., DE GOEDE P., 2004. *The relation between dominance and exploratory be-*



- havior is context-dependent in wild great tits. *Behav. Ecol.* 15, 1023-1030.
- DINGEMANSE N. J., BOTHA C., DRENT P. J., VAN OERSA K., VAN NOORDWIJKA A. J., 2002. *Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild.* *Anim. Behav.* 64, 929-938.
- DINGEMANSE N. J., BOTH C., VAN NOORDWIJK A. J., RUTTEN A. L., DRENT P. J., 2003. *Natal dispersal and personalities in great tits (Parus major).* *Proc. R. Soc. B.* 270, 741-747.
- DINGEMANSE N. J., BOTH C., DRENT P. J., TINBERGEN J. M., 2004. *Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment.* *Proc. R. Soc. B.* 271, 847-852.
- DRENT P. J., MARCHETTI C., 1999. *Individuality, exploration and foraging in hand raised juvenile great tits standard tests.* [W:] *Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress.* ADAMS N. J., SLOTOW R. H. (red.). Durban, Birdlife South Africa, Johannesburg, 896-914
- DUCKWORTH R. A., 2006. *Behavioral correlations across breeding contexts provide a mechanism for a cost of aggression.* *Behav. Ecol.* 17, 1011-1019.
- DUCREST A. L., KELLER L., ROULIN A., 2008. *Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes.* *Trends Ecol. Evol.* 23, 502-510.
- DUNN J. C., COLE E. F., QUINN J. L., 2011. *Personality and parasites: sex-dependent associations between avian malaria infection and multiple behavioural traits.* *Behav. Ecol. Sociobiol.* 65, 1459-1471.
- ENDLER J. A., 1986. *Natural selection in the wild.* Princeton University Press, Princeton, NJ.
- FIDLER A. E., VAN OERS K., DRENT P. J., KUHN S., MUELLER J. C., KEMPENAERS B., 2007. *Drd4 gene polymorphisms are associated with personality variation in a passerine bird.* *Proc. R. Soc. B.* 274, 1685-1691.
- FORSTMEIER W., BIRKHEAD T. R., 2004. *Repeatability of mate choice in the zebra finch: consistency within and between females.* *Anim. Behav.* 68, 1017-1028.
- GABRIEL P. O., BLACK J. M., 2012. *Behavioural syndromes, partner compatibility and reproductive performance in Steller's jays.* *Ethology* 118, 76-86.
- GARAMSZEGLI L. Z., EENS M., TÖRÖK J., 2008. *Birds reveal their personality when singing.* *PLoS One* 3, e2647.
- GARAMSZEGLI L. Z., ROSIVALL B., RETTENBACHER S., MARKÓ G., ZSEBÓK S., SZÖLLÖSI E., EENS M., POTTI J., TÖRÖK J., 2012. *Corticosterone, avoidance of novelty, risk-taking and aggression in a wild bird: no evidence for pleiotropic effects.* *Ethology* 118, 621-635.
- GOSLING S., 2001. *From mice to men: what can we learn about personality from animal research?* *Psychol. Bull.* 121, 45-86.
- GREENBERG R., 2003. *The role of neophobia and neophilia in the development of innovative behaviour of birds.* [W:] *Animal innovation.* READER S., LALAND K. (red). Oxford University Press, Oxford, 175-196
- GROOTHUIS T., CARERE C., 2005. *Avian personalities: characterization and epigenesis.* *Neurosci. Biobehav. Rev.* 29, 1-14.
- HOLLANDER, F. A., VAN OVERVELD, T., TOKKA, I., & MATTHYSEN, E. 2008. *Personality and nest defence in the great tit (Parus major).* *Ethology* 114, 405-412.
- KING A. J., WILLIAMS L. J., METTKE-HOFMANN C., 2015. *The effects of social conformity on Gouldian finch personality.* *Anim. Behav.* 99, 25-31.
- KLUEN E., KUHN S., KEMPENAERS B., BROMMER J. E., 2012. *A simple cage test captures intrinsic differences in aspects of personality across individuals in a passerine bird.* *Anim. Behav.* 84, 279-287.
- KORSTEN P., MUELLER J. C., HERMANNSTÄDTER C., BOUWMAN K. M., DINGEMANSE N. J., DRENT P. J., LIEDVOGEL M., MATTHYSEN E., VAN OERS K., VAN OVERVELD T., PATRICK S. C., QUINN J. L., SHELDON B. C., TINBERGEN J. M., KEMPENAERS B., 2010. *Association between DRD4 gene polymorphism and personality variation in great tits: a test across four wild populations.* *Mol. Ecol.* 19, 832-843.
- KRALJ-FISER S., WEISS B. M., KOTRSCHAL K., 2009. *Behavioural and physiological correlates of personality in greylag geese (Anser anser).* *J. Ethol.* 28, 363-370.
- 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.* *Horm. Behav.* 52, 445-453.
- MATEOS-GONZALEZ F., SENAR J. C., 2012. *Melanin-based trait predicts individual exploratory behaviour in siskins, Carduelis spinus.* *Anim. Behav.* 83, 229-232.
- MCCOWAN L. S., ROLLINS L. A., GRIFFITH S. C., 2014. *Personality in captivity: more exploratory males reproduce better in an aviary population.* *Behav. Process.* 107, 150-157.
- METTKE-HOFMANN C., 2012. *Head colour and age relate to personality traits in Gouldian finches.* *Ethology* 118, 906-916.
- MORAND-FERRON J., QUINN J. L., 2011. *Larger groups of passerines are more efficient problem solvers in the wild.* *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 108, 15898-15903.
- MUTZEL A., KEMPENAERS B., LAUCHT S., DINGEMANSE N. J., DALE J., 2011. *Circulating testosterone levels do not affect exploration in house sparrows: observational and experimental tests.* *Anim. Behav.* 81, 731-739.
- NAGUIB M., KAZEK A., SCHAPER S. V., VAN OERS K., VISSER M. E., 2010. *Singing activity reveals personality traits in great tits.* *Ethology* 116, 763-769.
- NICOLAUS M., 2012. *Experimental evidence for adaptive personalities in a wild passerine bird.* *Proc. R. Soc. B.* 279, 4885-4892.
- NICOLAUS M., MATHOT K. J., ARAYA-AJOY Y. G., MUTZEL A., WIJMENGA J. J., KEMPENAERS B., DINGEMANSE N. J., 2015. *Does coping style predict optimization? An experimental test in a wild passerine bird.* *Proc. R. Soc. B.* 282, 20142405.
- NOGUERA J. C., METCALFE N. B., SURAI P. F., MONAGHAN P., 2015. *Are you what you eat? Micronutritional deficiencies during development influence adult personality-related traits.* *Anim. Behav.* 101, 129-140.
- PATRICK S. C., BROWNING L. E., 2011. *Exploration behaviour is not associated with chick provisioning in great tits.* *PLoS One* 6, e26383.
- PFEFFER K., FRITZ J., KOTRSCHAL K., 2002. *Hormonal correlates of being an innovative greylag goose, Anser anser.* *Anim. Behav.* 63, 687-695.
- PRYKE S. R., 2007. *Fiery red heads: female dominance among head color morphs in the Gouldian finch.* *Behav. Ecol.* 18, 621-627.
- QUESADA J., SENAR J. C., 2007. *The role of melanin- and carotenoid-based plumage coloration*

- in nest defence in the great tit. *Ethology* 113, 640-647.
- QUINN J. L., PATRICK S. C., BOUWHUIS S., WILKIN T. A., SHELDON B. C., 2009. *Heterogeneous selection on a heritable temperament trait in a variable environment*. *J. Anim. Ecol.* 78, 1203-1215.
- RÉALE D., READER S. M., SOL D., MCDUGALL P. T., DINGEMANSE N. J., 2007. *Integrating animal temperament within ecology and evolution*. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 82, 291-318.
- SCALES J., HYMAN J., HUGHES M., 2013. *Fortune favours the aggressive: territory quality and behavioural syndromes in song sparrows, *Melospiza melodia**. *Anim. Behav.* 85, 441-451.
- SCHUETT W., 2008. *Sexual selection and personality in zebra finches, *Taeniopygia guttata**. <https://ore.exeter.ac.uk/repository/handle/10036/68133>.
- SCHUETT W., TREGENZA T., DALL S. R. X., 2010. *Sexual selection and animal personality*. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 85, 217-246.
- SCHUETT W., DALL S. R. X., ROYLE N. J., 2011. *Pairs of zebra finches with similar "personalities" make better parents*. *Anim. Behav.* 81, 609-618.
- 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 eiders*. *Anim. Behav.* 84, 889-896.
- STAMPS J., GROOTHUIS T. G. G., 2010. *The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives*. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 85, 301-325.
- THYS B., EENS M., AERTS S., DELORY A., ISERBYT A., PINXTEN R., 2017. *Exploration and sociability in a highly gregarious bird are repeatable across seasons and in the long term but are unrelated*. *Anim. Behav.* 123, 339-348.
- TRYJANOWSKI P., MORELLI F., SKORKA P., GOŁAWSKI A., INDYKIEWICZ P., MØLLER A., MITRUS C., WY-SOCKI D., ZDUNIAK P., 2015. *Who started first? Bird species visiting novel birdfeeders*. *Sci. Rep.* 5, 11858.
- VAN OERS K., 2005. *Context dependence of personalities: risk-taking behavior in a social and a nonsocial situation*. *Behav. Ecol.* 16, 716-723.
- VAN OERS K., DRENT P. J., DE GOEDE P., VAN NOORDWIJK A. J., 2004a. *Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities*. *Proc. Royal Soc.* 271, 65-73.
- VAN OERS K., DRENT P. J., DE JONG G., VAN NOORDWIJK A. J., 2004b. *Additive and non-additive genetic variation in avian personality traits*. *Heredity* 93, 496-503.
- VAN OERS K., KOHN G. M., HINDE C. A., NAGUIB M., 2015. *Parental food provisioning is related to nestling stress response in wild great tit nestlings: implications for the development of personality*. *Front. Zool.* 12, S10.
- VAN OVERVELD T., MATTHYSEN E., 2010. *Personality predicts spatial responses to food manipulations in free-ranging great tits (*Parus major*)*. *Biol. Lett.* 6, 187-190.
- VAN OVERVELD T., MATTHYSEN E., 2013. *Personality and information gathering in free-ranging great tits*. *PLoS One* 8, e54199.
- VERBEEK M. E. M., DE GOEDE P., DRENT P. J., WIEPKEMA P. R., 1999. *Individual behavioural characteristics and dominance in aviary groups of great tits*. *Behaviour* 136, 23-48.
- WEBSTER S. J., LEFEBVRE L., 2001. *Problem solving and neophobia in a columbiform-passeriform assemblage in Barbados*. *Anim. Behav.* 62, 23-32.
- 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**. *Anim. Behav.* 84, 159-165.
- WILSON D. S., CLARK A., 1994. *Shyness and boldness in humans and other animals*. *Trends Ecol. Evol.* 9, 442-446.
- YDENBERG R., DILL L., 1986. *The economics of fleeing from predators*. *Adv. Study Behav.* 16, 229-249.
- ZAHAVI A., 1975. *Mate selection – a selection for a handicap*. *J. Theor. Biol.* 53, 205-214.

**KOSMOS Vol. 67, 2, 275–285, 2018**

JOANNA T. WOŻNA

Institute of Zoology, Poznań University of Life Sciences, 71C Wojska Polskiego Str., 60-625 Poznań, E-mail: jtwozna@gmail.com

PERSONALITY IN BIRDS – THERETICAL ASSUMPTIONS, DIRECTIONS AND METHODS OF RESEARCH

Summary

Since 1990s we have observed intense progress in studies on animal personality, especially on birds treated as a model. Up to date many indicators of personality have been described for different species, among which usually there were analysed: manner of environment exploration, singing, aggression level, and also some morphological indicators, e.g. plumage. Still, researchers are facing many problems such as effect of context. There are also attempts to find relationship between personality and sexual selection, or breeding success. Aim of this article is to show the state of art in birds' personality studies, and directions for future research.

Key words: animal personality, birds, methods, personality traits